

Université de Montréal

Rêves et réactivation de la mémoire

Fenêtre sur la consolidation de la mémoire durant le sommeil

Par

Claudia Picard-Deland

Département de Neurosciences, Faculté de Médecine

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

en Neurosciences, option Neuropsychologie

Décembre 2022

© Claudia Picard-Deland, 2022

Université de Montréal

Unité académique : Neurosciences, Médecine

Cette thèse intitulée

Rêves et réactivation de la mémoire

Fenêtre sur la consolidation de la mémoire durant le sommeil

Présenté par

Claudia Picard-Deland

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes

Antonio Zadra & Nadia Gosselin

Présidents-rapporteurs

Tore Nielsen

Directeur de recherche

Catherine Duclos

Membre du jury

Joseph De Koninck

Examineur externe

Résumé

Le sommeil joue un rôle important dans la consolidation de la mémoire. Les expériences nouvellement acquises à l'éveil sont réactivées spontanément durant le sommeil, un processus qui aiderait à consolider et intégrer la mémoire à plus long terme. Il a été suggéré que ces réactivations de mémoire se reflétaient, du moins partiellement, dans le contenu des rêves et que les rêves pouvaient jouer un rôle actif dans la consolidation de la mémoire. L'objectif général de cette thèse de doctorat est ainsi d'évaluer si et comment le rêve est impliqué dans le traitement de la mémoire épisodique et procédurale en utilisant de nouvelles technologies et approches expérimentales pour étudier ces relations.

La première étude de cette thèse visait à influencer les réactivations de mémoire durant le sommeil afin de clarifier leurs liens avec les rêves et la mémoire procédurale. Nous avons stimulé ces réactivations de mémoire en réexposant des participants, durant leur sommeil, à un stimulus sonore préalablement associé à un apprentissage moteur, une approche nommée « *targeted memory reactivation* » (TMR). Nous montrons que la TMR, lorsqu'appliquée en stade de sommeil paradoxal, permet d'améliorer l'apprentissage d'une tâche motrice complexe, soit apprendre à « voler » en réalité virtuelle. De plus, le fait de rêver à des éléments kinesthésiques de la tâche motrice en sommeil paradoxal, mais pas en sommeil lent léger, est associé à une meilleure amélioration à cette tâche (article I). Ces résultats appuient les modèles suggérant que le sommeil paradoxal joue un rôle important dans la consolidation de la mémoire procédurale complexe et suggèrent en outre que la simulation de sensations sensorimotrices dans les rêves pourrait contribuer à ce rôle. Bien que la TMR n'ait pas eu d'impact direct sur les rêves, nous montrons qu'elle peut influencer le déroulement temporel des incorporations de mémoire dans les rêves sur plusieurs jours. La TMR a amplifié les incorporations tardives de la tâche, soit 1-2 jours plus tard lorsqu'appliquée en sommeil paradoxal, et 5-6 jours plus tard lorsqu'appliquée en sommeil lent profond (article II). Nous suggérons que ces effets à plus long terme pourraient être dus à un mécanisme de marquage (*tagging*) des traces de mémoire, initiant ou amplifiant leur traitement subséquent au cours de plusieurs nuits de sommeil.

De plus, nous montrons que notre expérience immersive en réalité virtuelle a augmenté l'incorporation de sensations de vol dans les rêves, particulièrement la nuit suivant l'exposition à celle-ci (article III). Nous identifions certains facteurs individuels qui sont associés à une plus grande incorporation de la tâche dans les rêves, tels que le fait d'avoir déjà eu des rêves de vols

ou des rêves lucides. Un examen plus approfondi des rêves pendant 10 jours suivants l'expérience de réalité virtuelle montre que les sensations de vol sont progressivement décontextualisées du contexte de vol original au fil du temps. Les rêves de vol après l'expérience en réalité virtuelle avaient également des niveaux de contrôle et d'intensité émotionnelle plus élevés que ceux ayant eu lieu avant l'expérience. L'induction de rêves de vol nous a permis de faire une analyse qualitative approfondie sur ceux-ci, menant à une nouvelle proposition de la manière dont les sensations de vol, ou les sensations de mouvement de manière plus générale, peuvent survenir dans les rêves. Ces résultats pourraient à leur tour faciliter le développement de technologies pour mieux influencer et étudier les rêves.

Une deuxième étude visait à évaluer quand et comment une source de mémoire épisodique commune à tous les participant – visiter le laboratoire de sommeil – est incorporé dans les rêves. Les résultats montrent que près du tiers des rêves incorporent des éléments du laboratoire, et ce, particulièrement dans les rêves en sommeil paradoxal lors d'une sieste matinale (article IV). Une étude qualitative de ces rêves met de l'avant les manières typiques par lesquelles des éléments du laboratoire réapparaissent dans les narratifs de rêve. Nous proposons l'existence de différentes « pressions intégratives » qui structurent les fragments de mémoire au sein de scénarios de rêves. Souvent, ces scénarios impliquent une certaine pression de performance, sont de nature sociale, projettent le rêveur dans le temps et dans l'espace, ou incorporent des sensations réelles du corps et de l'environnement de sommeil. Étudier le phénomène de « rêver au laboratoire » aide ainsi à clarifier comment les rêves sont façonnés autour de fragments de mémoire et souligne à la fois les avantages et les limites méthodologiques de l'étude des rêves et de la mémoire en laboratoire.

Finalement, une troisième étude visait à suivre le décours temporel des sources de mémoire autobiographique des rêves au cours d'une nuit de sommeil entière en utilisant un protocole de réveils en série. Nos résultats montrent que les rêves peuvent combiner plusieurs sources de mémoire, en particulier lorsqu'ils se produisent en stade N1 ou en sommeil paradoxal, ce qui pourrait refléter une plus grande richesse ou capacité intégrative des rêves ayant lieu en ces stades (article V). Nous reproduisons le résultat voulant que les souvenirs récents sont préférentiellement réactivés tôt dans la nuit, tandis que les souvenirs plus lointains sont relativement plus représentés dans les rêves de fin de nuit – nous précisons que cet effet est indépendant des stades de sommeil. La co-activation de plusieurs sources de mémoire dans un même récit de rêve appuie la suggestion que l'une des fonctions du sommeil est d'intégrer les nouvelles connaissances à nos réseaux de mémoire préexistants. Nos résultats suggèrent que

cette fonction pourrait être un processus cumulatif au cours d'une nuit de sommeil. Nous montrons entre autres qu'une seule source de mémoire peut être réactivée à plusieurs reprises dans plusieurs rêves, et en différents stades de sommeil, ce qui pourrait permettre un traitement continu ou séquentiel de souvenirs épisodiques avec d'autres souvenirs tout au long de la nuit.

Dans l'ensemble, nos études quantitatives et qualitatives des incorporations de mémoire dans les rêves permettent d'éclairer les mécanismes fondamentaux de la formation des rêves ainsi que leurs associations avec le traitement et la consolidation des mémoires épisodique et procédurale. Nos résultats suggèrent qu'un rôle potentiel du rêve dans la mémoire irait au-delà de sa simple réactivation, soutenant des processus de transformation et d'intégration de la mémoire. La création de scénarios multisensoriels et immersifs basés sur des fragments mémoire est possiblement centrale à ces processus et permettrait d'optimiser l'utilisation de la mémoire pour le futur.

Mots-clés : rêves, sommeil, réactivation de mémoire, stades de sommeil, cycles de sommeil, mémoire procédurale, mémoire épisodique, kinesthésie, réalité virtuelle, ingénierie du rêve.

Abstract

Sleep plays an important role in memory consolidation. New experiences acquired while awake are reactivated spontaneously during sleep, a process that is thought to facilitate their consolidation and integration into longer-term memory. It has been suggested that these memory reactivations are, at least partially, reflected in dream content and that dreams play an active role in memory consolidation. The general objective of this doctoral thesis is to assess these claims; I examine whether and how dreams are involved in episodic and procedural memory processes by using new technologies and experimental approaches to study relationships between memory and dreaming.

Our first study aimed to influence memory reactivations during sleep in order to clarify their relationships with dreams and procedural learning. We experimentally stimulated memory reactivations by re-exposing participants during their sleep to an auditory stimulus previously associated with motor learning, a process called targeted memory reactivation (TMR). We show that TMR, when applied during rapid eye movement (REM) sleep, improves performance of a complex motor task, i.e., learning how to "fly" in a virtual reality (VR) setting. Moreover, dreaming about kinesthetic elements of the motor task in REM sleep, but not in stage 2 sleep, is associated with better improvement on this task (article I). These results support previous models suggesting that REM sleep plays an important role in the consolidation of complex procedural memory and further suggest that the simulation of sensorimotor sensations in dreams contribute to this role. Although TMR did not directly impact dreams, we show that it can influence the time course of memory incorporations in dreams over multiple days. It amplified delayed incorporations of the task 1-2 days later when applied in REM sleep, and 5-6 days later when applied in slow-wave sleep (article II). We suggest that these longer-term effects could be due to a "tagging" mechanism of memory traces, which primes or amplifies their subsequent processing over several nights of sleep.

Furthermore, we show that our immersive VR task increased the incorporation of flying sensations in dreams, especially the night after exposure to it (article III). We identify individual factors that are associated with the incorporation of the flying task in dreams, such as previous experience with both flying and lucid dreams. A closer look at dreams over 10 days following the VR experience shows that flying sensations become progressively decontextualized from the original flying context over time. Flying dreams after VR exposure also had higher levels of control and

emotional intensity compared to baseline flying dreams. The successful induction of flying dreams allowed us to do an in-depth qualitative analysis of them, based on which we propose a new mechanistic explanation of how flying sensations or movements may arise in dreams. These results could facilitate the development of technologies to better influence and study dreaming.

Our second study aimed to assess when and how an episodic memory source shared by all participants – visiting the sleep laboratory – is incorporated into dreams. The results show that almost a third of dreams incorporate elements of the laboratory, particularly REM dreams from a morning nap (article IV). A qualitative study of these dreams highlights the typical ways in which elements of the laboratory reappear in dream narratives. We suggest the existence of different “integrative pressures” that structure memory fragments into these dream scenarios. These are often performative or social in nature, project the dreamer in time and space, or incorporate real sensations from the sleeping body or the sleep environment. Studying the phenomenon of dreaming about the laboratory helps clarify how dreams are shaped from memory fragments, and highlights the advantages and methodological limits of laboratory dream and memory studies.

Finally, our third study evaluated the time course of autobiographical dream memory sources during an entire night of sleep using a serial awakenings protocol. Our results show that dreams can combine multiple memory sources at once, especially when they occur at sleep onset or in REM sleep, which may reflect a greater dream richness or a more widespread associative memory activation in those stages (article V). We replicate the finding that recent memories are preferentially reactivated early in the night, while more distant memories are relatively more represented in late night dreams – we here clarify that this effect is independent of sleep stages. The coactivation of multiple memory sources in a dream narrative aligns with the suggestion that a function of sleep is to integrate new knowledge with existing knowledge. Our results further suggest that the latter may be a cumulative function of a night of sleep. We show that a single memory source can be repeatedly reactivated in multiple dreams in different sleep stages, which could allow a continuous or sequential processing of episodic memories with other memories across the night.

Overall, our quantitative and qualitative studies of memory incorporations in dreams shed light on fundamental mechanisms of dream formation and on their association with episodic and procedural memory processing and consolidation. Our results suggest that a potential role of dreams in memory goes beyond simple reactivation, supporting long-term processes of memory transformation and integration. The creation of immersive and multisensory dream scenarios built

upon memory fragments may be key to these processes and to optimizing the use of these memories for the future.

Keywords: dreaming, sleep, memory reactivation, sleep stages, sleep cycles, procedural memory, episodic memory, kinesthesia, virtual reality, dream engineering.

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract.....	6
Table des matières.....	9
Liste des tableaux.....	13
Liste des figures.....	15
Liste des sigles et abréviations.....	17
Remerciements.....	20
1 Introduction.....	22
1.1 Structure globale de la thèse.....	23
1.2 Sommeil et rêves.....	26
1.2.1 Neurophysiologie du sommeil.....	26
1.2.1.1 Découverte d'un sommeil actif.....	26
1.2.1.2 Mesures neurophysiologiques du sommeil.....	27
1.2.2 La place du rêve dans le sommeil.....	32
1.2.2.1 Les rêves dans les différents stades de sommeil.....	34
1.2.2.1.1 Les rêves en sommeil paradoxal.....	34
1.2.2.1.2 Les rêves en sommeil lent.....	36
1.2.2.1.3 Les rêves durant l'endormissement.....	38
1.2.2.1.4 La question du rêve versus le rappel de rêve.....	39
1.2.2.2 Temps de la nuit.....	40
1.2.2.3 Fonctions du rêve.....	41
1.3 Le sommeil et la mémoire.....	43
1.3.1 La mémoire humaine : consolidation des systèmes.....	43
1.3.2 Rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire.....	46
1.3.2.1 Contribution des stades de sommeil lent et paradoxal.....	47

1.3.2.2	Modèles de consolidation de la mémoire dépendante du sommeil.....	48
1.3.2.2.1	Neurophysiologie du sommeil lent	50
1.3.2.2.2	Neurophysiologie du sommeil paradoxal	52
1.3.2.2.3	Rôles complémentaires des stades de sommeil	53
1.3.2.3	Mémoire procédurale	54
1.3.3	Réactivation de la mémoire durant le sommeil	59
1.3.3.1	Études animales : <i>neural replay</i>	59
1.3.3.2	Études chez les humains : réactivation de mémoire.....	60
1.3.3.1	Réactivation de mémoire ciblée (<i>Targeted memory reactivation</i>)	61
1.3.3.1.1	TMR et mémoire procédurale	63
1.4	Rêves et mémoire : un rôle des rêves dans la consolidation de la mémoire?.....	64
1.4.1	Les rêves incorporent des fragments de mémoire de manière sélective	65
1.4.2	Sources de mémoire des rêves : sommeil lent et sommeil paradoxal.....	68
1.4.3	Rêver à une tâche de mémoire est associé à un meilleur apprentissage	69
1.4.3.1	Rêves et mémoire procédurale	72
1.4.4	Rêves et réactivation de mémoire : mécanismes similaires?.....	74
1.5	L'étude des rêves : approches expérimentales	78
1.5.1	Influencer les rêves pour mieux les étudier	78
1.5.1.1	Stimulations pré-sommeil et réalité virtuelle	78
1.5.1.2	Incorporation sensorielle dans les rêves	81
1.5.1.2.1	TMR et rêves : incorporation de stimuli conditionnés	83
1.5.2	Questionnaires, collecte des rêves et analyses	85
1.5.2.1	Questionnaires et journaux de rêves	85
1.5.2.2	Collecte de rêves en laboratoire.....	86
1.5.2.3	Analyse des incorporations de mémoire dans les rêves	87
1.6	Objectifs et Hypothèses	88
1.6.1	Étude 1 : TMR, rêves et apprentissage moteur en réalité virtuelle.....	89

1.6.2	Étude 2 : Le laboratoire de sommeil comme source de mémoire	91
1.6.3	Étude 3 : Décours temporel des sources de mémoire des rêves au cours d'une nuit de sommeil	92
2	Méthode et résultats : articles de recherche	94
2.1	Étude 1	94
2.1.1	Article I.....	94
2.1.2	Article II.....	146
2.1.3	Article III.....	166
2.2	Étude 2	228
2.2.1	Article IV.....	228
2.3	Étude 3	264
2.3.1	Article V.....	264
3	Discussion générale	295
3.1	Résumé des résultats	295
3.1.1	Étude 1	295
3.1.2	Étude 2	299
3.1.1	Étude 3	302
3.2	Les rêves comme fenêtre sur les processus mnésiques	305
3.2.1	Les rêves sont-ils le reflet des réactivations neuronales de mémoire?	305
3.2.2	À quel moment les éléments de mémoire sont-ils réactivés dans les rêves? Pressions physiologiques et temporelles	310
3.2.2.1	Rôles différentiels et complémentaires des stades de sommeil.....	310
3.2.2.2	Les réactivations de mémoire dans les rêves sont modulées par le temps de la nuit.....	314
3.2.2.3	La consolidation de la mémoire s'opère sur plusieurs nuits.....	318
3.2.3	Comment les éléments de mémoire sont-ils réactivés dans les rêves? Constructions de mondes oniriques à partir de fragments de mémoire	322
3.2.3.1	Fragmentation de la mémoire dans les rêves.....	322

3.2.3.2	Co-activation de fragments de mémoire	327
3.2.3.3	La création de structures narratives : les pressions intégratives des rêves..	330
3.2.3.3.1	Pratique d'habiletés (skillful)	331
3.2.3.3.2	Sociabilité	332
3.2.3.3.3	Autoprojection (self-projectional).....	334
3.2.3.3.4	Suivi de l'état (state-monitoring).....	336
3.2.3.4	Rêves multisensoriels et incarnés : un rôle actif des rêves dans la mémoire.....	338
3.2.3.5	Rêves typiques : un rôle dans l'organisation de la mémoire?	341
3.2.4	Évolution de la mémoire : Les rêves comme processus itératif/cyclique.....	344
4	Conclusion.....	349
5	Références bibliographiques	354
6	Annexes	424
6.1	Matériel supplémentaire des articles	424
6.1.1	Article I.....	424
6.1.1	Article II.....	438
6.1.2	Article IV.....	439
6.1.3	Article V.....	448

Liste des tableaux

Introduction

Tableau 1. Relations entre l'incorporation d'une tâche dans les rêves et l'apprentissage	70
---	----

Article I

Table 1. Number of awakenings and dream recalls in different stages of sleep for all participants	106
Table 2. Group results for demographic measures parameters	109
Table 3. Sleep characteristics for CTL-nap, STIM-NREM and STIM-REM groups	110
Table 4. Example task-dream reactivations in dreams and in waking thoughts	113
Table 5. TMR group differences on task- and laboratory-dream reactivations in REM nap dreams	117

Article II

Table 1. Group results for demographic and dream recall measures	154
Table 2. Examples of lab- and task-dream reactivations for Lab-nap, day-residue, and dream-lag time points	157

Article III

Table 1. Literature review of prevalence and frequencies of flying and falling dreams	172
Table 2. Participant characteristics for two cohorts	181
Table 3. Flying and Falling dreams self-estimated life prevalence	182
Table 4. Gravity themes in dreams reported before, during and after the laboratory visit	184
Table 5. Excerpts of flying dreams that are or are not related to the VR task	187
Table 6. Self-reported kinesthetic sensations, lucidity attributes, emotions and dream clarity for dreams with and without unassisted flying	194
Table 7. Flying dream excerpts in which emotional reactions are fearful, positive, or mixed ...	197
Box 2. Non-extensive list of commercialized VR Flight Simulators	216
Box 1. Suggestions for improvement of virtual reality (VR) protocols designed to induce flying dreams	216

Article IV

Table 1. Frequencies of dream recall and LIDs by sleep stage and sleep timing	238
Table 2. Examples for each of the 6 LID themes and 3 temporal orientation measures	242

Table 3. Exemplary lab incorporation dream in which 5 different themes were identified	246
---	-----

Article V

Table 1. Number of dreams recalled and number of awakenings as a function of sleep stage and time of night.....	274
--	-----

Discussion

Tableau 2. Exemples de différents niveaux de fragmentation de la mémoire de la tâche d'apprentissage en réalité virtuelle	326
--	-----

Matériel supplémentaire - Article I

Table S1. VR task performance and related factors for all conditions.....	427
Table S2. Changes in NREM spindle characteristics during the stimulation or sham windows compared with a pre-stimulation window	430
Table S3. Changes in theta (4-8 Hz) power spectral density during stimulation or sham windows compared with pre-stimulation window	431
Table S4. Examples of task-dream reactivation in dreams and waking thoughts.....	431
Table S5. NREM sleep spindle characteristics for the Dream-React and Dream-NoReact groups (for both REM or NREM dreams)	434
Table S6. Theta power spectral densities in REM, tonic REM and phasic REM sleep for the Dream-React and Dream-NoReact groups (for REM dreams only)	435

Matériel supplémentaire - Article II

Table S1. Daily count of dream recall for lab and home dreams in each group	438
--	-----

Matériel supplémentaire - Article IV

Table S1. Demographic measures and sleep characteristics	439
Table S2. Criteria and examples for the scoring of Laboratory Incorporation Dreams	441

Matériel supplémentaire - Article V

Table S1. Demographic measures and sleep characteristics	448
Table S2. Examples of memory sources identified by participants	449
Table S3. Characteristics of dream recall and memory sources in dreams across sleep stages and time of night.....	450

Liste des figures

Article I

Figure 1. Study objectives are to test relationships between TMR, dreaming and whole-body procedural learning.....	101
Figure 2. Study procedures.	103
Figure 3. VR task performance change scores for experimental groups.	111
Figure 4. Task improvement in relation to TMR, sleep spindles and dream reactivation	115
Figure 5. NREM sleep spindles and Phasic REM theta power in relation to task-dream reactivation.....	116

Article II

Figure 1. Differential time courses of (A) task- and (B) lab-dream reactivations in Baseline, Lab and Post-Lab dreams for the three sleep groups (CTL-nap, STIM-NREM, STIM-REM).....	155
---	-----

Article III

Figure 1. Screenshots of different sections in the VR game.....	177
Figure 2. Proportion of flying, falling and gravity dreams over 15 days.	185
Figure 3. Comparison in the proportion of unassisted flying dreams between the VR and Wii Fit cohorts for Baseline, Lab and Post-Lab days.	186
Figure 4. Self-reported flying sensations in relation to immersion, sense of presence and cybersickness.....	193

Article IV

Figure 1. Factors predicting the occurrence of lab incorporation dreams (LIDs).....	237
Figure 2. Construction of lab incorporation dreams from episodic memory fragments under integrative design pressures.....	253

Article V

Graphical Abstract	266
Figure 1. Example of a participant's hypnogram with serial awakenings.....	270
Figure 2. Dream recall variation across Sleep stage and Time of night.....	275
Figure 3. Memory sources of dreams.	276
Figure 4. Proportion of memory sources in dreams.	279

Figure 5. Examples of repeated themes in dreams associated with individual memory sources throughout the night.281

Matériel supplémentaire - Article I

Figure S1. Changes in REM theta (4-8 Hz) power from the baseline, pre-stimulation window to the stimulation window in the STIM-REM group.429

Liste des sigles et abréviations

Français :

ECG : Électrocardiogramme

EEG : Électroencéphalographie

EMG : Électromyogramme

EOG : Électrooculographie

IRMf : Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

N1 : Stade 1

N2 : Stade 2

N3 : Stade 3

ND : Non-déterminé

PGO : Ponto-géniculo-occipital

SL : Sommeil lent

SP : Sommeil paradoxal

TCSP : Trouble comportemental en sommeil paradoxal

TEP : Tomographie par émission de positons

TMR : Réactivation de mémoire ciblée (*targeted memory reactivation*)

Anglais (articles) :

ANCOVA : Analysis of covariance

ANOVA : Analysis of variance

BDI : Beck Depression Inventory

CTL : Control group

EEG : Electroencephalography

EKG : Electrocardiogram

EMG : Electromyogram

EOG : Electrooculography

FOV : Field of view

GLMM : General linear mixed models

ITQ : Immersion Tendency Questionnaire

LID : Lab incorporation dream

LMM : Linear mixed models

M : Mean
N1 : Non-rapid eye movement sleep, stage 1
N2 : Non-rapid eye movement sleep, stage 2
N3 : Non-rapid eye movement sleep, stage 3
NREM : Non-rapid eye movement
n.s. : Not significant
PQ : Presence Questionnaire
REM : Rapid eye movement
SD : Standard deviation
SEM : Standard error of the mean
SoLID : Scoring of Lab incorporation dream
SPSS : Statistical Product and Service Solutions
SSQ : Stimulator Sickness Questionnaires
STAI : State-Trait Anxiety Inventory
STIM : Stimulation group
SWS : Slow-wave sleep
tACS : Transcranial alternating current stimulation
TMR : Targeted memory reactivation
VR : Virtual reality

*On ne peut bien décrire la vie des hommes
si on ne la fait baigner dans le sommeil
où elle plonge et qui, nuit après nuit, la contourne
comme une presqu'île est cernée par la mer.
Marcel Proust, Le Côté de Guermantes II : 384*

Remerciements

Je tiens à remercier plusieurs personnes sans qui cette thèse n'aurait pas été possible. J'aimerais d'abord et avant tout remercier mon superviseur, Tore Nielsen, qui est un mentor extraordinaire. Tore, merci de m'avoir accueilli dans ton laboratoire et de m'avoir fait confiance pendant toutes ces années. J'ai énormément appris de ton approche ouverte, rigoureuse et créative envers la science, qui continue de m'impressionner grandement. Merci pour tout l'enthousiasme et la curiosité que tu transmets à travers nos discussions et nos projets, ils ont été contagieux. C'était – et cela continue d'être – une belle et grande aventure dans le *Slumberland* et je t'en suis reconnaissante.

Le Laboratoire des rêves et des cauchemars est un lieu autour duquel gravitent des personnes extraordinaires. Mon parcours n'aurait pas été le même sans la présence d'amies et collègues qui ont été de réels mentors pour moi. Liza, je te suis immensément reconnaissante de m'avoir introduite à la science des rêves en tout premier lieu et, surtout, de continuer à m'inspirer à travers nos conversations, qui débordent naturellement sur toutes les autres charmantes et mystérieuses choses de la vie. Michelle, merci pour ton amitié, ton ouverture et tes innombrables conseils – je me sens choyée de pouvoir échanger, le jour comme la nuit, des idées, des rêves, du café instantané, et tout le reste, avec toi.

Je dois un immense merci à Tyna, le cœur du laboratoire – merci pour tes encouragements, ta constance et ta capacité unique à transformer l'abstrait en concret. Cloé, mon amie-soleil, je ne saurais comment te remercier pour ta présence, ta bonne humeur et ton écoute, qui m'ont maintenue saine pendant toutes ces années – il n'y a personne comme toi pour partager tous les rires et les soupirs du monde. Merci aussi à Louis-Philippe, pour ta bonne compagnie à travers les années; à Sébastien Saucier, pour apporter du renfort quand on en a le plus besoin. Une mention particulière à tous les étudiant.es qui ont participé aux projets, Arnaud Samson-Richer, Tomy Aumont, Julianne Chénier, Mo Pastor, Max-Antoine Allaire; merci pour votre curiosité et votre aide précieuse.

Un merci ~infini~ à Katerine Dennie-Marcoux, d'avoir accepté de plonger avec moi dans le monde de la réalité virtuelle et d'avoir généreusement donné de ton temps, de ton talent, et de ton univers merveilleux pour faire voler mes participants; merci aussi à Alexis Dionne pour ta pédagogie et ton génie mathématique; sans vous le projet n'aurait simplement pas été possible.

Merci encore à ceux qui, bien qu'ailleurs, donnent l'impression d'être ici, et qui ont rendu ces dernières années tellement plus amusantes et enrichissantes. Karen, pour ta présence lumineuse, tes idées bouillonnantes, et pour constamment m'ouvrir l'esprit sur les petites et grandes choses qui nous entourent. Remi, pour ta lucidité et pour créer des espaces où l'on peut ouvertement discuter, rêvasser, se plaindre et progresser. Et enfin, à toutes les autres personnes inspirantes qui ont été impliquées de près ou de loin dans mon parcours, Rachel Raider, Anne Monnier, Neus Ballester Roig, Sarah Schoch – j'ai appris beaucoup de vous.

Je remercie chaleureusement mon comité de parrainage, Julie Carrier et Stéphane Bouchard, de m'avoir encadré et soutenu au cours de mon doctorat. Merci à Wilfred Pigeon, qui m'a généreusement accueilli dans son laboratoire à Rochester. Et un énorme merci aux membres du jury, d'avoir accepté d'évaluer cette thèse et de participer à la discussion autour de ce travail.

Ce travail n'aurait pas été possible sans la présence et le soutien de mon entourage. Kev, merci pour ton amour et ton support quotidien, pour être venu t'installer au Québec pendant mes interminables études, et pour m'apporter confort et poésie à travers les saisons. Helena, pour être dans mes rêves et mes journées depuis le premier jour. Merci à ma mère, dont j'ai hérité une grande capacité à rêver et qui m'a appris à les raconter, et à mon père, dont la rigueur et la curiosité ne sont pas étrangères à mon goût pour la science; merci de m'avoir toujours soutenue peu importe le chemin que je devais prendre. Marie-Pier, pour ta relecture et tes mots toujours justes; Alex, pour tes jeux de mots nocturnes. Un clin d'œil à Nina et Jojo, pour leur profonde douceur et pour m'avoir laissé écrire chez eux dans le creux de la pandémie. Et merci encore à tou.tes les autres ami.e.s, votre amitié et vos encouragements m'ont suivie de près tout au long de ces années.

Finalement, je remercie les organismes qui ont aidé à subventionner mes études et mes projets de recherche : le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, la Fondation J.A. De Sève, la Dream Science Foundation et l'International Association for the Study of Dreams. Merci à l'équipe de la Revue Dire et à Brain Reach, de m'avoir appris et encouragée à partager la science au grand public; et à l'organisme « Thésèz-vous », d'avoir brisé la solitude et offert la structure dont j'avais besoin. Enfin, une pensée pour Poros, ses pins, ses chats et ses tempêtes de vent, qui m'ont guidée dans l'écriture.

Merci pour tout.

1 Introduction

Les rêves sont fondés sur la mémoire – ils sont la construction d'un monde multisensoriel vécu durant le sommeil, un monde tissé à partir de fragments de notre vécu, de notre expérience émotionnelle, cognitive et sensorielle. Pourtant, nous comprenons encore bien peu de choses sur la manière dont les rêves se construisent à partir de la mémoire et, en retour, comment ils contribuent à son développement. En revanche, la science du sommeil, en tant que phénomène physiologique plutôt qu'expérientiel, a progressé beaucoup plus rapidement sur certaines de ces questions. Plusieurs décennies de recherche montrent que le sommeil joue un rôle important dans la consolidation de la mémoire, c'est-à-dire le processus par lequel la mémoire à court terme est consolidée et intégrée dans le réseau de mémoire à long terme. Autant le sommeil lent que le sommeil paradoxal favoriseraient cette évolution et rétention de la mémoire : le sommeil lent ayant été davantage associé à la consolidation de la mémoire déclarative et le sommeil paradoxal à la consolidation de la mémoire procédurale et émotionnelle. Toutefois, les relations entre les rêves et ces processus de consolidation de la mémoire liés aux différents stades de sommeil demeurent largement inconnues. Néanmoins, plusieurs découvertes récentes sur les processus mnésiques ayant lieu durant le sommeil apportent des indices importants sur un possible rôle du rêve dans la mémoire. Une des plus importantes d'entre elles est la découverte que l'effet consolidateur du sommeil sur la mémoire repose, en partie, sur un mécanisme actif de réactivation neuronale (*neural replay*), selon lequel les traces de mémoire nouvellement formées sont réactivées durant le sommeil (ex. : Maquet et al., 2000; Wilson & McNaughton, 1994).

La découverte de ces réactivations de mémoire mène naturellement à la question du rêve. Bien qu'il soit encore méconnu si ce processus est perçu d'une quelconque manière par le dormeur, il a été suggéré que les rêves étaient, en partie, la manifestation consciente de ces réactivations de mémoire qui se font durant notre sommeil; tout comme ces dernières, les rêves sont souvent formés à partir de fragments de nos expériences récentes. Les « incorporations de mémoire » et les « sources de mémoire » des rêves pourraient ainsi être des indicateurs potentiels de « réactivations » de mémoire durant le sommeil. Quelques études montrent en effet un certain parallèle entre, d'une part, les types de mémoire incorporés dans les rêves de différents stades de sommeil et, de l'autre, les rôles de ces stades dans la consolidation de la mémoire. Par exemple, des études montrent que les rêves en sommeil lent sont plus épisodiques et incorporent des mémoires plus récentes, alors que les rêves en sommeil paradoxal sont de nature plus sémantique, comportent des sensations kinesthésiques plus intenses, et incorporent davantage

de mémoires distantes ou émotionnelles (ex. : Battaglia et al., 1987; Baylor & Cavallero, 2001; Cavallero et al., 1990; Nielsen, 2000). Une étude phénoménologique détaillée du contenu des rêves et de leurs sources de mémoire à différents moments de la nuit a ainsi le potentiel de nous informer sur les processus mnésiques ayant lieu durant le sommeil. Certaines études ont également montré que le fait de rêver à des éléments d'un apprentissage récent, et donc d'en « réactiver » le souvenir, serait associé à une meilleure rétention de celui-ci le lendemain (ex. : Wamsley et al., 2010b). Toutefois, ce rôle potentiel des rêves dans la consolidation des apprentissages demeure aujourd'hui difficilement reproductible et repose sur des études corrélationnelles.

Ainsi, bien que plusieurs études montrent une relation intime entre les processus mnésiques et les rêves, plusieurs questions demeurent sans réponse. Quels sont les facteurs qui régulent l'incorporation de la mémoire dans les rêves? De quelle manière cette incorporation de la mémoire est-elle modulée par les stades de sommeil et comment évolue-t-elle avec le temps? Comment ces expériences sont-elles incorporées dans les scénarios de rêves? Et finalement, les rêves ont-ils une fonction dans l'apprentissage et la mémoire? L'objectif général de cette thèse est ainsi d'évaluer si et comment le rêve est impliqué dans le contexte plus large du sommeil, de la mémoire et de l'apprentissage.

Nous utiliserons de nouvelles technologies et approches expérimentales pour influencer le sommeil et les rêves afin de mieux comprendre ces relations entre les rêves et les réactivations de mémoire, contribuant au domaine en plein essor d' « ingénierie du rêve » (Carr et al., 2020a). Une approche neurophénoménologique détaillant les incorporations de mémoire dans les rêves permettra en outre d'éclairer les mécanismes fondamentaux de la formation des rêves et leurs rôles dans le traitement de différents types de mémoire. Alors que les modèles théoriques supportant un rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire reposent principalement sur la mémoire déclarative, le rôle du sommeil dans le renforcement et l'évolution de la mémoire procédurale demeure à ce jour moins bien étudié. La présente thèse considérera ainsi à la fois la mémoire déclarative et procédurale dans leurs relations avec les rêves.

1.1 Structure globale de la thèse

Cette thèse est composée de trois études qui, ensemble, tenteront de clarifier les relations complexes entre les rêves et la mémoire.

La **première étude** vise à tester l'idée selon laquelle les rêves sont le reflet des réactivations de mémoire durant le sommeil et contribuent à la consolidation de nouveaux apprentissages. Pour

tester cette hypothèse – et pour aller au-delà des études corrélationnelles montrant un lien entre les rêves et l'apprentissage – nous avons utilisé un protocole permettant de biaiser, durant le sommeil, les réactivations de mémoire d'un apprentissage moteur pour observer leur impact sur les rêves dans les différents stades du sommeil. Bien que les réactivations neuronales se font normalement de manière spontanée durant le sommeil, des travaux récents suggèrent qu'elles peuvent être induites ou influencées de manière spécifique en réexposant un individu, durant son sommeil, à un stimulus préalablement associé à un apprentissage; un protocole appelé réactivation de mémoire ciblée (*targeted memory reactivation*; TMR). Nous combinons ce protocole à une tâche motrice complexe, soit une simulation de « vol » en réalité virtuelle, qui offre une expérience immersive et engageante qui est plus susceptible d'influencer les rêves. Nous évaluons l'impact d'un protocole de TMR, appliqué dans différents stades de sommeil, à la fois sur l'apprentissage moteur et sur le contenu des rêves lors d'une sieste matinale en laboratoire (article I). L'impact à un plus long terme de la TMR sur le contenu des rêves est également évalué jusqu'à 10 jours suivant l'expérience en laboratoire (article II).

Un objectif parallèle à la première étude était de démontrer que la réalité virtuelle est un outil méthodologique efficace pour influencer le contenu des rêves, et plus particulièrement dans ce cas-ci, le contenu kinesthésique des rêves. La possibilité de créer une expérience pré-sommeil suffisamment saillante pour pouvoir influencer le contenu des rêves vers une thématique particulière, par exemple rêver de voler, permet au moins deux avantages importants pour l'étude des relations rêve-mémoire. Premièrement, cela permet de clarifier les facteurs individuels (*qui rêve à l'expérience?*) et temporels (*l'effet persiste-t-il sur plusieurs jours?*) associés aux incorporations de mémoire. Deuxièmement, la possibilité d'induire un type de rêve spécifique permet de collecter un échantillon suffisamment important pour effectuer une analyse phénoménologique approfondie de ces incorporations (*comment l'expérience est-elle incorporée dans le rêve?*). Nous évaluons ainsi le potentiel de la réalité virtuelle à induire des rêves de vol chez les participants ainsi que les facteurs modulant l'incorporation de cette expérience dans les rêves sur plusieurs jours (article III).

La **deuxième étude** de cette dissertation vise à caractériser l'incorporation dans les rêves d'une source de mémoire autobiographique commune à tous les participants : le laboratoire lui-même. Le laboratoire de sommeil représente une opportunité unique d'étudier comment une expérience nouvelle, commune et standardisée à travers les protocoles de recherche est incorporée dans les rêves. De plus, le laboratoire est souvent incorporé de manière plus robuste et plus fréquente que d'autres tâches expérimentales utilisées spécifiquement pour étudier les rêves et la mémoire

(ex. : une tâche de réalité virtuelle). Le contexte du laboratoire peut ainsi à la fois être considéré comme un biais méthodologique important à l'étude des rêves en laboratoire que l'on doit reconnaître et neutraliser; et comme une opportunité de décortiquer comment une expérience nouvelle et pluridimensionnelle est traitée dans les rêves. Pour ces deux raisons, étudier le phénomène de rêver au laboratoire peut être pertinent pour la science des rêves et de la mémoire. Nous regardons de plus près ce phénomène à partir d'une grande base de données de rêves (528 rêves de 343 participants) collectés en laboratoire, qui inclut les participants de l'étude 1 (85 rêves de 85 participants), pour évaluer leurs caractéristiques phénoménologiques ainsi que divers facteurs individuels (ex. : anxiété) et temporels (ex. : stades de sommeil, facteurs circadiens) reliés à son occurrence (article IV).

La **troisième étude** de cette dissertation vise à mieux comprendre le décours temporel des sources de mémoire des rêves au cours d'une nuit de sommeil entière. Cette étude vise à dissocier la contribution des stades de sommeil et du temps de la nuit dans la représentation de différents types de mémoires (épisode, sémantique, prospective) dans les rêves en utilisant un protocole de réveils en série, c'est-à-dire en collectant les rêves dans tous les stades de sommeil (N1, N2, N3, REM) durant trois périodes de la nuit (début, milieu, fin). Ce protocole nous permet également d'évaluer quand et comment des sources de mémoire provenant de différentes expériences, par exemple du passé récent et lointain, se combinent dans les rêves au cours de d'une nuit de sommeil (article V).

Dans l'ensemble, le présent travail comporte trois études qui visent à 1) clarifier les liens entre les réactivations de mémoire, les rêves et la mémoire procédurale à l'aide de stimuli auditifs conditionnés présentés durant différents stades de sommeil (**étude 1 : article I et II**); 2) démontrer plus globalement que le contenu des rêves peut être influencé par une expérience immersive pré-sommeil et préciser comment et sous quelles conditions cette expérience est incorporée dans les rêves (**étude 1 : article III**); 3) évaluer quand et comment le contexte même de l'étude – le laboratoire de sommeil – est incorporé dans les rêves et peut nous informer sur les processus mnésiques ayant lieu dans les rêves (**étude 2 : article IV**); et 4) dissocier les effets des stades de sommeil et du temps de la nuit dans le décours temporel des sources de mémoire des rêves au cours d'une nuit de sommeil (**étude 3 : article V**).

Dans les sections suivantes, je vais d'abord décrire la manière dont le sommeil est structuré chez l'humain et comment les rêves se situent en relation aux différents stades de sommeil. Je vais ensuite réviser les modèles décrivant le rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire. Je montrerai comment les stades de sommeil sont impliqués dans les différents systèmes de

mémoire chez l'humain, en discutant à la fois de la mémoire procédurale (étude 1) et épisodique (études 2 et 3). Je présenterai ensuite différents types d'études qui appuient (ou non) l'hypothèse que les rêves contribuent à la consolidation de la mémoire. Finalement, je discuterai des différentes approches expérimentales dans l'étude des rêves qui seront utilisées dans cette dissertation, en mettant l'accent sur la manière dont les stimulations sensorielles, incluant la TMR, peuvent être incorporées dans les rêves et sur l'impact de stimulations pré-sommeil, incluant la réalité virtuelle et le laboratoire, sur le contenu des rêves. L'objectif global de cette dissertation est ainsi d'étudier les réactivations de mémoire dans les rêves des différents stades du sommeil pour mieux comprendre leur rôle dans la consolidation de la mémoire, notamment dans l'apprentissage procédural et la mémoire épisodique, ainsi que d'apprécier quels facteurs régulent et influencent ces processus mnésiques dans les rêves. Des méthodes innovatrices de réalité virtuelle, de stimulations sonores et de réveils en série sont utilisées afin d'étudier de manière empirique ces incorporations de mémoire dans les rêves.

1.2 Sommeil et rêves

1.2.1 Neurophysiologie du sommeil

1.2.1.1 Découverte d'un sommeil actif

Il est aujourd'hui reconnu que le sommeil est instrumental à bon nombre de fonctions physiologiques, cognitives et émotionnelles. D'abord, le sommeil joue un rôle central dans plusieurs activités somatiques nécessaires à la restauration et au bon fonctionnement du corps, telles que la sécrétion de l'hormone de croissance (Van Cauter & Plat, 1996), une activation de la réponse immunitaire (Besedovsky et al., 2012) et le maintien de l'homéostasie métabolique (Knutson et al., 2007); ainsi qu'au développement et à la santé du cerveau, tels que la maturation du système nerveux central (Marks et al., 1995), la plasticité cérébrale (Almeida-Filho et al., 2018; Dang-Vu et al., 2006) et le nettoyage des déchets métaboliques par le système glymphatique (Zielinski et al., 2016). Le sommeil semble aussi crucial pour diverses fonctions cognitives, incluant la consolidation et la transformation de la mémoire (Diekelmann & Born, 2010; Stickgold & Walker, 2013), le traitement et la régulation des émotions (Nielsen & Levin, 2007; Payne & Kensinger, 2010; Walker & van der Helm, 2009), la capacité à réfléchir de manière créative et d'avoir de nouvelles perspectives sur nos expériences (Carr & Nielsen, 2015; Lewis et al., 2018; Malinowski & Horton, 2015; Stickgold & Walker, 2004), ainsi que la restauration des fonctions

cognitives, telles que l'attention, la vigilance et la prise de décision (Harrison & Horne, 2000; Lim & Dingus, 2008).

D'un point de vue extérieur, pourtant, le sommeil se manifeste tout autrement : diminution du mouvement, baisse de la réponse aux stimuli externes, perte de contrôle moteur et cognitif, et altération de la conscience. Ce manifeste arrêt des fonctions comportementales et cognitives lui a longtemps valu sa comparaison à un état de néant, de passivité; le *frère jumeau de la mort*, disait Homère. La manière dont le sommeil est conceptualisé a toutefois changé radicalement lors de la découverte du sommeil paradoxal, attribuée à Aserinsky et Kleitman, qui documentèrent en 1953 l'arrivée périodique d'impressionnants mouvements oculaires rapides durant le sommeil coïncidant avec une activité cérébrale rapide et un rappel de rêves élevé. Dans la même période, Michel Jouvet observait chez les chats que ces marqueurs d'une activation du système nerveux central durant le sommeil contrastaient avec une atonie musculaire généralisée (Jouvet, 1962). Ces découvertes étaient un premier pas vers la compréhension de la nature complexe, active et hétérogène du sommeil plutôt que la nature passive et homogène qui lui était souvent attribuée. Cela inspira non seulement tout un champ de recherche empirique sur la neurophysiologie du sommeil qui continue de croître aujourd'hui, mais également sur les rêves et leurs corrélats physiologiques.

1.2.1.2 Mesures neurophysiologiques du sommeil

La mesure standard pour enregistrer différentes variables physiologiques du sommeil chez l'humain est la polysomnographie, qui comporte au minimum l'électroencéphalographie (EEG), l'électrooculographie (EOG) et l'électromyographie (EMG), mais qui est souvent aussi accompagnée d'électrocardiographie (ECG) et de mesures respiratoires (ex. : canules nasales). La combinaison de ces différents signaux permet de capter la complexité du sommeil avec les changements corporels et cérébraux qui l'accompagnent.

Le sommeil est structuré en différents stades qui se succèdent de manière cyclique au cours d'une nuit. Typiquement, le sommeil est séparé en deux grandes catégories : le sommeil paradoxal, ou *rapid eye movement (REM) sleep*, et le sommeil lent, ou *non-rapid-eye movement (NREM) sleep*. Le sommeil lent se sous-divise lui-même en 3 stades, soit l'endormissement (stade N1), le sommeil lent léger (stade N2) et le sommeil lent profond (stade N3) selon les critères actuels de l'*American Academy of Sleep Medicine – AASM* (Berry et al., 2012). Typiquement, un cycle de sommeil dure environ 90 minutes et se déploie selon un ordre prévisible, alternant entre le sommeil lent léger, le sommeil lent profond et le sommeil paradoxal.

La période d'endormissement (stade N1) marque la transition entre l'éveil et le sommeil. C'est un état caractérisé chez plusieurs par des mouvements lents (« roulements ») des yeux, une diminution marquée des ondes cérébrales alpha (8-12 Hz) dans les régions occipitales, et l'apparition de fréquences mixtes de plus en plus synchronisées, telles que les ondes thêta (4-8 Hz). C'est un état de sommeil très léger et facilement réversible vers l'éveil. En fait, plusieurs dormeurs, lorsque réveillés en stade N1, ne considèrent pas avoir été endormis (Stephan et al., 2021), soulignant la nature hybride ou transitoire de cet état.

S'ensuit le sommeil lent léger, qui marque le début du sommeil « véritable » et qui constitue près de la moitié d'une nuit de sommeil. Lors de ce stade, le tonus musculaire diminue et les mouvements oculaires sont presque absents. Au niveau de l'EEG, l'activité est plus synchronisée que celle du stade N1 et deux marqueurs physiologiques distincts du stade N2 apparaissent : les complexes K et les fuseaux de sommeil. Les complexes K sont des ondes biphasiques uniques de grande amplitude ($>75\mu\text{V}$) qui surviennent spontanément en stade N2, mais qui peuvent également être provoquées par un stimulus extérieur, tel qu'un son. Un rôle de protection du sommeil leur a été attribué (Halász, 2005). Les fuseaux de sommeil sont des bouffées d'activité oscillatoire thalamo-corticale de 10-16 Hz d'une durée de 0.5 – 3 sec et survenant de manière périodique, en moyenne 2 fois par minute (Purcell et al., 2017), en sommeil lent léger et profond. Les fuseaux pourraient également jouer un rôle protecteur contre les stimuli sensoriels susceptibles de perturber le sommeil (Dang-Vu et al., 2011; Yamadori, 1971). Ces oscillations ont été largement étudiées dans le contexte d'habiletés cognitives (ex. : Bódizs et al., 2005; Fogel & Smith, 2011; Schabus et al., 2006) et leur rôle dans la consolidation et la réactivation de la mémoire sera traité plus en détail dans la section 1.3.2.2.1.

Ensuite, le sommeil lent profond se définit par une activité largement synchrone des neurones qui est à la base des ondes lentes de large amplitude ($>75\mu\text{V}$), ou de l'activité delta (1-4 Hz), occupant au minimum 20% d'une époque d'enregistrement (typiquement de 30 sec). Le tonus musculaire est faible et les mouvements oculaires demeurent absents. Une plus grande activité du système nerveux autonome parasympathique se manifeste par une diminution des rythmes cardiaque et respiratoire et par une diminution de la pression sanguine (Bonnet & Arand, 1997; Rasch et al., 2007b).

Finalement, le cycle se termine avec une période de sommeil paradoxal, qui est caractérisé par des bouffées phasiques de mouvements oculaires rapides, une activité cérébrale désynchronisée de faible amplitude ainsi qu'une atonie musculaire provenant d'une inhibition pontique. On y retrouve également de brèves contractions musculaires (*twitches*), un engorgement vasculaire

des organes génitaux, un rythme respiratoire et cardiaque relativement plus rapide et irrégulier ainsi qu'une activité onirique riche. Le « paradoxe » éponyme de ce stade provient du fait qu'il existe, d'une part, un sommeil très actif (activité EEG désynchronisée relativement similaire à l'éveil, mouvements des yeux amples et rapides, présence de rêves vifs); et, de l'autre part, un sommeil manifestement profond (paralysie presque totale des muscles squelettiques volontaires et un seuil élevé de réponse aux stimuli extérieurs). Le sommeil paradoxal peut à son tour être séparé en des composantes toniques et phasiques; celles phasiques étant caractérisées par une activation du système sympathique avec, par exemple, des mouvements oculaires rapides, des contractions brèves des muscles de l'oreille moyenne et des muscles squelettiques ainsi qu'une plus grande variabilité cardiaque, alors que le sommeil paradoxal tonique est composé de segments plus longs et plus « calmes » entre ces périodes phasiques (Simor et al., 2020).

Cette succession à travers les quatre stades de sommeil se répète environ de 5 à 6 fois durant une nuit typique de sommeil, selon un rythme ultradien (c'est-à-dire qui se répète plusieurs fois au sein d'une journée). Une influence circadienne (c'est-à-dire notre rythme intrinsèque qui oscille sur environ une journée) ainsi qu'une pression homéostatique pour le sommeil affectent également la distribution des stades de sommeil au cours de la nuit. Le sommeil lent profond est particulièrement prévalent en début de nuit et se dissipe au cours de la nuit, alors que les périodes de sommeil paradoxal s'allongent à chaque cycle de sommeil et sont à leur plus intense en fin de nuit. En effet, les premières études explorant le lien entre le sommeil et la consolidation de la mémoire privaient les participants de la première ou de la seconde moitié d'une nuit de sommeil pour étudier indirectement les rôles des stades de sommeil lent profond et de sommeil paradoxal, respectivement (voir section 1.3.2.1) (ex. : Plihal & Born, 1997).

Les études utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ou la tomographie par émission de positons (TEP) ont montré un patron d'activité cérébrale particulier au sommeil paradoxal. On y observe une augmentation de l'activité dans les aires visuelles extrastriées, le cortex médian préfrontal, les aires limbiques (amygdale, hippocampe, cortex cingulaire antérieur, insula), le cervelet, le thalamus et le tronc cérébral, ainsi qu'une diminution de l'activité dans les régions frontales, notamment le cortex préfrontal dorsolatéral, dans le cortex cingulaire postérieur, le précunéus et le cortex visuel primaire (Braun et al., 1997; Maquet et al., 1996; Nofzinger, 2005). Certains ont suggéré que ce patron d'activité cérébrale correspondait à différentes qualités retrouvées dans les rêves. Par exemple, la diminution de l'activité des régions préfrontales expliquerait la bizarrerie, la perte de métaconscience, certaines limites cognitives ou les changements abrupts de scènes qui peuvent avoir lieu dans les rêves; alors qu'une activation

du cervelet pourrait être associée à la présence de rêves typiques, tels que tomber ou voler (Hobson et al., 2000; Maquet et al., 2005; Schwartz & Maquet, 2002). Par contraste, en sommeil lent, on observe une baisse d'activité générale par rapport à l'éveil, correspondant également à une diminution du rappel et de la complexité des rêves (voir section 1.2.2.1).

Il est à noter que les méthodes d'imagerie cérébrale traditionnelles chez l'humain ne captent pas d'autres changements neurophysiologiques majeurs, tels que la fluctuation des niveaux de neurotransmetteurs selon les stades de sommeil. Lors du sommeil lent, les activités cholinergique et aminergique (ex. : sérotonine, norépinephrine, histamine) sont largement diminuées par rapport à l'éveil, alors que durant le sommeil paradoxal, l'activité cholinergique est élevée et l'activité aminergique est à son plus bas. D'autres changements physiologiques ont également été associés aux différentes périodes de sommeil, tels que le niveau de cortisol qui augmente au cours de la nuit ou la température corporelle qui tend à diminuer davantage à chaque période de sommeil lent profond (Harding et al., 2020). Certaines de ces variations hormonales et neurochimiques ont été considérées dans les théories sur la consolidation de la mémoire (ex. : Diekelmann & Born, 2010; Feld & Born, 2019; Lewis & Durrant, 2011; Lewis et al., 2018; Payne & Nadel, 2004) et sur la production des rêves (ex. : Hartmann, 2007; Hobson & McCarley, 1977; Hobson et al., 2000; Payne, 2010; Zadra & Stickgold, 2021), mais la difficulté à quantifier certaines de ces mesures au sein d'études expérimentales chez l'humain fait en sorte que leur impact sur la mémoire et les rêves demeure largement sous-étudié.

Finalement, bien que les stades de sommeil soient définis en des catégories finies, dans ce cas-ci déterminées par l'AASM, plusieurs études montrent l'existence d'états plus fluides et mixtes entre les différentes composantes du sommeil. Par exemple, les ondes lentes peuvent avoir lieu de manière locale en sommeil paradoxal (Bernardi et al., 2019; Funk et al., 2016) ou à l'éveil (Andrillon et al., 2019; Vyazovskiy et al., 2011); des mouvements oculaires lents peuvent être observés en sommeil paradoxal (Pizza et al., 2011) et plusieurs composantes du sommeil paradoxal (ex. : atonie musculaire, activation sympathique) peuvent apparaître de manière progressive et ainsi se retrouver en bordure des stades de sommeil lent (Nielsen, 2000). De plus, plusieurs phénomènes ou troubles du sommeil avec une composante onirique semblent être issus d'états hybrides entre l'éveil et les différents stades de sommeil, tels que les rêves lucides, la paralysie du sommeil, le trouble comportemental en sommeil paradoxal (TCSP), le somnambulisme et les terreurs nocturnes (Castelnovo et al., 2016; Desjardins et al., 2017; Peever et al., 2014; Solomonova, 2018; Voss et al., 2009). Ces états transitoires, locaux ou hybrides ne sont donc pas pleinement appréciés par l'utilisation de critères distinguant les stades de sommeil

de manière catégorique – l'utilisation de mesures plus graduelles (microstructure du sommeil, analyses spectrales, connectivité cérébrale, phénoménologie) est toutefois en vogue en science et médecine du sommeil.

1.2.1.3 Régulation du sommeil : pression homéostatique et rythme circadien

Le sommeil est régulé par différents mécanismes. Le modèle à deux processus (*two process model*) est l'un des modèles les plus influents proposant que le besoin de sommeil – et son intensité – dépend principalement de l'interaction entre deux processus : le processus homéostatique et le processus circadien (Borbély, 1982; Daan et al., 1984).

Le processus homéostatique décrit le besoin ou « pression de sommeil » qui s'accumule avec le temps passé éveillé et qui se dissipe avec le temps passé endormi. L'intensité de la pression homéostatique peut être mesurée indirectement par l'activité à ondes lentes lors du sommeil, qui est plus élevée lorsque la pression est plus élevée, et qui diminue au cours d'une période de sommeil (ex. : Dijk et al., 1987; Dijk et al., 1990).

Le processus circadien, quant à lui, consiste en notre horloge interne qui dicte la propension à l'éveil oscillant sur une période d'environ 24 heures. Ce rythme endogène prend principalement origine dans les noyaux suprachiasmatiques de l'hypothalamus antérieur et régule l'activité de plusieurs processus physiologiques, tels que la température corporelle et la sécrétion de mélatonine et de cortisol (Czeisler & Buxton, 2017). Malgré qu'il soit endogène, ce rythme peut être synchronisé avec l'environnement pour rester en phase avec le cycle jour-nuit de 24 heures grâce à des indicateurs temporels externes (*zeitgebers*). La lumière est le principal synchronisateur du rythme circadien, mais d'autres signaux, comme la température, l'ingestion de repas et les interactions sociales, influencent également ces rythmes (Sharma & Chandrashekar, 2005).

Le sommeil paradoxal est modulé à la fois par la phase du rythme circadien et par les processus homéostatiques (ex. : Lee et al., 2009; Park & Weber, 2020; Wurts & Edgar, 2000). Les rythmes circadiens modulent le sommeil paradoxal de manière à ce que sa propension soit plus élevée lors de la phase ascendante de la courbe de température corporelle (Czeisler et al., 1980a; Czeisler et al., 1980b). Le sommeil paradoxal est ainsi généralement de plus longue durée et les mouvements oculaires rapides de plus haute densité lors des heures matinales, dans les cas où l'horloge biologique est alignée au cycle jour-nuit (Czeisler & Buxton, 2011; Witzchenhausen et al., 2001). Le sommeil paradoxal est également modulé par le processus homéostatique, étant plus élevé à la fin d'une période de sommeil lorsque la pression pour le sommeil est plus basse, et ce,

peu importe la phase circadienne (Khalsa et al., 2002; Takahashi & Atsumi, 1997). Des « rebonds » de sommeil paradoxal sont également observés suite à une privation sélective de ce stade (Ocampo-Garcés et al., 2000; Park & Weber, 2020). Les rythmes circadiens peuvent aussi moduler la microstructure du sommeil lent (Bódizs et al., 2022). Par exemple, les fuseaux de sommeil sont plus denses et ont une fréquence plus basse durant l'acrophase de sécrétion de mélatonine (Knoblauch et al., 2003) et durant le nadir de la température corporelle (Wei et al., 1999), correspondant au milieu d'une nuit habituelle. L'influence de ces deux processus sur la fréquence et le contenu des rêves est discutée dans la section 1.2.2.2.

Résumé 1.2.1 En somme, le sommeil est un état multiple qui est organisé de manière prévisible et cyclique en quatre stades de sommeil différents. Ces stades ont des marqueurs physiologiques distincts au niveau de l'activité cérébrale, des mouvements oculaires, de l'activité motrice, ainsi que des systèmes autonomes et neurochimiques. Ces marqueurs peuvent être enregistrés par différentes techniques, incluant la polysomnographie et d'autres méthodes d'imagerie cérébrale fonctionnelle. Les périodes d'éveil et de sommeil, ainsi que l'architecture et la microstructure du sommeil, sont également modulées par des processus homéostatiques et circadiens.

1.2.2 La place du rêve dans le sommeil

Le moment durant lequel les rêves ont lieu au cours d'une nuit de sommeil, ainsi que leur contenu, varient selon les stades de sommeil et le temps de la nuit. La place du rêve dans le sommeil avait déjà été mise en évidence par des études empiriques effectuées dès la fin du 19^e siècle, soit avant l'arrivée de méthodes d'enregistrement de l'activité cérébrale telle que l'EEG, par des chercheurs comme Mary Whiton Calkins et Sante de Sanctis (Zadra & Stickgold, 2021). Ceux-ci conclurent que les rêves étaient présents, mais moins fréquents, durant la première moitié de la nuit lors d'un sommeil plus « profond », plus vifs en fin de nuit lors d'un sommeil moins profond et plus fréquents lors de la présence d'une respiration irrégulière, anticipant ainsi ce qui a été confirmé plus tard avec des techniques d'enregistrement polysomnographique. En effet, le rêve a d'emblée été associé au sommeil paradoxal dès la découverte de ce stade, les premières études montrant qu'environ 74-80% des réveils en sommeil paradoxal menaient à un rappel de rêve, contre seulement 7-17% en sommeil lent (Aserinsky & Kleitman, 1953; Dement & Kleitman, 1957). Les travaux de Jouvét montrèrent qu'un modèle de chat sans atonie musculaire durant le sommeil paradoxal présentait des comportements complexes lors de ce stade – tels que poursuivre une proie imaginaire, cambrier le dos ou faire sa toilette – ce que Jouvét appela des « comportements oniriques », car ils semblaient mettre en acte des rêves (Jouvét, 1962, 1979b).

Le sommeil paradoxal a dès lors été considéré comme le substrat biologique des rêves, se faisant parfois appeler « le stade des rêves ».

Conséquemment, plusieurs théories ou hypothèses sur les mécanismes fondamentaux des rêves sont directement issues de connaissances sur la neurophysiologie du sommeil paradoxal. L'hypothèse de balayage (*scanning hypothesis*) en est un exemple, suggérant que les mouvements oculaires rapides caractéristiques du sommeil paradoxal reflètent directement le regard du rêveur observant son rêve (Arnulf, 2011; Dement & Kleitman, 1957; Senzai & Scanziani, 2022) – cette hypothèse ayant toutefois été contestée (Jacobs et al., 1972; Moskowitz & Berger, 1969; Zhou & King, 1997). L'hypothèse d'activation-synthèse d'Hobson & McCarley (1977), l'une des théories les plus popularisées sur les rêves et ayant dramatiquement changé la manière de les conceptualiser à l'époque, est directement basée sur l'idée d'une équivalence entre le sommeil paradoxal et le rêve. Le modèle est largement inspiré de recherches chez les animaux montrant que, durant le sommeil paradoxal, les noyaux cholinergiques du pont ont des projections au thalamus et au cortex, incluant les aires corticales visuelles. Hobson suggère alors que les rêves sont issus de la tentative du néocortex à interpréter ces projections ascendantes en construisant (ou « synthétisant ») un récit à partir de ces informations pontiques largement aléatoires. Finalement, d'autres modèles et recherches se sont basés sur le sommeil paradoxal pour expliquer certains aspects fondamentaux des rêves (ex. : Fosse, 2000; Fox et al., 2013; Nielsen, 2000).

Aujourd'hui, les études continuent de montrer de manière robuste que la fréquence de rappel de rêves est particulièrement élevée en sommeil paradoxal, soit plus de 80% (Nielsen, 2000), suggérant que la neurophysiologie de ce stade offre les conditions optimales pour la production de rêves vifs et complexes et/ou pour les processus cognitifs nécessaires à son rappel. Toutefois, il est également bien établi qu'une activité onirique peut avoir lieu en n'importe quel stade de sommeil (Foulkes, 1962; Nielsen, 2000) et que l'expérience subjective du rêve est dissociable de la neurophysiologie du sommeil paradoxal (Solms, 2000). En effet, des rêves peuvent être rapportés durant l'endormissement, lors de réveils en sommeil lent léger et même en sommeil lent profond.

Les travaux de Foulkes (1962) ont montré que le fait de poser la question « *vous souvenez-vous d'un rêve?* » au réveil des participants menait à des taux de rappel de rêves particulièrement bas en sommeil lent, car plusieurs participants auraient la notion préétablie que les rêves doivent être de longs récits narratifs et complexes. En changeant la question pour un concept beaucoup plus général, soit « *détaillez toute activité mentale que vous avez eue avant le réveil* », il est devenu

clair qu'une grande variété d'expérience mentale existait dans les autres stades de sommeil, montant le taux de rappel de rêves à 70% en sommeil lent. Cette formulation plus générale permet de capter des expériences qui se rapprochent de la pensée (ex. : *je pensais à une conversation que j'ai eue hier*), ou qui sont purement émotionnelles ou sensorielles sans images oniriques spécifiques (ex. : *j'avais une forte impression de vertige pour une raison quelconque*). Cette définition plus libérale du rêve est celle qui sera utilisée dans le travail présent et sera particulièrement importante pour l'étude 2, où le fait de rêver au laboratoire peut parfois se manifester sous la simple pensée d'être éveillé dans le lit, ce qu'une définition plus restreinte du rêve risquerait de ne pas capter. De manière plus globale, cette définition permet de faire le pont entre la science des rêves et divers troubles du sommeil, tels que le somnambulisme (Oudiette et al., 2009; Ugucioni et al., 2013), le TCSP (Arnulf, 2019; Blumberg & Plumeau, 2016), l'insomnie paradoxale (Feige et al., 2018) et la paralysie du sommeil (Cheyne, 2005; Solomonova, 2018), qui peuvent tous contenir des activités oniriques variées.

Toutefois, un lien privilégié entre le sommeil paradoxal et la richesse des rêves ne peut être ignoré. Outre la fréquence de rappel, plusieurs autres différences qualitatives existent entre les rêves provenant des différents stades de sommeil. Ces différences se manifestent sur plusieurs fronts, entre autres : longueur, structure narrative, émotions, contenu sensorimoteur, bizarrerie, ancrage spatio-temporel, lucidité, clarté de rappel et contenu mnésique. L'étude des variations du contenu onirique au cours d'une nuit de sommeil a été grandement informative pour la compréhension des mécanismes sous-jacents à la production du rêve et a également guidé l'élaboration de différentes théories sur les processus mnésiques durant le sommeil (ex. : Smith, 2010; Stickgold et al., 2001; Wamsley & Stickgold, 2011). Dans les prochaines sections, j'aborderai certaines particularités des rêves provenant des différents stades de sommeil; les caractéristiques concernant les processus mnésiques dans les rêves seront toutefois abordées plus en détail dans la section 1.4.

1.2.2.1 Les rêves dans les différents stades de sommeil

1.2.2.1.1 *Les rêves en sommeil paradoxal*

L'étude pionnière de Foulkes (1962) – démontrant le biais méthodologique sur la question du rappel de rêves en sommeil lent – a aussi mis en évidence des différences entre les rêves des différents stades de sommeil. Les rapports obtenus en sommeil paradoxal montraient une plus grande implication du rêveur dans les dimensions affectives, visuelles et physiques et étaient globalement plus élaborés que les rapports en sommeil lent, ces derniers étant plus conceptuels

et s'apparentant davantage à la pensée. Les rêves en sommeil paradoxal étaient également moins clairement reliés à la vie éveillée que ceux des stades N2 ou N3 (voir section 1.4.2 pour une discussion plus détaillée). Dans une étude à domicile, Stickgold et al. (1994) a rapporté que la longueur médiane des récits de rêves en sommeil paradoxal était de 148 mots alors que celle des rêves en sommeil lent était de 21 mots – cette différence marquée de longueur semble être l'une des distinctions oniriques les plus persistantes entre les stades de sommeil et témoigne de la richesse particulière des rêves en sommeil paradoxal. Plusieurs autres études ont confirmé ces résultats et ont en outre montré que les rêves en sommeil paradoxal étaient plus perceptuels, hallucinatoires, émotionnels, dramatiques et sociaux que les rêves en sommeil lent (voir revues de littérature, Hobson et al., 2000; Nielsen, 2000). Une distinction dans le style d'interactions sociales semble aussi exister; les interactions agressives étant plus caractéristiques du sommeil paradoxal alors que les interactions amicales sont plus caractéristiques du sommeil lent (McNamara et al., 2005).

L'unicité des rêves en sommeil paradoxal se manifeste également par la présence presque exclusive de certains phénomènes oniriques intenses, tels que les rêves lucides et les cauchemars. Les rêves lucides, c'est-à-dire un rêve durant lequel le rêveur est conscient d'être en train de rêver, sont beaucoup plus prévalents en sommeil paradoxal que dans les autres stades de sommeil (Baird et al., 2019). Les rêveurs lucides rapportent des expériences souvent vives et intenses au plan perceptuel, qui sont accompagnées d'un accès partiel à certaines capacités cognitives normalement diminuées dans les rêves, telles qu'un contrôle volitionnel de soi et de l'environnement, une attention dirigée et parfois un accès à la mémoire de sa vie éveillée (LaBerge, 1990, 2015). Les cauchemars sont des rêves dysphoriques caractérisés par des imageries troublantes et des émotions négatives intenses qui peuvent causer le réveil du rêveur – le critère du réveil étant parfois utilisé en recherche pour les distinguer des mauvais rêves qui sont généralement moins émotionnellement intenses que les cauchemars (Zadra et al., 2006). Ces expériences vives et intenses sont possiblement directement associées à la neurophysiologie du sommeil paradoxal. Par exemple, la hausse de l'activité limbique observée lors de ce stade pourrait soutenir des scénarios oniriques empreints d'émotions vives tels que vus dans les cauchemars ou d'autres rêves émotionnellement saillants. La vivacité des rêves ainsi que la présence de cauchemars peuvent également être amplifiées dans des conditions où la pression pour le sommeil paradoxal est particulièrement forte, par exemple suite à une privation de sommeil paradoxal (Nielsen et al., 2005) ou lors du sevrage de certaines substances, tel que le cannabis, qui provoque un rebond de sommeil paradoxal (Allsop et al., 2011; Schierenbeck et al., 2008). De manière similaire, les rêves lucides peuvent être facilités en augmentant le niveau

cérébral d'acétylcholine, un neurotransmetteur normalement élevé en sommeil paradoxal, par la prise d'inhibiteurs de l'acétylcholinestérase (LaBerge et al., 2018).

Une autre preuve supportant un lien étroit entre l'expérience onirique et le sommeil paradoxal provient d'études montrant que certains attributs du rêve peuvent fluctuer au sein même d'une période de sommeil paradoxal selon sa durée ou son intensité. Par exemple, la longueur des rapports de rêve fluctue de manière sinusoïdale avec le temps passé en ce stade, les rêves étant plus courts au début et à la fin de la période de sommeil paradoxal, et plus longs dans le milieu de la période. La tendance opposée a été montrée en sommeil lent, les rapports étant plus longs au début et à la fin de la période (soit plus près des périodes de sommeil paradoxal) et plus courts au centre de la période de sommeil lent (Nielsen, 2010; Stickgold et al., 1994). Quelques études ont également montré des différences entre les rêves en sommeil paradoxal phasique, considéré comme étant un sommeil paradoxal plus « actif », et ceux en sommeil paradoxal tonique. Par exemple, lors de réveils durant une bouffée de mouvements oculaires rapides, les rêves sont plus visuelles (Molinari & Foulkes, 1969), sont plus actifs et ont un plus haut sentiment d'auto-participation (*self-participation*); alors que les rêves en sommeil paradoxal tonique feraient place à plus d'élaboration cognitive, c'est-à-dire contenant des actions telles que penser, interpréter, verbaliser ou expliquer, de manière similaire à ce qui est retrouvé dans les rêves en sommeil lent (Berger & Oswald, 1962; Bosinelli et al., 1974; William Dement & Edward A Wolpert, 1958; Firth & Oswald, 1975; Pivik, 1991). En bref, ces études sont cohérentes avec l'idée que certains attributs clés du sommeil paradoxal (patron d'activité cérébrale particulier, mouvements oculaires, niveau d'acétylcholine) soient impliqués dans la qualité émotionnelle, immersive et visuelle des rêves. Dans l'étude 1, nous nous intéresserons particulièrement aux aspects immersifs et corporels des rêves de sommeil paradoxal; ainsi qu'aux aspects émotionnels et de lucidité des rêves de vol. Dans l'étude 2, nous nous intéresserons également aux aspects socio-émotionnels des incorporations du laboratoire dans les rêves.

1.2.2.1.2 Les rêves en sommeil lent

Comme rapporté plus haut, les rêves en sommeil lent sont généralement plus courts et plus fragmentés, contiennent moins de contenu perceptuel et sensoriel, sont moins intenses émotionnellement et moins immersifs, mais sont plus réalistes et cognitifs, plus statiques et incorporent davantage des souvenirs récents et épisodiques que les rêves en sommeil paradoxal (Foulkes, 1962; Hobson et al., 2000; Nielsen, 2000). Les rapports de rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal peuvent en fait être discriminés par des juges avec des taux de précision de

plus de 90% (Antrobus, 1983; Monroe et al., 1965) – cependant, un certain nombre de rêves en stade N2 auraient une qualité onirique similaire à ceux des rêves en sommeil paradoxal, et n'en seraient donc pas distinguables, surtout en fin de nuit. De plus, bien que certaines différences entre les rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal tendent à s'affaiblir lorsque les analyses contrôlent pour la longueur du récit, plusieurs distinctions persistent, telles qu'une plus grande représentation de soi, d'imagerie motrice et d'intensité émotionnelle dans les rêves en sommeil paradoxal (Antrobus, 1983; Foulkes & Schmidt, 1983; Nielsen, 2010).

Il est à noter que parmi les stades de sommeil lent, ce sont les rêves en stade N1 et N2 qui ont été le plus étudiés. En fait, à l'instar du sommeil paradoxal qui est parfois utilisé comme *proxy* pour le rêve, le sommeil lent profond a souvent été utilisé comme *proxy* pour étudier l'absence d'expérience consciente (ex. : Baars, 2005). Pourtant, les études montrent que des expériences oniriques auraient lieu dans plus de 50% des réveils en sommeil lent profond (Nielsen, 2000). Il a été avancé que même en l'absence de rêves ou d'activité mentale, d'autres expériences conscientes sans contenu ni représentation de soi peuvent persister durant le sommeil lent profond – de telles expériences sont rapportées, par exemple, par des personnes expérimentées en méditation qui cultivent l'attention et la méta-conscience et qui rapportent être témoins de leur sommeil en l'absence d'imageries ou de pensées oniriques (Windt et al., 2016). Une expérience subjective de pure temporalité (Windt, 2015b), c'est-à-dire l'expérience du temps qui passe, ou encore le simple sentiment d'être en vie (Thompson & Windt, 2015), pourrait également consister en des formes minimales de phénomènes conscients lors du sommeil lent profond.

Finalement, d'autres phénomènes oniriques ont lieu majoritairement en sommeil lent profond lors du premier tiers de la nuit, tel que l'expérience mentale accompagnant les épisodes de somnambulisme ou celles de terreurs nocturnes. Oudiette et al. (2009) ont montré qu'une activité mentale brève, désagréable, constituée souvent d'une unique scène visuelle accompagnait les épisodes de somnambulisme et de terreurs nocturnes chez 71% des patients consultés. Ces scènes oniriques correspondent en outre avec le comportement observé chez les somnambules, suggérant que le somnambulisme représente en partie la mise en acte de l'activité onirique durant le sommeil lent profond. Les terreurs nocturnes, quant à elles, sont des éveils abrupts en sommeil lent profond au cours desquels une terreur et une panique extrêmes sont associées à une vocalisation intense et à une grande activation autonome (Fisher et al., 1974a; Fisher et al., 1974b; Ohayon et al., 1999). Bien qu'une amnésie partielle ou totale de l'épisode caractérise les terreurs nocturnes et que celles-ci ne soient pas accompagnées de rêves élaborés, tout au plus de quelques images isolées, cette parasomnie montre que l'expérience d'émotions fortes et

intenses n'est pas unique au sommeil paradoxal, mais peut également être supportée, du moins dans certaines situations cliniques, par le sommeil lent profond.

1.2.2.1.3 Les rêves durant l'endormissement

Bien que le stade N1 fasse officiellement partie des stades de sommeil lent, l'étude de ses caractéristiques phénoménologiques ayant lieu lors de la brève transition entre l'éveil et le sommeil mérite une section distincte. Ces rêves – aussi nommés imageries hypnagogiques si elles ont lieu lors de l'endormissement, ou imageries hypnopompiques si elles ont lieu au cours de la transition vers l'éveil – sont souvent brefs et volatiles et comportent du contenu sensoriel vif, tel que des couleurs ou des images abstraites, des hallucinations sonores, et une variété d'expériences corporelles, tactiles, kinesthésiques et vestibulaires. Par exemple, des sensations de lourdeurs, d'épaississement de la tête et du corps, ou une sensation de tomber à l'intérieur de son corps sont typiques de ce stade (Nielsen, 1995). Salvador Dali est connu pour avoir tiré avantage de la pensée fluide des imageries hypnagogiques pour inspirer ses œuvres artistiques. Sa technique « *slumber with a key* » consistait à s'endormir sur une chaise avec une clé dans la main qui tombait bruyamment sur une assiette posée au sol lorsqu'il s'endormait, le réveillant juste à temps pour capter ces imageries fugaces (Dali, 1992). Thomas Edison aurait supposément utilisé une technique similaire (mais avec des sphères d'acier dans ses mains) pour inspirer sa créativité scientifique. La technique a par la suite été actualisée pour la recherche (Nielsen, 1992) et a permis de montrer qu'une seule minute passée en stade N1 est suffisante pour favoriser un mode de pensée créatif pour résoudre des problèmes (Lacaux et al., 2021). Windt (2015a) parle d'« oniragogie » (*oneiragogia*) pour décrire la variété de ces expériences oniriques durant l'endormissement, un « pont » expérientiel entre l'éveil et le sommeil, où notre immersion dans le « vrai » monde bascule progressivement vers une immersion dans le monde hallucinatoire des rêves. Par leur nature minimale et transitionnelle, ces imageries, ou « micro-rêves », ont ainsi été vues comme une opportunité d'étudier les éléments constitutifs du rêve à son plus simple afin de mieux comprendre les mécanismes de base de leur formation (Nielsen, 2017; Windt, 2015a, 2019).

D'autre part, les études montrent que de 31-76% des rêves en stade N1 ont une qualité onirique hallucinatoire au-delà de simples scènes isolées ou « flashes » visuels (Nielsen, 2000). En fait, certains considèrent le stade N1 comme étant plus similaire au sommeil paradoxal qu'aux autres stades de sommeil lent, autant au niveau physiologique (ex. : activité cérébrale désynchronisée à prédominance d'ondes thêta, mouvements oculaires amples) que phénoménologique (imagerie vive et visuelle) (ex. : Bódizs et al., 2008; Nielsen et al., 2005). Par exemple, un protocole de

réveils en série en stade N1 au cours de deux nuits a montré que la majorité des rapports de rêves étaient visuels, composés d'un environnement tridimensionnel dans lequel le rêveur était présent, vécus à la première personne et contenaient des éléments de l'environnement en mouvement (Stenstrom et al., 2012). Une étude a d'ailleurs montré que les rapports de rêves en stade N1 étaient dans un état intermédiaire entre les rêves en sommeil paradoxal phasique et ceux en sommeil lent ou en sommeil paradoxal tonique sur des échelles de contenu visuel et de cognition (Pivik, 1991). De plus, suite à une privation de sommeil paradoxal, la qualité onirique des imageries hypnagogiques augmente (Nielsen et al., 2005) – indiquant que la pression de sommeil paradoxal est directement liée aux mécanismes d'imagerie mentale en stade N1. Les rêves en stade N1 peuvent ainsi couvrir un large spectre d'expériences conscientes. Dans les études de la présente thèse, notamment dans l'étude 3, nous traiterons lorsque possible le stade N1 séparément des autres stades de sommeil lent afin de mieux apprécier les aspects uniques de ce stade.

1.2.2.1.4 *La question du rêve versus le rappel de rêve*

Une incertitude demeure à savoir si les différences de rappel, d'intensité et de longueur des rêves entre les stades de sommeil sont pleinement dues à des différences dans la production et la qualité même du rêve ou plutôt à des différences dans la capacité à se rappeler du rêve. Certains ont proposé que ce soit plutôt la capacité de rappel qui fluctue entre les différents stades de sommeil – un bas niveau de rappel en sommeil lent pouvant être dû à la fois par une inertie de sommeil plus élevée et un dysfonctionnement des processus d'encodage/rappel lors de ce stade (Cavallero et al., 1992). En fait, plus un individu est désorienté lors d'un réveil, tel qu'indexé par des hésitations ou des pauses dans son récit de rêve, moins le rêve a une grande qualité onirique (*dreamlike quality*) (Pivik & Foulkes, 1968). Un biais de rappel pour des rêves plus étranges ou émotionnels et, à l'inverse, une plus grande difficulté à retenir en mémoire des rêves plus cognitifs, pourraient aussi expliquer des rapports de rêves plus courts en sommeil lent (Foulkes, 1962). Cette ambiguïté est également au cœur d'un argument proposant que les corrélats neuronaux du rêve ne pourront jamais être trouvés de manière fiable, précisément car il est nous est impossible de faire la distinction entre une absence de rêve et l'oubli du rêve (Ruby, 2020). Cependant, quelques indices sont en faveur de l'idée qu'une différence expérientielle – et non seulement de rappel – existe entre les différents stades de sommeil, tels que l'activité cérébrale spécifique du sommeil paradoxal qui est cohérente avec son contenu (ex. : activation limbique et présence de contenu émotionnel; activité EEG désynchronisée supportant une plus grande richesse de l'expérience consciente), ou encore la présence d'une forte atonie musculaire en

sommeil paradoxal dont la fonction putative serait de bloquer la composante motrice des rêves immersifs de ce stade. Cependant, cette question du rêve versus le rappel de rêves demeure une limitation méthodologique centrale à leur étude.

1.2.2.2 Temps de la nuit

Au-delà des stades de sommeil, il semble y avoir des changements plus progressifs qui s'opèrent au cours d'une nuit de sommeil – les rêves devenant globalement plus vifs, immersifs et perceptuels vers la fin de la nuit (Carr & Solomonova, 2019; Verdone, 1965). Par exemple, Foulkes (1966) a montré que les rêves rapportés lors de la première période de sommeil paradoxal ont une qualité onirique moindre que ceux rapportés dans les périodes de sommeil paradoxal suivantes – cet effet a par la suite été observé séparément pour les rêves en sommeil lent (Pivik & Foulkes, 1968). Plusieurs autres caractéristiques des rêves semblent s'amplifier au cours de la nuit indépendamment des stades de sommeil, telles que la longueur du récit (Waterman et al., 1993), les émotions positives (Agargun & Cartwright, 2003) ainsi que la vivacité perceptuelle et la bizarrerie des rêves (Casagrande et al., 1996).

Le modèle à double rythme des rêves (*dual-rhythm model*) propose que l'influence du rythme ultradien des stades de sommeil s'additionne à celle du rythme circadien pour créer un niveau global d'activation corticale qui produit les caractéristiques principales du rêve (Antrobus et al., 1995; Wamsley et al., 2007). Pour tester ce modèle, des sujets ont été réveillés lors des stades de sommeil lent et paradoxal une fois près du nadir de la température corporelle –biomarqueur du rythme circadien– où l'activation corticale est censée être faible, et de nouveau en début de matinée, où l'activation corticale est censée être élevée. La longueur, la qualité onirique, et la bizarrerie du rêve étaient globalement plus élevées en sommeil paradoxal, mais augmentaient en fin de nuit de manière similaire dans les deux stades de sommeil, de sorte que les rêves en sommeil lent en matinée étaient similaires à ceux en sommeil paradoxal plus tôt dans la nuit. Par contre, une augmentation de l'intensité émotionnelle était observable seulement dans les rêves en sommeil paradoxal. De manière similaire, Fosse et al. (2004) a montré que le contenu hallucinatoire augmentait au courant de la nuit autant dans les rêves en sommeil lent et paradoxal, alors que la présence de pensée dirigée dans le rêve diminuait seulement en sommeil lent. D'autres études supportent une certaine influence circadienne sur le rappel et le contenu des rêves (Chellappa et al., 2009; Suzuki et al., 2004). Il semble donc y avoir un effet à la fois dû à la physiologie propre aux stades de sommeil pour des qualités spécifiques du rêve, telles que l'émotion, et un effet plus global des niveaux d'activation corticale sur la qualité onirique du rêve,

fluctuant à la fois avec les rythmes ultradiens, les rythmes circadiens et possiblement avec la pression homéostatique du sommeil (Nielsen, 2010). L'idée que les niveaux globaux d'activation corticale sont centraux à la production des rêves est en outre supportée par une étude en EEG haute-densité montrant que le rappel de rêves peut être prédit autant en sommeil lent qu'en sommeil paradoxal lorsqu'il y a une diminution des fréquences lentes et une augmentation des fréquences rapides dans les régions cérébrales postérieures (Siclari et al., 2017). L'effet du temps de la nuit sur les sources de mémoire des rêves – et son interaction avec l'effet des stades de sommeil – sera exploré plus en détail dans l'étude 3 (article V) de la présente thèse.

1.2.2.3 Fonctions du rêve

Comme révisé dans les sections précédentes, les rêves peuvent couvrir un large éventail d'expériences conscientes à travers une nuit de sommeil. Conséquemment, différentes théories contemporaines ont suggéré que les rêves étaient impliqués dans une variété de fonctions, plusieurs d'entre elles impliquant directement ou indirectement la mémoire. L'une des théories principales est celle suggérant que les rêves facilitent la consolidation et l'intégration de la mémoire, ou du moins qu'ils reflètent les processus de consolidation et de réactivation de la mémoire durant le sommeil (Malinowski & Horton, 2015; Stickgold et al., 2001; Wamsley & Stickgold, 2010). Cette notion est centrale à la présente thèse et la fonction putative du rêve dans la consolidation de la mémoire sera discutée davantage dans la section 1.4. Un rôle du rêve plus spécifiquement dans la généralisation de la mémoire a également été proposé sous différentes formes. Francis Crick proposait que les rêves reflètent l'activation neuronale de « nodules parasitiques » lors du sommeil paradoxal, c'est-à-dire des connexions neuronales superflues ou surutilisées qui seraient affaiblies lorsqu'activées dans un environnement réduit en noradrénaline, permettant ainsi une plus grande flexibilité de la mémoire et la généralisation de nouvelles informations (Crick & Mitchison, 1983). De manière similaire, une théorie récente inspirée des mécanismes des réseaux neuronaux profonds suggère que les rêves permettraient de mieux généraliser l'information en réactivant les souvenirs et en leur ajoutant du « bruit », combattant ainsi le risque de surspécialisation du cerveau lorsqu'il fait de nouveaux apprentissages (Hoel, 2021).

Une autre fonction importante attribuée aux rêves, basée entre autres sur leur contenu affectif et leurs liens avec la psychopathologie, est celle de la régulation émotionnelle (Cartwright, 1991; Hartmann, 2007; Nielsen & Levin, 2007; Walker & van der Helm, 2009). Par exemple, les rêves permettraient l'intégration de souvenirs émotionnels au sein de réseaux de mémoire déjà

existants (Cartwright, 1991; Hartmann, 2007), faciliteraient la consolidation de mémoire d'extinction (Nielsen & Levin, 2007), ou encore accompagneraient le rôle du sommeil paradoxal dans la dilution de la charge affective des souvenirs épisodiques (Walker & van der Helm, 2009). La présence de rêves typiques (ex. : se faire poursuivre, être mal préparé à un examen, voler) a également inspiré des théories évolutives, selon lesquelles les rêves auraient évolué comme mécanisme pour simuler des situations menaçantes (Revonsuo, 2000; Valli & Revonsuo, 2009) ou des situations sociales (Revonsuo & Tuominen, 2015) afin de pratiquer et de consolider des comportements adaptatifs ou encore de développer la cognition sociale dans l'environnement sécuritaire du rêve. Les rêves pourraient également donner des pistes de solution à des défis personnels en offrant de nouvelles perspectives sur la vie éveillée (ex. : Barrett, 1993; Edwards et al., 2013; Hartmann, 2010), ou pourraient stimuler la créativité en permettant des associations hyperassociatives et fluides (ex. : Haar Horowitz et al., 2020; Schredl & Erlacher, 2007b; Sierra-Siegert et al., 2019).

Résumé de 1.2.2 En somme, l'activité mentale est présente de manière continue durant le sommeil, mais son intensité, son contenu, son émotivité, et sa facilité de rappel fluctuent de manière prévisible au cours de la nuit. Les évaluations quantitatives et qualitatives des rapports de rêves suggèrent que leur production, ainsi que plusieurs de leurs attributs, sont influencés à la fois par les stades de sommeil et par des niveaux globaux d'activation corticale fluctuant au cours de la nuit. Les études montrent de manière persistante que les rêves rappelés en sommeil paradoxal, ou vers la fin de la nuit, sont plus vifs, élaborés et immersifs que les rapports de rêve en sommeil lent, qui sont plus courts, plus près de la pensée et plus banaux. En revanche, les imageries hypnagogiques durant l'endormissement couvrent un large spectre d'expériences conscientes et partagent plusieurs qualités oniriques souvent attribuées au sommeil paradoxal. Une définition « classique » et populaire du rêve, c'est-à-dire comprenant un contenu multisensoriel, une continuité narrative et une organisation spatio-temporelle, ne correspond ainsi qu'à une partie des expériences oniriques vécues durant le sommeil, notamment durant le sommeil paradoxal. Aujourd'hui, une définition plus inclusive et multiple du rêve, c'est-à-dire toute activité mentale ayant lieu durant le sommeil, incluant toute forme d'expérience subjective (sensations, émotions, ou idées, etc.) est plus largement utilisée dans la science moderne des rêves et permet d'apprécier une variété de phénomènes oniriques à travers les différents stades de sommeil. Pareillement, une variété de fonctions a été attribuée aux rêves – plusieurs de ces fonctions étant directement ou indirectement reliées à la mémoire, telles que la réactivation et consolidation de la mémoire, l'intégration et la régulation de souvenirs émotionnels, la pratique

de comportements adaptatifs, la transformation et la création de nouvelles associations entre les expériences vécues, ainsi que la généralisation de la mémoire.

1.3 Le sommeil et la mémoire

La recherche s'intéressant au sommeil et à la mémoire a gagné beaucoup de terrain au cours des deux dernières décennies et plusieurs théories ou modèles expliquant l'effet du sommeil sur la mémoire ont été développés (ex. : Diekelmann & Born, 2010; Feld & Born, 2017; Hoel, 2021; Lewis & Durrant, 2011; Lewis et al., 2018; Pereira & Lewis, 2020; Rasch & Born, 2013; Smith et al., 2004a; Stickgold, 2005; Stickgold et al., 2001; Stickgold & Walker, 2005, 2013; Tononi & Cirelli, 2006, 2014; Walker, 2005; Walker & Stickgold, 2010). Les prochaines sections réviseront les principaux modèles et les études sur lesquels ils s'appuient, en montrant plus spécifiquement de quelle manière les différents stades de sommeil sont impliqués dans la consolidation de la mémoire déclarative et procédurale.

1.3.1 La mémoire humaine : consolidation des systèmes

Les traces de mémoire, ou les engrammes, sont les représentations physiques de la mémoire au niveau cérébral, c'est-à-dire les changements au sein d'ensembles neuronaux qui sont induits par l'apprentissage et qui sont nécessaires à son maintien (Josselyn et al., 2015). La consolidation de la mémoire réfère au processus actif et graduel qui transforme la mémoire à court terme, initialement dans un état labile et vulnérable, vers des représentations plus stables et intégrées dans le réseau de mémoire déjà établi (Diekelmann & Born, 2010; Müller & Pilzecker, 1900). Cette consolidation implique une réorganisation rapide au niveau synaptique – où s'opèrent des changements morphologiques et un renforcement local des circuits synaptiques – et, à plus long terme, au niveau des systèmes, où il y a une réorganisation spatiale de la trace de mémoire à travers différentes régions cérébrales. Aujourd'hui, le terme « consolidation » est un terme relativement générique souvent utilisé pour décrire un large spectre de processus qui incluent non seulement le maintien et le renforcement des représentations de mémoire, mais également leur transformation, leur intégration et leur mise à jour au cours du temps (Schechtman et al., 2022). Certains ont préféré utiliser le terme « évolution » de la mémoire pour parler de cet ensemble de processus transformatifs (ex. : Walker & Stickgold, 2010), mais afin d'être conséquente avec la terminologie employée dans la plupart des études, je garderai ici l'usage du terme « consolidation » pour faire référence à tous processus de modifications de la mémoire qui ont lieu après son encodage. Je parlerai plus spécifiquement d'évolution de la mémoire en référence à la transformation qualitative de celle-ci au cours du temps.

Un des modèles prédominants pour la consolidation de la mémoire déclarative est le modèle à deux stades (*two-stage model*), originalement proposé par Marr (1971), selon lequel l'encodage de nouvelles expériences dépend initialement du lobe temporal médial, dont l'hippocampe, pour pouvoir être gardées en mémoire à court terme (apprentissage rapide). Au fur et à mesure que ces souvenirs mûrissent et s'intègrent, et pour éviter de se faire « écrasés » par de nouveaux souvenirs, ils deviendraient de plus en plus dépendants d'autres régions du cerveau, notamment de régions corticales (apprentissage plus lent). Cette progression spatio-temporelle de la mémoire a été établie, en autres, grâce aux travaux de Milner et Penfield (Penfield & Milner, 1958; Scoville & Milner, 1957), montrant que des lésions au niveau de l'hippocampe affectaient les souvenirs récents, mais n'affectaient pas ou peu les souvenirs plus anciens. Ces études ont en outre montré que des lésions hippocampales affectent la capacité à encoder de nouveaux souvenirs déclaratifs, mais pas la capacité d'apprendre de nouveaux apprentissages procéduraux.

Ces observations, répliquées chez des modèles animaux utilisant des approches de lésions anatomiques, pharmacologiques et génétiques (Frankland & Bontempi, 2005), ont ainsi mis en évidence deux systèmes de mémoire conceptuellement et anatomiquement distincts : la mémoire déclarative, dont l'encodage et le rappel sont généralement explicites, et la mémoire procédurale, pouvant impliquer à la fois des processus implicites et explicites (Cohen & Squire, 1980; Squire, 1986; Squire & Zola, 1998; Tulving, 1983). La mémoire déclarative est elle-même séparée en mémoire épisodique, c'est-à-dire les épisodes autobiographiques avec une identification spatio-temporelle spécifique (ex. : « *mardi dernier, je me suis promenée près du canal Lachine* »), et en mémoire sémantique, c'est-à-dire la mémoire des faits ou de connaissances générales du monde et de soi, séparés du contexte spatio-temporel de leur acquisition (ex. : « *Montréal est une île* »). La mémoire déclarative épisodique est dite dépendante de l'hippocampe pour son encodage et son rappel, ainsi que des régions néocorticales distribuées pour son maintien et son évolution à long terme. En revanche, la mémoire sémantique résulterait de la généralisation de multiples événements épisodiques qui se chevauchent et deviendrait progressivement indépendante de l'hippocampe. La mémoire procédurale est la mémoire des habiletés motrices et perceptuelles qui résultent souvent d'une pratique répétée, par exemple tricoter ou faire de la bicyclette. La mémoire procédurale implique, entre autres, des connexions entre le striatum, le cervelet et le cortex, mais il est admis aujourd'hui que l'hippocampe est également impliqué dans plusieurs types d'apprentissages procéduraux (King et al., 2017).

L'un des premiers modèles de consolidation de la mémoire au niveau des systèmes à deux stades (Marr & Brindley, 1970) suggère que l'hippocampe entrepose temporairement les événements de la journée, qui sont ensuite transférés de manière distribuée vers le cortex pour une réorganisation et un maintien à long terme – déjà dans les années 70, il avait été suggéré que ce processus de transfert dépendait d'une réactivation des traces de mémoire durant le sommeil. Selon ce modèle, les nouvelles expériences seraient encodées en parallèle dans l'hippocampe et les réseaux corticaux. Une réactivation des réseaux hippocampaux entraînerait ensuite une co-activation des représentations mnésiques au niveau du néocortex, menant à un renforcement progressif des connexions cortico-corticales et créant une infrastructure corticale pour supporter ces traces de mémoire à long terme. Ceci permettrait à la mémoire de devenir graduellement indépendante de l'hippocampe et de s'intégrer au sein du réseau de mémoire préexistant dans le néocortex. Ce processus serait itératif, les réactivations ayant lieu majoritairement dans des états « hors-ligne », tel que durant l'éveil au repos ou durant le sommeil, et aurait lieu sur plusieurs jours, semaines et de plus longues périodes encore (Bontempi et al., 1999; Frankland & Bontempi, 2005).

Encore largement acceptés, les principes de base de ce modèle ont cependant été raffinés avec de nouvelles recherches montrant que l'hippocampe était nécessaire pour la capacité de reconstruire consciemment certains détails contextuels d'un événement vécu, et ce, même pour des souvenirs plus distants déjà bien intégrés dans les réseaux corticaux (Gilboa et al., 2004; Ryan et al., 2001). Ceci mène à la théorie des traces multiples (Nadel & Moscovitch, 1997), qui postule que les traces de mémoire dans l'hippocampe fournissent le contexte spatio-temporel associé à un souvenir, liant ensemble les différents aspects d'un épisode en un tout cohérent; alors que les traces mnésiques dans le cortex sont largement sémantiques (sans contexte spatio-temporel). La capacité à pouvoir se projeter dans des scénarios futurs ou alternatifs s'appuierait également sur cette fonction hippocampale à rappeler et à utiliser des souvenirs épisodiques pour construire ces scénarios (Buckner & Carroll, 2007; Klein, 2016; Schacter et al., 2007).

Finalement, plusieurs études chez des modèles animaux (ex. : Misanin et al., 1968; Nader et al., 2000) ont démontré que les traces de mémoire demeuraient dynamiques et malléables, menant à l'idée que la mémoire est en constante transformation et que sa consolidation n'a pas de fin en soi (Dudai, 2012). En effet, la trace de mémoire consolidée peut être déstabilisée de manière transitoire chaque fois qu'elle est rappelée – chaque rappel de mémoire impliquant une réactivation de l'engramme et initiant un nouveau cycle de consolidation vulnérable aux modifications ou même à son extinction. Des études d'imageries cérébrales fonctionnelles chez

les humains (Fogel et al., 2017; Gais et al., 2007; Orban et al., 2006; Sterpenich et al., 2009; Takashima et al., 2006) témoignent de cette transformation de la trace mnésique avec le temps et montre également le rôle central que joue le sommeil dans cette réorganisation. Ce processus dynamique de reconsolidation de la mémoire serait crucial pour mettre à jour nos connaissances et intégrer de nouvelles informations dans nos schémas cognitifs.

1.3.2 Rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire

La démonstration empirique d'un rôle du sommeil dans le maintien de la mémoire date d'il y a près d'un siècle (Jenkins & Dallenbach, 1924). La proposition principale à l'époque était que le sommeil protégeait la mémoire contre les interférences et contre l'oubli, en offrant un « vide mental », un espace dépourvu « d'événements » qui pourraient autrement interférer avec les nouveaux souvenirs et les nouveaux acquis (McGeoch, 1932). Cette interprétation d'un rôle passif du sommeil dans la mémoire a toutefois progressivement migré vers l'interprétation d'un rôle plus actif à la lumière d'études montrant que le sommeil allait au-delà de la protection contre l'oubli, mais pouvait également renforcer, réactiver et transformer la mémoire.

Plusieurs études ont montré qu'une nuit de sommeil, comparée à une période équivalente d'éveil, a des effets bénéfiques sur différents types de mémoire, incluant la mémoire déclarative (ex. : Alger et al., 2014; Backhaus et al., 2008; Ekstrand, 1967; Gais et al., 2006; Gais et al., 2002; Plihal & Born, 1997) et la mémoire non déclarative, telle que des habiletés motrices (ex. : Fischer et al., 2002; Plihal & Born, 1997; Walker et al., 2003; Walker et al., 2002) et la discrimination sensorielle (ex. : Stickgold et al., 2000a; Stickgold et al., 2000c). Le sommeil est aussi impliqué plus spécifiquement dans la consolidation des éléments émotionnels d'une expérience (Bolinger et al., 2019; Payne & Kensinger, 2010; Payne et al., 2008; Wagner et al., 2006). De courtes siestes peuvent également montrer ces bénéfices (Korman et al., 2007; Mednick et al., 2003; Nishida & Walker, 2007; Tucker et al., 2006), et ce, même pour une sieste d'aussi peu que 6 minutes (Lahl et al., 2008). Toutefois, dans un large échantillon de 929 participants, aucune corrélation n'a été trouvée entre les paramètres de sommeil et la consolidation de la mémoire déclarative, témoignant possiblement de l'hétérogénéité de ces relations et de la complexité à les mesurer (Ackermann et al., 2015).

Cette complexité est par ailleurs soulignée par les études montrant que la mémoire n'est pas simplement stabilisée, mais est aussi réorganisée et transformée de manière qualitative durant le sommeil. Par exemple, une période de sommeil permet de penser de manière plus créative et de trouver plus facilement une règle cachée à des problèmes logiques (Cai et al., 2009; Lacaux

et al., 2021; Stickgold & Walker, 2004; Wagner et al., 2004) ou à expliciter une séquence motrice apprise de manière implicite (Cousins et al., 2014; Diekelmann et al., 2016; Lutz et al., 2018). La réactivation, durant le sommeil, de nombreuses expériences qui sont liées et qui se chevauchent donnerait lieu à des niveaux plus élevés d'abstraction et de généralisation de la mémoire, permettant de construire et de mettre à jour nos schémas cognitifs (Lewis & Durrant, 2011).

1.3.2.1 Contribution des stades de sommeil lent et paradoxal

Une ample littérature suggère que les stades de sommeil affectent différemment les processus de consolidation de la mémoire, mais les résultats sont hétérogènes et les rôles distincts ou complémentaires de ces stades pour une gamme de tâches différentes demeurent encore mal compris. Les premières études visant à clarifier cette question se sont presque exclusivement concentrées sur le sommeil paradoxal. Des études chez les rats ont montré qu'une augmentation de la durée et de l'intensité du sommeil paradoxal avait lieu plusieurs heures et même plusieurs jours après un nouvel apprentissage. Une privation de sommeil paradoxal était particulièrement délétère sur la mémoire lorsqu'elle avait lieu dans des périodes spécifiques, suggérant la présence de fenêtres temporelles (*REM windows*) durant lesquelles le sommeil paradoxal serait important pour l'apprentissage (Smith & Butler, 1982). L'existence de telles fenêtres temporelles chez les humains est partiellement supportée par des études montrant que l'intensité du sommeil paradoxal augmente 3-5 jours après une période intensive d'études (Smith & Lapp, 1991) et que des tâches motrices ont besoin d'une période de sommeil rapidement après un apprentissage afin de bénéficier de ses effets consolidateurs (Schönauer et al., 2015; Van Der Werf et al., 2009). Cependant ces études sont rares et donnent des résultats mixtes (ex. : Erlacher & Schredl, 2006; Genzel et al., 2012b; Kempler & Richmond, 2012). Les études de la présente thèse examineront plusieurs de ces caractéristiques temporelles de la réactivation de mémoire au sein des rêves.

Des paradigmes de demie-nuit (*split-night paradigm*), basés également sur l'effet de privation de sommeil durant des périodes spécifiques, ont montré que le sommeil de début de nuit – particulièrement riche en sommeil lent profond – est important pour la mémoire déclarative (Daurat et al., 2007; Plihal & Born, 1997, 1999a; Yaroush et al., 1971); alors que le sommeil de fin de nuit – particulièrement riche en sommeil paradoxal – est important pour les mémoires non déclaratives, incluant la mémoire procédurale et émotionnelle (Plihal & Born, 1997, 1999a; Wagner et al., 2001). Un blocage pharmacologique des récepteurs d'acétylcholine durant le sommeil de fin de nuit montre similairement une altération de la consolidation de la mémoire procédurale, mais pas de la mémoire déclarative (Rasch et al., 2009a; mais voir Rasch et al.,

2009b, pour des résultats contradictoires). Plusieurs autres études appuient ces rôles divisés du sommeil lent et paradoxal, aussi connu comme hypothèse à double-processus (*dual-process hypothesis*) (ex. : Karni et al., 1994; Smith, 2001; Smith et al., 2004a; Tucker et al., 2006). Le sommeil paradoxal serait aussi un joueur clé dans la consolidation des souvenirs émotionnels (Groch et al., 2013; Groch et al., 2015; Hutchison et al., 2021; Hutchison & Rathore, 2015; Wassing et al., 2019), dans l'intégration et la généralisation de la mémoire dans des schémas cognitifs plus élargis (Carr & Nielsen, 2015; Lewis et al., 2018; Stickgold et al., 1999) ainsi que dans l'émergence d'un mode de pensée plus créatif (Cai et al., 2009).

Cependant plusieurs études montrent que le sommeil lent contribue également à la mémoire émotionnelle (Cairney et al., 2014; Kaestner et al., 2013) et, à l'inverse, que le sommeil paradoxal peut aussi contribuer à la mémoire déclarative (Fogel et al., 2007; Rauchs et al., 2004). Tel que discuté par Ackermann & Rasch (2014), ces preuves remettent en question la simplicité de l'hypothèse à double processus selon laquelle les stades de sommeil sont impliqués dans la consolidation de types de mémoire différents (ex. : Plihal & Born, 1997; Smith, 2001). Cela pourrait s'expliquer partiellement par le fait que les tâches de mémoire sont rarement purement déclaratives ou procédurales et peuvent exploiter différents systèmes mnésiques à la fois. Une autre explication est que les stades de sommeil soient eux-mêmes impliqués de manière multiple dans plusieurs types d'apprentissages (voir section 1.3.2.2.3 pour une discussion sur les rôles complémentaires des stades de sommeil).

1.3.2.2 Modèles de consolidation de la mémoire dépendante du sommeil

Deux hypothèses principales ont été proposées pour expliquer le rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire. La première, largement basée sur le modèle à deux stades (*two-stage model*) (Marr, 1971), est que le sommeil consolide la mémoire en renforçant davantage les connexions synaptiques potentialisées par l'apprentissage : c'est le modèle de consolidation active des systèmes (*active system consolidation*) (Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010; Paller & Voss, 2004; Rasch & Born, 2007). Selon ce point de vue, la consolidation dépendante du sommeil est médiée par la réactivation d'ensembles spécifiques de neurones et de synapses durant le sommeil lent, suivi d'une stabilisation de ces traces de mémoire dans les réseaux corticaux lors du sommeil paradoxal subséquent. Bien que ce modèle soit davantage ajusté à la consolidation de la mémoire déclarative, les auteurs suggèrent que les principes de base pourraient également s'appliquer à la mémoire procédurale. Un autre modèle de consolidation de la mémoire motrice (Pereira & Lewis, 2020) suggère similairement un rôle central

et immédiat des réactivations de mémoire en sommeil lent, suivi de changements de plasticité synaptique médiés par le sommeil paradoxal se déployant à plus long terme. Les hypothèses de la présente thèse, notamment de l'étude 1, sont largement basées sur les principes de réactivation de mémoire mis de l'avant par ces modèles.

Une autre théorie prédominante sur le rôle du sommeil dans la mémoire est l'hypothèse de l'homéostasie synaptique (*synaptic homeostasis hypothesis* – SHY), selon laquelle le sommeil permettrait une réduction globale de la force synaptique, permettant de retourner à des niveaux de base et d'éviter une saturation des synapses qui ont été potentialisées à l'éveil lors de nouveaux apprentissages (Tononi & Cirelli, 2006). Ce processus permettrait ainsi de réduire la demande énergétique ainsi que l'utilisation de l'espace dans le cerveau et assurerait la possibilité d'encoder de futurs apprentissages le lendemain. La consolidation de mémoire se ferait indirectement par une augmentation du rapport signal-bruit causée par cette réduction globale de la force synaptique : les synapses faibles (bruit) sont supprimées, faisant ressortir les synapses qui ont été potentialisées durant l'éveil (signal). Cette réduction globale de la force synaptique serait médiée principalement par les ondes lentes (Vyazovskiy et al., 2008) et prédirait de meilleures performances à des apprentissages moteurs chez les rongeurs (Miyamoto et al., 2021). Des preuves récentes montrent que le sommeil paradoxal pourrait également être impliqué dans des processus d'élagage synaptique (Li et al., 2017) et de normalisation de l'activité hippocampale (Grosmark et al., 2012) suite à un apprentissage.

Ces deux hypothèses, bien que suggérant des mécanismes fondamentalement opposés, ne sont toutefois pas incompatibles et pourraient, au contraire, être complémentaires. Des versions plus récentes de l'hypothèse de l'homéostasie synaptique reconnaissent que certaines traces de mémoire pourraient être réactivées afin d'être préservées et peut-être même renforcées dans une certaine mesure (Tononi & Cirelli, 2014, 2020). En effet, une diminution de la charge synaptique globale durant le sommeil pourrait avoir lieu en parallèle avec des processus de réactivation et de potentialisation de réseaux neuronaux plus ciblés.

Afin d'éclaircir les relations entre le sommeil et la mémoire, les modèles théoriques et les efforts de recherche plus récents regardent au-delà de la contribution globale des stades de sommeil et se concentrent davantage sur la microstructure propre à ces états. Dans les prochaines sections, les composantes neurophysiologiques des stades de sommeil lent et de sommeil paradoxal qui ont été associées à la consolidation de la mémoire seront brièvement présentées. Notamment, les fuseaux de sommeil et les ondes thêta ont tous deux été associés aux mécanismes de réactivation de la mémoire – la capacité à les mesurer avec l'EEG en fait des candidats clés pour

mesurer ces processus chez les humains. L'article 1 regarde de plus près les relations entre ces marqueurs, les rêves et la réactivation de mémoire durant le sommeil.

1.3.2.2.1 Neurophysiologie du sommeil lent

Les oscillations du sommeil lent impliquées dans la consolidation de la mémoire sont, entre autres, les fuseaux de sommeil (thalamo-corticaux), les « *sharp wave-ripples* » (hippocampales) et les oscillations lentes (néocorticales). Les fuseaux de sommeil sont des bouffées oscillatoires issues de boucles thalamo-corticales et pouvant être observées à l'EEG (10-16 Hz). Les fuseaux sont initiés par des interactions inhibitrices entre les noyaux thalamiques, régulées principalement par l'activité rythmique du noyau réticulaire, et sont largement synchronisés dans le néocortex par les réseaux thalamo-corticaux (De Gennaro & Ferrara, 2003; Fernandez & Luthi, 2020; Luthi, 2014). Les modèles actuels suggèrent que les fuseaux de sommeil facilitent la potentialisation synaptique à long terme au sein des représentations mnésiques corticales (Rosanova & Ulrich, 2005). La densité des fuseaux de sommeil augmente suite à des apprentissages déclaratifs (Gais et al., 2002; Mölle et al., 2009; Schabus et al., 2004; Schmidt et al., 2006) et procéduraux (Fogel & Smith, 2006; Morin et al., 2008), et ce, surtout dans les aires corticales engagées durant l'encodage (Clemens et al., 2005, 2006; Nishida & Walker, 2007). Leur association avec la consolidation de la mémoire est particulièrement robuste pour les fuseaux rapides de sommeil (~13–16 Hz), qui sont plus répandus dans les régions centrales et pariétales, que pour les fuseaux lents (~10–13 Hz), qui sont plus prévalents dans les régions frontales (Andrillon et al., 2011). Par exemple, la densité des fuseaux rapides est associée à de plus grandes améliorations à des tâches de mémoire motrice (Barakat et al., 2011; Cousins et al., 2014; Laventure et al., 2016) et à une plus grande intégration de nouvelles informations sémantiques (Tamminen et al., 2010).

Les *sharp wave-ripples* de l'hippocampe sont retrouvés en sommeil lent et à l'éveil et représentent une onde ample dépolarisante (*sharp wave*) surmontée d'une oscillation de haute fréquence (110-200 Hz) (*ripples*) (Buzsáki, 2015). Les *sharp wave-ripples* augmentent également suite à un apprentissage (ex. : Eschenko et al., 2008) et accompagnent les réactivations neuronales des traces de mémoires hippocampales (Kudrimoti et al., 1999; Nadasdy et al., 1999; Peyrache et al., 2009; Zhang et al., 2018). Durant un événement de *sharp wave-ripple*, seulement une sous-population sélective de neurones corticaux est activée (Diekelmann & Born, 2010), suggérant qu'ils modulent des traces de mémoire spécifiques au niveau cortical. Bien que plus largement étudiés chez les animaux, des enregistrements intracrâniens chez des patients

épileptiques montrent que les *sharp wave-ripples* sont également associés à l'apprentissage chez l'humain (Axmacher et al., 2008; Helfrich et al., 2019; Zhang et al., 2018).

Les oscillations lentes (<1Hz) sont générées au niveau du néocortex (Murphy et al., 2009) et représentent l'alternance synchronisée des réseaux neuronaux entre un état de dépolarisation membranaire (*up-state*) et un état d'hyperpolarisation membranaire (*down-state*). Suite à un nouvel apprentissage, les oscillations lentes augmentent à la fois globalement (Mölle et al., 2004) et localement dans les régions corticales impliquées dans l'encodage de cet apprentissage (Huber et al., 2007; Huber et al., 2004; Mölle et al., 2009) et ont été corrélées à des améliorations de performances (ex. : Huber et al., 2004). Un rôle important des mécanismes d'oscillations lentes dans la consolidation de la mémoire a été démontré par la manipulation expérimentale de ces ondes (Grimaldi et al., 2020). Par exemple, l'augmentation des ondes lentes par stimulations sonores (Ngo et al., 2013; Prehn-Kristensen et al., 2020), par stimulation électrique transcrânienne (Marshall et al., 2006) et même par bercement du corps à basse fréquence (Bayer et al., 2011; Perrault et al., 2019), montre des bénéfices pour la mémoire déclarative – toutefois, les effets sont parfois inconsistants (voir Zhang & Gruber, 2019).

Le couplage et la coordination temporelle entre ces trois différentes oscillations – soit les fuseaux de sommeil, les « *sharp wave-ripples* » et les oscillations lentes – seraient un mécanisme clé pour le dialogue hippocampo-cortical durant le sommeil (Geva-Sagiv & Nir, 2019; Latchoumane et al., 2017; Maingret et al., 2016). La phase dépolarisée des ondes lentes entraînerait les fuseaux de sommeil thalamiques et ce couplage ondes lentes-fuseaux favoriserait la plasticité synaptique dans les populations neuronales recrutées dans le cortex (Klinzing et al., 2016; Mikutta et al., 2019; Steriade, 2006; Yordanova et al., 2017). Les *sharp wave-ripples* de l'hippocampe sont elles-mêmes enchâssées dans la phase excitatrice (le creux) des fuseaux de sommeil (Siapas & Wilson, 1998). Ce complexe oscillatoire, orchestré par les ondes lentes, offre ainsi un cadre temporel favorable au transfert de l'information entre l'hippocampe et le cortex : les représentations mnésiques de l'hippocampe sont réactivées durant la phase excitatrice du fuseau de sommeil, et atteignent le néocortex durant la phase dépolarisée des ondes lentes, facilitant ainsi l'induction de changements synaptiques durables au niveau cortical (Diekelmann & Born, 2010; Klinzing et al., 2019; Marshall & Born, 2007). Finalement, le niveau réduit d'acétylcholine du sommeil lent faciliterait cette communication hippocampo-corticale (Gais & Born, 2004; Hasselmo, 1999; Inayat et al., 2019).

1.3.2.2 Neurophysiologie du sommeil paradoxal

Moins bien comprise, la microstructure du sommeil paradoxal, incluant les ondes thêta et les mouvements oculaires rapides, a aussi été associée à la consolidation de la mémoire. Bien que les ondes thêta hippocampales aient été largement associées à l'encodage de la mémoire à l'éveil (Buzsáki, 2002), celles du sommeil paradoxal sont aussi de plus en plus reconnues pour leur implication dans les processus de consolidation de la mémoire durant le sommeil, incluant dans la réactivation hippocampale de la mémoire (Louie & Wilson, 2001; Poe et al., 2000). En particulier, la nouveauté d'un apprentissage semble déterminer le moment durant laquelle il sera réactivé relativement à la phase des ondes thêta: les cellules de lieux liés à des routes familières sont réactivées spécifiquement dans le creux des ondes thêta en sommeil paradoxal, alors que celles liées à des routes nouvelles seraient réactivées dans le pic de l'onde, permettant ainsi la dépotentialisation des circuits familiers et la potentialisation des circuits nouveaux (Poe et al., 2000). Un rôle causal des mécanismes sous-jacents aux ondes thêta dans la consolidation de la mémoire a également été montré, une atténuation des rythmes thêta par optogénétique pendant le sommeil paradoxal compromettant la consolidation de la mémoire contextuelle (Boyce et al., 2016). Chez les humains, les ondes thêta sont amplifiées durant le sommeil paradoxal après un apprentissage déclaratif (Fogel et al., 2007), et ont été corrélées à la consolidation de la mémoire émotionnelle (Hutchison & Rathore, 2015; Nishida et al., 2009; Sopp et al., 2018; Sopp et al., 2017) et spatiale (Boyce et al., 2016), ainsi qu'à l'aspect procédural d'un apprentissage d'une nouvelle langue (Thompson et al., 2021).

Une autre particularité du sommeil paradoxal est les ondes ponto-géniculo-occipital (PGO), des ondes ascendantes qui se propagent du pont vers les corps genouillés latéraux du thalamus et le cortex occipital, et qui accompagnent les mouvements oculaires rapides de ce stade (Fernández-Mendoza et al., 2009; Gott et al., 2017; McCarley et al., 1978). Chez les rongeurs, une augmentation des ondes PGO durant le sommeil paradoxal suite à une tâche d'apprentissage d'évitement est associée à l'amélioration de la performance à cette tâche ainsi qu'à une augmentation des marqueurs de plasticité synaptique dans l'hippocampe (Datta, 2000; Datta et al., 2008). Ces ondes PGO seraient en outre coordonnées avec la phase des ondes thêta durant le sommeil paradoxal (Karashima et al., 2002), suggérant un rôle potentiel au sein de mécanismes de plasticité synaptique associés aux ondes thêta. Une démonstration claire des ondes PGO demeure limitée chez l'humain (Fernández-Mendoza et al., 2009; Lim et al., 2007; Peigneux et al., 2001), mais certaines études montrent des corrélats entre la densité des

mouvements oculaires rapides et l'apprentissage (Mandai et al., 1989; Smith, 2001; Smith et al., 2004b; Smith & Weeden, 1990).

Finalement, les données empiriques indiquent que les contractions musculaires brèves (*twitches*) liées au sommeil paradoxal, par leurs rétroactions sensorielles, contribuent au développement précoce du système sensorimoteur (Blumberg et al., 2013) et possiblement à son raffinement et son maintien à l'âge adulte (Blumberg, 2010; Tiriach & Blumberg, 2016). Un rôle de ces contractions musculaires dans la consolidation de la mémoire sensorimotrice à l'âge adulte n'a toutefois pas été étudié.

1.3.2.2.3 Rôles complémentaires des stades de sommeil

Plutôt que des rôles pleinement distincts entre les stades de sommeil, des hypothèses séquentielles ont été suggérées selon lesquelles la succession temporelle du sommeil lent et du sommeil paradoxal au sein d'une même nuit de sommeil (Ficca & Salzarulo, 2004; Giuditta et al., 1995) ou au cours de plusieurs nuits (Fogel et al., 2009; Pereira & Lewis, 2020; Ribeiro & Nicolelis, 2004; Walker & Stickgold, 2010) est importante pour la consolidation de plusieurs types de mémoire. Par exemple, des tâches de discrimination sensorielle bénéficient à la fois du sommeil lent profond et du sommeil paradoxal (Mednick et al., 2003; Stickgold et al., 2000a; Stickgold et al., 2000c) et la consolidation d'une tâche perceptuelle est associée aux fuseaux de sommeil seulement lorsque ceux-ci sont suivis d'une période de sommeil paradoxal (Strauss et al., 2022). Walker & Stickgold (2010) ont proposé un mécanisme d'évolution de la mémoire en deux étapes par lequel une première étape post-apprentissage, associée au sommeil lent, consolide les nouveaux souvenirs tout en gardant les représentations individuelles séparées; et une deuxième étape, associée au sommeil paradoxal, prend en charge l'intégration des souvenirs récents avec ceux plus anciens dans les réseaux associatifs.

Un nombre croissant d'études montrent ainsi des relations entre les fuseaux de sommeil (un phénomène propre aux stades N2 et N3) et certains attributs du sommeil paradoxal (Marzano et al., 2011; Peters et al., 2007; Solomonova et al., 2017; Thompson et al., 2021; Watts et al., 2012), tels qu'une association entre la densité et la fréquence des fuseaux avec des mesures d'activité onirique en sommeil paradoxal (Nielsen et al., 2017; Picard-Deland et al., 2018a; Picard-Deland et al., 2018b). Au niveau cellulaire, les fuseaux (ou la fréquence sigma qui les définit) du sommeil lent prédisent les changements d'excitabilité de l'hippocampe (Miyawaki & Diba, 2016) ainsi que l'expression de facteurs de plasticité dépendants du calcium tels que Zif268 et Arc (Ribeiro et al., 2007) dans les périodes de sommeil paradoxal subséquentes. Ces preuves empiriques sont

cohérentes avec la proposition que les processus de consolidation synaptique au niveau cortical ont lieu préférentiellement durant le sommeil paradoxal, mais que les réseaux neuronaux pertinents seraient d'abord amorcés par les réactivations du sommeil lent (Diekelmann & Born, 2010; Ribeiro & Nicolelis, 2004).

Une autre possibilité est que différents aspects d'un même apprentissage bénéficient différemment du sommeil lent et du sommeil paradoxal (Bothe et al., 2018; Thompson et al., 2021). Par exemple, Thompson et al. (2021) a montré que l'aspect déclaratif d'un apprentissage d'une nouvelle langue est associé aux fuseaux de sommeil, alors que l'aspect procédural du même apprentissage est relié aux ondes thêta synchronisées avec les mouvements oculaires rapides. Ces études suggèrent ainsi que les différents stades de sommeil, plutôt que d'agir en silo pour consolider des types de mémoire différents, agissent plutôt de manière complémentaire et itérative au sein d'une ou de plusieurs nuits de sommeil pour consolider et intégrer les nouveaux apprentissages.

Résumé 1.3.2 En somme, les théories contemporaines considèrent que la formation de la mémoire à long terme est un processus actif dépendant du sommeil. Les réactivations de traces de mémoire durant le sommeil constitueraient un mécanisme clé à leur consolidation et leur transformation. Plusieurs études suggèrent que la mémoire déclarative est préférentiellement consolidée en sommeil lent, alors que la mémoire procédurale et émotionnelle serait plus dépendante du sommeil paradoxal. La contribution des différents stades de sommeil dans la consolidation de la mémoire demeure toutefois débattue. Si les corrélats physiologiques des processus mnésiques lors du sommeil lent ont été révélés par de nombreuses études chez les animaux et les humains, ceux du sommeil paradoxal sont moins bien compris. Toutefois, des preuves convaincantes suggèrent que les stades de sommeil agiraient de manière séquentielle et complémentaire afin d'optimiser la consolidation de différents types ou différentes caractéristiques de la mémoire. Les trois études de cette thèse tenteront de clarifier les rôles à la fois différentiels et complémentaires des stades de sommeil dans la mémoire et les rêves.

1.3.2.3 Mémoire procédurale

Dans l'intérêt de l'étude 1 de la présente thèse, la prochaine section décrira plus spécifiquement les études montrant un lien entre le sommeil et la mémoire procédurale ainsi que les corrélats neurophysiologiques supportant la consolidation de la mémoire motrice.

Un nombre considérable d'études montrent un effet du sommeil – au-delà d'une période de durée équivalente d'éveil – sur la mémoire procédurale, mais les résultats sont mixtes. Ces effets

peuvent être démontrés par une stabilisation des apprentissages contre les interférences (ex. : Korman et al., 2007; Nettersheim et al., 2015), ou encore par une augmentation des performances en l'absence de pratique supplémentaire à l'éveil (ex. : Gais et al., 2000; Plihal & Born, 1997; Walker et al., 2002). Des tâches motrices séquentielles, lors desquelles un participant apprend à exécuter une séquence avec les doigts le plus rapidement possible, sont les plus étudiées. Le sommeil montre ainsi des bénéfices pour les tâches séquentielles apprises de manière explicite (ex. : *finger tapping task*), c'est-à-dire en ayant conscience de la séquence en question (ex. : Debas et al., 2010; Doyon et al., 2009b; Fischer et al., 2002; Fischer et al., 2005; Nishida & Walker, 2007; Schonauer et al., 2014; Schönauer et al., 2015; Tucker et al., 2016), ou encore apprises de manière implicite, quand le participant n'est pas mis au courant qu'il y a des probabilités gouvernant les transitions entre les mouvements de doigts (ex. : *serial reaction time task*) (ex. : Albouy et al., 2006; Ertelt et al., 2012; Meier & Cock, 2014; Siengsukon & Boyd, 2008; Spencer et al., 2006). Les effets du sommeil seraient plus robustes – ou plus rapidement observables – pour la mémoire procédurale explicite que pour la mémoire procédurale implicite (Robertson et al., 2004) ainsi que pour les tâches motrices plus complexes (Freitas et al., 2020; Kuriyama et al., 2004; Meier & Cock, 2014).

Les tâches motrices séquentielles semblent particulièrement bénéficier du sommeil lent, plutôt que du sommeil paradoxal, et plus spécifiquement de la présence des fuseaux de sommeil (ex. : Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014; Laventure et al., 2016; Laventure et al., 2018; Lustenberger et al., 2016) et de la durée du sommeil à ondes lentes (Antony et al., 2012; Cousins et al., 2016). Toutefois, une augmentation de la densité des mouvements oculaires rapides en sommeil paradoxal avec la stimulation transcrânienne à courant direct (tDCS) a aussi été associée à une meilleure consolidation de la mémoire motrice séquentielle (Nitsche et al., 2010). Il est à noter que certaines études ne montrent pas d'effet du sommeil pour ce type d'apprentissage au-delà d'une période d'éveil au repos (Backhaus & Junghanns, 2006; Cai & Rickard, 2009; Landry et al., 2016; Nemeth et al., 2010; Song et al., 2007; Viczko et al., 2018) et qu'un rôle du sommeil dans la mémoire procédurale est toujours débattu (Rickard et al., 2022).

Un effet du sommeil a également été trouvé pour des tâches séquentielles explicites impliquant une motricité plus globale, c'est-à-dire non réalisée avec les doigts, mais avec la main (Kvint et al., 2011), les bras (Kempler & Richmond, 2012; Malangré & Blischke, 2016), ou même le corps en entier (Genzel et al., 2012b). Des tâches motrices d'adaptation impliquant des mouvements plus globaux, telles que la tâche de dessin dans le miroir, peuvent aussi bénéficier du sommeil (Albouy et al., 2013c; Backhaus & Junghanns, 2006; Huber et al., 2004; Javadi et al., 2011;

Mantua et al., 2016; Schönauer et al., 2015), et particulièrement du sommeil paradoxal (Plihal & Born, 1997; Schredl & Erlacher, 2007a); mais cet effet n'a pas été répliqué de manière consistante (Backhaus et al., 2016; Debas et al., 2010; Donchin et al., 2002; Doyon et al., 2009b; Tucker et al., 2006).

Finalement, des tâches motrices impliquant le corps entier (*gross motor learning*) sont rarement étudiées, mais quelques études suggèrent un effet bénéfique du sommeil (Genzel et al., 2012b; Kempler & Richmond, 2012), notamment du sommeil paradoxal. Par exemple, un entraînement de 13 semaines de mouvements nouveaux et complexes sur un trampoline a eu comme effet d'augmenter la durée du sommeil paradoxal, alors que des activités motrices plus familières, comme la danse ou le soccer, n'avaient aucun effet sur le sommeil (Buchegger et al., 1991). Dans une étude dans laquelle des adolescents devaient apprendre à utiliser un vélo avec un guidon inversé, une augmentation de la durée du sommeil paradoxal pendant la nuit était spécifiquement associée à des gains de vitesse, alors que les fuseaux de sommeil prédisaient une meilleure précision (Bothe et al., 2018). Cependant d'autres études utilisant une tâche similaire ont montré que l'apprentissage corrélait seulement avec les fuseaux de sommeil du stade N2 (Bothe et al., 2019), ou même qu'une sieste empirait la performance à cette tâche (Hoedlmoser et al., 2015). D'autres tâches procédurales complexes, telles qu'un saut en hauteur, ne semblent pas bénéficier d'une période de sommeil (Blischke et al., 2008) ou n'induisent pas de changement dans le sommeil paradoxal subséquent (Erlacher & Schredl, 2006).

Ces résultats mixtes pourraient être expliqués par des niveaux différents de complexité de la tâche ou d'expertise des participants (Tucker et al., 2016). Smith et al. (2001) suggère que le sommeil paradoxal, en particulier, favorise la consolidation d'apprentissages procéduraux complexes, c'est-à-dire non familiers ou nécessitant la production de nouveaux programmes moteurs, tandis que le sommeil lent est recruté pour des tâches plus simples, comme le raffinement d'une compétence déjà bien acquise. Les tâches complexes sont également plus sensibles à la privation de sommeil paradoxal, tandis que les tâches simples sont perturbées par la privation de sommeil N2 (Tweed et al., 1999). Un rôle du sommeil paradoxal dans l'apprentissage moteur est aussi supporté par le fait que les régions cérébrales associées à l'acquisition d'une nouvelle tâche motrice sont spontanément réactivées dans le sommeil paradoxal, par exemple suite à une tâche motrice séquentielle (Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2003) ou, chez les rongeurs, suite à une tâche motrice d'atteinte (Eckert et al., 2020). Une étude morphologique a aussi montré que le sommeil paradoxal favorisait le maintien des

synapses qui étaient actives lors d'un apprentissage moteur récent, tout en permettant un élagage global des synapses dans le cortex moteur (Li et al., 2017).

Cependant, certaines tâches motrices impliquant le corps entier semblent aussi bénéficier du sommeil lent. Par exemple, apprendre à jongler avec trois balles bénéficie d'une courte sieste et mène à une augmentation de la durée de sommeil lent profond, des oscillations lentes, et de la puissance sigma (Morita et al., 2012). De manière similaire, un plus grand nombre de fuseaux de sommeil et une plus grande puissance sigma lors d'une sieste de 20 minutes prédisent une meilleure performance à une tâche motrice de bilboquet, mais seulement chez les participants habitués à faire des siestes (Milner et al., 2006).

Si les mécanismes de consolidation de la mémoire déclarative durant le sommeil ont été largement étudiés et théorisés, ceux de la mémoire procédurale – et particulièrement de la mémoire motrice globale – le sont plus rarement. Un rôle particulier des rêves au sein de ces modèles est en outre rarement discuté. Walker (2005) propose un modèle du décours temporel de la consolidation de la mémoire procédurale, selon lequel une première étape de stabilisation de l'apprentissage serait largement indépendante du sommeil, alors qu'une deuxième étape de renforcement et d'amélioration de l'apprentissage à plus long terme serait dépendante du sommeil. En particulier, il a été suggéré que les différents stades de sommeil seraient impliqués dans la consolidation de circuits moteurs distincts, le sommeil lent facilitant la consolidation de réseaux sous-corticaux impliqués dans l'apprentissage de séquences motrices, tel que le striatum et l'hippocampe, alors que le sommeil paradoxal faciliterait la consolidation au sein de régions corticales et cérébelleuses impliquées dans l'apprentissage moteur global ou d'adaptation (Albouy et al., 2008; Albouy et al., 2013c; Debas et al., 2010; Doyon et al., 2009a; Doyon & Benali, 2005; Fogel et al., 2014; King et al., 2017; Smith et al., 2004a). Un rôle du sommeil paradoxal dans la consolidation des réseaux cérébello-corticaux demeure spéculatif, mais est supporté par le fait que le cervelet est particulièrement actif lors du sommeil paradoxal (Canto et al., 2017) et, à l'inverse, qu'une privation du sommeil paradoxal mène à une diminution des marqueurs de plasticité dans le cervelet (Sei et al., 2000). Pereira & Lewis (2020) suggèrent plutôt un modèle séquentiel de la mémoire procédurale selon lequel le sommeil lent serait d'abord impliqué dans la réactivation des traces de mémoire afin de les stabiliser, suivi de changements de plasticité et de remodelage synaptique par le sommeil paradoxal.

Dans la mesure où un apprentissage moteur implique l'hippocampe lors de son acquisition, le modèle de consolidation active des systèmes basé sur un dialogue hippocampo-cortical (Rasch & Born, 2007) pourrait également s'appliquer. En effet, plusieurs études montrent qu'au-delà de

la mémoire déclarative, l'hippocampe peut aussi être impliqué dans la consolidation de tâches procédurales motrices (ex. : Albouy et al., 2008; Albouy et al., 2012, 2013b; Cousins et al., 2016; Lewis et al., 2011) et que l'activité hippocampale durant la nuit prédit des gains de performance à ces tâches (ex. : Albouy et al., 2008). Cette implication de l'hippocampe a surtout été étudiée pour des apprentissages moteurs séquentiels et serait plus forte pour les apprentissages qui ont une composante spatiale, qui sont basés sur des associations contextuelles, qui sont complexes, ou qui sont identifiés comme étant pertinents pour le futur (King et al., 2017). L'hippocampe pourrait ainsi être important dans les phases initiales d'un apprentissage moteur afin d'entraîner les processus de consolidation reliés au sommeil, du moins pour certains aspects de ces tâches. Il a été suggéré que les fuseaux de sommeil, en particulier, seraient impliqués dans les réactivations de mémoire des réseaux hippocampo-corticaux, qui à leur tour entraîneraient les réactivations dans des réseaux plus distribués incluant le striatum et le cortex (Albouy et al., 2013a; Fogel et al., 2014; King et al., 2017; Lansink et al., 2009). Une telle implication de l'hippocampe ou des fuseaux de sommeil n'a toutefois pas été démontrée pour des tâches motrices non séquentielles, telle que des tâches plus complexes impliquant le corps en entier (King et al., 2017).

Résumé 1.3.2.3 En somme, les études convergent sur la notion que le sommeil lent, incluant les fuseaux de sommeil du stade N2, joue un rôle crucial dans la consolidation de la mémoire motrice, notamment pour les tâches explicites de dextérité fine. Un rôle du sommeil paradoxal dans la mémoire motrice est plus débattu, mais ce stade semble être particulièrement impliqué dans les apprentissages moteurs complexes et globaux. Les différents modèles de consolidation de la mémoire procédurale suggèrent que les stades de sommeil lent et paradoxal peuvent tous deux contribuer à la consolidation et la réorganisation des traces motrices, possiblement en participant de manière séquentielle à la consolidation d'un même apprentissage, ou encore en réactivant et stabilisant différents aspects d'un apprentissage moteur supportés par des réseaux cérébraux distincts. Cependant, le développement de modèles explicatifs pour la consolidation de la mémoire motrice est entravé par la présence de résultats mixtes et par la difficulté à étudier des apprentissages moteurs à long terme. En effet, la consolidation des habiletés motrices requiert du temps et se déploie sur plusieurs jours, voire plusieurs semaines, ce qui pourrait expliquer les échecs chez certaines études à trouver un effet d'une seule nuit de sommeil sur l'apprentissage moteur. De plus, il demeure inconnu si le contenu des rêves concorde avec ces modèles de consolidation de la mémoire motrice. L'un des objectifs principaux de l'étude 1 sera ainsi de clarifier le rôle des différents stades de sommeil, ainsi que des réactivations de mémoire dans les rêves, dans l'apprentissage d'une tâche motrice impliquant le corps en entier.

1.3.3 Réactivation de la mémoire durant le sommeil

1.3.3.1 Études animales : *neural replay*

La réactivation de mémoire durant le sommeil est un phénomène clé dans le modèle de consolidation active des systèmes. Les premières preuves empiriques de ces réactivations durant le sommeil proviennent d'études réalisées par l'équipe de McNaughton il y a plus de 25 ans : en enregistrant l'hippocampe de rongeurs lors de l'exploration spatiale d'un labyrinthe, ils montrèrent que les cellules de lieux qui étaient co-actives lors de l'exploration avaient des patrons d'activités corrélées pendant le sommeil lent subséquent (Wilson & McNaughton, 1994) et que l'ordre temporel de la séquence originale à l'éveil était partiellement conservé durant le sommeil (*neural replay*) (Skaggs & McNaughton, 1996). Dès lors, un nombre croissant d'études corroborèrent ces résultats en montrant que les réactivations de mémoire hippocampales se produisent typiquement pendant le sommeil lent profond (Giri et al., 2019; Hwaun & Colgin, 2019; Kudrimoti et al., 1999; Lee & Wilson, 2002; Nadasdy et al., 1999; O'Neill et al., 2008) et qu'elles peuvent, mais pas toujours, être rejouées à un rythme accéléré par rapport à l'expérience originale (Euston et al., 2007; Lee & Wilson, 2002; Nadasdy et al., 1999; Skaggs & McNaughton, 1996). Ces réactivations ont été confirmées chez une variété d'espèces, incluant les humains (voir section 1.3.3.2), les primates non humains (Hoffman & McNaughton, 2002; Xu et al., 2019), les oiseaux chanteurs (Dave & Margoliash, 2000) et même la drosophile (Dag et al., 2019).

Au-delà de l'hippocampe, les réactivations d'ensembles neuronaux ont été enregistrées dans différentes régions corticales et sous-corticales, incluant les cortex préfrontal (Euston et al., 2007; Peyrache et al., 2009), moteur (Gulati et al., 2014; Xu et al., 2019), visuel (Ji & Wilson, 2007), et entorhinal (O'Neill et al., 2017), l'aire tegmentale ventrale (Gomperts et al., 2015; Valdés et al., 2015) et le striatum ventral (Lansink et al., 2009). Ces réactivations peuvent être synchronisées entre elles (Hoffman & McNaughton, 2002) ou être entraînées par les réactivations hippocampales (Girardeau et al., 2017; Gomperts et al., 2015; Ji & Wilson, 2007; Lansink et al., 2009; Qin et al., 1997; Sutherland & McNaughton, 2000). Un rôle direct de ces réactivations dans la consolidation de la mémoire est suggéré par leur association à de meilleures performances (ex. : Dupret et al., 2010; Nakashiba et al., 2009) et par le fait que leur suppression, par exemple en perturbant les *sharp wave-ripples* après un apprentissage, altère la consolidation de la mémoire (Ego-Stengel & Wilson, 2010; Girardeau et al., 2009; Jadhav & Frank, 2009).

Bien que ces réactivations neuronales semblent être favorisées par la neurophysiologie du sommeil lent, certaines preuves suggèrent qu'elles peuvent avoir lieu pendant le sommeil

paradoxal au niveau de l'hippocampe (Ghandour et al., 2019; Louie & Wilson, 2001). Des réactivations de patrons d'activité cérébrale associés à un apprentissage ont aussi été trouvées en sommeil paradoxal chez l'humain (Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2003; Schönauer et al., 2017). Des réactivations neuronales coordonnées entre le sommeil lent et le sommeil paradoxal dans le cortex moteur au cours d'une même journée ont aussi été associées à l'apprentissage rapide d'une tâche motrice (Eckert et al., 2020). Par contre, des réactivations neuronales n'ont pas été systématiquement observées en sommeil paradoxal (Kudrimoti et al., 1999; Lansink et al., 2009) et leur présence dans ce stade de sommeil demeure débattue – l'implication d'une présence plus faible des réactivations de mémoire en sommeil paradoxal sur leurs relations avec les rêves sera discutée dans la section 1.4.4.

1.3.3.2 Études chez les humains : réactivation de mémoire

Chez les humains, des études de neuroimagerie fonctionnelle ont fourni des preuves plus indirectes de réactivation de mémoire. Celles-ci montrent que les patrons d'activité cérébrale produits par une expérience peuvent être réactivés durant le sommeil lent profond (Peigneux et al., 2004; Piantoni et al., 2015), ou en sommeil paradoxal (Laureys et al., 2001; Maquet et al., 2000). Par exemple, les régions impliquées durant l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle implicite – telles que les cortex moteur et prémoteur, le cortex pariétal supérieur, le striatum et le cervelet – sont réactivées spontanément en sommeil paradoxal; plus cette réactivation est grande, plus les participants montrent des améliorations à la tâche le lendemain (Maquet et al., 2000).

Des études plus récentes utilisant l'IRMf ont mis en évidence la réactivation d'« engrammes » spécifiques à une mémoire individuelle, c'est-à-dire que des patrons d'activité de voxels induits par un apprentissage spécifique (ex. : l'association d'une image à une position spatiale) sont réactivés durant l'éveil au repos (Alm et al., 2018; Schapiro et al., 2018; Schuck & Niv, 2019; Staresina et al., 2013; Tambini & Davachi, 2013) ou durant le sommeil (Deuker et al., 2013; Schönauer et al., 2017; Zhang et al., 2018) et prédisent un meilleur rappel de ces items. Des réactivations durant le sommeil ont également été montrées avec l'EEG, soit par l'enregistrement de « micro-états » associés aux apprentissages (Murphy et al., 2018), ou en lien avec l'activité des fuseaux de sommeil (Bergmann et al., 2012; Fogel et al., 2017; Jegou et al., 2019). Finalement, des études utilisant des enregistrements intracrâniens chez des patients épileptiques (Jiang et al., 2017; Zhang et al., 2018) ou tétraplégiques (Eichenlaub et al., 2020; Rubin et al., 2022) ont montré de manière plus directe la présence de réactivations neuronales durant le

sommeil lent et leur capacité à prédire un meilleur rappel de la mémoire (Eichenlaub et al., 2020; Zhang et al., 2018).

Résumé 1.3.3 En somme, des avancées en électrophysiologie et en neuroimagerie ont permis de démontrer que les traces de mémoire formées durant un apprentissage sont réactivées, du moins partiellement, durant le sommeil et que ces réactivations sont associées à de meilleures performances. Le fait que les réactivations aient lieu dans des structures cérébrales variées, qu'elles aient été enregistrées dans différents stades de sommeil et chez plusieurs espèces suggère un phénomène robuste, répandu et central au processus de consolidation de la mémoire. Bien que la plupart des preuves proviennent d'études chez les rongeurs, des processus de réactivation de mémoire homologues semblent se produire chez l'humain également, mais les mécanismes et les substrats neuronaux soutenant ces processus sont encore en cours d'élaboration. Si des réactivations de la mémoire surviennent pendant le sommeil chez l'humain, celles-ci pourraient potentiellement être incorporées dans les rêves. La présente thèse – notamment l'article 1 et 2 – tentera de répondre à cette question et offrira de nouvelles pistes de réflexion pour clarifier cette hypothèse.

1.3.3.1 Réactivation de mémoire ciblée (*Targeted memory reactivation*)

Bien que les réactivations neuronales se font normalement de manière spontanée durant le sommeil, des travaux des 15 dernières années suggèrent qu'elles peuvent être induites ou provoquées de manière ciblée en réexposant un individu durant son sommeil à un stimulus préalablement associé à un apprentissage. Le protocole typique de TMR est d'exposer un individu en état de sommeil à un stimulus olfactif (ex. : Laventure et al., 2016; Rasch et al., 2007a) ou auditif (ex. : Rudoy et al., 2009) préalablement présent dans le contexte où l'apprentissage a eu lieu afin de réactiver cet apprentissage. L'idée est qu'avec de telles stimulations, il soit possible de biaiser le contenu des réactivations de mémoire qui se produisent pendant le sommeil (Alm et al., 2018; Bendor & Wilson, 2012; Wei et al., 2019) et ainsi améliorer un apprentissage au-delà du sommeil lui-même (pour une méta-analyse, voir Hu et al., 2020).

Dans l'étude pionnière de Rasch et al. (2007a), des participants ont fait l'apprentissage d'une tâche déclarative et d'une tâche motrice séquentielle tout en étant exposés à des bouffées d'odeur de rose. Une réexposition à cette même odeur pendant le sommeil lent profond, mais pas en sommeil paradoxal, a induit une augmentation de l'activité hippocampale chez les participants et a amélioré leur performance pour la tâche déclarative. Cette étude suggère que la simple réexposition à un fragment de mémoire – dans ce cas-ci, une odeur – serait suffisante

pour engager et consolider tout un réseau de neurones impliqué dans un apprentissage ou un souvenir. Rudoy et al. (2009) ont par la suite montré que la TMR fonctionnait également en utilisant des stimuli auditifs, permettant de cibler et de réactiver encore plus précisément des éléments de mémoires individuels durant le sommeil.

La TMR a dès lors connu un essor spectaculaire. Aujourd'hui, pas moins d'une centaine d'études ont montré son efficacité pour différents types de mémoires, tels que l'apprentissage associatif (ex. : Cairney et al., 2018; Fuentemilla et al., 2013; Vargas et al., 2018), la mémoire visuospatiale (ex. : Creery et al., 2015; Diekelmann et al., 2012; Diekelmann et al., 2011; Rasch et al., 2007a; Rihm et al., 2014; Rudoy et al., 2009), l'apprentissage de vocabulaire et de grammaire (ex. : Batterink & Paller, 2017; Batterink et al., 2017; Schreiner & Rasch, 2015, 2017), l'extinction de la peur (ex. : Ai et al., 2015; Hauner et al., 2013; He et al., 2015), la navigation spatiale (Shimizu et al., 2018), la mémoire procédurale (ex. : Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014; Laventure et al., 2016; Schonauer et al., 2014), la mémoire émotionnelle (ex. : Barnes & Wilson, 2014; Hars & Hennevin, 1987; Hars et al., 1985; Hauner et al., 2013; He et al., 2015; Hutchison et al., 2021; Rolls et al., 2013), la créativité ou la résolution de problème (Sanders et al., 2019) ainsi que la cognition sociale (Hu et al., 2015; Whitmore et al., 2022). Plusieurs de ces études ont montré que les effets étaient exclusifs au sommeil et ont en outre révélé certains corrélats neuronaux de la TMR (pour une revue, voir Cellini & Capuozzo, 2018).

De manière cohérente avec le modèle de consolidation active des systèmes, l'effet de la TMR est généralement plus robuste lorsqu'appliquée en stade N2 ou N3 et ses effets seraient possiblement médiés par une augmentation de l'activité des fuseaux de sommeil (Cairney et al., 2014; Cox et al., 2014; Creery et al., 2015; Groch et al., 2017; Laventure et al., 2016; Rihm et al., 2014; Schreiner et al., 2015b), des ondes delta (Creery et al., 2015; Oudiette et al., 2013; Rihm et al., 2014; Schreiner & Rasch, 2015) et de la durée du sommeil lent (Antony et al., 2012; Cousins et al., 2016), mais aussi par une augmentation des ondes thêta en sommeil lent (Farthouat et al., 2017; Groch et al., 2017; Oyarzun et al., 2017; Schreiner et al., 2015a; Schreiner & Rasch, 2015). De plus, une étude combinant l'IRMf et l'EEG, en utilisant un protocole de TMR avec stimulation olfactive, a montré que la présentation de l'odeur durant le sommeil lent induisait le même patron d'activité cérébrale que celui associé à l'apprentissage, appuyant l'idée selon laquelle la TMR agit en réactivant des traces de mémoire corticales spécifiques (Shanahan et al., 2018).

Bien que plus rarement étudiée, une application de la TMR en sommeil paradoxal a également montré des effets pour des types d'apprentissages associés à ce stade, tels que pour la mémoire émotionnelle (Hutchison et al., 2021; Rihm & Rasch, 2015; Sterpenich et al., 2014; Wassing et

al., 2019) ainsi que pour certaines tâches cognitives complexes, telles que l'apprentissage du code morse (Guerrien et al., 1989) ou d'un jeu de logique (Smith & Weeden, 1990), mais n'a pas montré d'effet pour d'autres tâches variées de mémoire déclarative (Cordi et al., 2014) ou de séquences motrices (Koopman et al., 2020; Laventure et al., 2016; Rasch et al., 2007a; Tilley, 1979). D'autres ont montré que l'intégration de nouveaux mots réactivés en stade de sommeil lent était médiée par le temps passé en sommeil paradoxal (Tamminen et al., 2017), révélant des rôles complémentaires des deux stades dans la réactivation de certains types de mémoire.

Si les effets de la TMR sur la neurophysiologie du sommeil et sur les performances comportementales post-sommeil sont de mieux en mieux établis, les études s'intéressant à son effet sur l'expérience subjective durant le sommeil sont quasi-inexistantes (voir section 1.5.1.2.1 pour une revue). Les participants rêvent-ils à la tâche lorsqu'une odeur de rose leur est mise sous le nez durant le sommeil? Si oui, est-ce que ces rêves médient l'effet de la TMR? Ces questions seront directement testées dans l'étude 1 de cette thèse (article I et article II).

1.3.3.1.1 TMR et mémoire procédurale

Le stade de sommeil durant lequel la stimulation aura un effet optimal semble ainsi dépendre du type de mémoire ciblée. Nos connaissances des effets de la TMR pour la mémoire procédurale reposent principalement sur des études utilisant des tâches motrices séquentielles dépendant principalement de la neurophysiologie du sommeil lent plutôt que du sommeil paradoxal (ex. : Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014; Diekelmann et al., 2016; Koopman et al., 2020; Laventure et al., 2016; Laventure et al., 2018; Schonauer et al., 2014). Par exemple, Laventure et al. (2016) a montré que la TMR induisait un changement dans l'activité des fuseaux de sommeil, et que ce changement médiait l'effet de la TMR sur l'amélioration des performances. Toutefois, suite à un apprentissage moteur, la TMR en sommeil lent profond peut aussi mener à des changements dans l'activité cérébrale qui sont liés à la fois à la durée du sommeil lent et celle du sommeil paradoxal (Cousins et al., 2016), suggérant encore une fois un traitement séquentiel des habiletés motrices à travers les stades de sommeil. Il existe aussi des preuves limitées que la TMR en sommeil lent peut améliorer une tâche motrice globale (lancer un objet avec le bras non dominant) (Johnson et al., 2019; Johnson et al., 2020; Johnson et al., 2021; Johnson et al., 2018); en revanche, la TMR en sommeil paradoxal n'a jamais été testée pour ce type de tâches, malgré que leur consolidation ait été plus fortement associée au sommeil paradoxal. L'étude 1 de cette thèse comblera ainsi cette lacune en testant pour la première fois si la TMR en sommeil paradoxal, vs en sommeil lent, bénéficie un apprentissage moteur impliquant le corps en entier (voir étude 1; article I).

Résumé 1.3.3.1 Le protocole de TMR, en influençant de manière artificielle les réactivations de mémoire à l'aide de stimuli conditionnés, fournit une preuve supplémentaire que les processus de réactivation de la mémoire durant le sommeil jouent un rôle central dans sa consolidation. Les effets de la TMR dépendent du type de mémoire étudié, du stade de sommeil stimulé et possiblement de plusieurs autres facteurs, tels que la modalité du stimulus et le niveau de performance de base des participants. Ce paradigme démontre en outre que le cerveau, même endormi, est capable dans une certaine mesure de percevoir, de distinguer et de traiter de l'information venant de l'extérieur. Finalement, les différentes études montrent que la TMR peut être utilisée comme outil pour manipuler les réactivations de mémoire de manière non invasive, permettant 1) d'étudier les corrélats cérébraux d'une réactivation de mémoire et de 2) clarifier les rôles respectifs des stades de sommeil dans différents types d'apprentissage. L'étude 1 de la présente thèse propose que la TMR ait en outre le potentiel de tester *si* et *comment* ces réactivations ciblées sont liées à l'activité mentale durant le sommeil.

1.4 Rêves et mémoire : un rôle des rêves dans la consolidation de la mémoire?

Un lien rapproché entre les rêves et les mécanismes de mémoire à long terme a longtemps été reconnu (Palombo, 1976; Scrima, 1984); cependant, les preuves appuyant cette proposition sont minces. La découverte des réactivations de mémoire durant les différents stades de sommeil, ainsi que l'évolution subséquente des connaissances sur les mécanismes de consolidation de la mémoire, apportent toutefois un nouveau cadre théorique à partir duquel il est possible d'approcher la question des rêves et de la mémoire. L'idée que le rêve pourrait être le reflet de ces mécanismes de réactivation de mémoire a été renforcée, entre autres, par une étude montrant que des participants jouant au jeu de *Tetris* pendant plusieurs heures d'affilée rêvaient ensuite au jeu dès qu'ils s'endormaient, en stade N1, et ce, même chez des patients amnésiques qui ne se rappelaient pas avoir joué (Stickgold et al., 2000b).

Cette « réactivation » spontanée d'éléments d'apprentissage récents dans les rêves a inspiré certaines théories supportant un rôle des rêves dans la mémoire (ex. : Stickgold et al., 2001; Wamsley & Stickgold, 2010) menant à des hypothèses testables expérimentalement pour vérifier cette proposition. Par exemple, rêver à des éléments d'un apprentissage récent, c'est-à-dire « réactiver » ces éléments dans les rêves, devrait donner lieu à une meilleure rétention de cet apprentissage – c'est en effet ce qu'a trouvé l'étude pionnière de Wamsley et al. (2010b) (voir section 1.4.3 pour plus de détails). Il est à noter, toutefois, que si certains chercheurs considèrent

que les rêves sont un épiphénomène du traitement de la mémoire dépendant du sommeil (ex. : Horton & Malinowski, 2015; Wamsley & Stickgold, 2010, 2011), d'autres considèrent que l'expérience consciente du rêve en soi joue un rôle plus intégral dans l'évolution de la mémoire et des apprentissages (ex. : Revonsuo, 2000; Zadra & Stickgold, 2021). Un rôle du rêve indépendant de celui du sommeil sous-jacent est toutefois difficile à montrer de manière empirique; dans les prochaines sections, je parlerai d'associations générales entre le rêve et les processus mnésiques qui peuvent appuyer l'une ou l'autre de ces perspectives.

Au moins quatre types de supports empiriques semblent indiquer un rôle du rêve dans les processus mnésiques. Premièrement, les rêves sont constitués de fragments de mémoire, incorporant préférentiellement des éléments d'événements récents et saillants. Deuxièmement, le contenu des rêves en sommeil lent et sommeil paradoxal reflète partiellement les fonctions mnésiques connues de ces stades de sommeil. Troisièmement, le fait de rêver à une tâche a été associé à un meilleur apprentissage à cette tâche. Finalement, certaines similarités semblent exister entre les réactivations neuronales de mémoire et l'expérience onirique. Ces supports empiriques, qui sont toutefois accompagnés de résultats mixtes ou contradictoires, seront révisés dans les prochaines sections.

1.4.1 Les rêves incorporent des fragments de mémoire de manière sélective

Les événements de la vie éveillée, qu'ils soient récents, lointains ou même anticipés, peuvent être intégrés au contenu du rêve (Malinowski & Horton, 2014b; Schredl & Hofmann, 2003; Vallat et al., 2017). En fait, plus de 80% des rêves ont des sources de mémoire identifiables (Malinowski & Horton, 2014b; Vallat et al., 2017). L'existence d'une certaine continuité entre la vie éveillée et les rêves est reconnue par la plupart des théories sur les fonctions du rêve et forme le postulat de base de l'hypothèse de continuité (ex. : Domhoff, 2017; Hall & Nordby, 1972; Schredl & Hofmann, 2003). Toutefois, les rêves ne représentent pas un répliqua exact de la mémoire originale et tout événement de la vie éveillée n'est pas intégré au rêve de manière égale. En effet, les rêves mettent plutôt en œuvre des imageries ou des scénarios nouveaux à partir de différents fragments de la vie éveillée, que ceux-ci soient de nature émotionnelle, cognitive, événementielle ou sensorielle (Hartmann, 2010). Ce serait cet état hyperassociatif des rêves qui permettrait de mieux intégrer la nouvelle information à nos schémas cognitifs et émotionnels (Horton & Malinowski, 2015) et qui serait à la base d'imageries à caractère métaphorique; par exemple,

rêver à un raz-de-marée pourrait représenter l'assimilation d'événements de la vie éveillée qui évoquent des émotions de peur, de vulnérabilité ou d'urgence (Hartmann, 2007).

La récence de l'événement a un effet important sur son incorporation dans les rêves. Au moins deux facteurs temporels ont été observés; l'un, le résidu diurne, reflète la forte tendance à rêver aux événements survenus la veille (Freud, 1900/1958); l'autre, l'effet de *dream-lag* (décalage temporel), reflète la tendance à rêver aux événements qui se sont produits 5 à 7 jours plus tôt (Nielsen et al., 2004; Nielsen & Powell, 1989; Nielsen & Powell, 1992; Powell et al., 1995). L'effet de résidu diurne, qui a été répliqué plusieurs fois et qui serait présent dans 50-70% des rêves (voir revue de littérature dans Nielsen & Powell, 1992), concorde avec l'idée de longue date que nos expériences de la journée sont traitées durant la nuit de sommeil subséquente (Marr, 1971). À l'inverse, l'effet de *dream-lag* est moins robuste et manque encore de support empirique. Toutefois, et comme révisé plus tôt, il est maintenant bien établi que la consolidation de la mémoire dépendante du sommeil se poursuit au-delà d'une première nuit post-apprentissage (ex. : Fogel et al., 2009; Sawangjit et al., 2018; Smith & Butler, 1982) et il est possible que ces effets de consolidation à court-moyen terme se reflètent dans les rêves avec un certain délai.

En plus d'être modulé par des facteurs temporels, l'incorporation de mémoire dans les rêves est un processus sélectif. En effet, de nombreuses recherches appuient l'hypothèse selon laquelle le sommeil ne renforce pas tous les souvenirs de manière égale, mais renforce davantage les informations les plus importantes pour l'individu, tandis que les informations non pertinentes sont progressivement oubliées (Stickgold & Walker, 2013). De manière similaire, l'incorporation de la mémoire dans les rêves est un processus sélectif plutôt qu'aléatoire. Plusieurs facteurs, tels que l'intensité émotionnelle et la nouveauté, semblent moduler quelles expériences seront traitées dans les rêves. Par exemple, les expériences émotionnelles et les préoccupations actuelles du rêveur sont préférentiellement incorporées dans les rêves (ex. : Foulkes & Rechtschaffen, 1964; Jiayi et al., 2021; Malinowski & Horton, 2014a; Schredl, 2006; van Rijn et al., 2015). Ceci est entre autres illustré par des expériences d'une intensité émotionnelle extrême ou traumatique, telles qu'une expérience de guerre ou un abus sexuel, qui peuvent avoir un effet robuste et durable sur le contenu des rêves même des années suivant l'événement (Krakow et al., 1995; Schredl & Piel, 2006). Les expériences nouvelles ou saillantes semblent également influencer davantage les rêves (Malinowski et al., 2014; Schwartz, 2003), comme le témoigne la persistance avec laquelle le nouveau contexte du laboratoire de sommeil s'incorpore dans les rêves des participants (Schredl, 2008) – nous tirerons avantage de cette persistance des incorporations du laboratoire

dans l'étude 2 afin d'étudier quand et comment une source de mémoire commune aux participants est réactivée dans les rêves (article IV).

En revanche, certaines activités quotidiennes, telles qu'écrire, lire ou être à l'ordinateur, sont rarement représentées dans les rêves (Hartmann, 2000; Schredl, 2000). Par ailleurs, le résidu diurne dépend entre autres de l'implication émotionnelle ou de la nouveauté de l'expérience vécue (ex. : Eichenlaub et al., 2017; Malinowski & Horton, 2014a). L'effet de *dream-lag* dépend aussi du type d'expérience antérieure, étant plus fréquent pour des événements personnellement significatifs (ex. : des événements émotionnels), mais pas pour des activités quotidiennes majeures (ex. : aller au travail) ou des préoccupations majeures (ex. : le stress des examens) (Eichenlaub et al., 2019; van Rijn et al., 2015).

Cette sélectivité des patrons d'incorporation de la mémoire dans les rêves est cohérente avec les études montrant que le sommeil consolide préférentiellement les éléments de la mémoire qui sont émotionnels (ex. : Groch et al., 2015; Payne & Kensinger, 2010; Payne et al., 2008; Wagner et al., 2006), étiquetés par le participant comme étant profitables ou utiles pour le futur (Fischer & Born, 2009; van Dongen et al., 2012; Wilhelm et al., 2011) ou ceux qui sont nouveaux plutôt que familiers (Hwaun & Colgin, 2019; Tulving et al., 1996). Ainsi, autant les processus du rêve que ceux de la consolidation de mémoire dépendante du sommeil semblent prioriser l'information émotionnelle, significative, nouvelle ou pertinente. Par ailleurs, il a été suggéré que les souvenirs étaient rejoués de manière fragmentée dans les rêves précisément parce que seulement les éléments nouveaux ou saillants de l'expérience doivent être traités et incorporés dans la mémoire à long terme (Horton & Malinowski, 2015; Schwartz, 2003).

Résumé 1.4.1 En somme, comprendre de quelle manière les expériences diurnes sont incorporées dans les rêves et quels facteurs modulent ces incorporations a des implications pour mieux comprendre la fonction de consolidation de la mémoire pendant le sommeil. Dans l'ensemble, les preuves suggèrent que la mémoire est réactivée dans les rêves de manière fragmentaire, plutôt qu'en entier, que ces réactivations sont filtrées pour être les plus personnellement et émotionnellement pertinentes, et qu'elles sont modulées par au moins deux facteurs temporels, le résidu diurne et l'effet de *dream-lag*. Malgré qu'il soit bien établi que la consolidation de la mémoire est un processus qui se déploie sur plusieurs jours, il n'est pas encore clair si l'effet de *dream-lag* reflète ces effets. Une explication plus complète du rêve comme reflétant les mécanismes de consolidation de la mémoire devrait prendre en compte le décours temporel spécifique des processus mnésiques chez les humains, ce qu'évalueront plus en détail les études 1 et 3 de la présente thèse.

1.4.2 Sources de mémoire des rêves : sommeil lent et sommeil paradoxal

Un support supplémentaire à l'argument que les rêves reflètent la consolidation de la mémoire durant le sommeil est qu'il existe une certaine correspondance entre le contenu des rêves en sommeil lent ou en sommeil paradoxal et les fonctions mnésiques attribuées à ces stades de sommeil. Par exemple, les sources de mémoire des rêves en sommeil lent sont plus épisodiques, peu importe le moment de la nuit (Baylor & Cavallero, 2001; Cicogna et al., 1991), tandis que les sources de mémoire des rêves en sommeil paradoxal sont plus sémantiques, surtout plus tard dans la nuit (Cavallero et al., 1990). Une étude a également montré que les résidus diurnes étaient plus fréquents dans le stade N2, tandis que les souvenirs plus lointains (survenant jusqu'à un an avant le rêve) étaient plus fréquents en sommeil paradoxal (Battaglia et al., 1987). Les sources de mémoire sont aussi plus fidèlement représentées dans les rêves en sommeil lent que ceux en sommeil paradoxal (Foulkes et al., 1989). Dans une étude plus récente, Malinowski & Horton (2021) ont également constaté que les rêves de début de nuit collectés à domicile étaient plus clairement liés à la vie éveillée, tandis que les rêves de fin de nuit étaient plus hyperassociatifs, c'est-à-dire qu'ils étaient plus bizarres, métaphoriques et rappelaient davantage le passé lointain. Ces observations correspondent bien, d'une part, à un rôle du sommeil lent dans la réactivation des traces de mémoire épisodique récentes servant à les renforcer et à les stabiliser; de l'autre, à un rôle du sommeil paradoxal dans l'intégration et la généralisation de la mémoire de manière plus fluide et créative (Walker & Stickgold, 2010).

Selon ce même postulat, un rôle plus spécifique du sommeil paradoxal dans la consolidation de la mémoire émotionnelle (Groch et al., 2015; Hutchison et al., 2021; Wassing et al., 2019) ainsi que dans l'apprentissage de nouvelles compétences procédurales complexes (Smith, 2001) pourrait être reflété, respectivement, par la présence d'émotions vives et par la nature plus immersive, mouvementée et kinesthésique des rêves en sommeil paradoxal (Foulkes, 1962; Hobson et al., 2000; Nielsen, 2000). Finalement, une association a été montrée entre l'activité thêta frontale en sommeil paradoxal, une activité oscillatoire largement associée à la mémoire (ex. : Boyce et al., 2016; Buzsáki, 2002; Hutchison & Rathore, 2015) et le nombre de références à des expériences récentes de la vie éveillée dans les rêves (Eichenlaub et al., 2018).

Il est à noter que le temps de la nuit semble également dicter la proximité temporelle des sources de mémoire dans les rêves, les souvenirs les plus récents étant principalement traités dans les rêves au début de la nuit, tandis que les souvenirs plus lointains se trouvent principalement dans les rêves à la fin de la nuit. Cet effet du temps de la nuit a été trouvé séparément pour les rêves

en sommeil paradoxal (Offenkrantz & Rechtschaffen, 1963; Roffwarg et al., 1978; Verdone, 1965) et pour les rêves en stade N1 (Stenstrom et al., 2012). Ceci appuie la proposition que les cycles successifs du sommeil font progresser la mémoire au cours d'une période de sommeil au-delà des stades individuels (Ficca et al., 2000; Ficca & Salzarulo, 2004).

Résumé 1.4.2 En somme, ces observations appuient l'idée que les rêves offrent, du moins partiellement, une fenêtre vers les processus de consolidation de la mémoire spécifiques aux différents stades de sommeil. Ainsi, en plus d'être fragmentaires, sélectives et personnellement pertinentes, les réactivations de mémoire dans les rêves de différents stades de sommeil, ou à différents moments de la nuit, semblent appuyer des fonctions diverses, mais complémentaires : les rêves en sommeil lent de début de nuit réactivant de manière plus fidèle les traces de mémoire récentes; les rêves en sommeil paradoxal de fin de nuit en intégrant et réorganisant ces traces de mémoires avec des souvenirs plus anciens au sein de scénarios immersifs, émotionnels et créatifs.

1.4.3 Rêver à une tâche de mémoire est associé à un meilleur apprentissage

Une implication de la proposition que les rêves reflètent la consolidation de la mémoire durant le sommeil est que l'incorporation d'éléments d'un apprentissage récent dans les rêves devrait être associée à une meilleure rétention de ces apprentissages – de telles études demeurent néanmoins rares et inconsistantes (voir Tableau 1 pour un aperçu de ces études). Des preuves convaincantes ont d'abord été fournies dans une étude de Wamsley et al. (2010b), montrant que suite à l'exploration d'un labyrinthe virtuel, les sujets qui ont intégré des éléments de la tâche dans leurs rêves en stade N1 ou N2 d'une sieste ont montré jusqu'à dix fois plus d'amélioration que les sujets qui n'y ont pas rêvé; en revanche, le fait de penser à la tâche spontanément durant l'éveil ne prédisait aucune amélioration. Cette étude a ensuite été répliquée par le même groupe

Tableau 1. Relations entre l'incorporation d'une tâche dans les rêves et l'apprentissage

Auteur-es	Tâche de mémoire	Stade du rêve
Rêves reliés à la tâche prédisent un meilleur apprentissage		
Fiss et al. (1977)	Rappel d'histoire	• SP
De Koninck et al. (1988) De Koninck et al. (1990)	Immersion langue française	• ND (à domicile)
De Koninck et al. (1996)	Tâche de lecture avec prismes inversés	• SP
Wamsley et al. (2010b)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N1/N2 • Pas à l'éveil
Kussé et al. (2012)	Jeu de Tetris *relation avec le score maximal sur 3 jours de pratique	• N1
Wamsley and Stickgold (2019)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N2, SP • Pas à l'éveil
Schoch et al. (2019)	Association mot-image	• SL • Pas en SP
Fogel et al. (2018)	Tâche motrice de tennis (Wii Fit)	• N1
Klepel and Schredl (2019)	Rappel libre d'une scène de film	• ND (rêves du matin) • Pas en SP
Plailly et al. (2019)	Mémoire visuo-olfactive **Amélioration de l'aspect visuospatial, mais pas olfactif	• ND (à domicile, rêves du matin)
Rêves reliés à la tâche ne prédisent pas un meilleur apprentissage		
Cipolli et al. (2004)	Rappel de phrases sans sens	• SP
Wamsley et al. (2010a)	Jeu de ski virtuel (Alpine Racer)	• N1
Stamm et al. (2014)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N1/N2/SP
Fogel et al. (2018)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N1
Nefjodov et al. (2016)	Tâches d'équilibre variées (Wii Fit)	• SP (2 ^e cycle)
Wamsley et al. (2016)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N1/N2/SP
Autres relations		
Pantoja et al. (2009) (pilote)	Jeu vidéo de tir à la 1 ^{ère} personne (<i>Doom</i>) **Fonction en U-inversé	• SP
Schredl and Erlacher (2010)	Tâche de dessin dans le miroir **La bizarrerie, la longueur et l'intensité émotionnelle sont associées à moins d'erreurs, mais une moins grande rapidité	• SP
Pas suffisamment de rêves reliés à la tâche pour faire l'analyse		
Schredl and Erlacher (2010)	Tâche de dessin dans le miroir	• SP
Nguyen et al. (2013)	Navigation d'un labyrinthe virtuel	• N1/N2/rêves du matin

Solomonova et al. (2018)	Tâche d'équilibre (Wii Fit Bubble) **Mais un effet est trouvé lorsque les incorporations du laboratoire sont incluses dans la définition de « rêves reliés à la tâche »	• N1/N2/SP
--------------------------	--	------------

SP: Sommeil paradoxal; SL: Sommeil lent; N1 : Stade 1; N2 : Stade 2; N3 : Stade 3; ND : Non-déterminé

« / » : les rêves des différents stades de sommeil ont été combinés

« , » : l'effet a été vérifié séparément pour les différents stades de sommeil

avec les rêves en stade N1, N2 et en sommeil paradoxal lors d'une nuit complète de sommeil (Wamsley & Stickgold, 2019). De manière similaire, le fait d'incorporer des éléments d'un récit narratif dans les rêves en sommeil paradoxal a été associé à un meilleur rappel de cette histoire le lendemain (Fiss et al., 1977). Le groupe de De Koninck a montré que les étudiants qui progressaient le mieux dans un programme d'immersion française incorporaient la langue française plus rapidement dans leurs rêves que les étudiants qui progressaient plus lentement (De Koninck et al., 1990; De Koninck et al., 1988). Ils ont par la suite montré que les participants qui incorporaient des inversions visuelles dans leurs rêves en sommeil paradoxal après avoir porté des lunettes inversant leur champ visuel démontraient une meilleure adaptation à ces lunettes que les sujets qui n'ont pas eu de tels rêves (De Koninck et al., 1996). Plus récemment, le fait d'incorporer une tâche d'association mots-images dans les rêves en sommeil lent, mais pas ceux en sommeil paradoxal, prédisait une amélioration des performances (Schoch et al., 2019), supportant encore une fois un rôle spécifique du sommeil lent dans la mémoire déclarative. Enfin, une étude de Plailly et al. (2019) a montré que l'incorporation d'éléments d'une tâche multisensorielle implicite dans les rêves à domicile était liée à une meilleure reconnaissance des aspects visuels, mais pas olfactifs, de cette tâche. Ceci suggère que différents aspects d'une même tâche peuvent être traités de manière différentielle dans les rêves.

Une chose commune à ces études est que les apprentissages ne sont généralement pas incorporés de manière directe ou complète dans les rêves, c'est-à-dire que les rêves n'imitent pas une simple « pratique » mentale de la tâche comme on pourrait le faire à l'éveil, mais incorporent plutôt la tâche de manière indirecte, associative et fragmentée. Par exemple, dans l'étude de Wamsley et al. (2010b), les participants ne rêvaient pas à la configuration spatiale du labyrinthe en tant que tel; leurs rêves étaient plutôt composés d'associations vastes et de souvenirs thématiquement liés à la tâche, par exemple à une grotte labyrinthique que le participant avait visitée quelques années auparavant, ou encore à des fragments isolés et des pensées sur l'expérience, tels que rêver à la musique qui était présente durant l'exploration du labyrinthe. Cela semble indiquer que dans les rêves, la réactivation d'un apprentissage récent ou

d'un fragment de cet apprentissage permet d'activer d'autres mémoires associées, reflétant possiblement un travail d'intégration de la mémoire au-delà d'une simple consolidation à proprement parler.

En revanche, plusieurs études ne soutiennent pas le rôle du rêve dans l'apprentissage : le fait de rêver à des éléments d'une tâche verbale explicite (Cipolli et al., 2004), à une tâche d'équilibre (Nefjodov et al., 2016) ou des tâches de navigation (Fogel et al., 2018; Wamsley et al., 2016) n'était pas lié à l'amélioration des performances sur ces tâches. D'autres études ont observé des relations plus ambiguës; par exemple une étude pilote (Pantoja et al., 2009) a montré une relation en U-inversé entre la performance sur le jeu vidéo *Doom* et les rêves incorporant différents aspects de ce jeu.

De surcroît, certaines études n'ont tout simplement pas identifié suffisamment de rêves incorporant les tâches pour évaluer l'impact sur l'apprentissage (Nguyen et al., 2013; Schredl & Erlacher, 2010), mettant en lumière une importante difficulté méthodologique dans l'étude de cette relation. Au moins trois raisons pourraient mener à cette difficulté. La première est que la tâche ne soit pas suffisamment saillante ou jugée importante par les participants pour qu'ils y rêvent. La deuxième est qu'il n'y ait pas suffisamment de rêves ou encore des rêves avec trop peu de détails pour dévoiler cet effet – ce qui pourrait être dû à une taille d'échantillon trop faible ou à une collecte de rêves dans des conditions non optimales. La troisième est que la manière dont la tâche s'incorpore dans les rêves, qui est souvent de manière fragmentaire et indirecte, soit difficilement identifiable. Ces trois points sont adressés dans la méthodologie de l'étude 1 afin d'optimiser notre capacité à étudier cet effet.

1.4.3.1 Rêves et mémoire procédurale

Les mouvements du corps entier et les sensations sensorimotrices sont couramment ressentis dans les rêves en sommeil paradoxal (Occhionero & Cicogna, 2011; Porte & Hobson, 1996), notamment lors des bouffées de mouvements oculaires rapides où les rêves sont plus actifs et contiennent un plus haut sentiment d'auto-participation (ex. : Berger & Oswald, 1962; Pivik, 1991). Cette nature active et motrice du rêve a mené à la proposition que l'atonie musculaire caractéristique du sommeil paradoxal avait comme fonction de bloquer cette activité motrice onirique – cette proposition est exemplifiée dans les cas de TCSP où une perte de l'atonie musculaire mène à des comportements moteurs « oniriques » parfois intenses et violents durant le sommeil (Arnulf, 2019; Mahowald & Schenck, 2005). Le sens vestibulaire est la troisième modalité la plus représentée dans les rêves après la vision et l'audition (Schredl, 2010) et jusqu'à

38% des rêves contiendraient du contenu relatif à la gravité (voler, tomber, descendre, monter, etc.) (Maggiolini et al., 2007). Finalement, la représentation d'imagerie somatosensorielle intense, telle que la douleur, est moins souvent rapportée, mais sa présence sporadique dans les rêves révèle toutefois la capacité du cerveau rêveur à générer des expériences sensorielles vives (Nielsen et al., 1993; Zadra et al., 1998).

Or, un rôle des rêves lié plus spécifiquement à la mémoire sensorimotrice est plus rarement étudié et les résultats sont mitigés. Trois études ont utilisé des tâches motrices ou d'équilibre avec une console de Wii-Fit, permettant d'évaluer la mémoire procédurale globale (avec le corps en entier). Seulement l'une d'entre elles a observé un effet clair de leur incorporation dans les rêves : l'incorporation d'une simulation de tennis dans les rêves de stade N1 – tel que mesurée par un calcul de similarité sémantique entre le rapport de rêve et la description écrite que le participant avait préalablement fait de la tâche – prédisait de meilleures performances à cette tâche (Fogel et al., 2018). Rêver d'une tâche procédurale d'équilibre ou de son contexte plus large (c'est-à-dire le laboratoire) a également été associé à de meilleurs scores de rapidité, mais pas de performance globale (Solomonova et al., 2018); en revanche, rêver à des tâches d'équilibre multiples (ex. : soccer, sauts en ski) ne l'était pas (Nefjodov et al., 2016). La bizarrerie, la longueur et l'intensité émotionnelle des rêves en sommeil paradoxal ont toutes été liées à moins d'erreurs sur une tâche de dessin dans le miroir, mais aussi à une moins grande rapidité (Schredl & Erlacher, 2010), ce qui suggère que le rêve peut être associé à l'apprentissage procédural de manière indirecte et inattendue. Finalement, une étude a montré de manière plus générale qu'un rappel de rêves peu fréquent était associé à de plus pauvres performances à une tâche motrice, mais à une plus grande amélioration de celle-ci après une nuit de sommeil riche en stade N2 (Dumel et al., 2015), suggérant ainsi un lien plus général entre le rêve et des profils d'apprentissage procédural.

Des « réactivations » comportementales d'apprentissages moteurs ont également été observées dans des études de cas cliniques de troubles de sommeil. Suite à l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle, des patients répétaient spontanément durant leur sommeil des mouvements de doigts comme s'ils se pratiquaient à la tâche – ceci a été observé lors du sommeil lent chez un patient somnambule (Oudiette et al., 2011) ainsi que dans le sommeil paradoxal chez un patient présentant un TCSP environ 36 heures après avoir appris la tâche (Mainieri et al., 2019). Cependant, il demeure indéterminé si ces répétitions comportementales étaient également perçues sous forme de rêves chez ces patients ni si elles étaient liées à un meilleur apprentissage de ces tâches.

Un autre type de preuve soutenant un rôle du rêve dans l'apprentissage moteur provient d'études qui utilisent le rêve lucide pour établir une condition expérimentale au sein même du rêve. Chez des rêveurs lucides experts, le fait de pratiquer une habileté motrice lors d'un rêve lucide, telle que lancer des fléchettes (Schadlich et al., 2017), lancer une pièce de monnaie dans une tasse (Erlacher & Schredl, 2010) et exécuter une séquence sur un clavier avec les doigts (Stumbrys et al., 2016), mène à une amélioration de la performance à ces tâches, parfois même à des niveaux similaires que s'ils se pratiquaient réellement à l'éveil. Un parallèle peut être fait avec les effets bien documentés de l'imagerie motrice volontaire à l'éveil, utilisée chez les athlètes par exemple, qui permet d'améliorer la performance motrice (Battaglia et al., 2014; Dana & Gozalzadeh, 2017; Filgueiras et al., 2018; Morris et al., 2005), l'équilibre (Köyağasioğlu et al., 2022), et la rééducation motrice (Lopez et al., 2019; Nicholson et al., 2019). Si l'imagerie motrice ou kinesthésique spontanée et involontaire, comme celle retrouvée dans les rêves non lucides, est également bénéfique pour l'apprentissage moteur reste largement inexplorée. L'étude 1 met l'emphase sur les différents types d'incorporations des rêves, dont les incorporations kinesthésiques d'une tâche procédurale, afin de mieux répondre à cette question.

Résumé 1.4.3. En résumé, certaines preuves suggèrent que le fait d'intégrer des éléments d'un apprentissage récent dans les rêves contribue à la consolidation de cet apprentissage – toutefois, les résultats à ce jour sont mixtes et varient selon les stades de sommeil et le type d'apprentissage. Un rôle du rêve plus spécifiquement dans la consolidation de la mémoire procédurale est suggéré par différentes preuves, incluant la nature immersive et kinesthésique des rêves, le fait que l'incorporation de tâches motrices dans les rêves soit parfois associée à la performance des participants, ainsi que la pratique comportementale d'habiletés motrices dans les rêves lucides. Cependant, peu d'études ont spécifiquement évalué si les incorporations de sensations kinesthésiques et de mouvements corporels sont impliquées dans l'apprentissage moteur, ce qui sera exploré dans l'étude 1.

1.4.4 Rêves et réactivation de mémoire : mécanismes similaires?

Depuis sa découverte dans les années 90, les réactivations de mémoire (*neural replays*) durant le sommeil ont été proposées comme base neuronale potentielle pour l'expérience du rêve (ex. : Ji & Wilson, 2007; Louie & Wilson, 2001). Cette hypothèse diffère légèrement de l'idée plus générale que le rêve reflèterait *tous* mécanismes de consolidation de la mémoire durant le sommeil en avançant que, plus spécifiquement, les réactivations neuronales de traces de mémoire seraient une source majeure dans la formation des rêves. Cependant, cette hypothèse n'a pas été testée empiriquement et notre compréhension des réactivations neuronales provient

largement d'études animales. Comparer certaines de leurs caractéristiques (ex. : niveau de fidélité, sélectivité, vitesse) à celles des rêves peut toutefois faire avancer la question.

Comme révisé plus tôt, les réactivations neuronales ont été davantage étudiées en sommeil lent qu'en sommeil paradoxal et les quelques études s'intéressant au sommeil paradoxal donnent des résultats mixtes. À l'inverse, les rêves sont beaucoup plus saillants et fréquemment rappelés en sommeil paradoxal qu'en sommeil lent. Les réactivations neuronales de mémoire du sommeil lent, qui « rejouent » supposément une expérience passée, sont ainsi possiblement plus cohérentes avec les caractéristiques attribuées aux rêves en sommeil lent, étant plus épisodiques et plus similaires à la mémoire originale que ceux en sommeil paradoxal (Foulkes et al., 1989; Malinowski & Horton, 2021). Toutefois, il a été avancé que les réactivations neuronales durant le sommeil ne jouaient pas complètement ou fidèlement l'activité neuronale d'une expérience à l'éveil. Les réactivations durant le sommeil peuvent être compressées dans le temps (Euston et al., 2007; Nadasdy et al., 1999; Skaggs & McNaughton, 1996) et même être « jouées » à l'envers (Wikenheiser & Redish, 2013). Comme pour les rêves (ex. : Fosse et al., 2003), les réactivations neuronales ont une nature fragmentée, c'est-à-dire que des fragments de séquences sont plus souvent réactivés que des séquences complètes (Mahoney et al., 2016). Mahoney et al. (2016) montrent en outre que ces courtes séquences se combinent pour créer de plus longues séquences, ce qui pourrait potentiellement refléter l'intégration de nouveaux apprentissages avec d'autres fragments d'expérience. De plus, certaines études ont montré que les réactivations neuronales du sommeil lent dans les premiers cycles de sommeil sont plus fidèles à la mémoire originale que celles des cycles subséquents (Bendor & Wilson, 2012; Ghandour et al., 2019). Les résultats mixtes concernant la présence de réactivations de mémoire en sommeil paradoxal pourraient ainsi venir du fait que celles-ci représentent moins fidèlement l'expérience originale, rendant leur détection plus difficile qu'en sommeil lent. Par ailleurs, l'activation de patrons neuronaux simulant de nouvelles trajectoires, c'est-à-dire qui n'ont jamais été explorées par le rongeur, a été enregistrée à l'éveil (Gupta et al., 2010) ainsi que durant le sommeil (Caze et al., 2018; Stella et al., 2019), suggérant que les réactivations neuronales peuvent aussi être imaginaires (*imaginary replays*).

Tel qu'observé dans les rêves, un traitement préférentiel pour les expériences nouvelles ou saillantes semble aussi présent pour les réactivations neuronales. Chez les rongeurs, les traces de mémoire hippocampales d'expériences nouvelles sont préférentiellement réactivées lors du sommeil lent (Hwaun & Colgin, 2019; O'Neill et al., 2008) et persistent plus longtemps (Giri et al., 2019; Ji & Wilson, 2007; Wilson & McNaughton, 1994) comparées à celles qui représentent des

expériences plus familières. Les réactivations neuronales chez les rongeurs sont également amplifiées pour les expériences associées à une réponse émotionnelle (Girardeau et al., 2017) ou à une récompense (Singer & Frank, 2009). Le fait que les réactivations hippocampales soient couplées à des signaux dopaminergiques de récompense provenant de l'aire tegmentale ventrale (Gomperts et al., 2015; Valdés et al., 2015) ou à l'activité de l'amygdale (Girardeau et al., 2017) pendant le sommeil pourrait possiblement expliquer une telle sélectivité pour des événements saillants ou émotionnels.

En revanche, plusieurs études montrent que les réactivations neuronales durant le sommeil peuvent se produire à une échelle de temps plus rapide, avec des facteurs de compression de 9-10 fois ayant été observés dans l'hippocampe et de 6-7 fois dans le cortex préfrontal médian de rongeurs (ex. : Euston et al., 2007). Ces compressions temporelles sont difficilement conciliables avec l'expérience onirique. La question de temporalité dans les rêves a longtemps fasciné les chercheurs et il est souvent rapporté, de manière anecdotique, que le temps dans les rêves peut être perçu de manière fragmentée, saccadée, ou dilatée, laissant parfois l'impression que des heures entières peuvent passer dans le rêve lors d'une sieste de quelques minutes. Une étude montre que les rêves, notamment ceux qui sont complexes, étranges ou très émotionnels, peuvent être perçus comme ayant une durée beaucoup plus longue que la période de sommeil paradoxal associée (Moiseeva, 1975). L'idée que les rêves aient lieu en accéléré juste avant ou pendant l'éveil avait également été proposée au 19^e siècle par Alfred Maury suite à son fameux rêve de guillotine dont la fin coïncidait avec la flèche de son lit lui tombant sur le cou (Maury, 1865) – cette hypothèse a ensuite été formulée en tant qu'hypothèse de Goblots (1897). Cependant, cette idée de « rêve en accéléré » a été contestée par plusieurs études expérimentales montrant, par exemple, que l'estimation de la durée du rêve par les participants correspondait à la longueur du sommeil paradoxal précédant l'éveil (Dement & Kleitman, 1957; Glaubman & Lewin, 1977) et que des stimuli externes présentés plus tôt dans une période de sommeil avaient été incorporés dans un rêve rappelé au réveil (Solomonova & Carr, 2018). Des preuves plus substantielles proviennent d'études sur les rêves lucides où les participants peuvent, à l'aide d'un signal préétabli fait avec les yeux à l'intérieur même du rêve (ex. : bouger les yeux de gauche à droite 3 fois), donner un marqueur temporel fiable et enregistrable par EOG. Ces études ont montré que compter à voix haute dans un rêve lucide, par exemple pendant 10, 20 ou 30 secondes, se faisait à peu près à la même vitesse qu'à l'éveil; et exercer des activités motrices, telles que marcher, se faisait même plus lentement dans les rêves qu'à l'éveil (Erlacher et al., 2014; Erlacher & Schredl, 2004). En bref, ces résultats ne semblent globalement pas compatibles avec des réactivations de mémoire se faisant de manière accélérée. Cependant, une

absence de compression temporelle dans les réactivations neuronales a été observée chez le rongeur en sommeil paradoxal (Louie & Wilson, 2001) et en sommeil lent dans certaines régions cérébrales (Ribeiro et al., 2004), ainsi que dans le peu d'études ayant été fait chez l'humain (Jiang et al., 2017; Zhang et al., 2018). Il est encore inconnu pourquoi et dans quels contextes certaines réactivations se font de manière accélérée alors que d'autres se font en temps réel et il est possible que différents types de réactivation contribuent différemment à l'expérience des rêves.

Finalement, certains corrélats neuronaux des réactivations de mémoire ont été associés aux rêves. Les réactivations de mémoire ont été enregistrées autant au niveau hippocampale que dans diverses régions corticales. Bien qu'un support cortical soit plus probablement central à l'expérience consciente des rêves (Hobson & McCarley, 1977; Siclari et al., 2017; Solms, 2000), quelques études appuient aussi une contribution hippocampale dans leur formation (De Gennaro et al., 2011; Goffredina et al., 2020; Wamsley, 2020). Les fuseaux de sommeil, un marqueur bien établi des réactivations de mémoire, ont également été associés à la fréquence de rappel de rêves (Nielsen et al., 2017; Siclari et al., 2018) ainsi qu'à différents attributs oniriques (Picard-Deland et al., 2018b).

Résumé 1.4 En bref, la conceptualisation du rôle du sommeil dans la mémoire a drastiquement changé à travers les décennies. La découverte du sommeil paradoxal, largement vu comme un « proxy » pour l'étude des rêves, a entraîné tout un champ de recherche, à la fois chez les animaux et les humains, dédié à comprendre le rôle de ce stade de sommeil dans la consolidation de la mémoire. Puis, la découverte des réactivations de mémoire au niveau de l'hippocampe et d'autres régions corticales a donné un nouvel élan dans le développement de modèles de consolidation de la mémoire, tels que le modèle de consolidation active des systèmes, qui ont largement réorienté la recherche vers la compréhension des mécanismes oscillatoires du sommeil lent. Des modèles se sont également développés pour prendre en compte l'interaction entre les différents stades de sommeil et leur rôle complémentaire dans la mémoire. L'existence d'un mécanisme actif de réactivation de mémoire a été discutée par plusieurs comme possible substrat physiologique des rêves, relançant un champ d'études parallèle visant à tester l'implication des rêves dans la consolidation de la mémoire. Plusieurs types de preuves appuient un tel rôle des rêves dans la mémoire, tels que la présence de sources de mémoire identifiables dans les rêves, un contenu de rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal qui reflète partiellement les fonctions mnésiques connues de ces stades de sommeil, ainsi que des démonstrations que le fait de rêver à une tâche soit associé à un meilleur apprentissage à cette tâche. De plus, certaines similarités entre le phénomène des rêves et celui des réactivations de

mémoire durant le sommeil – incluant leur nature fragmentaire ou imaginaire, le biais de réactivation d'éléments plus saillants de la mémoire et certains corrélats cérébraux partagés – appuient l'interprétation que les réactivations neuronales se reflètent à travers les rêves. Toutefois, plusieurs caractéristiques de ces réactivations n'ont pas d'analogue phénoménologique clair dans les rêves – incluant leur prédominance en sommeil lent et leur compression temporelle – jetant un certain doute sur la validité de cette interprétation. Le développement récent de nouvelles approches pour manipuler et optimiser les processus mnésiques durant le sommeil, telles que la TMR, de pair avec des approches neurophénoménologiques visant à collecter et analyser rigoureusement les sources de mémoire des rêves, ont le potentiel de mieux répondre à cette question. Les prochaines sections réviseront les différentes approches couramment utilisées dans l'étude des rêves, et particulièrement celles qui seront utilisées dans la présente thèse pour comprendre leur relation avec les processus de réactivation et de consolidation de la mémoire.

1.5 L'étude des rêves : approches expérimentales

L'étude du rêve comporte plusieurs défis méthodologiques – le rêve étant une expérience subjective qui est à risque de comporter plusieurs transformations du moment où il est vécu durant le sommeil, rappelé en mémoire à l'éveil, puis rapporté sous une forme ou une autre (écrite, orale, dessinée, etc.) (Guénoles & Nicolas, 2010). De plus, une absence de rappel de rêves peut indiquer soit une absence véritable d'expérience consciente durant le sommeil, soit un simple oubli de cette expérience (Ruby, 2020). Toutefois, dans des conditions bien contrôlées, le récit subjectif du rêve devrait être suffisamment fiable – au même titre que d'autres expériences subjectives – pour être considéré sans scepticisme et être étudié scientifiquement, ce que Windt (2013) soutient avec son postulat de transparence du rêve (*transparency assumption*). Plusieurs approches peuvent être utilisées pour optimiser l'étude des rêves, telles que des manipulations expérimentales avant ou pendant le sommeil afin d'influencer le contenu des rêves ainsi que l'utilisation de méthodes validées pour collecter et analyser les rêves. Les différentes approches qui seront utilisées dans ce travail seront révisées dans les prochaines sections.

1.5.1 Influencer les rêves pour mieux les étudier

1.5.1.1 Stimulations pré-sommeil et réalité virtuelle

En se basant sur le fait que les rêves incorporent des éléments d'expériences récentes, plusieurs études ont tenté d'influencer leur contenu en exposant les participants à des stimuli particuliers

avant leur sommeil. Cette approche expérimentale se fait généralement sans un effort volontaire de la part du participant pour modifier ses rêves, contrairement à des techniques d'incubation du rêve ou d'imagerie par répétition de l'imagerie mentale, où le participant tente activement de rêver à un sujet particulier afin, par exemple, de trouver des solutions à des problèmes (Barrett, 1993) ou de diminuer l'intensité de ses cauchemars (Krakow & Zadra, 2006). Par exemple, la présentation d'un film provocateur ou stressant avant le sommeil peut résulter en des incorporations d'éléments du film dans les rêves ou, de manière plus générale, à des rêves plus négatifs (Foulkes & Rechtschaffen, 1964; Goodenough et al., 1975; Lauer et al., 1987; Witkin & Lewis, 1965). Utiliser des lunettes inversant le champ visuel durant le jour mène subséquemment à des inversions visuelles dans les rêves (De Koninck et al., 1996), ainsi qu'à des rêves plus actifs et vifs (Corsi-Cabrera et al., 1986). Cependant, l'incorporation dans les rêves de la plupart de ces stimuli, même ceux qui sont d'une grande intensité émotionnelle, s'est avérée plutôt faible ou difficilement détectable (Schredl, 2010). En revanche, le laboratoire de sommeil en soi semble constituer une « stimulation » pré-sommeil particulièrement susceptible de s'infiltrer dans les rêves. Une revue de la littérature basée sur un échantillon de douze études ayant collecté des rapports de rêves en sommeil paradoxal montre que des références directes (ex. : rêver aux expérimentateurs, à la chambre à coucher, aux électrodes) et indirectes (ex. : rêver à des thématiques de sommeil ou d'être évalué par quelqu'un) au laboratoire étaient retrouvées dans 32 % à 68 % des rêves (Schredl, 2008). Ainsi, dans l'étude 2 (article IV), et dans une moindre mesure dans les études 1 (articles II) et 3 (article V), nous évaluerons de manière quantitative et qualitative la manière dont le laboratoire influence les rêves.

De plus, l'essor technologique des dernières années a donné naissance à de nouvelles approches pour manipuler les rêves. Par exemple, les jeux vidéo ainsi que la réalité virtuelle, qui immergent une personne dans un environnement artificiel créé numériquement, peuvent être utilisés comme stimulation pré-sommeil pour influencer les rêves. En fait, la réalité virtuelle a plusieurs fois été utilisée comme analogie pour décrire la qualité immersive et interactive des rêves; à l'inverse, les rêves ont été utilisés pour décrire la qualité onirique de la réalité virtuelle (Nielsen et al., 1995). Plusieurs études récentes évaluant le rôle du rêve dans la consolidation de la mémoire ont utilisé des jeux vidéo interactifs comme tâches d'apprentissage, notamment *Tetris* (Stickgold et al., 2000b), *Doom* (Pantoja et al., 2009), des labyrinthes virtuels (Nielsen et al., 2007; Solomonova et al., 2015; Stamm et al., 2014; Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley et al., 2010b), un jeu d'arcade de ski (Wamsley et al., 2010a) et des tâches motrices utilisant une console *Wii Fit* (Fogel et al., 2018; Nefjodov et al., 2016; Solomonova et al., 2018). Dans la plupart de ces études, les tâches ont été incorporées de manière efficace et reconnaissable dans le contenu

des rêves pour un certain nombre de participants. En fait, jouer à des jeux vidéo fréquemment a été lié à de plus grands niveaux de lucidité et de contrôle dans les rêves (Gackenbach, 2006), en particulier lorsque ces jeux sont physiquement interactifs (Sestir et al., 2019). Les sens d'immersion et de présence, c'est-à-dire la sensation d'être physiquement présent dans un monde virtuel (Burdea & Coiffet, 2003), sont des attributs de ces médiums qui sont particulièrement susceptibles d'affecter les rêves (Gackenbach et al., 2011; Nielsen et al., 2007). En revanche, les cybermalaises, qui sont une réaction corporelle de nausées, d'étourdissements ou de malaises ayant lieu pendant ou après une exposition à un environnement virtuel, sont négativement liés au sentiment de présence et peuvent indiquer une moins grande immersion dans le monde virtuel (Weech et al., 2019). Leur impact sur l'efficacité de la réalité virtuelle à influencer les rêves demeure toutefois inconnu et sera évalué dans l'étude 1 (article III).

La réalité virtuelle a également été utilisée pour montrer les bénéfices de la TMR pour un apprentissage spatial (Shimizu et al., 2018). Un environnement de réalité virtuelle peut permettre un contexte d'apprentissage procédural plus écologique qui engage les systèmes visuospatiaux, moteurs et d'équilibre du corps en entier. Le sentiment de présence en réalité virtuelle serait un facteur important permettant de mieux encoder une expérience nouvelle en laboratoire (comme un « vrai » souvenir autobiographique) (Kisker et al., 2019) et a été associé à une meilleure qualité de performance à une tâche motrice complexe (Tai et al., 2022). D'ailleurs, des interventions basées sur la réalité virtuelle sont efficaces pour améliorer l'équilibre et la rééducation motrice dans les populations cliniques (Cano Porrás et al., 2019; de Amorim et al., 2018; de Araujo et al., 2019; Karamians et al., 2019; Köyağasioğlu et al., 2022; Porrás et al., 2020), suggérant qu'elles pourraient être bien adaptées pour évaluer l'efficacité de la TMR dans l'apprentissage de compétences procédurales complexes.

Résumé 1.5.1.1 En bref, l'exposition à des stimuli saillants avant le sommeil est une approche qui a été largement utilisée afin d'étudier la manière dont des expériences de la vie éveillée sont réactivées dans les rêves subséquents. Les études 1 et 2 de la présente thèse ont tiré avantage de la haute capacité d'incorporation des expériences de réalité virtuelle et du laboratoire de sommeil, respectivement, afin d'évaluer la relation entre les rêves et la mémoire. De plus, la réalité virtuelle offre un environnement optimal pour l'apprentissage moteur, qui sera évalué dans l'étude 1. La propension à l'immersion, le sentiment de présence et les cybermalaises seront également mesurés dans l'article III en tant que médiateurs possibles de l'incorporation de la tâche de réalité virtuelle dans les rêves.

1.5.1.2 Incorporation sensorielle dans les rêves

L'idée que le cerveau soit complètement coupé du monde extérieur lors du sommeil est contestée par les démonstrations que des stimuli sensoriels sont fréquemment incorporés dans le contenu des rêves en temps réel. Un exemple familier est l'incorporation de l'alarme du réveil-matin dans les rêves hypnopompiques, la sonnerie insistante pouvant se transformer, par exemple, en sirène de police ou en cloches d'église. Déjà vers la moitié du 19^e siècle, Alfred Maury explorait ces incorporations sensorielles sur lui-même : on lui fait respirer de l'eau de Cologne et il rêve qu'il est « dans la boutique d'un parfumeur »; on lui verse une goutte d'eau sur le front, il rêve qu'il est en Italie, qu'il a « très soif » et qu'il boit « du vin d'Orviette »; puis la lumière d'une bougie passée plusieurs fois devant ses yeux le fait rêver « d'orages, d'éclairs, et tout le souvenir d'une violente tempête » qu'il avait éprouvée sur la Manche (Maury, 1865, pp. 132-134). Un siècle plus tard, plusieurs études en laboratoire viennent confirmer que les rêves peuvent être influencés par des stimuli de toutes modalités. Par exemple, des stimuli visuels, tels que des flashes lumineux, sont incorporés dans 13-23% des rêves (William Dement & Edward A Wolpert, 1958; Rechtschaffen & Foulkes, 1965); des tonalités sonores sont incorporées dans 9-41% des rêves dépendamment de leur intensité (Burton et al., 1988; William Dement & Edward A Wolpert, 1958); et des noms propres (auditifs) (Berger, 1963) ou des mots significatifs pour les participants (ex. : reliés à leurs préoccupations actuelles) (Hoelscher et al., 1981) ont plus de chance d'être incorporés que des mots qui n'ont pas de signification particulière pour eux. L'induction de la soif – en privant des participants de liquides pour une période de 24 h avant de dormir en laboratoire – peut aussi avoir un effet sur les rêves; ceux-ci contenant davantage de références à des liquides variés, mais aucune référence directe à la soif ou à l'acte de boire (William Dement & Edward A Wolpert, 1958). Des stimuli olfactifs peuvent également s'immiscer dans les rêves (jusqu'à 19% des rêves dans Trotter et al., 1988). Toutefois, d'autres études montrent que les odeurs ne sont pas incorporées directement, mais que la valence de celles-ci peut influencer l'affect des rêves : des odeurs plaisantes, telles que celle d'une rose, rendent les rêves plus positifs et les odeurs désagréables, telles que celle d'œufs pourris, rendent les rêves plus négatifs (Schredl et al., 2009). Cet effet serait modulé par les préférences personnelles des participants pour les odeurs (Okabe et al., 2018).

Les stimuli qui semblent avoir l'impact le plus robuste sur les rêves sont les stimuli somatiques ou vestibulaires. Une légère tension sur la peau en appliquant du papier gommé sur différentes parties du corps mène à des références corporelles dans les rêves qui sont directes, magnifiées, ou même « empathiques », c'est-à-dire transférées à un autre personnage (Cubberley, 1923).

Par exemple, une tension appliquée sur les pieds ou les jambes aurait produit des rêves de danse, de monter des escaliers ou de recevoir un coup de patte de cheval sur la jambe; alors qu'une tension appliquée sur la jointure d'un doigt de la main gauche aurait mené le rêveur à faire de la sculpture sur bois en tenant un burin de la main gauche. Un autre exemple est l'application d'une forte pression sur les muscles des jambes avec un brassard gonflé pendant le sommeil paradoxal, induisant une variété d'instabilités kinesthésiques et posturales dans les rêves (ex. : voler, perdre l'équilibre, être paralysé) ou dans l'environnement du rêve (ex. : des objets flottant ou tombant) (Nielsen, 1993). L'imagerie gravitationnelle dans les rêves et autres distorsions corporelles peuvent aussi être augmentées par un balancement rythmique du corps durant le sommeil, tel que produit pas des mouvements d'ascension et de descente d'un lit d'hôpital (Baldrige, 1966) ou le fait de dormir dans un hamac (Leslie & Ogilvie, 1996). Finalement, la posture même du rêveur peut affecter le contenu des rêves (Agargun et al., 2004; Yu, 2012) ou façonner les imageries hypnagogiques (Nielsen, 2017). Ainsi, le corps continue d'influencer le processus de création des rêves en lui fournissant des informations sensorielles provenant de l'extérieur ou encore des informations kinesthésiques et posturales de manière continue pendant le sommeil. Les incorporations oniriques de tels stimuli sont rarement des incorporations directes, mais plutôt des représentations partielles des stimuli et de leur contexte, pouvant à la fois activer l'expérience sensorielle véritable ainsi que du matériel associatif lié au stimulus original.

Les multiples études utilisant des stimuli auditifs ou olfactifs au sein de paradigme de TMR – et montrant des effets à la fois sur l'activité cérébrale et sur la consolidation de la mémoire – témoignent également de la perméabilité sensorielle qui persiste entre le cerveau endormi et son environnement. Plusieurs autres études neurocomportementales appuient également que l'activité cérébrale demeure réactive aux stimuli externes durant les différents stades de sommeil et est même capable, jusqu'à un certain degré, de discriminer entre les différents stimuli (Andrillon et al., 2016; Portas et al., 2000). Par exemple, les individus endormis présentent des réponses cérébrales plus fortes (telles que mesurées par la présence de complexes K ou par des potentiels évoqués) lorsque leur propre prénom est énoncé en comparaison aux prénoms d'autres personnes (Oswald et al., 1960; Perrin et al., 1999); et lors de voix inconnues plutôt que familières (Blume et al., 2018). Ceci suggère que l'information peut être traitée pendant le sommeil jusqu'au point de pouvoir juger de la signification et de la familiarité d'un stimulus. En sommeil paradoxal, ce traitement se ferait différemment selon la présence ou l'absence de mouvements oculaires rapides : alors que des stimuli significatifs sont traités lors des périodes toniques, ils seraient sélectivement bloqués, jusqu'à une certaine mesure, lors du sommeil paradoxal phasique (Koroma et al., 2020). Le thalamus antérieur, qui fait partie du système activateur ascendant,

montrerait d'ailleurs une activité se rapprochant plus de l'éveil lors du sommeil paradoxal tonique que lors du sommeil paradoxal phasique (Simor et al., 2021; Simor et al., 2020). Il a été suggéré que les périodes toniques du sommeil paradoxal permettraient un certain maintien de la vigilance de l'environnement extérieur. Ces résultats sont cohérents avec la proposition que les ressources neuronales sont tournées davantage vers les processus cognitifs endogènes (ex. : les rêves) que vers le traitement d'informations externes (Andrillon & Kouider, 2020; Andrillon et al., 2016) pendant les mouvements oculaires phasiques. Toutefois, le sommeil paradoxal phasique ne semble pas bloquer le traitement de certains types de stimuli (ex. : des clics sonores simples Smith & Hanke, 2004), tel qu'indiqué dans la section suivante.

Résumé 1.5.1.2 En somme, ces études illustrent comment le cerveau endormi demeure connecté, jusqu'à un certain degré, avec le corps et continue de traiter de manière sélective des stimuli extérieurs. Cette capacité résiduelle à percevoir à la fois son état corporel et le monde qui l'entoure permet l'utilisation expérimentale de stimuli extérieurs afin d'influencer les rêves, tel qu'effectué dans l'étude 1 avec un protocole de TMR auditif. L'étude phénoménologique de ces incorporations sensorielles, telles que vues dans les incorporations du laboratoire de l'étude 2, permet en outre de mieux comprendre les mécanismes de formation des rêves.

1.5.1.2.1 TMR et rêves : incorporation de stimuli conditionnés

S'il est connu que, d'une part, les stimulations auditives et olfactives peuvent influencer le contenu du rêve et que, de l'autre, celles utilisées dans un paradigme de TMR peuvent influencer les réactivations de mémoire durant le sommeil, il demeure toutefois inconnu si la TMR peut modifier ou interagir avec le contenu des rêves de manière ciblée. Quelques études ou observations suggèrent que de telles stimulations conditionnées peuvent en effet influencer le contenu onirique. Un pionnier dans l'expérimentation des relations entre les rêves et la mémoire était Hervey de Saint-Denys, sinologue français et rêveur lucide expert qui s'intéressa à la manière dont peuvent se transformer des éléments de mémoire pour créer les imageries uniques des rêves. Pour l'une de ses expérimentations, Saint-Denys avait demandé au chef d'orchestre durant la saison des bals de jouer toujours l'une de deux valse lorsqu'il dansait avec une même partenaire de danse, et l'autre valse avec une deuxième partenaire. Modifiant un réveille-matin avec une boîte à musique, il faisait ensuite rejouer l'une des deux valse dans son sommeil; selon ses dires, la musique ramenait à ses rêves le souvenir de la partenaire en question dans des contextes variés et différents de celui du bal original (D'Hervey de Saint-Denis & Leon, 1867, pp. 395-398). De manière similaire, il associa différentes odeurs à des séjours dans différents emplacements, par exemple, il porta toujours le même parfum particulier lors d'une visite au

Vivarais – plusieurs mois plus tard, une goutte de ce parfum déposée sur son oreiller durant son sommeil éveilla en lui un rêve de montagnes, de châtaigniers et de roche de basalte, tous associés à cette campagne qu’il avait visitée (pp. 376-379). Il a observé que les stimuli auditifs et olfactifs se prêtaient plus facilement à influencer le contenu des rêves de manière associative, mais que l'utilisation d'autres sens, tels que le goût et la douleur, était également efficace. Plus tard, Bokert (1967) a présenté des mots liés à des liquides durant le sommeil paradoxal de participants qu’il avait préalablement assoiffés, résultant en une augmentation de rêves faisant référence à des liquides. De manière intrigante, ceux qui avaient rêvé d’étancher leur soif buvaient une moins grande quantité de liquide une fois éveillés que ceux qui avaient rêvé d’avoir soif. Bien que cette étude n’ait pas été répliquée, elle suggère que ces stimulations n’exercent pas seulement un effet sur les rêves, mais pourraient également avoir des répercussions sur les comportements à l’éveil qui y sont associés. De Koninck et Koulack (1975) ont également réussi à augmenter l'incorporation d'un film stressant dans les rêves, celui-ci ayant été visionné avant le sommeil, après avoir rejoué la bande sonore du film à faible intensité pendant le sommeil paradoxal. Plus récemment une étude pilote associant le tic-tac d'une horloge à une tâche procédurale de dessin dans le miroir a montré que le stimulus de l'horloge, lorsque rejoué pendant le sommeil paradoxal phasique, n'améliorait pas les performances à la tâche, mais était associé à des changements dans le contenu des rêves (Smith & Hanke, 2004). Plus précisément, les participants ayant reçu la stimulation sonore avaient des rêves plus longs qui contenant plus de références aux sports de compétition et à la conduite automobile, soit des thématiques rappelant la tâche de dessin dans le miroir (se faire évalué et essayer de « rester sur la route »). Dans le domaine olfactif, la présentation durant le sommeil d’une odeur de rose préalablement associée à des images rurales, contrairement à une odeur de sulfure d'hydrogène préalablement associée à des images urbaines, augmentait les références à la campagne dans les rêves (Schredl et al., 2014). Une approche similaire, nommée « réactivation ciblée de la lucidité » (*targeted lucidity reactivation*), a été utilisée pour induire des rêves lucides : des stimuli visuels et auditifs associés à un entraînement pour devenir lucide et réadministrés pendant le sommeil paradoxal pouvaient augmenter avec succès la survenue de rêves lucides (Carr et al., 2020b).

Résumé 1.5.1.2.1 En somme, ces quelques études démontrent qu’un stimulus conditionné, c’est-à-dire fortement associé à une idée, un souvenir ou un apprentissage, peut, lorsque présenté de nouveau durant le sommeil, évoquer de nouveau ces éléments dans les rêves, ou du moins des représentations associées à ces éléments. Cependant, la relation entre ces rêves « dirigés » vers une mémoire particulière et la consolidation de la mémoire n’a pas encore été testée directement – c’est-à-dire, le fait de réactiver ces éléments dans les rêves aide-t-il à les consolider en

mémoire? De manière anecdotique, dans un paradigme auditif de TMR conçu pour améliorer l'apprentissage moteur (Antony et al., 2012), un participant qui a spontanément rapporté une expérience de rêve liée à la tâche a également montré la meilleure amélioration à cette tâche de tous les participants. L'étude 1 de la présente thèse cherchera à tester cette hypothèse de manière systématique et contrôlée sur un plus grand nombre de participants.

1.5.2 Questionnaires, collecte des rêves et analyses

1.5.2.1 Questionnaires et journaux de rêves

Les questionnaires rétrospectifs utilisés dans ce présent travail ont permis de mesurer une panoplie de variables sur les rêves et le sommeil des participants. Par exemple, ceux-ci ont été utilisés pour estimer la fréquence habituelle de rappel de rêves ou de types particuliers de rêves (ex. : rêves lucides, cauchemars), pour mesurer la prévalence de certains phénomènes oniriques dans une population (ex. : rêves de vol), ou encore comme premier outil de dépistage de psychopathologies (ex. : dépression, anxiété) ou de troubles du sommeil (ex. : apnée du sommeil, somnambulisme) chez nos participants. Ces données collectées permettent ainsi de mieux caractériser la population à l'étude, de faire des comparaisons de groupes basées sur l'une ou l'autre de ces variables, ou encore de contrôler pour des variables confondantes lorsque nécessaire.

Dans l'étude 1, nous avons utilisé des journaux de rêves à domicile, une méthode de collecte quotidienne des rêves qui a de nombreux avantages en comparaison aux questionnaires rétrospectifs. Premièrement, elle mènerait à une meilleure estimation de la fréquence de certains types de rêves (ex. : rêves de vol); en effet, les participants auraient tendance à sous-estimer la fréquence habituelle de certains phénomènes oniriques, tels que les mauvais rêves et les cauchemars, lorsque demandée de manière rétrospective pour de plus longues périodes de temps (Robert & Zadra, 2008). Deuxièmement, elle permet d'étudier l'association entre deux variables au sein d'un même rêve (ex. : le niveau de lucidité et les sensations de vol), et ce, de manière répétée chez un même participant. Troisièmement, elle peut être utilisée pour étudier l'évolution des rêves au sein d'un même participant sur plusieurs jours, par exemple pour évaluer l'impact à long terme d'une manipulation sur les rêves (ex. : réalité virtuelle ou TMR). Finalement, elle familiarise les participants avec la collecte de rêves et leur permet de se pratiquer à se souvenir et à rapporter leurs rêves avant de venir en laboratoire pour une période de sommeil expérimentale.

1.5.2.2 Collecte de rêves en laboratoire

La collecte de rapports de rêves en laboratoire permet également de nombreux avantages. D'abord, le contexte expérimental est le même d'un participant à l'autre (ex. : chambre, lit, température). De plus, le moment du réveil pour collecter le rêve peut être contrôlé selon le stade de sommeil, le temps passé à dormir ou toute autre activité physiologique enregistrée (ex. : des mouvements oculaires rapides). Cela permet de corrélérer certains aspects des rêves avec la macrostructure (ex. : % de sommeil paradoxal) et la microstructure (ex. : densité des fuseaux de sommeil) du sommeil telles qu'enregistrées par polysomnographie.

Un paradigme de sieste matinale a été utilisé dans l'étude 1. Les siestes ont été utilisées avec succès dans plusieurs études évaluant les incorporations de mémoire dans les rêves (ex. : Fogel et al., 2018; Wamsley et al., 2010b) ou les effets de la TMR sur la consolidation de la mémoire (Antony et al., 2012; Cairney et al., 2014; Creery et al., 2015; Fuentemilla et al., 2013; Hauner et al., 2013; Hu et al., 2015; Rudoy et al., 2009). L'utilisation d'un paradigme de sieste en avant-midi permet en outre de collecter les rêves lorsque la propension circadienne au sommeil paradoxal, et donc au rappel de rêves vifs, est la plus élevée. Bendor et Wilson (2012) ont même suggéré que les réactivations de mémoire étaient plus représentatives des expériences « pré-sommeil » durant la première heure de sommeil, faisant des siestes matinales un paradigme idéal pour étudier les processus de réactivation mnésique.

L'utilisation de siestes permet aussi de minimiser l'ambiguïté entre les effets des stades de sommeil et du temps de la nuit, puisque le sommeil lent profond et le sommeil paradoxal sont manipulés dans un même cycle de sommeil. Dans l'étude 1, bien que l'accent était mis sur la collecte de rêves en sommeil paradoxal, nous avons également collecté des rêves en stade N2 dans le cas où les participants n'avaient pas de sommeil paradoxal en fin de sieste. Cela nous a permis de comparer les rêves en stade N2 et du sommeil paradoxal arrivant au même moment de la journée (et à une phase circadienne possiblement similaire) et après une durée similaire de sommeil à la fin de la sieste matinale. Dans l'étude 2, nous avons analysé les incorporations du laboratoire dans les rêves provenant autant de siestes matinales que de nuits entières. Une comparaison entre les deux paradigmes et l'utilisation du temps de la nuit comme variable confondante ont permis de mieux discuter de cette ambiguïté. Finalement, dans l'étude 3, nous avons utilisé un protocole de réveils en série, où nous avons réveillé les participants jusqu'à 12 fois durant la nuit pour échantillonner les rêves à travers les différents stades de sommeil et les différentes périodes de la nuit. Ce type de protocole a été utilisé avec succès par le passé (jusqu'à 22 réveils par nuit) pour étudier les corrélats neuronaux des rêves (ex. : Noreika et al., 2009;

Siclari et al., 2017; Siclari et al., 2013) et les sources de mémoire dans les rêves (ex. : Schoch et al., 2019; Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965; Wamsley, 2022a). Il a également été montré que la collecte de plusieurs rêves durant la nuit n'affectait pas les performances à une tâche de mémoire déclarative (Schoch et al., 2019), suggérant que ce type de protocole est adéquat pour étudier les processus mnésiques des rêves.

1.5.2.3 Analyse des incorporations de mémoire dans les rêves

Trois stratégies principales ont été utilisées afin d'étudier les incorporations de mémoire dans les rêves et les effets temporels qui les influencent. La première stratégie, utilisée dans l'étude 3 de cette thèse, est une méthode d'« association libre » où les participants tentent d'associer chacun des éléments de leurs rêves à un événement de leur vie éveillée et de dater cet événement le plus précisément possible (événement qui a eu lieu hier, il y a deux jours, il y a 1 mois, etc.) (ex. : Baylor & Cavallero, 2001). Cette stratégie a l'avantage de pouvoir collecter des sources de mémoire plus distantes (ex. : des souvenirs d'enfance) ou même anticipées (ex. : un événement qui aura lieu le lendemain). Elle repose toutefois sur la capacité des participants à trouver des associations avec leur vie éveillée et sur leur capacité à pouvoir dater de tels événements. Un biais à se souvenir plus clairement des événements récents, et ainsi à les identifier davantage, est également inévitable. Une deuxième stratégie est de demander aux participants de tenir un journal des événements principaux de leur journée (événements significatifs, activités quotidiennes, préoccupations majeures, etc.), et ce, sur plusieurs jours (ex. : van Rijn et al., 2015); des associations peuvent ensuite être faites entre ces événements et les rêves collectés ultérieurement à domicile ou en laboratoire. Cette stratégie est avantageuse du fait qu'elle ne repose pas uniquement sur la mémoire des participants, mais sur des événements archivés et datés. Cependant, elle risque d'outrepasser plusieurs événements moins importants (ex. : le chapeau d'une personne que l'on a croisé dans la rue) qui risquent de ne pas se retrouver dans les événements notés, mais qui pourraient très bien s'incorporer dans les rêves. Elle limite également les sources de mémoire à un certain nombre de jours et ne peut évaluer les sources de mémoire plus distantes. Finalement, une troisième stratégie – miroir à la deuxième – est de s'intéresser à un seul et unique événement de la vie éveillée (ex. : une tâche effectuée en laboratoire) et de noter l'incorporation de cet événement dans les rêves en laboratoire ou en utilisant un journal de rêves à domicile sur plusieurs jours, voire sur plusieurs semaines (ex. : Solomonova et al., 2015). C'est cette dernière stratégie qui est utilisée dans les études 1 et 2 de la présente dissertation (incorporation d'une tâche procédurale en réalité virtuelle et incorporation du laboratoire telles qu'évaluées par des juges externes jusqu'à 10 jours suivant l'expérience).

Les avantages principaux de cette stratégie sont qu'elle ne repose pas sur la mémoire des participants concernant les événements de leur vie éveillée et qu'elle permette de quantifier leur performance avant et après la collecte des rêves dans le cas d'une tâche d'apprentissage. De plus, elle peut être effectuée par un juge externe évaluant l'incorporation de l'événement de manière uniforme à travers tous les participants. Un avantage supplémentaire est que le juge, lui-même familier avec l'événement, peut développer une certaine expertise à identifier divers éléments de cet événement dans de multiples rêves et peut ainsi plus facilement reconnaître des patrons d'incorporations de cette source de mémoire. Par contre, elle limite évidemment l'analyse à une seule source de mémoire et priorise ainsi la sensibilité sur la variété.

L'évaluation des incorporations de mémoire par les participants ou par un juge externe est un processus partiellement subjectif, se limitant rarement à des incorporations directes de l'expérience, mais se fiant également à une interprétation plus intuitive des incorporations possibles, telle qu'une incorporation symbolique, métaphorique ou sensorielle de l'expérience dans les rêves (ex. : Witkin & Lewis, 1965). Lorsque réalisée par un juge externe, une évaluation « à l'aveugle » et randomisée, contenant des rêves d'une cohorte contrôle ou des rêves ayant eu lieu avant l'expérience cible, est cruciale dans ce processus. De plus, les juges peuvent parfois sous-estimer certaines caractéristiques des rêves, telles que la présence d'émotions (Sikka et al., 2017; Sikka et al., 2014) et n'ont pas accès à toute sa richesse à partir du simple récit. Des mesures auto-rapportées par les participants pour certains aspects ciblés du rêve, tels que les niveaux d'émotions, de sensations kinesthésiques ou de lucidité, peuvent donc être un complément important pour obtenir un portrait plus juste et complet du rêve.

1.6 Objectifs et Hypothèses

Conformément à la littérature examinée dans les sections précédentes, de nombreuses preuves appuient la notion que le rêve soit impliqué dans la consolidation de la mémoire pendant le sommeil et que la TMR, ainsi que les méthodes de collecte de rêves, soient appropriées pour tenter d'influencer et d'étudier à la fois le contenu des rêves et leur potentiel effet sur la mémoire. En conséquence, les objectifs principaux de cette dissertation sont de :

- 1) étudier de manière expérimentale le rôle putatif des rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal dans la consolidation de la mémoire, spécifiquement en étudiant la relation entre les rêves et la mémoire procédurale en utilisant un protocole de réactivation de mémoire ciblée (étude 1; article I et II);

2) évaluer de quelle manière et à quel moment un nouvel apprentissage, dans ce cas-ci une expérience sensorimotrice de vol immersive en réalité virtuelle, est incorporé dans les rêves, c'est-à-dire en évaluant de près la phénoménologie de telles incorporations ainsi que leur déroulement temporel sur une période de dix jours (étude 1; article III);

3) utiliser l'environnement de sommeil, c'est-à-dire le laboratoire, comme une source de mémoire commune aux participants afin d'évaluer quand et comment elle est incorporée dans les rêves et discuter de la manière dont elle peut nous informer sur les processus mnésiques ayant lieu dans les rêves (étude 2; article IV);

4) suivre le déroulement temporel des sources de mémoire des rêves lors d'une nuit de sommeil en utilisant un protocole de réveils en série pour établir la contribution différentielle des stades de sommeil et du temps de la nuit sur leur incorporation (étude 3; article V).

1.6.1 Étude 1 : TMR, rêves et apprentissage moteur en réalité virtuelle

Tel que révisé plus tôt, les stades de sommeil lent et paradoxal ont tous deux été associés à la consolidation d'apprentissages procéduraux – le sommeil paradoxal particulièrement pour la consolidation d'apprentissages moteurs complexes. Les rêves comportent aussi du contenu moteur et kinesthésique, mais leurs relations avec la consolidation de la mémoire procédurale demeurent mal comprises. L'objectif de l'étude 1 est d'explorer les rôles des différents stades de sommeil, ainsi que des rêves, dans la consolidation de la mémoire procédurale d'une tâche motrice complexe en utilisant un protocole de TMR durant le sommeil. Un total de 137 participants en bonne santé physique et mentale ont participé à une tâche d'apprentissage moteur en réalité virtuelle avant et après une sieste matinale ou une période de repos de durée équivalente enregistrée par polysomnographie, au cours de laquelle des stimuli sonores associés à la tâche ont été rejoués soit en sommeil N3, en sommeil paradoxal, à l'éveil, ou étaient absents durant le sommeil (Contrôle-sommeil) ou durant l'éveil (Contrôle-éveil). Un échantillon final de 97 participants a été utilisé pour les analyses de groupes, après exclusion des participants qui n'ont pas atteint à la fois le sommeil lent profond et le sommeil paradoxal, ou ceux qui sont devenus conscients de la stimulation sonore durant le sommeil. Les rapports de rêve ont été recueillis au réveil du sommeil paradoxal afin d'évaluer si la stimulation auditive favorise l'incorporation d'éléments de la tâche virtuelle dans le rêve et, le cas échéant, si elle est associée à une meilleure performance de la tâche suite à la sieste. Autant les éléments visuels de la tâche (ex. : environnement, détails visuels, etc.) que les éléments kinesthésiques (ex. : flottement, éviter des obstacles, voler, etc.) ont été repérés dans le contenu des rêves. Les sensations reliées à la

gravité de manière plus globale (ex. : perte d'équilibre, sensations de hauteur, voler avec ou sans support) ont également été analysées. Finalement, les rêves ont été collectés à domicile 5 jours avant (référence de base) et 10 jours après la visite en laboratoire pour évaluer les incorporations à long terme de la tâche. L'ensemble des participants a été considéré pour les analyses sur les rêves en laboratoire (rappel de rêves chez 85 participants) et à domicile (137 participants).

Pour étudier la mémoire procédurale, nous avons développé une tâche d'apprentissage procédurale en réalité virtuelle qui implique le corps en entier : la tâche consiste en une simulation de vol où le participant doit apprendre à naviguer de manière précise dans un environnement virtuel 3D, engageant le système vestibulaire et le système moteur. La thématique du vol a été choisie, car elle est typique des rêves – jusqu'à 64% de la population générale a fait un rêve de vol au moins une fois dans sa vie (Schredl et al., 2004), mais elle est également rare – seulement ~1% des rêves comporte des sensations de vol (ex. : Barrett, 1991; Bulkeley, 2009). Ceci en fait une thématique idéale pour étudier la mémoire motrice qui implique le corps en entier, ainsi que pour évaluer les incorporations de mémoire dans les rêves : d'une part, voler est un phénomène intrinsèque au monde des rêves et il est donc naturel d'y rêver; d'autre part, son occurrence de base étant très faible, il est plus facile d'en observer une augmentation suite à notre protocole.

Hypothèses principales de l'article I :

1. La TMR par stimulation auditive en sommeil lent ou en sommeil paradoxal prédira une meilleure augmentation de la performance à la tâche que lors d'une absence de stimulation.
2. Rêver à la tâche – particulièrement à des éléments kinesthésiques de la tâche – prédira une meilleure augmentation de la performance à cette tâche.
3. La TMR par stimulation auditive en sommeil paradoxal augmentera l'incorporation d'éléments de la tâche virtuelle dans les rêves et ces incorporations médieront l'effet de la TMR.
4. L'effet de la stimulation en sommeil lent sera associé à une augmentation de l'activité des fuseaux de sommeil, alors que l'effet de la stimulation en sommeil paradoxal sera associé à une augmentation de la puissance des ondes thêta.

Hypothèses principales de l'article II :

1. L'incorporation de la tâche en réalité virtuelle dans les rêves suivra deux effets temporels connus : le résidu diurne et l'effet de *dream-lag*.
2. Ces effets seront amplifiés par la TMR (en sommeil lent ou en sommeil paradoxal).

Hypothèses principales de l'article III :

1. Indépendamment de la TMR, la simulation de vol en réalité virtuelle induira une augmentation de sensations de vol et d'imagerie de gravité dans les rêves lors de la sieste en laboratoire et à domicile dans les jours suivants.
2. Les rêves de vol seront plus fréquents chez les participants qui ont rapporté un haut niveau de présence et d'immersion durant la tâche de réalité virtuelle.
3. Les rêves de vol seront associés à de plus hauts niveaux de lucidité.

1.6.2 Étude 2 : Le laboratoire de sommeil comme source de mémoire

Le phénomène de rêver au laboratoire lors de la participation à une étude sur le sommeil est commun – le contenu de tels rêves est formé à partir de fragments de mémoire épisodique de l'expérience du laboratoire, incluant les expérimentateurs, les électrodes, le laboratoire lui-même ou les tâches expérimentales. Comme indiqué plus tôt, le laboratoire est particulièrement susceptible d'affecter le contenu des rêves en comparaison à d'autres stimuli pré-sommeil plus ciblés. L'étude 2 prend ainsi avantage de cette source de mémoire autobiographique nouvelle et commune à tous les participants ayant visité le laboratoire de sommeil afin de pousser plus loin l'exploration des mécanismes de formation des rêves et leurs liens avec la mémoire. Pour cette étude, nous avons mis sur pied une large base de données de rêves collectés dans le « Laboratoire des rêves et des cauchemars » à Montréal, recueillant 9 études effectuées entre 2006 et 2019, incluant l'étude 1 de la présente thèse. En combinant les données polysomnographiques (stades de sommeil) avec le contenu des rêves et les données démographiques des participants, les objectifs plus spécifiques de cette étude exploratoire étaient :

1. d'évaluer les facteurs temporels (ex. : stades de sommeil, temps de la nuit) et individuels (ex. : anxiété, dépression) liés à l'occurrence de ces rêves;
2. d'étudier la phénoménologie des incorporations du laboratoire en créant un nouveau système de notation de ces rêves.

Ces analyses servent en outre de base pour une discussion critique des avantages et des limites méthodologiques que les incorporations du laboratoire posent pour la science des rêves et de la mémoire de manière plus générale.

1.6.3 Étude 3 : Décours temporel des sources de mémoire des rêves au cours d'une nuit de sommeil

Les rêves ne sont pas seulement constitués d'éléments d'expériences récentes, tels que ceux ayant eu lieu en laboratoire, mais également d'éléments de mémoire plus ancienne, de mémoire sémantique et même d'événements futurs ou anticipés. Comme révisé plus tôt, certaines études ont montré que les sources de mémoire des rêves en sommeil lent sont davantage épisodiques et récentes, alors que celles du sommeil paradoxal sont plus sémantiques et distantes. Ces effets sont cependant potentiellement confondus avec le temps de la nuit – en effet, parallèlement aux stades de sommeil, les sources de mémoire des rêves tendent à être plus distantes, hyperassociatives et tournées vers le futur vers la fin de la nuit. Toutefois, et tel que trouvé dans l'étude 2, il semble que le cas particulier des incorporations de laboratoire soient sensibles à certains facteurs – tels qu'une hyperactivation corticale – qui les rendent plus fréquentes en sommeil paradoxal de fin de nuit malgré qu'elles soient épisodiques et récentes. L'objectif de l'étude 3 est ainsi d'examiner la manière dont les différents types de mémoire interagissent au cours d'une nuit de sommeil et de clarifier les rôles distincts ou complémentaires des stades de sommeil et du temps de la nuit sur le type (épisodique vs sémantique), la récence temporelle (récent vs distant) et l'orientation temporelle (passé vs futur) des sources de mémoire des rêves au cours d'une nuit de sommeil. À cet effet, un total de 20 participants en bonne santé ont passé une nuit de sommeil en laboratoire. Nous avons planifié des réveils pour la collecte de rêves dans tous les stades de sommeil (N1, N2, N3, REM), et ce, à chacune des trois périodes de la nuit (début, milieu, fin), pour un total de 12 réveils par participant. Les participants ont ensuite identifié et daté le plus précisément possible les sources de mémoire potentielles pour chacun de leur rêve. Une analyse qualitative par des juges externes avait également pour but d'identifier plus précisément les incorporations du laboratoire dans les rêves ainsi que d'explorer l'évolution des thématiques et des sources de mémoire qui se répètent dans plusieurs rêves au cours d'une même nuit.

Hypothèses principales de l'article V :

1. Les rêves de fin de nuit auront plus de sources de mémoire distantes et plus de sources de mémoire futures que les rêves de début de nuit.
2. Les rêves en sommeil paradoxal auront relativement plus de sources de mémoire sémantique, tandis que les rêves en sommeil lent auront relativement plus de sources de mémoire épisodique tout au long de la nuit.

3. Toutefois, les incorporations du laboratoire plus spécifiquement seront plus fréquentes dans les rêves en sommeil paradoxal, surtout en fin de nuit, tel que trouvé dans l'étude 2.

En résumé, différentes approches et technologies sont utilisées dans les trois études afin de moduler les rêves de manière expérimentale (TMR, réalité virtuelle, expérience du laboratoire) ainsi que d'optimiser leur collecte au cours du sommeil (siestes matinales, réveils en série). Des questionnaires ciblés et des journaux de rêves sont utilisés dans chacune des études, de pair avec des analyses phénoménologiques détaillées des rapports de rêves. Finalement, des enregistrements polysomnographiques permettent d'étudier les rêves et la mémoire en relation avec les stades de sommeil et leur microarchitecture (ex. : fuseaux et ondes thêta). Ainsi, les trois études utilisent des approches à la fois quantitatives et qualitatives pour apprécier la manière dont des expériences multisensorielles nouvelles s'incorporent dans les rêves et pour tenter d'éclairer les relations entre les rêves et les processus de consolidation de la mémoire durant le sommeil.

2 Méthode et résultats : articles de recherche

2.1 Étude 1

2.1.1 Article I

Whole-body procedural learning benefits from targeted memory reactivation in REM sleep and task-related dreaming

Claudia Picard-Deland^{1,2}, Tomy Aumont^{1,3}, Arnaud Samson-Richer¹, Tyna Paquette,¹ and Tore Nielsen^{1,4}

¹Dream & Nightmare Laboratory, Center for Advanced Research in Sleep Medicine, CIUSSS-NÎM – Hôpital du Sacré-Coeur de Montréal

²Department of Neuroscience, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

³Department of Biomedical Sciences, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

⁴Department of Psychiatry, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

Published in: *Neurobiology of Learning and Memory*, 183, 107460.

<https://doi.org/10.1016/j.nlm.2021.107460>. 18 May 2021.

Authors contribution

Claudia Picard-Deland: Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Investigation, Software, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Visualization. **Tomy Aumont:** Formal Analysis, Writing-Review and Editing. **Arnaud Samson-Richer:** Investigation. **Tyna Paquette:** Project administration, Writing-Review and Editing. **Tore Nielsen:** Conceptualization, Methodology, Supervision, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Resources, Funding acquisition.

Abstract

Sleep facilitates memory consolidation through offline reactivations of memory traces. Dreaming may play a role in memory improvement and may reflect these memory reactivations. To experimentally address this question, we used targeted memory reactivation (TMR), i.e., application, during sleep, of a stimulus that was previously associated with learning, to assess whether it influences task-related dream imagery. Specifically, we asked if TMR-induced or task-dream reactivations in either slow-wave (SWS) or rapid eye movement (REM) sleep benefit whole-body procedural learning. Healthy participants completed a virtual reality (VR) flying task prior to and following a morning nap or rest period during which task-associated tones were readministered in either SWS, REM sleep, wake or not at all. Findings indicate that learning benefits most from TMR when applied in REM sleep compared to a Control-sleep group. REM dreams that reactivated kinesthetic elements of the VR task (e.g., flying, driving) were also associated with higher improvement on the task than were dreams that reactivated visual elements (e.g., landscapes) or that had no reactivations. TMR did not itself influence dream content but its effects on performance were greater when coexisting with task-dream reactivations in REM sleep. Findings may help explain the mechanistic relationships between dream and memory reactivations and may contribute to the development of sleep-based methods to optimize complex skill learning.

Keywords

Targeted memory reactivation, Dreaming, Procedural learning, Kinesthetic, Virtual reality

Highlights

- Targeted memory reactivation (TMR) applied in REM sleep improves whole-body procedural learning
- Dreaming about kinesthetic aspects of procedural learning also predicts greater improvement
- The coexistence of REM sleep TMR and task-dream reactivations predicts maximal improvement
- Results offer insights into the mechanisms of memory reactivation during sleep

Introduction

Although dreams are thought to facilitate long-term memory mechanisms (Palombo, 1976; Scrima, 1984), supporting evidence is slim (see reviews in Cipolli, 1995; Smith, 2010; Stickgold et al., 2001; Wamsley & Stickgold, 2010, 2011). Recent paradigms for assessing the memory functions of sleep also permit better controlled assessments of dreaming's role in memory. Several such paradigms are based on evidence that newly encoded memories are spontaneously reactivated (or 'replayed') at least in part during sleep. Targeted memory reactivation (TMR) is the readministration during sleep of sensory cues that were previously associated with learning. One expectation about such stimulation is that it will bias the content of replay events that occur during sleep (Alm et al., 2019; Bendor & Wilson, 2012; Wei et al., 2020) and will enhance consolidation above and beyond sleep itself (see review in Hu et al., 2020). TMR thus offers a novel opportunity to test whether and how induced memory reactivations are related to dreaming. In the present study, we test whether TMR alters dream content and use the method to experimentally assess dreaming's role in procedural memory learning.

Memory reactivation during sleep

Evidence indicates that neural replays, i.e., partial reactivations of neural circuits underlying newly encoded memories, occur spontaneously during sleep. In slow-wave sleep (SWS), these replays have been recorded in hippocampal place cells (e.g., Kudrimoti et al., 1999; Skaggs & McNaughton, 1996; Wilson & McNaughton, 1994) and in cortical circuits (Euston et al., 2007; Ji & Wilson, 2007; Peyrache et al., 2009; Qin et al., 1997; Xu et al., 2019). More indirect evidence of spontaneous reactivations have also been seen in human sleep using various brain imagery techniques (e.g., Bergmann et al., 2012; Deuker et al., 2013; Fogel et al., 2017; Jegou et al., 2019; Murphy et al., 2018; Peigneux et al., 2004; Schönauer et al., 2017; Zhang, Fell, & Axmacher, 2018) and were shown to be related to memory improvement (e.g., Deuker et al., 2013; Fogel et al., 2017; Peigneux et al., 2004). Growing evidence also suggests that task-related patterns of brain activity spontaneously re-emerge during REM sleep both at the hippocampal (Kumar et al., 2020; Louie & Wilson, 2001; Pavlides & Winson, 1989) and cortical (Eckert et al., 2020; Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2003; Schönauer et al., 2017) levels, but these have not been consistently observed (Kudrimoti et al., 1999; Lansink et al., 2009).

While one study found that sequences lasting up to minutes can be replayed in REM sleep (Louie & Wilson, 2001), replays in SWS are usually compressed in time (Euston et al., 2007; Lee &

Wilson, 2002; Nadasdy et al., 1999; Skaggs & McNaughton, 1996) and can even represent *imaginary* trajectories (Caze et al., 2018; Stella et al., 2019), suggesting a transformation or integration of memory traces during sleep (Fogel et al., 2017) rather than exact replays. Dreaming of a learning task may thus represent one type of imaginatively transformed memory trace replay (Wamsley & Stickgold, 2011).

Dreaming may mirror neural replays

That task-related reactivations occur spontaneously at the cortical level, and in both stages of sleep, raises the possibility that they may be accompanied by the subjective experience of task-related dreaming (Stickgold et al., 2001; Wamsley & Stickgold, 2010). This possibility is consistent with evidence that dreams frequently integrate elements of recent, as well as temporally distant, experiences (e.g., Malinowski & Horton, 2014; Schredl & Hofmann, 2003; Vallat et al., 2017). The incorporation of recent waking-life experiences in dreams also correlates with frontal theta activity in REM sleep (Eichenlaub et al., 2018; Malinowski & Horton, 2014; Vallat et al., 2017), an oscillatory activity related to synaptic plasticity (Bramham et al., 1994) and offline memory consolidation (Boyce et al., 2016; Diekelmann & Born, 2010; Hutchison & Rathore, 2015). Nonetheless, research assessing whether task-related dreaming predicts learning remains sparse and inconsistent. Compelling evidence for a direct role of dreaming in learning is provided in studies by Wamsley et al. (2019; 2010), in which subjects who dreamed about a virtual maze task in any stage of sleep had improved performance the next day. Several other studies report similar findings (De Koninck et al., 1990; De Koninck et al., 1988; De Koninck et al., 1996; Fiss et al., 1977; 2019; Schoch et al., 2019). In contrast, some studies find that task-related dreaming from different sleep stages is unrelated to learning (Cipolli et al., 2004; Fogel et al., 2018; Wamsley et al., 2016), while other uncovered too few task-related dreams to even assess an associated consolidation effect (Nguyen et al., 2013; Schredl & Erlacher, 2010). Such seemingly negative results point to a need to look beyond direct task incorporations as a marker of memory replay to more general dream content changes that might facilitate learning; such changes might include dreams of non-obvious task-related, kinesthetic, associative or metaphorical features.

Evidence regarding the role of task-related dreaming in motor learning is also scarce and results are mixed. Fogel et al. (2018) showed that semantic similarities between participants' descriptions of a tennis-playing task and their subsequent sleep-onset dream reports predicted better performance at that task. In contrast, dreaming about balance tasks did not (Nefjodov et al., 2016; Solomonova et al., 2018). The bizarreness, length and emotional intensity of REM dreams are all

related to poorer speed on a mirror-tracing task, but decreased errors are not (Schredl & Erlacher, 2010), suggesting that dreaming supports memory consolidation in indirect, unexpected ways.

Further evidence supporting a role for dreaming in motor learning is that, among expert lucid dreamers, intentional practice of motor tasks in the dream state led to more improvement than did no such practice; tasks included dart-throwing (Schadlich et al., 2017), coin-tossing (Erlacher & Schredl, 2010) and finger-tapping (Stumbrys et al., 2016). Whether spontaneous and involuntary motor and kinesthetic dream imagery also benefits motor learning is assessed in the present study.

Targeted Memory Reactivation to enhance procedural memory

The beneficial effects of TMR hold for different types of learning (see review in Hu et al., 2020), including procedural learning (e.g., Antony et al., 2012; Koopman et al., 2020; Laventure et al., 2016; Schonauer et al., 2014). TMR's effects on procedural skills is based primarily on studies employing similar finger-focused sequential tasks, i.e., a serial reaction task (Cousins et al., 2014, 2016; Diekelmann et al., 2016; Koopman et al., 2020) or a finger-tapping task (Antony et al., 2012; Laventure et al., 2016; Laventure et al., 2018; Pereira et al., 2017; Rasch et al., 2007; Schonauer et al., 2014). There is more limited evidence that TMR in SWS improve performance on gross procedural skills (non-dominant-arm throwing task) (Johnson et al., 2018, 2019, 2020).

The sleep stage in which TMR cues are administered may affect performance. Sequential motor tasks depend on NREM, rather than REM sleep, physiology, including sleep spindle activity (e.g., Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014; Laventure et al., 2016; Laventure et al., 2018) and slow-wave sleep duration (e.g., Antony et al., 2012; Cousins et al., 2016). Yet, continuous cueing in all stages of sleep also improves procedural learning (Schonauer et al., 2014). Further, changes in motor-related brain activity following cueing in SWS relate to both SWS and REM sleep duration (Cousins et al., 2016), suggesting a cross-stage processing of skill learning. Procedural learning has in fact been associated with both NREM (e.g., Barakat et al., 2013; Barakat et al., 2011; Korman et al., 2007; Morin et al., 2008; Nishida & Walker, 2007; Smith & MacNeill, 1994; Walker et al., 2002) and REM (e.g., Fischer et al., 2002; Karni et al., 1994; Nitsche et al., 2010; Plihal & Born, 1997; Schredl & Erlacher, 2007; Smith, 2001) sleep; REM sleep may be especially important for complex and cognitively demanding tasks (Greenberg & Pearlman, 1974; Pearlman, 1979; Smith, 2001). And although REM sleep dreaming commonly exhibits richer simulations of whole-body movements and kinesthetic sensations than does NREM sleep dreaming (Hobson,

1988, p. 254; Occhionero & Cicogna, 2011; Porte & Hobson, 1996), literature on TMR applied in REM sleep is sparse.

Whether TMR influences dream content is unknown

Although some research does support a role for dreaming in sleep-dependent learning enhancement, whether TMR-induced reactivations alter dreaming or interact with specific dream contents remains completely unknown. At best, some studies suggest that such effects or interactions are possible.

First, stimuli presented during sleep, though not administered in a TMR design, are often incorporated into dream content. Dreams are influenced by olfactory stimuli (Okabe et al., 2018; Schredl et al., 2009; Trotter et al., 1988), visual stimuli (Dement & Wolpert, 1958; Rechtschaffen & Foulkes, 1965), auditory stimuli (Berger, 1963; Burton et al., 1988; Dement & Wolpert, 1958; Hoelscher et al., 1981), and—most effectively—somatic/kinesthetic stimuli (Dement & Wolpert, 1958; Koulack, 1969; Leslie & Ogilvie, 1996; Nielsen, 1993). It is noteworthy that dream incorporations of such stimuli are rarely direct, episodic memories, but are rather partial representations of the stimuli and their context, involving substantial associative material. Second, some TMR-like experiments do report influences on dream content. Early pioneer Hervey Saint-Denys (1867) demonstrated that a music box playing during his sleep waltzes that were associated with previous dance partners triggered dreams about those dance partners. Similarly, De Koninck and Koulack (1975) produced the dreamed reactivation of a presleep stressful film when the film's soundtrack was readministered during REM sleep. More recently (Smith & Hanke, 2004), when a ticking clock sound was paired with a mirror tracing task and then readministered during phasic REM sleep, task-related dream changes were evoked. Specifically, participants reported longer dreams and dreams with references to competition sports and driving—both activities analogous to the mirror tracing task. With olfactory stimuli, when the smell of roses was associated with rural images and readministered during sleep, more dreams of countryside imagery were evoked (Schredl et al., 2014). Recently, Carr et al.'s (2020) novel 'targeted lucid dreaming reactivation' protocol—in which visual and auditory stimuli are paired with pre-sleep lucid dreaming training and readministered in REM sleep—successfully increased the occurrence of lucid dreams. A similar 'targeted dream incubation' protocol successfully shaped the content of sleep-onset imagery (Haar Horowitz, Cunningham, Maes, & Stickgold, 2020). Notwithstanding this evidence of dream reactivation, however, it remains to be shown how these reactivations are related to sleep-dependent memory processing.

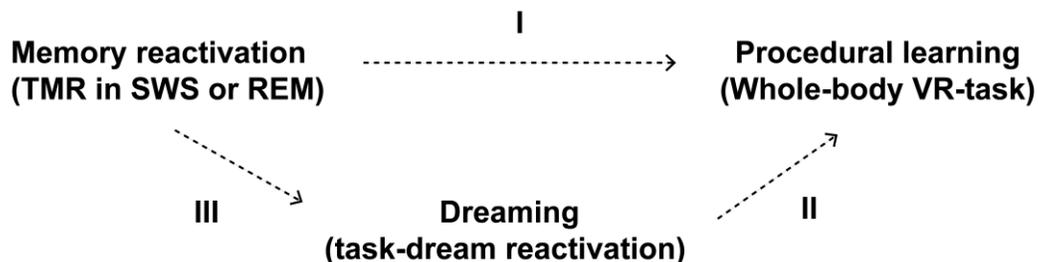
Virtual reality as a tool to study procedural memory and dreaming

Virtual maze tasks have been used in both TMR studies (Shimizu et al., 2018) and studies assessing dreaming's role in spatial memory consolidation (Fogel et al., 2018; Nielsen et al., 2007; Solomonova et al., 2015; Stamm et al., 2014; Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley, Tucker, Payne, & Stickgold, 2010). Our recent work suggests that a whole-body-immersion VR task substantially increases the likelihood of affecting both visual and kinesthetic dream content, i.e., brief exposure to the VR flying task used in the present study significantly increased dreams of flying (Picard-Deland et al., 2020). In addition to enhancing the probability of successful dream reactivation, a room-scale VR environment may allow for a more ecological learning context that engages visuo-spatial, motor and balance systems. That VR-based interventions facilitate balance and motor rehabilitation in clinical populations (Cano Porrás et al., 2019; de Amorim et al., 2018; de Araujo et al., 2019; Karamians et al., 2020) suggests they may be well-suited for assessing TMR efficacy with complex procedural learning.

In sum, while procedural learning may benefit from NREM sleep, REM sleep, or both, use of TMR in REM sleep has been largely overlooked, especially concerning its efficacy for improving whole-body and complex motor skills. In addition, dreaming's role in sleep-dependent learning—and in TMR-mediated learning—remains unclear. Although considerable research shows that task-relevant sensory stimuli delivered during sleep can, on the one hand, improve related memories and, on the other, wend their way into dream content; whether these phenomena interact and share common memory reactivation processes remains to be investigated. An immersive VR task within a TMR protocol may be especially suitable for assessing both whole-body motor learning and a possible role for dreaming.

Objectives and hypotheses

The objectives of the current study are threefold (see Figure 1); (I) to test whether TMR administered during the SWS or REM sleep of a morning nap benefits complex procedural skill learning; (II) to investigate if dreaming about kinesthetic aspects of a VR task is related to



improved task performance; (III) to assess whether TMR promotes direct and indirect dreaming about the VR task (task-dream reactivations). If the above tested relationships are supported, we will further test whether dreaming about the VR task mediates the relationship between TMR and improved performance.

Figure 1. Study objectives are to test relationships between TMR, dreaming and whole-body procedural learning.

We aim to I) test whether TMR in SWS or REM benefits a complex procedural task; II) investigate if reactivating kinesthetic aspects of the VR task into dreaming is related to improved task performance and III) assess whether TMR influences or interact with dream content.

Methods

Participants

A total of 138 participants were recruited by word of mouth and with ads placed at local universities and on the Center for Advanced Research in Sleep Medicine website. They were required to be 18-35 years of age, to self-declare to be mentally and physically healthy, to recall at least 1 dream per week for the last 6 months and to have never participated in an immersive VR experience that involves sensations of flying or floating. Other results from the same participants are reported in Picard-Deland et al. (2020) (where further details on the screening process is provided). One withdrew before completing the VR task with vertigo; the remaining 137 (52 M; 84 F; 24.01 ± 4.03 yrs) completed the study. Procedures accorded with the ethical standards of institutional and/or national research committees and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards. Ethics approval was obtained from the local Ethics Review Board. Participants gave written informed consent and received \$120 CAD plus compensation for transport and breakfast expenses. Participants were first randomly assigned to one of 4 conditions, matched for age and sex, with a target sample of $N = 20$ participants in each condition: nap with auditory stimulation in SWS (STIM-NREM); nap with auditory stimulation in REM sleep (STIM-REM); nap with no stimulation (CTL-nap); or resting period with no stimulation (CTL-wake). However, to correct for unanticipated exclusion factors that became apparent during testing (e.g., awakenings during stimulation, variability in sleep quality, absence of REM sleep; detailed below), additional participants were recruited and assigned randomly to the remaining under-sampled conditions until a final sample of approximately $N = 20$ with a more homogenous sleep was obtained for each condition. The total number of participants (before exclusion) was thus different

for each condition: STIM-NREM (N = 25), STIM-REM (N = 31), CTL-nap (N = 49), CTL-wake (N = 19). An additional smaller group with N = 13 receiving auditory stimulation during a resting period (TMR in wake; STIM-Wake) was added later as a post-hoc hypothesis. Results from 1 participant in the STIM-REM condition were excluded due to possible sleep apnea. To ensure that sleeping participants had similar sleep patterns, we excluded from group comparisons those who did not reach either SWS (N = 3 from STIM-REM; N = 5 from CTL-nap), REM sleep (N = 4 from STIM-NREM; N = 11 from CTL-nap) or both (N = 8 from CTL-nap). Also excluded from group comparisons were those who became aware of the sound cues during the nap (REM: N = 7; SWS: N = 1) as this knowledge may have provided clues to the study's objectives and thereby influenced dream mentation or task performance (see Supplementary Results for group comparison without exclusion of these participants). Two participants heard the stimulus but were unsure whether it came from their dreams or not; these were kept in analyses. A final sample of 97 participants thus constituted the comparison groups: STIM-NREM: nap with auditory stimulation in SWS (N = 20), STIM-REM: nap with auditory stimulation in REM sleep (N = 20), CTL-nap: nap without stimulation (N = 25), STIM-wake: resting period with auditory stimulation (N = 13) and CTL-wake: resting period without stimulation (N = 19).

Group comparisons on dream content were conducted on the 58 participants who recalled a dream (CTL-nap: N = 23/25; STIM-NREM: N = 17/20; STIM-REM: N = 18/20). When assessing relationships between dream content and performance independently of groups, all participants who recalled a dream (N = 85/105) were included in the analyses.

Procedures

Participants completed home sleep/dream logs for 5 consecutive mornings prior to starting laboratory participation, including the morning of participation. In the lab, they then completed the VR task (~15 min), after which a standard montage of polysomnography electrodes was applied. Between 10:00 am and 12:00 pm, participants were given a maximum of 2 hours to nap although they rarely slept the allotted time (STIM-NREM, STIM-REM and CTL-nap groups; Mean time in bed = 94.85 ± 30.32 min; Mean sleep time = 76.19 ± 19.2 min) or, to match the estimated time in bed for sleep groups, a 1.5-hour opportunity to read (STIM-wake and CTL-wake groups) in a private bedroom. When possible, nap-group participants were awakened after ~8 min of REM sleep but before a maximum of 2 hours of sleep had elapsed. They then typed their dream and answered questions about its content on a keyboard and computer screen available in the bed. Wake-group participants were asked to bring printed reading materials and allowed to read under

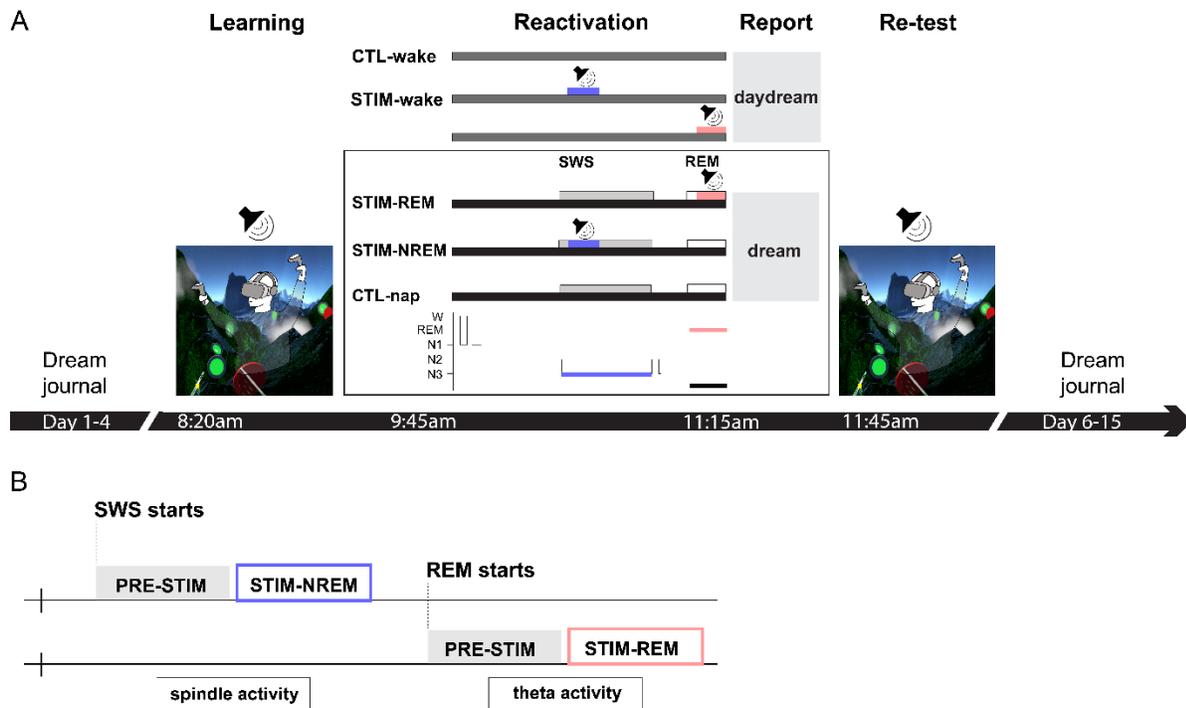


Figure 2. Study procedures.

A) Participants completed a sleep and dream journal at home for 4 consecutive mornings before coming to the laboratory. In the morning, they learned and were tested on a whole-body procedural task consisting in flying through a circuit of green circles (Hits) in a VR environment, while avoiding red circles (Mistakes) and going as fast as possible (Time). The auditory cues (vibraphone tones) were time-locked to Hits. Overall performance was Hits minus Mistakes, divided by Time. During a polysomnographically-recorded 90-min morning nap or reading period (between 9:30 am and 12 pm), the auditory cues were replayed for a maximum of 5 minutes either 1) after 3-min of stable SWS (STIM-NREM condition, N = 20); 2) after 3-min of stable REM sleep (STIM-REM condition, N = 20); or 3) between 20 to 50 minutes after the beginning (N = 7) or 5 minutes before the end (N = 6) of the reading period (STIM-wake condition, N = 13). Additional control conditions, the CTL-nap (N = 25) and CTL-wake (N = 19) conditions, consisted of a 90-min nap or reading period, respectively, without re-administration of the auditory cues. Participants were randomly assigned to conditions. Participants in the nap conditions were awoken after 8 min of REM sleep and typed out the dream or any pre-waking experience they had before awakening. Participants in the wake conditions after 90-min of personal reading were asked to write down the mental experience or daydreams they had during that time. 30 min after completion of the reports, all participants were retested on the VR task. They continued the sleep and dream journal for 10 consecutive mornings from home. (B) Segmentation of EEG analysis windows. The pre-stimulation (or pre-sham) and stimulation (or sham) windows were defined for each participant in both NREM and REM sleep. The stimulation window represented the period during which the auditory stimulation was played (in SWS for the STIM-NREM condition; in REM for the STIM-REM condition). The pre-stimulation window started at the onset of SWS or the onset of REM sleep up until the onset of auditory stimulation in the respective stage of sleep. Equivalent sham and pre-sham windows were estimated when no stimulation occurred in the corresponding

sleep stages. Sleep spindle densities and frequencies were separately computed for the pre-stim and stim-NREM windows. Spectral analysis of theta rhythm was separately computed during the pre-stim and stim-REM windows.

dim light in bed. Signs of drowsiness were monitored and participants gently reminded by intercom to stay awake if necessary (see Supplementary Results). Following the awake period, participants typed up a report on any daydreaming and thinking that occurred during the period. Electrodes were then removed by a technician and participants again completed the balance assessment and VR tasks. Participants subsequently completed 10 consecutive days of home sleep/dream logs (results not reported here).

Virtual reality task

The VR task was designed and programmed in-house with the Unity Technologies game engine and the HTC VIVE room-scale VR system. It required participants to ‘fly’, from a 1st-person perspective, through a virtual environment consisting primarily of mountains, domes, tunnels, and abstract landscapes and accumulate points by traversing a circuit of floating green circles (Hits) while avoiding red circles (Mistakes). With a wireless controller in each hand, participants moved their arms to control flying directions (e.g., moving arms to the left produced a turn to the left). They controlled forward speed by moving controllers away from (accelerating) or toward (decelerating) the body. Participants were instructed to complete the circuit as quickly as possible (mean times for 137 participants: trial 1: 357.12 ± 62.97 sec; trial 2: 331.66 ± 55.37 sec) while making as few errors as possible. The task required substantial whole-body coordination and balance to complete.

The VR headset, headphones and sound volume were adjusted to each participant’s comfort level. Participants completed a 2-step tutorial to familiarize them with the task, to habituate to possible vertigo sensations, and to ensure they reach similar baseline performance levels. During the task, one of four possible vibraphone tones was played through headset earphones on every successful transit through a green circle; together the tones created a four-tone melody that repeated up to 50 times throughout the circuit. A noxious “buzz” sound was played every time a red circle was erroneously contacted. A natural soundscape (e.g., birds chirping) was present in the background to enhance feelings of immersion. Overall performance was calculated as the number of Hits (successfully attained green circles), minus the number of Mistakes (contacted red circles) divided by the total Task-Time (time to complete the circuit). This calculation aimed, a priori, to capture performance at both speed and accuracy levels within a single measure.

Auditory stimulation

The 4-tone melody presented during the VR task was replayed during the sleep or wake stimulation conditions through elevated speakers at the foot of the bed at a pace of one tone every 5 seconds and for a maximal duration of 5 minutes (52 tones). Tones were presented at a non-invasive volume (~40 dB at pillow level) and embedded in ongoing, low-intensity brown noise to soften the abruptness of tone onset and to reduce the likelihood of sleep arousals. Brown noise was also present for the wake conditions. For the sleep conditions, tone presentations were manually triggered after a minimum of 10 minutes of sleep had elapsed and after 3 minutes of stable SWS ($M = 4.16 \pm 2.24$ min; STIM-NREM group) or after a minimum of 30 minutes of total sleep had elapsed and after 3 minutes of stable REM sleep ($M = 4.61 \pm 2.49$ min; STIM-REM group). Stimulation was paused upon observation of sleep arousals and restarted when SWS or REM sleep re-emerged (see Supplementary Methods for details). Participants were not told that tones would be presented during the nap until the end of their participation (10 days post-lab).

In the STIM-wake condition, tone presentation began either 20-50 minutes after the onset ($N = 7$) or 5 minutes before the termination ($N = 6$) of the reading period, in order to match the onset times of the STIM-NREM and STIM-REM groups, respectively. Participants were told to ignore the background noise or any other sounds that may occur during the reading period. Stimulation was never paused in the STIM-wake condition and always totaled 52 tones per participant. There were no differences in demographics, performance scores on the VR task, or daydream task reactivations between participants who received the stimulation earlier (20-50 min post-onset) or later (5 min pre-termination) in the reading period; these sub-conditions were thus combined into one STIM-wake condition for analysis.

Laboratory dream sampling

Participants were awakened from sleep or informed of the end of the reading period with a non-stressful 500-Hz tone (50-80 dB) and asked to type experiential reports prior to the tone. For the nap conditions, the prompt was to write down '*your dreams or your pre-waking experience (give details about the places, people, actions and emotions you had)*'. Any report with substantive content was considered a dream recall ($N = 85$ available reports; Table 1).

Table 1. Number of awakenings and dream recalls in different stages of sleep for all participants

	REM	Wake- after-REM ^a	NREM	Wake-after- NREM ^a	Total REM ^b	Total NREM ^c	Total All stages
# total awakenings	65	6	12	22	71	34	105
# dream recalls	60	5	8	12	65	20	85
% dream recall	92.3%	83.3%	66.7%	54.5%	91.5%	58.9%	81.0%

^aWake-after-REM/NREM: last sleep stage of participants already awake at the end of the nap period. ^bBoth REM and Wake-after-REM awakenings. ^cBoth NREM and Wake-after-NREM awakenings.

Participants then answered questions about sleep quality, clarity of dream recall, intensity of dream emotions (Positivity, Negativity, Fear, Confusion), dream attributes of Lucid-Awareness, Lucid-Control, Perspective (1st- vs 3rd-person), and references to the laboratory or VR experiences. These were rated on 1-9 response scales with 1 being very little and 9 being extremely high levels of the attribute. Additional questionnaires on lucid dreaming and dreamed sensory attributes were administered but are not reported here (see Picard-Deland et al., 2020).

Wake mentation report. Participants in the wake conditions were notified with the same 500-Hz tone at the end of the reading period and asked to type a report with the prompt “*write down the mental experience you had (what you’ve been thinking about) during the reading period (give any details you remember about the places, people, actions and emotions you had)*”. They then rated on 1-9 scales their clarity of recall, emotional intensity (Positivity, Negativity, Fear, Confusion) and references to the laboratory or the VR experience. They also rated the intensity of sensations as for the nap groups.

Quantification of task-dream reactivations

The extent to which laboratory elements and VR task elements were reactivated during dreaming was assessed separately by two judges blind to participant group and date of reports. They were told to base each score on a combination of two features: the number of elements or details that referred either to the laboratory (excluding the VR task), e.g., experimenters, electrodes, bedroom; lab-dream reactivations, or to the task itself, e.g., virtual environment, movements, sounds; task-dream reactivations, and how directly these elements reflected the experience. Scores were rated on 1-9 scales for which 1 indicated mild indirect reference to the experience and 9 indicated very clear reactivation of the experience. Overall task-dream reactivations (*VR-total*) were further assessed separately for static *visual* aspects of the task (mountains, domes,

reflecting water, green or red circles, etc.; *VR-Visual*) and for active *kinesthetic* aspects of the task (sensations of flying, floating, falling, accelerating, etc.; *VR-Kines*).

Interjudge agreement was first calculated on 356 dream reports (out of a random sample of 500 journal entries including both laboratory dream reports and a random sample of pre-lab and post-lab home dream reports (71.2% dream recall; 25.8% no recall; 3% missing data). The reliability of scoring between Judges 1 and 2 was high: the average Intraclass Correlation Coefficient was 0.878 - 0.956 for all categories (Laboratory: 0.954 (95% CI: 0.943 – 0.962); VR-Total: 0.956 (95% CI: 0.946 – 0.964); VR-Visual: 0.878 (95% CI: 0.850 – 0.901); VR-Kines: 0.935 (95% CI: 0.920 – 0.947). Judge 2 scored the remaining 1163 dream reports (out of 1669 journal entries; 69.7% dream recall; 23.7% no recall; 6.6% missing data). Scores from Judge 2 on dreams from the Lab-nap were used for final analyses.

The extent to which waking thought reports referred to the VR task (1-9 scale) was similarly assessed by two judges (Judge 1 and Judge 3). Reliabilities were high with an Intraclass Correlation Coefficient of 0.956 (95% CI: 0.909 – 0.978). Because the scores from both Judges 1 and 3 were available for all wake reports, their average scores were used for final analyses.

Polysomnography

Participants slept or read in bed with continuous audiovisual surveillance. They were recorded with a standard 10-20 montage of EEG (F3, F4, C3, C4, O1, O2) and EOG (2 vertical, 2 horizontal) channels referenced to A1 (re-referenced offline to A1+A2), 4 bipolar EMG channels (chin, corrugator, arm, leg) and 3 EKG leads. Biosignals were recorded using Grass M15 Neurodata Acquisition Systems (-6dB filters with cut-offs at 0.30 and 100 Hz) and controlled by Harmonie 5.4 software (Natus Medical Inc., Montreal, Canada). Tracings were visually monitored during each nap and reading period and were later scored by an expert using American Academy of Sleep Medicine standards (Berry et al., 2012); sleep variables (e.g., REM min, %REM, NREM min, %NREM, TST) were calculated by in-house software. REM sleep (STIM-REM group) was separated into tonic and phasic periods by visually discriminating between 5-sec epochs with and without REMs.

Spectral analysis and spindle detection

EEG spectral analyses were computed for the last REM sleep period and separately for tonic and phasic REM sleep segments. Spectral analysis was also computed for the window of stimulation in REM (STIM-REM group) or during an equivalent sham window in groups with no REM

stimulation (No-Stim-REM group, i.e., both CTL-nap and STIM-NREM groups), as well as during pre-stimulation and pre-sham windows starting from the beginning of REM sleep to one second before stimulation or sham onset (see Figure 2B and Supplementary Methods for details on the analysis windows). Muscular artifact rejection was performed using an automatic algorithm (Brunner et al., 1996) followed by visual inspection and rejection of other types of artifact by a sleep-scoring expert. Power spectral density (PSD) estimates were computed for each channel using the Welch's modified periodogram method (*pwelch* function in Matlab) in 4-sec segments (Hamming window, 50% overlaps) and averaged within the delta (1-4 Hz), theta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz), sigma (12-16 Hz), beta (16-30 Hz) and low gamma (30-45 Hz) bands. Relative PSD was calculated by dividing the PSD of the frequency band of interest by the total 1-50 Hz range.

Individual spindles in N2 sleep and SWS were detected automatically on artifact-free derivations (F3, F4, C3, C4, O1, O2). Spindle densities were computed for each channel as the count of total (10.0-16.0 Hz), slow (10.0-12.79 Hz) and fast (12.8-16.0 Hz) spindles detected in N2+SWS, divided by the number of minutes of time passed in artifact-free N2+SWS in the corresponding channel. Spindle densities and frequencies were also computed for the period of stimulation in SWS (STIM-NREM group) and the equivalent sham window in groups with no SWS stimulation (No-Stim-NREM group, i.e., both CTL-nap and STIM-REM groups), as well as during a pre-stimulation or sham window starting from the beginning of SWS to one second before stimulation or sham onset (see Figure 2B and Supplementary Methods for the automatic spindle detection procedure and determination of the analysis windows).

Statistical analyses

One-way ANOVA and Kruskal-Wallis tests were used to compare conditions (CTL-nap, STIM-NREM, STIM-REM, CTL-wake, STIM-wake) on demographic attributes, sleep characteristics, dream content and VR improvement. One-way ANCOVAs were used to compare conditions on VR improvement while controlling for sleep architecture differences (Wake duration, N1 duration and REM duration as separate covariates). One-way ANOVA tests were used to compare dreams with different reactivation contents (VR-kinesthetic, VR-visual, no reactivation) in relation to VR improvement. Post-hoc tests (t-tests or Dunn tests as appropriate) were adjusted with Bonferroni corrections. Mixed ANOVAs were used to compare spindle attributes before and during stimulation in the STIM-NREM and No-STIM-NREM groups and to compare theta power before and during stimulation in the STIM-REM and No-STIM-REM groups. Spearman correlations were used to assess graded relationships between task-dream reactivations, sleep parameters and VR

improvement. Chi-square tests were used to compare conditions on distributions of task-dream reactivations. All analyses were performed using SPSS 25 and results visualizations with GraphPad Prism 9.

Results

Demographics and sleep characteristics

Table 2 shows group-wise results and comparisons for demographic measures. Groups did not differ on age, sex, depression and anxiety scores, dream recall frequency and prior videogame experience (all $p > .124$).

To minimize group differences in sleep patterns, we excluded participants who did not attain both SWS and REM sleep; some sleep architecture differences nonetheless remained (Table 3). The CTL-nap group had higher SWS latency, time or %wake (wake after sleep onset) and time or %N1 than did either STIM-NREM and STIM-REM groups (all $p < .048$). They also had higher REM latency ($p = 0.004$) and lower sleep efficiency ($p = .008$) than did the STIM-NREM group and lower time in REM ($p = .013$) than did the STIM-REM group. These differences were covaried in subsequent group comparisons when indicated.

Table 2. Group results for demographic measures parameters

	CTL-nap Mean (SD)	STIM-NREM Mean (SD)	STIM-REM Mean (SD)	CTL-wake Mean (SD)	STIM-wake Mean (SD)	p
N	25	20	20	19	13	
Age^a	23.96 (4.34)	23.60 (4.21)	24.00 (4.20)	24.11 (2.82)	23.46 (4.05)	.988
Sex (F:M)^c	13:12	13:7	13:7	15:4	8:5	.485
BDI^b	6.44 (5.28)	7.30 (5.95)	9.00 (8.46)	7.95 (6.83)	7.00 (6.47)	.939
STAI-Trait^a	35.64 (6.55)	38.25 (12.41)	35.25 (8.86)	37.84 (8.80)	37.77 (9.92)	.773
STAI-State^b	32.80 (8.74)	34.20 (8.74)	34.25 (12.05)	36.47 (9.38)	29.62 (6.70)	.242
Dream recall frequency^b	3.42 (1.35)	3.35 (1.23)	4.40 (1.67)	3.32 (1.77)	3.85 (1.77)	.141
Videogame experience^b	3.24 (1.05)	3.25 (0.967)	3.00 (0.973)	2.53 (1.07)	2.83 (1.11)	.124

^aANOVA; ^bKruskal-Wallis test; ^cPearson Chi-square test. BDI: Beck Depression Inventory-II; STAI: State-Trait Anxiety Inventory; Dream recall frequency: Self-reported dream recall frequency (1-5 scale); Videogame experience: 1-5 scale.

Table 3. Sleep characteristics for CTL-nap, STIM-NREM and STIM-REM groups

	CTL	STIM-NREM	STIM-REM	F ^a / H ^b	p	Post-hoc tests
	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)			
Sleep Latency^b	7.84 (5.15)	4.53 (3.11)	7.40 (7.25)	4.320	0.115	
SWS Latency^b	44.08 (30.78)	22.23 (8.28)	26.10 (25.27)	12.777	0.002	CTL>S-NREM*=S-REM**
REM Latency^b	71.72 (28.40)	44.75 (22.33)	58.93 (38.06)	11.195	0.004	CTL>S-NREM**
Total Sleep Time^a	79.68 (17.51)	67.93 (19.58)	80.08 (19.27)	2.819	0.067†	
Sleep Efficiency^{b,‡}	78.35 (13.14)	88.06 (6.29)	82.79 (14.15)	3.732	0.029	CTL<S-NREM**
Min Wake^{b,‡}	24.88 (19.31)	9.18 (5.21)	14.43 (11.81)	8.680	0.013	CTL>S-NREM**, S-REM*
Min N1^b	16.30 (11.31)	8.95 (5.42)	9.73 (5.17)	6.788	0.034	CTL>S-NREM**, S-REM**
Min N2^a	34.74 (13.84)	26.78 (11.37)	35.23 (13.29)	2.768	0.071†	
Min SWS^b	19.62 (13.86)	22.65 (13.39)	23.35 (14.73)	0.934	0.627	
Min NREM^a	70.66 (18.79)	58.38 (18.79)	68.30 (18.90)	2.554	0.086†	
Min REM^a	9.02 (3.84)	9.55 (3.61)	11.78 (3.19)	3.551	0.035	CTL<S-REM* S-NREM<S-REM†
%Wake^{b,‡}	21.55 (13.00)	11.94 (6.29)	14.32 (10.25)	6.787	0.034	CTL>S-NREM**, S-REM*
%N1^b	19.73 (11.61)	13.07 (6.47)	12.28 (5.91)	7.276	0.026	CTL> S-NREM*, S-REM**
%N2^a	43.70 (14.67)	39.58 (11.19)	43.70 (10.81)	0.748	0.478	
%SWS^b	24.46 (16.43)	32.89 (15.52)	28.68 (15.10)	2.845	0.241	
%NREM^a	87.90 (6.24)	85.53 (5.38)	84.66 (4.95)	2.050	0.138	
%REM^a	12.10 (6.24)	14.47 (5.38)	15.34 (4.95)	2.050	0.138	
# REM periods^b	1.12 (0.44)	1.25 (0.44)	1.35 (0.49)	4.425	0.109	
# Fragments in REM^b	1.84 (1.21)	1.75 (0.72)	1.95 (0.89)	1.151	0.562	
REM Efficiency	89.11 (18.73)	94.27 (8.50)	91.63 (14.40)	0.670	0.515	
# Sleep Cycles^b	1.32 (0.56)	1.40 (0.50)	1.45 (0.51)	1.158	0.560	

^aANOVA; ^bKruskal-Wallis test; [‡]based on recording length (includes sleep latency, sleep period and last awakening duration); ‡Wake after sleep onset; Min: minutes; CTL: Control; REM: Rapid Eye Movement sleep; NREM: Non-REM sleep. Post-hoc tests (^aStudent T-tests or ^bDunn tests) are shown with no correction for multiple comparisons. Significant differences at $\alpha = .05$ are in **bold**. † $p < .10$, * $p < .05$, ** $p < .001$

Objective 1: Effect of TMR on task performance

TMR in REM was associated with greater improvement

Overall improvement across conditions. A 1x5 ANOVA (CTL-nap, STIM-NREM, STIM-REM, CTL-wake, STIM-wake) revealed similar baseline performance scores for all groups ($F(4,92) = 0.627$, $p = .645$, $\eta_p^2 = .027$). There was a main effect of groups on overall improvement ($F(4,92) = 2.847$, $p = .028$, $\eta_p^2 = 0.110$). Pairwise post-hoc tests corrected for multiple comparisons showed that the STIM-REM group had an approximately 2-fold higher overall improvement (Mean:

24.04% ± 15.78%) than did the CTL-nap group (Mean: 12.56% ± 11.86%) ($p = .014$), but no difference was observed between the STIM-NREM and CTL-nap groups, or between any other pair of groups (all $p > .387$) (see Figure 3 and Table S1). No difference in overall improvement was found between the CTL-nap and CTL-wake groups ($p = 0.831$), suggesting that learning the task was not sensitive to a nap alone.

All groups improved pre- to post-nap in overall performance (CTL-nap ($t(24) = -5.843, p < .001$); STIM-NREM ($t(19) = -6.386, p < .001$); STIM-REM ($t(19) = -7.722, p < .001$); CTL-wake ($t(18) = -5.843, p < .001$); STIM-wake ($t(12) = -6.763, p < .001$) (Table S1). Groups did not differ when assessing score components separately (all $p > .112$) (Figure 3 and Table S1).

Sleep covariates. To verify whether performance differences between CTL-nap and STIM-REM groups were due to differences in sleep architecture, we used three 1x3 ANCOVAs (CTL-nap, STIM-NREM, STIM-REM) with improvement as dependent measure and Wake duration, N1 duration and REM duration as separate covariates (Table 3). Wake duration proved to be the only measure that altered the group difference, producing more robust improvement effects and uncovering an effect for the STIM-NREM group ($F(3,64) = 6.467.969, p = .001, \eta_p^2 = 0.241$; STIM-REM > CTL-nap, $p < .001$; STIM-NREM > CTL-nap, $p = .041$; Bonferroni-corrected).

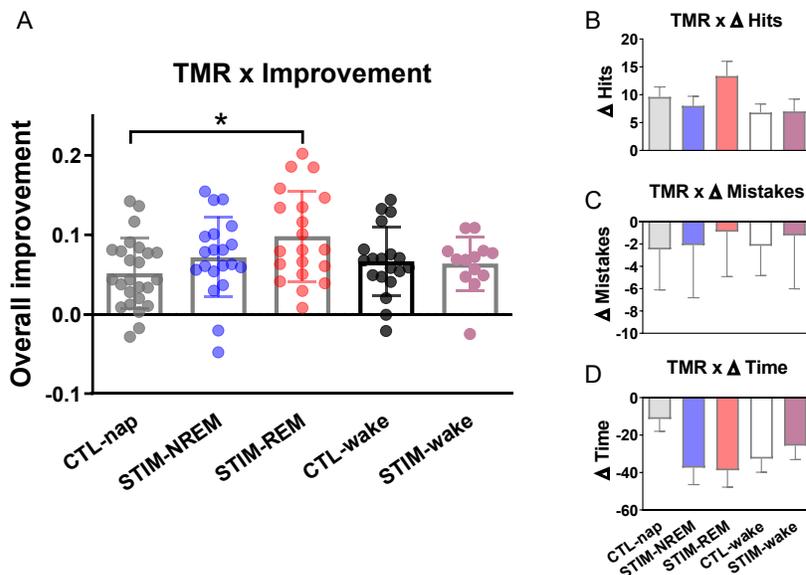


Figure 3. VR task performance change scores for experimental groups.

(A) Overall improvement, (B) Hits, (C) Mistakes, (D) Time. SEM error bars are displayed. Δ : (post – pre). * $p < .05$

The number of tones delivered during the nap revealed no relationships with overall improvement for either STIM-NREM ($r_s = 0.196$, $p = .407$) or STIM-REM ($r_s = -0.133$, $p = .575$) groups. The percentage of phasic (vs. tonic) periods during the REM stimulation window (STIM-REM group) was also not associated with overall improvement ($r_s = -0.276$, $p = .252$).

Sleep architecture is not related to VR task improvement

Overall improvement was not related to sleep duration ($r_s(105) = -0.45$, $p = .648$); to NREM sleep duration ($r_s(105) = -0.035$, $p = .727$); or to REM sleep duration ($r_s(105) = 0.086$, $p = .384$). No relationships were found when considering each group individually (Supplementary Results).

Relationships between TMR, spindles and performance

For all subjects considered together, overall improvement was not related to the densities of total, slow or fast spindles in any channels (Tot: all $p > .443$; Slow: all $p > .434$; Fast: all $p > .238$). TMR stimulation did not affect spindle density or amplitude (Supplementary Results and Table S2).

However, overall improvement scores correlated with fast F3 spindles during the stimulation window in the STIM-NREM group (F3: $r_s = 0.483$, $p = .031$, F4: $r_s = 0.317$, $p = .174$), but not with the pre-stimulation window (F3: $r_s = 0.165$, $p = .486$; F4: $r_s = 0.171$, $p = .470$) or the sham window in the No-STIM-NREM group (F3: $r_s = (43) = .092$, $p = .558$, F4: $r_s = (43) = -0.066$, $p = .673$). Linear regression slopes for overall improvement and fast F3 spindle density differentiated STIM-NREM from No-Stim-NREM groups ($F(1,52) = 4.168$, $p = .046$) (Figure 4B). No such effects occurred for central or occipital derivations or total and slow spindle densities. These differences did not survive correction for multiple comparisons.

Theta power decreases during stimulation in REM, but is not associated with improvement

A general drop of theta power was seen during stimulation in the STIM-REM group, while a general increase was seen over time in the absence of stimulation (Supplementary Results and Figure S1). Theta power during REM sleep and, more specifically, during the stimulation window was not related with overall task improvement (all $p > .610$). In contrast, frontal theta power in the absence of REM sleep TMR correlated negatively with overall improvement (F3: $r = -0.415$, $p = .012$; F4: $r = -0.441$, $p = .008$).

In sum, TMR applied in REM sleep is associated with improved task performance relative to a sleep group receiving no stimulation. In contrast, TMR in NREM sleep had limited influence on

performance while TMR in Wake did not improve performance beyond a nap or resting period without stimulation. Further, improvement was associated with left frontal fast spindle densities during stimulation in N3 sleep (STIM-NREM group) but not with theta power during stimulation in REM sleep (STIM-REM group) or with any other attributes of sleep microstructure (in all groups).

Objective 2: Task-dream reactivations and performance

The VR task was reactivated in some dreams

Of 105 participants who completed the nap with or without cued reactivation (see later results for group differences; Table 5), 85 (81%) recalled a dream; 65 (76.5%) from REM awakenings and 20 (23.5%) from NREM awakenings (Table 1). Thirty-one dreams (36.5%) had possible task-dream reactivations; these were never a direct replication of the VR episode, but rather indirect depictions of one or more related elements ($M = 3.90 \pm 2.17$). Twelve dreams (14.1%) had task-related visual elements (e.g., mountains, red and green colors, circular targets) ($M = 3.04 \pm 1.46$), 5 (5.9%) had task-related kinesthetic elements (e.g., flying, driving fast, falling) ($M = 3.00 \pm 1.87$) and 13 (15.3%) had both types of elements (M visual = 3.38 ± 1.85 ; M kinesthetic = 4.62 ± 2.22) (see Tables 4 and S4 for examples). Moreover, 3 dreams had task-related auditory elements (e.g., vibraphone melody), two of which also had visual elements that were further considered in the VR-visual group. A total of 46 dreams (54.1%) had laboratory-related elements (e.g., experimenters, electrodes, bedroom) ($M = 5.89 \pm 2.35$). Of these, 12 (26.1%) contained both task- and laboratory-dream reactivations.

Table 4. Example task-dream reactivations in dreams and in waking thoughts

Type of Reactivation	Dream excerpts
<i>Visual</i>	I remember dreaming about bobby pins, the same as the one I use to attach my hair. [...] I could see [the hairpins] positioning themselves in a circle, then turning. [...] I remember seeing a lake, but it was very brief, I only remember the dark blue, grey, black and white colors.
<i>Kinesthetic</i>	[...] I remember putting on the flashing light to turn right and here again I could feel the vehicle being so big. I had some difficulty driving straight ahead. [...] her husband was looking at me leave and it made me feel nervous and I drove into the branches out of stress. [...] The SUV is hard to drive as if it was a simulator. [...] The feeling I had while driving the vehicle is similar to the feeling I had when I was trying to control my flight in the experiment.
<i>Visual + Kinesthetic</i>	[...] I think I was in the virtual universe in one of the scenes with black and white lines [...] I was flying , I think I was a trapeze artist, or I was seeing one, but I was only seeing the movement of the trapeze. We were at the circus. [...] I saw a lot of colors, a big multicolored tent and some kind of balls just like the ones in VR.
<i>Waking thoughts</i>	I thought a little bit about the experience and the game. I had multiple periods of boredom during which I wished it would end soon [...]. When the sounds similar to the ones associated with the green circles started playing, I thought about the game quite a lot and that positive sound put me in a good mood. [...] I was seeing myself again in the setting, going through the circles.

Excerpts were selected and translated from French by the authors and key passages showing references to the VR task are in bold. Details added by participants about whether and how their dreams or thoughts related to the VR task are in *italics*.

Task-dream reactivation was related to greater improvement on the task

Participants who reactivated some VR task elements in their dreams (Dream-React group; $N = 31$) improved more on the task ($M = 0.088 \pm 0.045$) than did participants who did not (Dream-NoReact group; $N = 54$; $M = 0.058 \pm 0.049$) ($t(83) = 2.761$, $p = .007$). Moreover, the degree to which VR task elements were reactivated correlated with VR improvement ($r_s(85) = 0.287$, $p = .008$) (Figure 4D). A one-way ANOVA comparing task improvement for 3 types of reactivation (None, Visual, Kinesthetic/Visual) showed a main effect ($F(3, 82) = 3.470$, $p = .036$): participants who reactivated some kinesthetic elements (with or without visual aspects) improved more than did those who reactivated none ($p = .033$), while participants who only reactivated visual elements did not differ from the other groups (all $p > .817$) (Figure 4C). Accordingly, improvement was positively correlated with levels of VR-Kines reactivation ($r_s(85) = 0.243$, $p = .025$), but not with levels of VR-Visual reactivation ($r_s(85) = 0.114$, $p = .300$). The relationships between improvement and task-dream reactivation persisted when excluding participants ($N = 8$; 1 from STIM-NREM and 7 from STIM-REM group) who claimed, after awakening, to be aware of the auditory stimulation (VR-Total: $r_s(78) = 0.256$, $p = .024$; VR-Kines: $r_s(78) = 0.233$, $p = .040$). Baseline task performance was not related to the degree of task-dream reactivation (Supplementary Results).

REM, but not NREM, task-dream reactivations were related to performance

Of 65 REM dream reports, 16 (24.6%) had task-dream reactivations (kinesthetic: 7; visual: 11). One mentioned task-related imagery occurring at sleep onset (N1) – this report was considered a NREM awakening. Of 21 awakenings from NREM sleep, 15 (71.4%) had reactivations (kinesthetic: 12; visual: 14). Task-dream reactivations were thus more likely to occur in dreams from NREM than from REM awakenings ($\chi^2 = 14.711$, $p < .001$, 2-tailed, Yates corrected), even when excluding 4 NREM-awakening cases for which earlier REM sleep had occurred (M time before awakening: 42.5 ± 27.6 min; $\chi^2 = 12.962$, $p < .001$, 2-tailed, Yates corrected). Moreover, the level of VR-Total reactivation was higher for NREM dreams (4.87 ± 2.44) than for REM dreams (3.00 ± 1.41) ($t(22.12) = -2.58$, $p = .017$), but was not different when VR-Kines (REM: 3.43 ± 1.90 ; NREM: 4.33 ± 2.46 ; $t(17) = -0.834$, $p = .416$) and VR-Visual reactivations (REM: 2.55 ± 0.93 ; NREM: 3.43 ± 1.70 ; $t(23) = -1.547$, $p = .135$) were considered separately.

In dream reports from REM awakenings, overall improvement was correlated with VR-Total reactivation ($r_s(64) = 0.331$, $p = .007$) and with VR-Kines reactivation ($r_s(64) = 0.344$, $p = .005$),

but not with VR-Visual reactivation ($r_s(64) = 0.094$, $p = .459$). Relationships between overall improvement and task-dream reactivation were not seen in dream reports from NREM awakenings (total: $r_s(21) = 0.244$, $p = .286$; kinesthetic: $r_s(21) = 0.157$, $p = .498$; visual: $r_s(21) = 0.171$, $p = .458$). Linear regression slopes for Total-VR reactivation and overall improvement were marginally different between REM and NREM awakenings ($F(1,81) = 3.507$, $p = .065$) (Figure 4D).

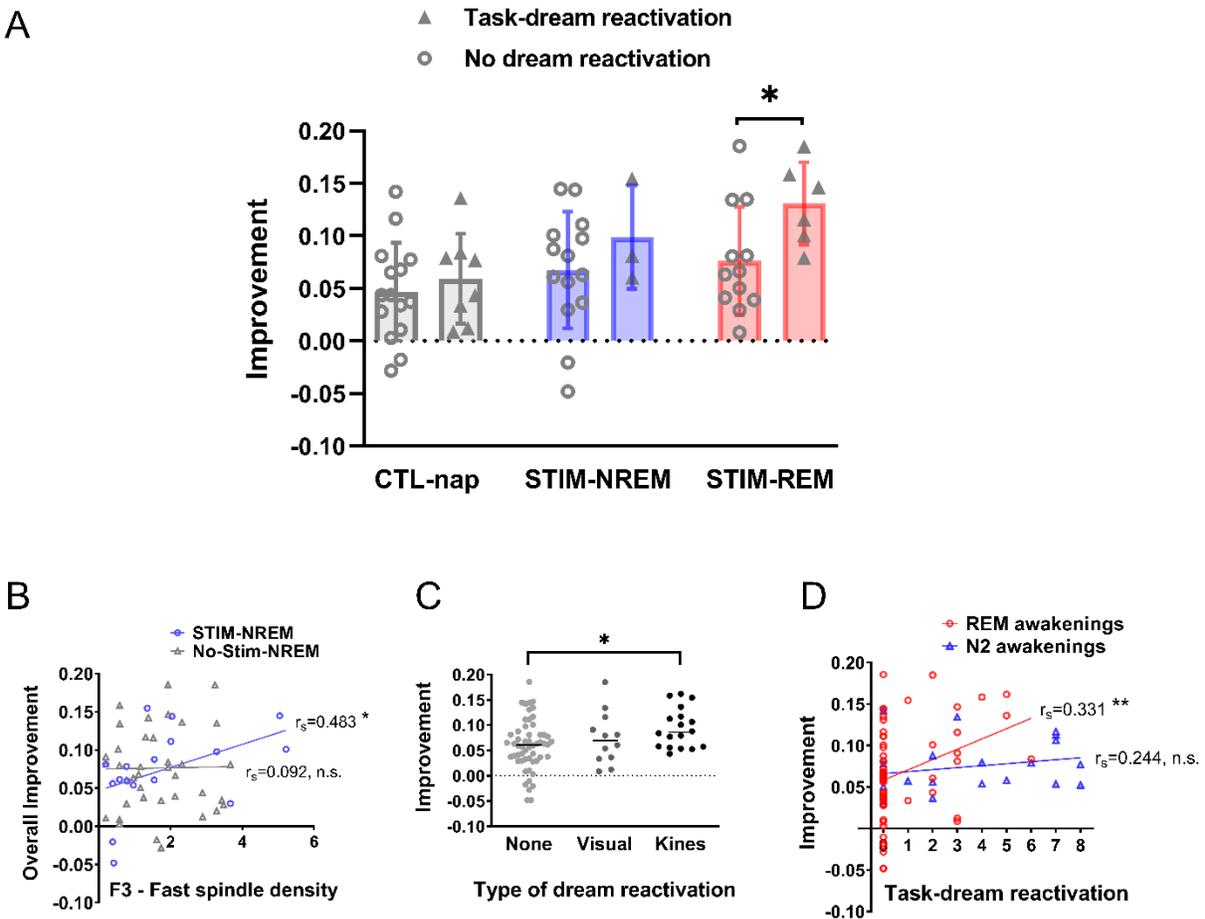


Figure 4. Task improvement in relation to TMR, sleep spindles and dream reactivation (A) Overall improvement for TMR participants who did (Task-dream reactivation; triangles) or did not (No dream reactivation; circles) have task-dream reactivations. (B) Spearman correlations between overall improvement and fast F3 spindle density during the stimulation (STIM-NREM group) or sham (No-STIM-NREM) windows. (C) VR task improvement for participants who had no task-dream reactivations ($N = 55$), visual reactivations only ($N = 12$) or kinesthetic reactivations (with or without visual elements; $N = 18$). (D) Spearman correlations between task improvement and task-dream reactivations from REM or NREM awakenings. SEM error bars are displayed. n.s. $p > .05$; $*p < .05$, $**p < .01$

In contrast, waking thoughts about the task happened frequently in wake-group participants (CTL-wake: 47.4%; STIM-wake: 46.15%), but were not related to improvement (Supplementary Results).

Task-dream reactivations are associated with lower spindle frequencies and higher phasic REM theta power

The Dream-React group had marginally lower spindle frequencies, especially in occipital regions, than did the Dream-NoReact group (Figure 5A and Table S5). They also had higher frontal theta power, especially in phasic REM sleep. These differences did not survive correction for multiple comparisons (Supplementary Results). Additionally, the degree of task-dream reactivation was associated in a graded fashion with theta power in phasic REM sleep in both frontal and central derivations (F3: $r_s(70) = 0.243$, $p = .042$, F4: $r_s(70) = .249$, $p = .038$, C3: $r_s(69) = 0.238$, $p = .049$, C4: $r_s(67) = 0.224$, $p = .068$), but not in O1 ($r_s(67) = 0.054$, $p = .664$) or O2 ($r_s(69) = 0.034$, $p = .783$), while other frequency bands were not. In spite of a relationship between VR-tot dream reactivations and task improvement, phasic theta in itself was not related to overall improvement (all derivations $p > .447$).

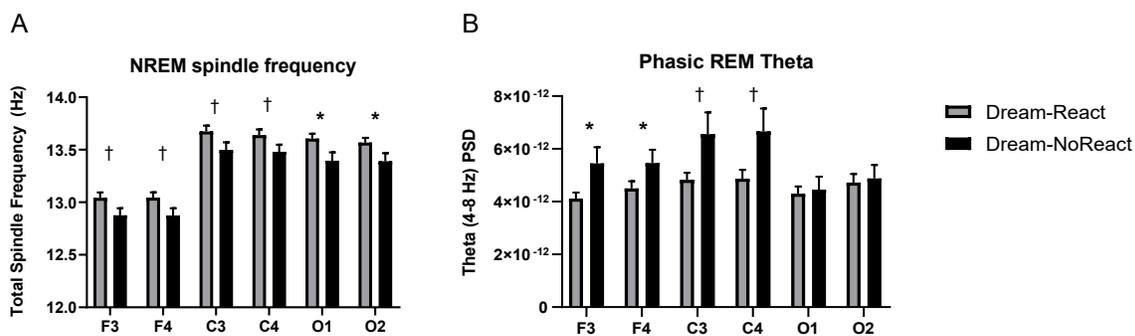


Figure 5. NREM sleep spindles and Phasic REM theta power in relation to task-dream reactivation.

Differences between participants who did (Dream-React group, N = 30) and did not (Dream-NoReact group, N = 55) reactivate elements of the VR task in their dreams in A) the frequency of NREM sleep spindles and in B) theta power spectral density in phasic REM. Spectral analysis in REM was available for N = 19 of the Dream-React group (except for C3: N = 18; and O1: N = 17) and in N = 51 of the Dream-NoReact group (except for O1 and O2: N = 50; and C4: N = 48). SEM error bars are displayed. † $p < .10$; * $p < .05$. Differences did not survive a Bonferroni correction for multiple comparisons.

In sum, dreaming about the task– and specifically about kinesthetic elements of the task – in REM sleep predicts greater task improvement than does either dreaming about the task in NREM sleep or thinking about it when awake. REM dream reactivations are associated with lower spindle frequencies in prior NREM sleep periods and higher theta power densities in phasic REM sleep periods.

Objective 3: Effect of TMR on dream content

TMR did not influence dream content

As shown in Table 5, groups did not differ in the number or degree of task-dream reactivations. Because TMR did not have a direct measurable effect on task-dream reactivations, a mediation analysis procedure was not possible. Dreams from the three sleep groups also did not differ on other dream attributes such as flying sensations or lucid awareness (Supplementary Results). However, for three participants the TMR stimulus sounds were incorporated into REM dream content; they did not differ, however, from other STIM-REM participants in overall task improvement (Supplementary Results).

Table 5. TMR group differences on task- and laboratory-dream reactivations in REM nap dreams

	CTL-nap			STIM-NREM			STIM-REM			Test: #		Test: degree	
	#	%	M (SD)	#	%	M (SD)	#	%	M (SD)	X ²	p	F	p
<i>Types of dream reactivation</i>													
Dream recall	N=23			N=17			N=18						
VR-Total	8	34.8	4.25 (2.38)	3	17.6	2.00 (1.00)	6	33.3	3.00 (0.89)	1.589	.452	1.941	.180
VR-Visual	7	30.4	2.71 (1.25)	2	11.8	2.50 (0.71)	4	22.2	2.75 (0.50)	1.960	.375	0.042	.959
VR-Kines	5	21.7	4.80 (2.39)	1	5.9	1.00	2	11.1	2.50 (0.71)	2.225	.329	1.738	.267
Laboratory	12	52.2	6.50 (1.09)	11	64.7	5.09 (3.05)	10	55.6	6.30 (2.54)	0.645	.724	1.185	.320

M (SD): Mean ± SD of judge ratings (1-9 scale); #: Number of dream reactivations; degree: degree of dream reactivation. X²: Chi-square test; F: One-way ANOVA test.

Task improvement was maximal for participants with both task-dream reactivations and TMR in REM sleep

Greater task improvement was seen for participants who had task-dream reactivations than for those who did not for the STIM-REM group ($t(16) = 2.284, p = .036$) but not for the STIM-NREM

($t(15) = 0.898$, $p = .383$) or CTL-nap ($t(21) = 0.616$, $p = .545$) groups (Figure 4A). This suggests that whole-body procedural learning benefits most from the co-occurrence of TMR and task-dream reactivations in REM sleep.

In sum, while TMR did not directly influence dream content, task-dream reactivations were associated with overall task improvement maximally for participants who were administered TMR in REM sleep.

Discussion

We investigated the 3-way interaction between TMR, dream activity and whole-body procedural performance and found either direct or indirect support for all three of our objectives.

The first objective, to test whether TMR administered during a morning nap benefits the learning of a complex procedural skill, was supported by two main findings. First, TMR applied in REM sleep led to improved performance on the VR task over that of a control sleep group receiving no stimulation; the STIM-REM group had an approximately 2-fold higher overall improvement than did the CTL-nap group. Second, although TMR applied in NREM sleep did not reveal as clear an improvement relative to the CTL-nap group, a difference was observed when pre-existing differences in wake duration were covaried. The latter control suggests that the amount of wake after sleep onset contributed to a modest degree to the learning effect. These results support the notion that TMR in sleep enhances learning of a complex procedural task and points to different possible mechanisms at work in REM and NREM sleep.

The second objective, to investigate if and how dreaming about the VR task is related to improved task performance, was also supported by several findings. First, the VR task was reactivated in the dreams of both NREM and REM sleep (36.5% of all dreams). Second, the extent of such task-dream reactivation was associated with greater task improvement. Third, this relationship with performance was stronger for REM dreams that were rich in kinesthetic task elements, such as flying, floating or driving than it was for either NREM dreams or REM dreams without kinesthetic elements. Finally, there was less direct evidence that task-dream reactivations were associated with slower occipital spindles in preceding NREM stages and with higher frontal theta, especially in phasic REM sleep. Overall, dreaming about kinesthetic aspects of the task in REM sleep predicted greater procedural learning.

The third objective, to assess whether TMR promotes task-dream reactivation was not supported, but results point to a possible complementarity of TMR and REM dream mechanisms. The TMR

effect in REM sleep was greater for participants who also dreamed about the task, suggesting that the co-occurrence of TMR and task-dream reactivations in REM sleep provides optimal conditions for whole-body procedural learning. However, TMR groups themselves did not differ on the degree to which the VR task was reactivated in dreams, or on a selection of task-relevant dream attributes that included flying or falling sensations, lucid-control, perspective and word count. Further, the TMR stimulus sounds were only incorporated into dreaming on 3 occasions. Together, these findings suggest that TMR and dream reactivations may act as separate, but complementary, reactivation phenomena. Elsewhere (Picard-Deland et al., 2021) we report evidence that temporal mechanisms may govern such complementarity.

TMR in REM, and possibly NREM, sleep influences complex motor learning

Our finding that TMR in REM, and to a lesser extent in SWS, enhances improvement on a complex, whole-body procedural task compared to a control nap supports the long-held, although still controversial, view that REM sleep physiology promotes the sleep-dependent consolidation of complex procedural skills (Smith, 2001), like trampolining (Buchegger et al., 1991) or a reversed bicycle steering task (Bothe et al., 2019). Several other behavioral studies support this claim (Plihal & Born, 1997; Schredl & Erlacher, 2007; Smith, Nixon, & Nader, 2004) as does research on learning-related plasticity in the motor cortex (Li et al., 2017).

It is noteworthy, however, that we found improvements for the STIM-NREM group to fall between those for the STIM-REM and control groups; these were significantly greater than those for the control group only when group differences in amount of wake in the sleep period were controlled. This suggests that the elevated baseline duration of wake in the CTL-nap group provided a degree of learning advantage, as suggested by studies showing that learning benefits from quiet wakefulness for some types of task (review in Wamsley, 2019). It may also be that longer wake duration after sleep onset reduces sleep inertia upon awakening, which in turn could benefit complex psychomotor performance (review in Hilditch & McHill, 2019). Thus, although TMR administered in NREM sleep was effective to a moderate degree, it was likely insufficient to surpass that of the control group. Therefore, our results cannot exclude a TMR effect for NREM sleep; to the contrary, our analyses of sleep spindles, which are a known NREM sleep correlate of learning (Fernandez & Luthi, 2020; Fogel & Smith, 2011), found spindle density to be associated with improved learning only when TMR was administered in NREM sleep. Altogether, the findings suggest that more careful control of wake duration is needed in future studies but that

there may be a qualitative difference between TMR effects in REM and NREM sleep mechanisms, rather than one of degree.

REM sleep may favor motor memory reactivation

Our findings for REM sleep are generally consistent with evidence implicating REM sleep in the consolidation of both fine and gross procedural learning. Generally, after acquisition of a new motor task, related brain regions are spontaneously reactivated in REM sleep as, e.g., following a serial reaction time task (Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2003). Animal studies provide similar results with, e.g., a reaching task (Eckert et al., 2020). However, our findings are discrepant with some studies failing to show effects of TMR in REM sleep, and specifically with studies of motor memory (Koopman et al., 2020; Laventure et al., 2016; Rasch et al., 2007). These discrepancies may be explained by a number of factors including the nature of the task and circadian oscillations.

First, our complex procedural task differs from the simple sequential motor tasks used in previous REM sleep TMR studies and may therefore rely, at least in part, on processes associated with different sleep stages. REM sleep is frequently involved when a task is complex, i.e., unfamiliar or requiring production of new motor programs, while NREM sleep is recruited for simpler tasks, such as the refinement of an already well-learned skill (Smith, 2001; Smith, Aubrey, & Peters, 2004). Complex tasks are also more sensitive to REM sleep deprivation, whereas simple tasks are disrupted by N2 sleep deprivation (Tweed et al., 1999).

Second, a circadian effect on REM sleep may be involved. Our TMR stimulation was administered during a morning nap, when REM sleep is at its highest—and SWS at its lowest—circadian propensity relative to either afternoon naps or nighttime sleep. This could partially explain why we find that TMR is more effective in REM sleep than in SWS, contrary to most studies that employed afternoon naps. Phasic REM sleep, in particular, peaks in the morning (Marzano, De Simoni, et al., 2011; Simor et al., 2020; Takahashi & Atsumi, 1997), exhibits cortical activity that is highly similar to waking states of volitional motor activity (De Carli et al., 2016), and could thus be more likely to reactivate the targeted memory traces of a motor task. Because phasic REM sleep is associated with both procedural memory consolidation (Nissen et al., 2011; Smith, Nixon, & Nader, 2004) and vivid dreams (Molinari & Foulkes, 1969) that possess movement and self-participation (Bosinelli et al., 1974; Pivik, 1991), our TMR stimulation likely affected these features of phasic REM sleep. Accordingly, early TMR studies (Guerrien et al., 1989; Smith & Weeden, 1990) demonstrated beneficial effects of cueing during phasic REM sleep on the learning of

cognitively demanding tasks (see also Sterpenich et al., 2014). Even though, in the present study, the percentage of phasic periods receiving stimulation did not correlate with improvement, the proportion of stimulated phasic epochs was high (about 50%; range: 10%-73%), so an influence was unavoidable. That our participants who dreamed about the task had both better performance and higher theta power densities in phasic REM sleep suggest that phasic REM might have been at play. More studies are needed to address how other REM indicators (e.g., level of atonia, %REMs, sawtooth waves) interact with external cueing and memory reactivation processes.

TMR's effects are specific to sleep

Independent of the TMR effect, we found no clear indication that our VR task was nap-dependent. There were no significant relationships between parameters such as total sleep, SWS or REM duration, and task improvement. Moreover, both control groups—either the 90-min nap or the equivalent period of wake—improved to similar degrees on the task, albeit to a lesser extent than the REM-stimulated group. These findings may indicate that—without the benefit of TMR—either our task was more time-dependent than it was sleep-dependent or that longer periods of sleep (e.g., a whole night) may be necessary for optimal task improvement.

The former possibility is consistent with the finding that short periods of waking rest can benefit memory consolidation in similar ways as does sleep for some tasks (review in Wamsley, 2019)—including motor skill learning (Humiston & Wamsley, 2018). The latter possibility is supported by findings that motor skills are not always improved following either a nap (Backhaus, Braass, Gerloff, & Hummel, 2018; Hoedlmoser et al., 2015) or nighttime sleep (Al-Sharman & Siengsukon, 2014; Hallgató et al., 2013; Keisler et al., 2007; Nemeth et al., 2010) and that sleep improvements sometimes require time before they are measurable (Pereira & Lewis, 2020; Walker et al., 2003).

Our results nonetheless suggest that sleep is an optimal window for stimulus-induced memory reactivation. TMR in wake did not improve performance relative to an equivalent period of wake with no stimulation, or to the other nap conditions. Although some participants claimed that the cues triggered waking thoughts about the task, these were less frequent than spontaneous thoughts about the task and were not related to improved performance. In contrast, TMR applied in REM sleep was related to improved performance above and beyond that enabled by sleep without TMR. Moreover, a drop in theta power, but no other frequency band, was observed during the stimulation in REM sleep (STIM-REM group) compared to that of a sham stimulation (both CTL-nap and STIM-NREM)—but theta changes themselves were not related to task improvement. In related research, a theta phase-locked auditory stimulation in REM sleep evoked a brief

increase in theta followed by a prolonged period of theta suppression (Harrington et al., 2020). In the present study, the auditory stimulation may have similarly suppressed or downregulated the naturally occurring theta rhythm in REM sleep, but the impact of such modulation on procedural learning remains unclear. Overall, these findings are in line with studies showing that the effect of TMR on motor learning is specific to sleep (Cousins et al., 2014; Johnson et al., 2018, 2019; Schonauer et al., 2014), even in the absence of associations between stimulation and sleep parameters (Schonauer et al., 2014)—including sleep length (see meta-analysis in Hu et al., 2020). A morning nap may thus be sufficient to improve motor learning if memory reactivation is prompted by external cueing.

TMR has a limited effect in SWS

Contrary to expectations and the results of many studies, we did not find that TMR applied in SWS was as effective as TMR in REM sleep in improving performance. However, increased density of frontal fast spindles was associated with task improvement, linking TMR effect to phasic SWS events.

In fact, NREM sleep spindles are a hallmark of memory reactivation processes (Diekelmann & Born, 2010; Fernandez & Luthi, 2020) and are associated with sleep-dependent improvement in motor tasks (Fogel & Smith, 2006; Laventure et al., 2016) as well as with TMR-induced reactivations of various tasks (Antony et al., 2018; Cairney et al., 2018; Farthouat et al., 2017; Groch et al., 2017; Lehmann et al., 2016; Schreiner et al., 2015). Increased spindle activity during TMR administration in NREM sleep was found in some studies (Laventure et al., 2016), but not others (Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014). In fact, when recording hippocampal replay events (place cells firing rate) in rats, Bendor and Wilson (2012) demonstrated that external cueing during sleep biases the content rather than increasing the absolute number of these replay events. This is consistent with our results: while we did not observe changes in spindle attributes following TMR, fast spindle density during stimulation was related to overall improvement in a graded fashion. Specifically, left-hemisphere frontal spindle density was positively correlated with task improvement, suggesting a local effect of TMR on NREM memory processes. While caution is required when interpreting these results due to uncorrected multiple comparisons, they nonetheless match expectations from previous TMR studies linking fast spindles to motor skills consolidation (Cousins et al., 2014; Laventure et al., 2016). For example, Cousins et al. (2014) also found no increase in fast spindle density during cued reactivations of a procedural task but showed an association between central fast spindles and motor improvement.

Moreover, all three groups that received stimulation in our protocol (STIM-NREM, STIM-REM, STIM-wake) improved on task efficiency (higher speed and number of Hits), but not on task precision (number of Mistakes). In contrast, the control groups with no stimulation did improve on number of Mistakes. This may mean that stimulations, which always corresponded to the *Hit* sound when passing through green circles, specifically influenced performance by evoking a less cautious, Hit-oriented strategy, even in conditions that did not show a significant benefit of TMR (i.e., NREM and wake). Whether cueing the *Mistake* sound (played when participants touched red circles in the VR task) would have led to improvements due to employing a different, perhaps more careful strategy, was not tested in the present study. Moreover, the fact that our control groups received no auditory stimulation during sleep or wake raises the possibility that the observed differences in performance and in sleep architecture with the stimulated groups are due to unspecific effects of sound stimulation during sleep, rather than a targeted effect of learning-related cues. Further studies using learning-unrelated or subtypes of learning-related cues would provide important insight into the specificity of the stimulation effect.

Kinesthetic imagery is related to motor learning

While a role for dreaming in memory consolidation has gained some support in the last decade, evidence remains scarce. Here we add to this literature in finding that the extent to which REM sleep dreams reactivate elements of the VR task is correlated with greater overall task improvement. These task-dream reactivations are far from complete episodic replicates of the VR task sequence, a finding that is typically true for dream reactivations of all kinds (Fosse et al., 2003; Schwartz, 2003). Rather, dreams integrate some clearly recognized task elements in novel and creative ways. For example, the task was incorporated as driving a car (e.g., taking steep turns in the mountains or having trouble driving); as flying (e.g., being a trapeze artist, floating with a paraglider); or as interacting with circles (e.g., falling through wide openings or selecting colorful circles on a computer screen) (see Table S4 for examples).

These task-dream reactivations were further separable into two types: kinesthetic, bodily-oriented incorporations, including vestibular and proprioceptive sensations, that resembled motor aspects of the task (such as flying, accelerating, keeping balance) and visual, scenic incorporations that replicated aspects of the VR environments (mountains, circles, domes). As predicted, task improvement was positively correlated with higher levels of kinesthetic, but not visual, reactivation. These findings are in keeping with aforementioned studies proposing that dreaming about a recently learned task may help with subsequent performance on that task, possibly through the reactivation of newly formed memory traces (Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley

et al., 2010). Our results further specify that reactivating the kinesthetic aspects of a motor task, rather than their visual aspects, is especially important for this type of procedural learning.

This distinction between visual and kinesthetic stimulus features may explain discrepancies between our findings and those of other studies. While whole-body movements and kinesthetic sensations are commonly experienced in REM sleep dreaming (Occhionero & Cicogna, 2011; Porte & Hobson, 1996), few studies have assessed whether these dream aspects are involved in procedural memory consolidation. Fogel et al. (2018) showed a relationship between whole-body procedural task performance (a Wii Fit tennis task) and nap dreams incorporating the task including, very likely, kinesthetic dream features. Our results are, however, in contrast with two studies showing that the incorporation of elements from different Wii Fit balance tasks into dreams did not predict task improvement after a nap (Solomonova et al., 2018) or a night of sleep (Nefjodov et al., 2016). The discrepancies may be because these studies found relatively lower task reactivation in their dreams (10-25% and 5.6%, respectively) than we did (36.5%), and because they did not distinguish between kinesthetic and visual reactivations.

The implication of kinesthetic dream reactivations in procedural learning parallels an extensive literature on motor imagery during wake. Visualizing oneself performing a complex movement facilitates the mastery of motor skills in sports (Morris et al., 2005) and physical rehabilitation (reviews in Lopez et al., 2019; Nicholson et al., 2019). This is true whether the visualization is made from an internal, body-oriented perspective or from an external, third-person perspective (Dana & Gozalzadeh, 2017; Filgueiras et al., 2018), which can both be found in dreams. These mental motor rehearsals recruit and reorganize motor-relevant cortical structures (Mizuguchi & Kanosue, 2017; Ruffino et al., 2017). Preplanned motor rehearsals in lucid dreams can also benefit motor learning, sometimes to a similar extent as mental practice and even physical practice itself (Stumbrys et al., 2016), and can elicit relevant neuronal activation in the sensorimotor cortex (Dresler et al., 2011). The fact that kinesthetic task-dream reactivations were related to improved performance in our study suggests that motor imagery in non-lucid dreams may act in a similar way to voluntary mental imagery, possibly by recruiting and reactivating motor networks formed during the acquisition of a skill.

Task-dream reactivations are associated with slower spindles and phasic REM theta

Our exploratory analyses showed that task-dream reactivations were linked to slower occipital spindles in preceding NREM stages. As suggested elsewhere (Nielsen et al., 2017; Picard-Deland

et al., 2018), dreaming and sleep spindles may be separate manifestations of sequential memory consolidation processes that span sleep stages. In fact, a growing body of evidence has observed relationships between NREM spindles and attributes of dream recall (Nielsen et al., 2017; Siclari et al., 2018), dream content (Picard-Deland et al., 2018), and REM sleep more generally (Bandarabadi et al., 2020; Marzano, De Simoni, et al., 2011; Miyawaki & Diba, 2016; Nielsen et al., 2017; Peters et al., 2007; Solomonova et al., 2017; Watts et al., 2012).

Our further exploratory finding that task-dream reactivations are associated with higher frontal theta in phasic REM sleep is in line with two-stage models of procedural learning (Buzsáki, 1989; Fogel et al., 2009; Smith, Aubrey, et al., 2004) in which both NREM spindles and REM theta are involved sequentially in different aspects of memory processing over time. Our finding is also in line with a recent study showing that the reactivation of recent waking-life experiences in REM dreams positively correlates with frontal theta activity in REM sleep (Eichenlaub et al., 2018). REM frontal theta has also been associated with dream recall more generally (Marzano, Ferrara, et al., 2011; Scarpelli et al., 2019) and theta oscillations during the waking state are involved in the encoding and recall of episodic memories (Karakas, 2020). While theta power densities were not directly related to greater task improvement in the present study, they may nonetheless reflect dream reactivations of the task. Moreover, accumulating evidence has identified theta oscillations during REM sleep as a candidate for offline neural replay (Louie & Wilson, 2001) and consolidation processes (Boyce et al., 2016; Bramham et al., 1994; Fogel et al., 2009; Hutchison & Rathore, 2015; Nishida et al., 2009). However, future studies should attempt to clarify a possible contradiction in our findings: REM stimulation reduces theta and leads to better performance, but task dream incorporation is associated with increased theta and also leads to better performance. We could not distinguish these because different participants were assessed for the two components and because theta was assessed for different parts of the REM period for the two components as well.

In sum, REM dream reactivations of kinesthetic task features predicts greater improvement. Moreover, both NREM spindle attributes and phasic REM theta power are related to these task-dream reactivations. Nonetheless, the exploratory nature of these findings suggests caution be exercised in their interpretation.

How does TMR relate to dream content?

There is no apparent effect of TMR on task-dream reactivations

External stimuli presented during sleep can infiltrate dream content 1) in non-obvious associative ways (e.g., the smell of roses incites a countryside scene) or 2) in direct ways (e.g., hearing an actual sound)(Schredl et al., 2014; Solomonova & Carr, 2018).

1) Our expectation that auditory TMR would influence dream content associatively, i.e., by inciting more task-dream reactivations, was not supported. The three sleep groups did not differ in either number or degree of task reactivation in REM dreams. This absence of group differences suggests that mechanisms of TMR-induced task improvement are at least partially independent from mechanisms of task-dream reactivation. This possibility is consistent with a pilot study (Bloxham & Horton, 2019) using TMR in SWS following training on virtual basketball and archery games; dream reports showed no sign of being influenced by TMR. While dream content differences between our groups were not statistically significant, participants cued in SWS had only half as many task-dream reactivations in their REM dreams (3/17; 17%) as did participants cued in REM (6/18; 34%) or controls (8/23; 35%). Because we did not collect NREM dreams following TMR to avoid disrupting the nap, any TMR influence on task-related content would likely remain unrecalled at the later REM sleep awakening. It is also possible that TMR did influence NREM dreaming with task-related content and lowered the 'pressure' to dream about the task in the subsequent REM sleep.

2) Sounds played during REM sleep appeared to make their way more or less directly into dream content in three cases (3/20; 15%). In one, the sound was incorporated into a dream of a completely different, fictive laboratory task, i.e., the experimenter evaluating their playing of notes on a flute. This could mean that auditory stimulation for this participant was more broadly paired with the concept of performing a task in a laboratory rather than paired specifically with the skill of traversing green circles in the VR task. This might reflect another path by which TMR benefits learning, a path that is also sensitive to motivational, social or emotional factors of laboratory participation, such as performance-anxiety or self-relevance. Because such factors are preferentially processed in REM sleep (Genzel et al., 2015; Groch et al., 2015; van Rijn et al., 2015), TMR might be especially likely to reactivate them at this time.

REM sleep TMR coupled with dream reactivation is optimal for learning

Our finding that task improvement was greatest when TMR was administered during REM sleep in which task-dream reactivations arose could be explained by different mechanistic relationships between TMR and dreams. First, our TMR effect, while not directly mediated by dream reactivations, may have contributed in a complementary or additive way to this dream activity in

benefitting motor skill learning. There is, in fact, evidence that induced memory reactivations benefit from internal and voluntary ‘imagined’ reactivations, e.g., in wake, TMR benefited a sequential procedural task particularly when it co-occurred with mental motor imagery (Salfi et al., 2019). Anecdotally, in an auditory TMR design with a finger tapping task, one participant who spontaneously reported a dream experience related to the task also showed the study’s greatest reactivation advantage score (Antony et al., 2012). Second, while our TMR cues did not directly increase the number or intensity of task-dream reactivations, they may have influenced dream features that we did not measure but that nonetheless benefitted motor learning. For example, the presence of nonobvious kinesthetic attributes, such as granularity of body representation, shifts in felt gravity or speed, or the involvement of specific body parts, may have been prompted by TMR cueing and thereby facilitated learning. Third, dreaming about recent motor experience may be a personality or trait factor present in only some participants that may have rendered their sleep more susceptible to external stimulation in REM sleep. Investigating ongoing dream activity and their associations with such personality factors would help future studies untangle how TMR and dream reactivation effects on learning are related.

Limitations of the study

At least 4 limitations suggest caution in interpreting our findings. First, as our TMR protocol employed a 90-min morning nap, results may not generalize to shorter or longer naps, to afternoon naps or to complete nights of sleep. While some of our microstructural sleep measures (e.g., frontal fast spindle density) were related to task improvement, total sleep or stage durations were not—such relationships might prove to hold true for longer sleep periods. Nonetheless, a nap was efficacious in some TMR studies (e.g., Antony et al., 2012; Batterink & Paller, 2017; Batterink et al., 2017; Oyarzun et al., 2017). We preferred morning to afternoon naps to exploit the fact that at this time REM sleep is at its highest propensity and dream recall at its most successful (85% in our study). Naps also often consist of a single sleep cycle, thus simplifying potential interactions between sleep stages (always SWS → REM sleep) and the likely sources of dream activity. A second limitation is that our cued reactivations were short (≤ 5 min) relative to stimuli used in other studies. While we observed no relationship between stimulation length and improvement, a longer stimulation might have a proportionally greater effect on performance when applied in REM sleep and could potentially enhance a NREM sleep as well. However, our use of naps did permit us to assess their immediate effect on REM dreams and ensure they would be of approximately the same duration in SWS and REM sleep conditions. Third, our control groups received no learning-unrelated sound cues, which prompts caution in interpreting group differences in performance as

due to the specificity of the cue. Fourth, dream reports were collected only once at the end of the nap, and preferentially from REM sleep (immediately after the stimulation in the STIM-REM group). It is possible that dream mentation occurring elsewhere in the nap may have been associated with TMR-induced learning. Further studies could examine the influence of TMR on NREM dreams, where episodic task reactivation may be more frequent, direct, and easily detectable (Baylor & Cavallero, 2001). Finally, the effects of TMR on long-term performance were not assessed; probing performance at different time points after skill acquisition could help clarify the evolution and stability of TMR effects on memory consolidation.

Conclusions

Results suggest that whole-body motor learning benefits most from a combination of TMR and dreaming about kinesthetic elements of the learning task in REM sleep. Further investigating the phenomenological correlates of TMR may offer insight into the mechanisms and functions of memory reactivation during sleep.

Acknowledgements

The authors sincerely thank Katerine Dennie-Marcoux and Alexis Dionne for their invaluable help in the design and programming of the VR task; as well as Michelle Carr and Remington Mallett for their insightful comments on the manuscript.

This work was supported by the Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship-Doctoral Program (NSERC; Picard-Deland), the Canadian Institutes of Health Research Grant (CIHR MOP-115125; Nielsen) and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada Grant (NSERC RGPIN-2018-05065; Nielsen).

References

- Al-Sharman, A., & Siengsukon, C. F. (2014). Time rather than sleep appears to enhance off-line learning and transfer of learning of an implicit continuous task. *Nature and Science of Sleep*, 6, 27-36. doi:10.2147/NSS.S53789
- Alm, K. H., Ngo, C. T., & Olson, I. R. (2019). Hippocampal signatures of awake targeted memory reactivation. *Brain Structure and Function*, 224(2), 713-726. doi:10.1007/s00429-018-1790-2

- Antony, J. W., Gobel, E. W., O'Hare, J. K., Reber, P. J., & Paller, K. A. (2012). Cued memory reactivation during sleep influences skill learning. *Nature Neuroscience*, *15*(8), 1114-1116. doi:10.1038/nn.3152
- Antony, J. W., Piloto, L., Wang, M., Pacheco, P., Norman, K. A., & Paller, K. A. (2018). Sleep Spindle Refractoriness Segregates Periods of Memory Reactivation. *Current Biology*, *28*(11), 1736-1743 e1734. doi:10.1016/j.cub.2018.04.020
- Backhaus, W., Braass, H., Gerloff, C., & Hummel, F. C. (2018). Can Daytime Napping Assist the Process of Skills Acquisition After Stroke? *Frontiers in Neurology*, *9*, 1002. doi:10.3389/fneur.2018.01002
- Bandarabadi, M., Herrera, C. G., Gent, T. C., Bassetti, C., Schindler, K., & Adamantidis, A. R. (2020). A role for spindles in the onset of rapid eye movement sleep. *Nature Communications*, *11*(1), 5247. doi:10.1038/s41467-020-19076-2
- Barakat, M., Carrier, J., Debas, K., Lungu, O., Fogel, S., Vandewalle, G., . . . Doyon, J. (2013). Sleep spindles predict neural and behavioral changes in motor sequence consolidation. *Hum Brain Mapp*, *34*(11), 2918-2928. doi:10.1002/hbm.22116
- Barakat, M., Doyon, J., Debas, K., Vandewalle, G., Morin, A., Poirier, G., . . . Carrier, J. (2011). Fast and slow spindle involvement in the consolidation of a new motor sequence. *Behavioural Brain Research*, *217*(1), 117-121. doi:10.1016/j.bbr.2010.10.019
- Batterink, L. J., & Paller, K. A. (2017). Sleep-based memory processing facilitates grammatical generalization: Evidence from targeted memory reactivation. *Brain and Language*, *167*, 83-93. doi:10.1016/j.bandl.2015.09.003
- Batterink, L. J., Westerberg, C. E., & Paller, K. A. (2017). Vocabulary learning benefits from REM after slow-wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, *144*, 102-113. doi:10.1016/j.nlm.2017.07.001
- Baylor, G. W., & Cavallero, C. (2001). Memory sources associated with REM and NREM dream reports throughout the night: a new look at the data. *Sleep*, *24*(2), 165-170. doi:10.1093/sleep/24.2.165
- Bendor, D., & Wilson, M. A. (2012). Biasing the content of hippocampal replay during sleep. *Nature Neuroscience*, *15*(10), 1439-1444. doi:10.1038/nn.3203
- Berger, R. J. (1963). Experimental modification of dream content by meaningful verbal stimuli. *The British Journal of Psychiatry*, *109*, 722-740. doi:10.1192/bjp.109.463.722
- Bergmann, T. O., Molle, M., Diedrichs, J., Born, J., & Siebner, H. R. (2012). Sleep spindle-related reactivation of category-specific cortical regions after learning face-scene associations. *NeuroImage*, *59*(3), 2733-2742. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.10.036

- Berry, R. B., Brooks, R., Gamaldo, C. E., Harding, S. M., Marcus, C. L., & Vaughn, B. V. (2012). *The AASM manual for the scoring of sleep and associated events: rules, terminology and technical specifications, version 2.0*. Darien, Illinois: American Academy of Sleep Medicine.
- Bloxham, A., & Horton, C. L. (2019). *Reactivating and consolidating memories in sleep and dreams*. Paper presented at the 36th Annual International Dream Conference, Kerkrade, Netherlands.
- Bosinelli, M., Cicogna, P., & Molinari, S. (1974). The tonic-phasic model and the feeling of self-participation in different stages of sleep. *Giornale Italiano di Psicologia, 1*, 35-65.
- Bothe, K., Hirschauer, F., Wiesinger, H. P., Edfelder, J., Gruber, G., Birkbauer, J., & Hoedlmoser, K. (2019). The impact of sleep on complex gross-motor adaptation in adolescents. *Journal of Sleep Research, 28*(4), e12797. doi:10.1111/jsr.12797
- Boyce, R., Glasgow, S. D., Williams, S., & Adamantidis, A. (2016). Causal evidence for the role of REM sleep theta rhythm in contextual memory consolidation. *Science, 352*(6287), 812-816. doi:10.1126/science.aad5252
- Bramham, C. R., Maho, C., & Laroche, S. (1994). Suppression of long-term potentiation induction during alert wakefulness but not during 'enhanced' REM sleep after avoidance learning. *Neuroscience, 59*(3), 501-509. doi:10.1016/0306-4522(94)90172-4
- Brunner, D. P., Vasko, R. C., Detka, C. S., Monahan, J. P., Reynolds, C. F., 3rd, & Kupfer, D. J. (1996). Muscle artifacts in the sleep EEG: automated detection and effect on all-night EEG power spectra. *Journal of Sleep Research, 5*(3), 155-164. doi:10.1046/j.1365-2869.1996.00009.x
- Buchegger, J., Fritsch, R., Meier-Koll, A., & Riehle, H. (1991). Does trampolining and anaerobic physical fitness affect sleep? *Perceptual and Motor Skills, 73*, 243-252. doi:10.2466/pms.1991.73.1.243
- Burton, S. A., Harsh, J. R., & Badia, P. (1988). Cognitive activity in sleep and responsiveness to external stimuli. *Sleep, 11*(1), 61-68. doi:10.1093/sleep/11.1.61
- Buzsáki, G. (1989). Two-stage model of memory trace formation: A role for "noisy" brain states. *Neuroscience, 31*(3), 551-570. doi:10.1016/0306-4522(89)90423-5
- Cairney, S. A., Guttesen, A. A. V., El Marj, N., & Staresina, B. P. (2018). Memory Consolidation Is Linked to Spindle-Mediated Information Processing during Sleep. *Current Biology, 28*(6), 948-954 e944. doi:10.1016/j.cub.2018.01.087

- Cano Porras, D., Sharon, H., Inzelberg, R., Ziv-Ner, Y., Zeilig, G., & Plotnik, M. (2019). Advanced virtual reality-based rehabilitation of balance and gait in clinical practice. *Therapeutic Advances in Chronic Disease*, *10*. doi:10.1177/2040622319868379
- Carr, M., Konkoly, K., Mallett, R., Edwards, C., Appel, K., & Blagrove, M. (2020). Combining presleep cognitive training and REM-sleep stimulation in a laboratory morning nap for lucid dream induction. *Psychology of Consciousness: Theory, Research, and Practice*. doi:10.1037/cns0000227
- Caze, R., Khamassi, M., Aubin, L., & Girard, B. (2018). Hippocampal replays under the scrutiny of reinforcement learning models. *Journal of Neurophysiology*, *120*(6), 2877-2896. doi:10.1152/jn.00145.2018
- Cipolli, C. (1995). Sleep, dreams and memory: an overview. *Journal of Sleep Research*, *4*(1), 2-9. doi:10.1111/j.1365-2869.1995.tb00143.x
- Cipolli, C., Fagioli, I., Mazzetti, M., & Tuozi, G. (2004). Incorporation of presleep stimuli into dream contents: evidence for a consolidation effect on declarative knowledge during REM sleep? *Journal of Sleep Research*, *13*, 317-326. doi:10.1111/j.1365-2869.2004.00420.x
- Cousins, J. N., El-Deredy, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2014). Cued memory reactivation during slow-wave sleep promotes explicit knowledge of a motor sequence. *Journal of Neuroscience*, *34*(48), 15870-15876. doi:10.1523/JNEUROSCI.1011-14.2014
- Cousins, J. N., El-Deredy, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2016). Cued reactivation of motor learning during sleep leads to overnight changes in functional brain activity and connectivity. *PLoS Biology*, *14*(5), e1002451. doi:10.1371/journal.pbio.1002451
- D'Hervey de Saint-Denis, J., & Leon, M. (1867). *Les rêves et les moyens de les diriger*. Paris: Amyot.
- Dana, A., & Gozalzadeh, E. (2017). Internal and external imagery effects on tennis skills among novices. *Perceptual and Motor Skills*, *124*(5), 1022-1043. doi:10.1177/0031512517719611
- de Amorim, J. S. C., Leite, R. C., Brizola, R., & Yonamine, C. Y. (2018). Virtual reality therapy for rehabilitation of balance in the elderly: a systematic review and META-analysis. *Advances in Rheumatology*, *58*(1), 18. doi:10.1186/s42358-018-0013-0
- de Araujo, A. V. L., Neiva, J. F. O., Monteiro, C. B. M., & Magalhaes, F. H. (2019). Efficacy of virtual reality rehabilitation after spinal cord injury: a systematic review. *BioMed Research International*, *2019*, 7106951. doi:10.1155/2019/7106951

- De Carli, F., Proserpio, P., Morrone, E., Sartori, I., Ferrara, M., Gibbs, S. A., . . . Nobili, L. (2016). Activation of the motor cortex during phasic rapid eye movement sleep. *Annals of Neurology*, 79(2), 326-330. doi:10.1002/ana.24556
- De Koninck, J., Christ, G., Hebert, G., & Rinfret, N. (1990). Language learning efficiency, dreams and REM sleep. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15(2), 91-92.
- De Koninck, J., Christ, G., Rinfret, N., & Proulx, G. (1988). Dreams during language learning: When and how is the new language integrated? *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 13, 72-74.
- De Koninck, J., Prevost, F., & Lortie-Lussier, M. (1996). Vertical inversion of the visual field and REM sleep mentation. *Journal of Sleep Research*, 5(1), 16-20. doi:10.1046/j.1365-2869.1996.00001.x
- De Koninck, J. M., & Koulack, D. (1975). Dream content and adaptation to a stressful situation. *Journal of Abnormal Psychology*, 84(3), 250-260. doi:10.1037/h0076648
- Dement, W., & Wolpert, E. A. (1958). The relation of eye movements, body motility, and external stimuli to dream content. *Journal of Experimental Psychology*, 55(6), 543. doi:10.1037/h0040031
- Deuker, L., Olligs, J., Fell, J., Kranz, T. A., Mormann, F., Montag, C., . . . Axmacher, N. (2013). Memory consolidation by replay of stimulus-specific neural activity. *Journal of Neuroscience*, 33(49), 19373-19383. doi:10.1523/JNEUROSCI.0414-13.2013
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(2), 114-126. doi:10.1038/nrn2762
- Diekelmann, S., Born, J., & Rasch, B. (2016). Increasing explicit sequence knowledge by odor cueing during sleep in men but not women. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10, 74. doi:10.3389/fnbeh.2016.00074
- Dresler, M., Koch, S. P., Wehrle, R., Spoormaker, V. I., Holsboer, F., Steiger, A., . . . Czisch, M. (2011). Dreamed movement elicits activation in the sensorimotor cortex. *Current Biology*, 21(21), 1833-1837. doi:10.1016/j.cub.2011.09.029
- Eckert, M. J., McNaughton, B. L., & Tatsuno, M. (2020). Neural ensemble reactivation in rapid eye movement and slow-wave sleep coordinate with muscle activity to promote rapid motor skill learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1799), 20190655. doi:10.1098/rstb.2019.0655
- Eichenlaub, J. B., van Rijn, E., Gaskell, M. G., Lewis, P. A., Maby, E., Malinowski, J. E., . . . Blagrove, M. (2018). Incorporation of recent waking-life experiences in dreams correlates

- with frontal theta activity in REM sleep. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 13(6), 637-647. doi:10.1093/scan/nsy041
- Erlacher, D., & Schredl, M. (2010). Practicing a motor task in a lucid dream enhances subsequent performance: A pilot study. *Sport Psychologist*, 24(2), 157-167. doi:10.1123/tsp.24.2.157
- Euston, D. R., Tatsuno, M., & McNaughton, B. L. (2007). Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep. *Science*, 318(5853), 1147-1150. doi:10.1126/science.1148979
- Farthouat, J., Gilson, M., & Peigneux, P. (2017). New evidence for the necessity of a silent plastic period during sleep for a memory benefit of targeted memory reactivation. *Sleep Spindles & Cortical Up States*, 1(1), 14-26. doi:10.1556/2053.1.2016.002
- Fernandez, L. M. J., & Luthi, A. (2020). Sleep Spindles: Mechanisms and Functions. *Physiological Reviews*, 100(2), 805-868. doi:10.1152/physrev.00042.2018
- Filgueiras, A., Quintas Conde, E. F., & Hall, C. R. (2018). The neural basis of kinesthetic and visual imagery in sports: an ALE meta - analysis. *Brain Imaging and Behavior*, 12(5), 1513-1523. doi:10.1007/s11682-017-9813-9
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., & Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(18), 11987-11991. doi:10.1073/pnas.182178199
- Fiss, H., Kremer, E., & Litchman, J. (1977). The mnemonic function of dreaming. *Sleep Research*, 6, 122.
- Fogel, S. M., Albouy, G., King, B. R., Lungu, O., Vien, C., Bore, A., . . . Doyon, J. (2017). Reactivation or transformation? Motor memory consolidation associated with cerebral activation time-locked to sleep spindles. *PloS One*, 12(4), e0174755. doi:10.1371/journal.pone.0174755
- Fogel, S. M., Ray, L. B., Sergeeva, V., De Koninck, J., & Owen, A. M. (2018). A novel approach to dream content analysis reveals links between learning-related dream incorporation and cognitive abilities. *Frontiers in Psychology*, 9, 1398. doi:10.3389/fpsyg.2018.01398
- Fogel, S. M., & Smith, C. T. (2006). Learning-dependent changes in sleep spindles and Stage 2 sleep. *Journal of Sleep Research*, 15(3), 250-255. doi:10.1111/j.1365-2869.2006.00522.x
- Fogel, S. M., & Smith, C. T. (2011). The function of the sleep spindle: a physiological index of intelligence and a mechanism for sleep-dependent memory consolidation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(5), 1154-1165. doi:10.1016/j.neubiorev.2010.12.003

- Fogel, S. M., Smith, C. T., & Beninger, R. J. (2009). Evidence for 2-stage models of sleep and memory: learning-dependent changes in spindles and theta in rats. *Brain Research Bulletin*, 79(6), 445-451. doi:10.1016/j.brainresbull.2009.03.002
- Fosse, M. J., Fosse, R., Hobson, J. A., & Stickgold, R. J. (2003). Dreaming and episodic memory: a functional dissociation? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(1), 1-9. doi:10.1162/089892903321107774
- Genzel, L., Spoomaker, V., Konrad, B. N., & Dresler, M. (2015). The role of rapid eye movement sleep for amygdala-related memory processing. *Neurobiology of Learning and Memory*. doi:10.1016/j.nlm.2015.01.008
- Greenberg, R., & Pearlman, C. (1974). Cutting the REM nerve: an approach to the adaptive role of REM sleep. *Perspectives in Biology and Medicine*, 17(4), 513-521. doi:10.1353/pbm.1974.0032
- Groch, S., Schreiner, T., Rasch, B., Huber, R., & Wilhelm, I. (2017). Prior knowledge is essential for the beneficial effect of targeted memory reactivation during sleep. *Scientific Reports*, 7, 39763. doi:10.1038/srep39763
- Groch, S., Zinke, K., Wilhelm, I., & Born, J. (2015). Dissociating the contributions of slow-wave sleep and rapid eye movement sleep to emotional item and source memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 122-130. doi:10.1016/j.nlm.2014.08.013
- Guerrien, A., Dujardin, K., Mandal, O., Sockeel, P., & Leconte, P. (1989). Enhancement of memory by auditory stimulation during postlearning REM sleep in humans. *Physiology and Behavior*, 45(5), 947-950. doi:https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90219-9
- Haar Horowitz, A., Cunningham, T. J., Maes, P., & Stickgold, R. (2020). Dormio: A targeted dream incubation device. *Consciousness and Cognition*, 83, 102938. doi:10.1016/j.concog.2020.102938
- Hallgató, E., Györi-Dani, D., Pekár, J., Janacsek, K., & Nemeth, D. (2013). The differential consolidation of perceptual and motor learning in skill acquisition. *Cortex*, 49(4), 1073-1081. doi:https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.01.002
- Harrington, M. O., Ashton, J. E., Ngo, H.-V. V., & Cairney, S. A. (2020). Phase-locked auditory stimulation of theta oscillations during rapid eye movement sleep. *Sleep*. 44(4) doi:10.1093/sleep/zsaa227
- Hilditch, C. J., & McHill, A. W. (2019). Sleep inertia: current insights. *Nature and Science of Sleep*, 11, 155-165. doi:10.2147/NSS.S188911
- Hobson, J. A. (1988). *The dreaming brain*. New York : Basic Books.

- Hoedlmoser, K., Birklbauer, J., Schabus, M., Eibenberger, P., Rigler, S., & Mueller, E. (2015). The impact of diurnal sleep on the consolidation of a complex gross motor adaptation task. *Journal of Sleep Research, 24*(1), 100-109. doi:10.1111/jsr.12207
- Hoelscher, T. J., Klinger, E., & Barta, S. G. (1981). Incorporation of concern-and nonconcern-related verbal stimuli into dream content. *Journal of Abnormal Psychology, 90*(1), 88.
- Hu, X., Cheng, L. Y., Chiu, M. H., & Paller, K. A. (2020). Promoting memory consolidation during sleep: A meta-analysis of targeted memory reactivation. *Psychological Bulletin, 146*(3), 218-244. doi:10.1037/bul0000223
- Humiston, G. B., & Wamsley, E. J. (2018). A brief period of eyes-closed rest enhances motor skill consolidation. *Neurobiology of Learning and Memory, 155*, 1-6. doi:10.1016/j.nlm.2018.06.002
- Hutchison, I. C., & Rathore, S. (2015). The role of REM sleep theta activity in emotional memory. *Frontiers in Psychology, 6*, 1439. doi:10.3389/fpsyg.2015.01439
- Jegou, A., Schabus, M., Gosseries, O., Dahmen, B., Albouy, G., Desseilles, M., . . . Dang-Vu, T. T. (2019). Cortical reactivations during sleep spindles following declarative learning. *NeuroImage, 195*, 104-112. doi:10.1016/j.neuroimage.2019.03.051
- Ji, D., & Wilson, M. A. (2007). Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep. *Nature Neuroscience, 10*(1), 100-107. doi:10.1038/nn1825
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., Verceles, A. C., & Westlake, K. P. (2019). Use of targeted memory reactivation enhances skill performance during a nap and enhances declarative memory during wake in healthy young adults. *Journal of Sleep Research, 28*(5), e12832. doi:10.1111/jsr.12832
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., Verceles, A. C., & Westlake, K. P. (2020). Sensorimotor performance is improved by targeted memory reactivation during a daytime nap in healthy older adults. *Neuroscience Letters, 731*, 134973. doi:10.1016/j.neulet.2020.134973
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., & Westlake, K. P. (2018). Targeted memory reactivation during sleep, but not wake, enhances sensorimotor skill performance: a pilot study. *Journal of Motor Behavior, 50*(2), 202-209. doi:10.1080/00222895.2017.1327411
- Karakas, S. (2020). A review of theta oscillation and its functional correlates. *International Journal of Psychophysiology, 157*, 82-99. doi:10.1016/j.ijpsycho.2020.04.008
- Karamians, R., Proffitt, R., Kline, D., & Gauthier, L. V. (2020). Effectiveness of virtual reality- and gaming-based interventions for upper extremity rehabilitation poststroke: a meta-analysis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation, 101*(5), 885-896. doi:10.1016/j.apmr.2019.10.195

- Karni, A., Tanne, D., Rubenstein, B. S., Askenasy, J. J., & Sagi, D. (1994). Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, *265*(5172), 679-682. doi:10.1126/science.8036518
- Keisler, A., Ashe, J., & Willingham, D. T. (2007). Time of day accounts for overnight improvement in sequence learning. *Learning and Memory*, *14*(10), 669-672. doi:10.1101/lm.751807
- Koopman, A. C. M., Abdellahi, M. E. A., Belal, S., Rakowska, M., Metcalf, A., Sledziowska, M., . . . Lewis, P. (2020). Targeted memory reactivation of a serial reaction time task in SWS, but not REM, preferentially benefits the non-dominant hand. *bioRxiv*. doi:10.1101/2020.11.17.381913
- Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y., & Karni, A. (2007). Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation. *Nature Neuroscience*, *10*(9), 1206-1213. doi:10.1038/nn1959
- Koulack, D. (1969). Effects of somatosensory stimulation on dream content. *Archives of General Psychiatry*, *20*(6), 718-725. doi:10.1001/archpsyc.1969.01740180102010
- Kudrimoti, H. S., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1999). Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics. *Journal of Neuroscience*, *19*(10), 4090-4101. doi:10.1523/JNEUROSCI.19-10-04090.1999
- Kumar, D., Koyanagi, I., Carrier-Ruiz, A., Vergara, P., Srinivasan, S., Sugaya, Y., . . . Sakaguchi, M. (2020). Sparse activity of hippocampal adult-born neurons during REM sleep is necessary for memory consolidation. *Neuron*, *107*(3), 552-565 e510. doi:10.1016/j.neuron.2020.05.008
- Lansink, C. S., Goltstein, P. M., Lankelma, J. V., McNaughton, B. L., & Pennartz, C. M. A. (2009). Hippocampus leads ventral striatum in replay of place-reward information. *PLoS Biology*, *7*(8), e1000173. doi:10.1371/journal.pbio.1000173
- Laventure, S., Fogel, S. M., Lungu, O., Albouy, G., Sevigny-Dupont, P., Vien, C., . . . Doyon, J. (2016). NREM2 and sleep spindles are instrumental to the consolidation of motor sequence memories. *PLoS Biology*, *14*(3), e1002429. doi:10.1371/journal.pbio.1002429
- Laventure, S., Pinsard, B., Lungu, O., Carrier, J., Fogel, S., Benali, H., . . . Doyon, J. (2018). Beyond spindles: interactions between sleep spindles and boundary frequencies during cued reactivation of motor memory representations. *Sleep*, *41*(9). doi:10.1093/sleep/zsy142
- Lee, A. K., & Wilson, M. A. (2002). Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. *Neuron*, *36*(6), 1183-1194. doi:10.1016/s0896-6273(02)01096-6

- Lehmann, M., Schreiner, T., Seifritz, E., & Rasch, B. (2016). Emotional arousal modulates oscillatory correlates of targeted memory reactivation during NREM, but not REM sleep. *Scientific Reports*, 6, 39229. doi:10.1038/srep39229
- Leslie, K., & Ogilvie, R. (1996). Vestibular dreams: The effect of rocking on dream mentation. *Dreaming*, 6(1), 1-16. doi:10.1037/h0094442
- Li, W., Ma, L., Yang, G., & Gan, W. B. (2017). REM sleep selectively prunes and maintains new synapses in development and learning. *Nature Neuroscience*, 20(3), 427-437. doi:10.1038/nn.4479
- Lopez, N. D., Monge Pereira, E., Centeno, E. J., & Miangolarra Page, J. C. (2019). Motor imagery as a complementary technique for functional recovery after stroke: a systematic review. *Topics in Stroke Rehabilitation*, 26(8), 576-587. doi:10.1080/10749357.2019.1640000
- Louie, K., & Wilson, M. A. (2001). Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep. *Neuron*, 29(1), 145-156. doi:10.1016/s0896-6273(01)00186-6
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014). Memory sources of dreams: the incorporation of autobiographical rather than episodic experiences. *Journal of Sleep Research*, 23(4), 441-447. doi:10.1111/jsr.12134
- Maquet, P., Laureys, S., Peigneux, P., Fuchs, S., Petiau, C., Phillips, C., . . . Cleeremans, A. (2000). Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep. *Nature Neuroscience*, 3(8), 831-836. doi:10.1038/77744
- Marzano, C., De Simoni, E., Tempesta, D., Ferrara, M., & De Gennaro, L. (2011). Sleep deprivation suppresses the increase of rapid eye movement density across sleep cycles. *Journal of Sleep Research*, 20(3), 386-394. doi:10.1111/j.1365-2869.2010.00886.x
- Marzano, C., Ferrara, M., Mauro, F., Moroni, F., Gorgoni, M., Tempesta, D., . . . De Gennaro, L. (2011). Recalling and forgetting dreams: theta and alpha oscillations during sleep predict subsequent dream recall. *Journal of Neuroscience*, 31(18), 6674-6683. doi:10.1523/jneurosci.0412-11.2011
- Miyawaki, H., & Diba, K. (2016). Regulation of hippocampal firing by network oscillations during sleep. *Current Biology*, 26(7), 893-902. doi:10.1016/j.cub.2016.02.024
- Mizuguchi, N., & Kanosue, K. (2017). Changes in brain activity during action observation and motor imagery: Their relationship with motor learning. *Progress in Brain Research*, 234, 189-204. doi:10.1016/bs.pbr.2017.08.008

- Molinari, S., & Foulkes, D. (1969). Tonic and phasic events during sleep: Psychological correlates and implications. *Perceptual and Motor Skills*, 29(2), 343-368. doi:10.2466/pms.1969.29.2.343
- Morin, A., Doyon, J., Dostie, V., Barakat, M., Hadj Tahar, A., Korman, M., . . . Carrier, J. (2008). Motor sequence learning increases sleep spindles and fast frequencies in post-training sleep. *Sleep*, 31(8), 1149-1156. doi: 10.5665/sleep/31.8.1149
- Morris, T., Spittle, M., & Watt, A. P. (2005). *Imagery in sport*: Human Kinetics.
- Murphy, M., Stickgold, R., Parr, M. E., Callahan, C., & Wamsley, E. J. (2018). Recurrence of task-related electroencephalographic activity during post-training quiet rest and sleep. *Scientific Reports*, 8(1), 5398. doi:10.1038/s41598-018-23590-1
- Nadasdy, Z., Hirase, H., Czurko, A., Csicsvari, J., & Buzsaki, G. (1999). Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, 19(21), 9497-9507. doi:10.1523/JNEUROSCI.19-21-09497.1999.
- Nefjodov, I., Winkler, A., & Erlacher, D. (2016). Balancing in dreams: Effects of playing games on the Wii balance board on dream content. *International Journal of Dream Research*, 9(1), 89-92.
- Nemeth, D., Janacsek, K., Londe, Z., Ullman, M. T., Howard, D. V., & Howard, J. H. (2010). Sleep has no critical role in implicit motor sequence learning in young and old adults. *Experimental Brain Research*, 201(2), 351-358. doi:10.1007/s00221-009-2024-x
- Nguyen, N. D., Tucker, M. A., Stickgold, R., & Wamsley, E. J. (2013). Overnight sleep enhances hippocampus-dependent aspects of spatial memory. *Sleep*, 36(7), 1051-1057. doi:10.5665/sleep.2808
- Nicholson, V., Watts, N., Chani, Y., & Keogh, J. W. (2019). Motor imagery training improves balance and mobility outcomes in older adults: a systematic review. *Journal of Physiotherapy*, 65(4), 200-207. doi:10.1016/j.jphys.2019.08.007
- Nielsen, T. (1993). Changes in the kinesthetic content of dreams following somatosensory stimulation of leg muscles during REM sleep. 3, 99-113. <https://doi.org/10.1037/h0094374>
- Nielsen, T., Carr, M., Blanchette-Carrière, C., Marquis, L.-P., Dumel, G., Solomonova, E., . . . Paquette, T. (2017). NREM sleep spindles are associated with dream recall. *Sleep Spindles & Cortical Up States*, 1(1), 27-41. doi:10.1556/2053.1.2016.003
- Nielsen, T., Saucier, S., Stenstrom, P., Lara-Carrasco, J., & Solomonova, E. (2007). Interactivity in a virtual maze task enhances delayed incorporations of maze features into dream content. [Conference presentation]. 21st Annual Meeting of the Associated Professional Sleep Societies, Minneapolis.

- Nishida, M., Pearsall, J., Buckner, R. L., & Walker, M. P. (2009). REM sleep, prefrontal theta, and the consolidation of human emotional memory. *Cerebral Cortex*, *19*(5), 1158-1166. doi:10.1093/cercor/bhn155
- Nishida, M., & Walker, M. P. (2007). Daytime naps, motor memory consolidation and regionally specific sleep spindles. *PloS One*, *2*(4), e341. doi:10.1371/journal.pone.0000341
- Nissen, C., Kloepper, C., Feige, B., Piosczyk, H., Spiegelhalter, K., Voderholzer, U., & Riemann, D. (2011). Sleep-related memory consolidation in primary insomnia. *Journal of Sleep Research*, *20*(1 Pt 2), 129-136. doi:10.1111/j.1365-2869.2010.00872.x
- Nitsche, M. A., Jakoubkova, M., Thirugnanasambandam, N., Schmalfuss, L., Hulleman, S., Sonka, K., . . . Happe, S. (2010). Contribution of the premotor cortex to consolidation of motor sequence learning in humans during sleep. *Journal of Neurophysiology*, *104*(5), 2603-2614. doi:10.1152/jn.00611.2010
- Occhionero, M., & Cicogna, P. C. (2011). Autoscopic phenomena and one's own body representation in dreams. *Consciousness and Cognition*, *20*(4), 1009-1015. doi:10.1016/j.concog.2011.01.004
- Okabe, S., Fukuda, K., Mochizuki-Kawai, H., & Yamada, K. (2018). Favorite odor induces negative dream emotion during rapid eye movement sleep. *Sleep Medicine*, *47*, 72-76. doi:10.1016/j.sleep.2018.03.026
- Oyarzun, J. P., Moris, J., Luque, D., de Diego-Balaguer, R., & Fuentemilla, L. (2017). Targeted memory reactivation during sleep adaptively promotes the strengthening or weakening of overlapping memories. *Journal of Neuroscience*, *37*(32), 7748-7758. doi:10.1523/JNEUROSCI.3537-16.2017
- Palombo, S. R. (1976). The dream and the memory cycle. *International Review of Psychoanalysis*, *3*, 65-83.
- Pavlidis, C., & Winson, J. (1989). Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes. *Journal of Neuroscience*, *9*(8), 2907-2918.
- Pearlman, C. A. (1979). REM sleep and information processing: Evidence from animal studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *3*(2), 57-68. doi:https://doi.org/10.1016/0149-7634(79)90034-4
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Collette, F., Perrin, F., Reggers, J., . . . Maquet, P. (2004). Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? *Neuron*, *44*(3), 535-545. doi:10.1016/j.neuron.2004.10.007

- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Destrebecqz, A., Collette, F., Delbeuck, X., . . . Maquet, P. (2003). Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep. *NeuroImage*, *20*(1), 125-134. doi:10.1016/s1053-8119(03)00278-7
- Pereira, S. I. R., Beijamini, F., Weber, F. D., Vincenzi, R. A., da Silva, F. A. C., & Louzada, F. M. (2017). Tactile stimulation during sleep alters slow oscillation and spindle densities but not motor skill. *Physiology and Behavior*, *169*, 59-68. doi:10.1016/j.physbeh.2016.11.024
- Pereira, S. I. R., & Lewis, P. A. (2020). The differing roles of NREM and REM sleep in the slow enhancement of skills and schemas. *Current Opinion in Physiology*, *15*, 82-88. doi:10.1016/j.cophys.2019.12.005
- Peters, K. R., Smith, V., & Smith, C. T. (2007). Changes in sleep architecture following motor learning depend on initial skill level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *19*(5), 817-829. doi:10.1162/jocn.2007.19.5.817
- Peyrache, A., Khamassi, M., Benchenane, K., Wiener, S. I., & Battaglia, F. P. (2009). Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. *Nature Neuroscience*, *12*(7), 919-926. doi:10.1038/nn.2337
- Picard-Deland, C., Carr, M., Paquette, T., Saint-Onge, K., & Nielsen, T. (2018). Sleep spindle and psychopathology characteristics of frequent nightmare recallers. *Sleep Medicine*, *50*, 113-131. doi:10.1016/j.sleep.2017.10.003
- Picard-Deland, C., & Nielsen, T. (2021). Targeted memory reactivation has a sleep stage-specific delayed effect on dream content. *Journal of Sleep Research*, *31*(1), e13391. doi:10.1111/jsr.13391
- Picard-Deland, C., Pastor, M., Solomonova, E., Paquette, T., & Nielsen, T. (2020). Flying dreams stimulated by an immersive virtual reality task. *Consciousness and Cognition*, *83*, 102958. doi:10.1016/j.concog.2020.102958
- Pivik, R. T. (1991). Tonic states and phasic events in relation to sleep mentation. In *The mind in sleep: Psychology and psychophysiology*, 2nd ed. (pp. 214-247). Oxford, England: John Wiley & Sons.
- Plailly, J., Villalba, M., Vallat, R., Nicolas, A., & Ruby, P. (2019). Incorporation of fragmented visuo-olfactory episodic memory into dreams and its association with memory performance. *Scientific Reports*, *9*(1), 15687. doi:10.1038/s41598-019-51497-y
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(4), 534-547. doi:10.1162/jocn.1997.9.4.534

- Porte, H. S., & Hobson, J. A. (1996). Physical motion in dreams: One measure of three theories. *Journal of Abnormal Psychology, 105*(3), 329. doi:10.1037//0021-843x.105.3.329
- Qin, Y. L., McNaughton, B. L., Skaggs, W. E., & Barnes, C. A. (1997). Memory reprocessing in corticocortical and hippocampocortical neuronal ensembles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 352*(1360), 1525-1533. doi:10.1098/rstb.1997.0139
- Rasch, B., Buchel, C., Gais, S., & Born, J. (2007). Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. *Science, 315*(5817), 1426-1429. doi:10.1126/science.1138581
- Rechtschaffen, A., & Foulkes, D. (1965). Effect of visual stimuli on dream content. *Perceptual and Motor Skills, 20*(3), 1149-1160. doi:10.2466/pms.1965.20.3c.1149
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience, 341*, 61-78. doi:10.1016/j.neuroscience.2016.11.023
- Salfi, F., Tempesta, D., De Gennaro, L., & Ferrara, M. (2019). Cued memory reactivation during motor imagery practice influences early improvement of procedural skill learning. *Neuroscience, 418*, 244-253. doi:10.1016/j.neuroscience.2019.08.047
- Scarpelli, S., D'Atri, A., Bartolacci, C., Mangiaruga, A., Gorgoni, M., & De Gennaro, L. (2019). Oscillatory eeg activity during rem sleep in elderly people predicts subsequent dream recall after awakenings. *Frontiers in Neurology, 10*, 985. doi:10.3389/fneur.2019.00985
- Schadlich, M., Erlacher, D., & Schredl, M. (2017). Improvement of darts performance following lucid dream practice depends on the number of distractions while rehearsing within the dream - a sleep laboratory pilot study. *Journal of Sports Sciences, 35*(23), 2365-2372. doi:10.1080/02640414.2016.1267387
- Schoch, S. F., Cordi, M. J., Schredl, M., & Rasch, B. (2019). The effect of dream report collection and dream incorporation on memory consolidation during sleep. *Journal of Sleep Research, 28*(1), e12754. doi:10.1111/jsr.12754
- Schönauer, M., Alizadeh, S., Jamalabadi, H., Abraham, A., Pawlizki, A., & Gais, S. (2017). Decoding material-specific memory reprocessing during sleep in humans. *Nature Communications, 8*(1), 15404. doi:10.1038/ncomms15404
- Schonauer, M., Geisler, T., & Gais, S. (2014). Strengthening procedural memories by reactivation in sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience, 26*(1), 143-153. doi:10.1162/jocn_a_00471
- Schredl, M., Atanasova, D., Hormann, K., Maurer, J. T., Hummel, T., & Stuck, B. A. (2009). Information processing during sleep: the effect of olfactory stimuli on dream content and

- dream emotions. *Journal of Sleep Research*, 18(3), 285-290. doi:10.1111/j.1365-2869.2009.00737.x
- Schredl, M., & Erlacher, D. (2007). REM sleep and visuo-motor skill learning: A correlational study. *Sleep and Hypnosis*, 9, 52-59.
- Schredl, M., & Erlacher, D. (2010). Is sleep-dependent memory consolidation of a visuo-motor task related to dream content? *International Journal of Dream Research*, 3, 74-79. doi:10.11588/ijodr.2010.1.486
- Schredl, M., Hoffmann, L., Sommer, J. U., & Stuck, B. A. (2014). Olfactory stimulation during sleep can reactivate odor-associated images. *Chemosensory Perception*, 7(3-4), 140-146. doi:10.1007/s12078-014-9173-4
- Schredl, M., & Hofmann, F. (2003). Continuity between waking activities and dream activities. *Consciousness and Cognition*, 12(2), 298-308. doi:10.1016/S1053-8100(02)00072-7
- Schreiner, T., Lehmann, M., & Rasch, B. (2015). Auditory feedback blocks memory benefits of cueing during sleep. *Nature Communications*, 6, 8729. doi:10.1038/ncomms9729
- Schwartz, S. (2003). Are life episodes replayed during dreaming? *Trends in Cognitive Sciences*, 7(8), 325-327. doi:10.1016/s1364-6613(03)00162-1
- Scrima, L. (1984). Dream sleep and memory: New findings with diverse implications. *Integrative Psychiatry*, 2, 211-216.
- Shimizu, R. E., Connolly, P. M., Cellini, N., Armstrong, D. M., Hernandez, L. T., Estrada, R., . . . Simons, S. B. (2018). Closed-loop targeted memory reactivation during sleep improves spatial navigation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12, 28. doi:10.3389/fnhum.2018.00028
- Siclari, F., Bernardi, G., Cataldi, J., & Tononi, G. (2018). Dreaming in NREM sleep: A high-density eeg study of slow waves and spindles. *Journal of Neuroscience*, 38(43), 9175-9185. doi:10.1523/jneurosci.0855-18.2018
- Simor, P., van der Wijk, G., Nobili, L., & Peigneux, P. (2020). The microstructure of REM sleep: why phasic and tonic? *Sleep Medicine Reviews*, 52, 101305. doi:10.1016/j.smr.2020.101305
- Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996). Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. *Science*, 271(5257), 1870-1873. doi:10.1126/science.271.5257.1870
- Smith, C. (2001). Sleep states and memory processes in humans: procedural versus declarative memory systems. *Sleep Medicine Reviews*, 5(6), 491-506. doi:10.1053/smr.2001.0164

- Smith, C. (2010). Sleep states, memory processing, and dreams. *Sleep Medicine Clinics*, 5, 217-228.
- Smith, C., Aubrey, J. B., & Peters, K. R. (2004). Different roles for REM and stage 2 sleep in motor learning: A proposed model. *Psychologica Belgica*, 44(1-2), 81-104. doi:10.5334/pb.1018
- Smith, C., & Hanke, J. (2004). Memory processing reflected in dreams from rapid eye movement sleep. [Conference presentation]. Sleep, Philadelphia.
- Smith, C., & MacNeill, C. (1994). Impaired motor memory for a pursuit rotor task following stage 2 sleep loss in college students. *Journal of Sleep Research*, 3(4), 206-213. doi:10.1111/j.1365-2869.1994.tb00133.x
- Smith, C., Nixon, M. R., & Nader, R. S. (2004). Posttraining increases in REM sleep intensity implicate REM sleep in memory processing and provide a biological marker of learning potential. *Learning and Memory*, 11(6), 714-719. doi:10.1101/lm.74904
- Smith, C., & Weeden, K. (1990). Post training REMs coincident auditory stimulation enhances memory in humans. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15(2), 85-90.
- Solomonova, E., & Carr, M. (2018). Incorporation of external stimuli into dream content. In *Dreams: Biology, Psychology and Culture* (pp. 213-218). Greenwood Publishing Group/ABC-CLIO.
- Solomonova, E., Dubé, S., Samson-Richer, A., Blanchette-Carrière, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018). Dream content and procedural learning in Vipassana meditators and controls. *Dreaming*, 28(2), 99-121. doi:10.1037/drm0000081
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Different temporal patterns of memory incorporations into dreams for laboratory and virtual reality experiences: Relation to dreamed locus of control. *International Journal of Dream Research*, 8, 10-26.
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Schon, E., Duquette, A., Dubé, S., O'Reilly, C., & Nielsen, T. (2017). Sleep-dependent consolidation of face recognition and its relationship to Stage 2 sleep spindles and REM sleep density. *Journal of Sleep Research*, 26(3), 1-4. doi:10.1111/jsr.12520
- Stamm, A. W., Nguyen, N. D., Seicol, B. J., Fagan, A., Oh, A., Drumm, M., . . . Wamsley, E. J. (2014). Negative reinforcement impairs overnight memory consolidation. *Learning and Memory*, 21(11), 591-596. doi:10.1101/lm.035196.114
- Stella, F., Baracskey, P., O'Neill, J., & Csicsvari, J. (2019). Hippocampal reactivation of random trajectories resembling brownian diffusion. *Neuron*, 102(2), 450-461 e457. doi:10.1016/j.neuron.2019.01.052

- Sterpenich, V., Schmidt, C., Albouy, G., Matarazzo, L., Vanhauzenhuyse, A., Boveroux, P., . . . Maquet, P. (2014). Memory reactivation during rapid eye movement sleep promotes its generalization and integration in cortical stores. *Sleep*, 37(6), 1061-1075. doi:10.5665/sleep.3762
- Stickgold, R., Hobson, J. A., Fosse, R., & Fosse, M. (2001). Sleep, learning, and dreams: off-line memory reprocessing. *Science*, 294(5544), 1052-1057. doi:10.1126/science.1063530
- Stumbrys, T., Erlacher, D., & Schredl, M. (2016). Effectiveness of motor practice in lucid dreams: a comparison with physical and mental practice. *Journal of Sports Sciences*, 34(1), 27-34. doi:10.1080/02640414.2015.1030342
- Takahashi, K., & Atsumi, Y. (1997). Precise measurement of individual rapid eye movements in REM sleep of humans. *Sleep*, 20(9), 743-752. doi:10.1093/sleep/20.9.743
- Trotter, K., Dallas, K., & Verdone, P. (1988). Olfactory stimuli and their effects on REM dreams. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 13(2), 94-96.
- Tweed, S., Aubrey, J., Nader, R., & Smith, C. (1999). Deprivation of REM sleep or stage 2 sleep differentially affects cognitive procedural and motor procedural memory. *Sleep*, 22(1), H392.
- Vallat, R., Chatard, B., Blagrove, M., & Ruby, P. (2017). Characteristics of the memory sources of dreams: A new version of the content-matching paradigm to take mundane and remote memories into account. *PloS One*, 12(10), e0185262. doi:10.1371/journal.pone.0185262
- van Rijn, E., Eichenlaub, J. B., Lewis, P. A., Walker, M. P., Gaskell, M. G., Malinowski, J. E., & Blagrove, M. (2015). The dream-lag effect: Selective processing of personally significant events during rapid eye movement sleep, but not during slow wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 98-109. doi:10.1016/j.nlm.2015.01.009
- Walker, M. P., Brakefield, T., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*, 425(6958), 616-620. doi:10.1038/nature01930
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*, 35(1), 205-211. doi:10.1016/s0896-6273(02)00746-8
- Wamsley, E. J. (2019). Memory Consolidation during Waking Rest. *Trends in Cognitive Sciences*, 23(3), 171-173. doi:10.1016/j.tics.2018.12.007
- Wamsley, E. J., Hamilton, K., Graveline, Y., Manceor, S., & Parr, E. (2016). Test Expectation Enhances Memory Consolidation across Both Sleep and Wake. *PloS One*, 11(10), e0165141. doi:10.1371/journal.pone.0165141

- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming and offline memory processing. *Current Biology*, 20(23), R1010-R1013. doi:10.1016/j.cub.2010.10.045
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2011). Memory, sleep and dreaming: Experiencing consolidation. *Sleep Medicine Clinics*, 6(1), 97-108. doi:10.1016/j.jsmc.2010.12.008
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2019). Dreaming of a learning task is associated with enhanced memory consolidation: Replication in an overnight sleep study. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12749. doi:10.1111/jsr.12749
- Wamsley, E. J., Tucker, M., Payne, J. D., Benavides, J. A., & Stickgold, R. (2010). Dreaming of a learning task is associated with enhanced sleep-dependent memory consolidation. *Current Biology*, 20(9), 850-855. doi:10.1016/j.cub.2010.03.027
- Wamsley, E. J., Tucker, M. A., Payne, J. D., & Stickgold, R. (2010). A brief nap is beneficial for human route-learning: The role of navigation experience and EEG spectral power. *Learning and Memory*, 17(7), 332-336. doi:10.1101/lm.1828310
- Watts, A., Gritton, H. J., Sweigart, J., & Poe, G. R. (2012). Antidepressant suppression of non-rem sleep spindles and rem sleep impairs hippocampus-dependent learning while augmenting striatum-dependent learning. *Journal of Neuroscience*, 32(39), 13411-13420. doi:10.1523/Jneurosci.0170-12.2012
- Wei, Y., Krishnan, G. P., Marshall, L., Martinetz, T., & Bazhenov, M. (2020). Stimulation augments spike sequence replay and memory consolidation during slow-wave sleep. *Journal of Neuroscience*, 40(4), 811-824. doi:10.1523/jneurosci.1427-19.2019
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679. doi:10.1126/science.8036517
- Xu, W., de Carvalho, F., & Jackson, A. (2019). Sequential neural activity in primary motor cortex during sleep. *Journal of Neuroscience*, 39(19), 3698-3712. doi:10.1523/jneurosci.1408-18.2019
- Zhang, H., Fell, J., & Axmacher, N. (2018). Electrophysiological mechanisms of human memory consolidation. *Nature Communications*, 9(1), 4103. doi:10.1038/s41467-018-06553-y

2.1.2 Article II

Targeted memory reactivation has a sleep stage-specific delayed effect on dream content

Claudia Picard-Deland^{1,2} and Tore Nielsen^{1,3}

¹Dream & Nightmare Laboratory, Center for Advanced Research in Sleep Medicine, CIUSSS-NÎM – Hôpital du Sacré-Coeur de Montréal

²Department of Neuroscience, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

³Department of Psychiatry, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

Paper published in: Journal of Sleep Research, 31(1), e13391.

doi:<https://doi.org/10.1111/jsr.13391>. 20 May 2021.

Authors contribution

Claudia Picard-Deland: Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Investigation, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Visualization. **Tore Nielsen:** Conceptualization, Methodology, Supervision, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Resources, Funding acquisition.

Abstract

Although new learning is known to reappear in later dream scenarios, the timing of such reappearances remains unclear. Sometimes, references to new learning occur relatively quickly, one day post-learning (day-residue effect); at other times there may be a substantive delay, 5-7 days, before such references appear (dream-lag effect). We studied temporal delays in dream reactivation following the learning of a virtual reality (VR) flying task using 10-day home sleep/dream logs, and how these might be influenced by targeted memory reactivation (TMR). Participants were exposed twice to a VR task in the sleep laboratory; once before and once after being given a 2-hour opportunity to nap (N = 65) or to read (N = 32). Auditory cues associated with the VR task were replayed in either wake, rapid eye movement (REM) sleep, slow wave sleep (SWS) or were not replayed. Although TMR cueing did not have an immediate effect on dream content (Picard-Deland et al., 2021), here we extend these results by showing that TMR in sleep has instead a delayed effect on task-dream reactivations: participants dreamed more about the task 1-2 days later when TMR was applied in REM sleep and 5-6 days later when TMR was applied in SWS sleep, compared to participants with no cueing. Findings may help explain the temporal relationships between dream and memory reactivations and clarify the occurrence of day-residue and dream-lag phenomena.

Keywords

Dreaming, memory consolidation, sleep stages, auditory stimulation, temporal changes

Introduction

The partial reactivation of episodic memories in dream content is a well-known phenomenon. The timing of such reactivations is influenced by at least two temporal factors; one, the *day-residue effect*, reflects reactivations of events that occurred the previous day (Freud, 1900/1965); the other, the *dream-lag effect*, reflects reactivations of events that occurred 5-7 days earlier (Nielsen & Powell, 1989; Nielsen & Powell, 1992; Powell et al., 1995). As these effects have been replicated by our group (Nielsen et al., 2004) and others (Blagrove, Henley-Einion, et al., 2011; van Rijn et al., 2015), they may reliably index mechanisms of memory consolidation.

Some correlates of these temporal effects have been identified. The day-residue effect depends on emotional involvement or experiential relevance and novelty (Eichenlaub et al., 2017; Malinowski & Horton, 2014). The dream-lag effect depends on type of prior experience (van Rijn et al., 2015), personality (Wang et al., 2020) and sleep stage of the reported dream, i.e., rapid eye movement (REM) sleep but not stage 2 (N2) (Blagrove, Fouquet, et al., 2011) or slow wave sleep (SWS) (van Rijn et al., 2015). It also occurs for personally significant events (e.g., emotional events), but not major daily activities (e.g., going to work) or major concerns (e.g., exam stress) (Eichenlaub et al., 2019; van Rijn et al., 2015). One study found different temporal patterns for dreaming about two distinct but overlapping events occurring in a single lab study: both day-residue and dream-lag effects influenced dreams about the lab experience itself, but an atypical 4-day lag appeared for a virtual reality (VR) task administered during the experiment (Solomonova et al., 2015). Additional studies are needed to clarify how these temporal features of dreaming are implicated in memory consolidation.

Sleep-dependent memory consolidation continues beyond the first post-learning night (e.g., Fogel et al., 2009; Sawangjit et al., 2018; Smith & Butler, 1982)—especially for motor skill learning (Pereira & Lewis, 2020). In particular, neural replays in sleep and synaptic consolidation both persist for hours to days following learning (Giri et al., 2019; Ribeiro et al., 2004; Seibt & Frank, 2019). Whether these lasting effects are reflected in day-residue and dream-lag effects remains unknown. Targeted memory reactivation (TMR), a method known to trigger memory reactivations during sleep using contextual cues, provides a new toolkit for examining the temporal dynamics of dream-memory relationships. Whether TMR induces or modifies either of the two temporal dream effects is an open question explored in the present study.

Previously (Picard-Deland et al., 2021), we showed that TMR facilitates learning of a procedural VR task when applied in REM sleep, but not in NREM sleep or in wake, but does not influence

dream content reported after awakening from the targeted nap. However, because TMR effects on learning sometimes last for a week (Groch et al., 2017; Hu et al., 2015; Johnson et al., 2018), we here investigate whether TMR influences dream activity in the several days following its laboratory administration.

Accordingly, our main objective was to assess whether TMR produces delayed dream reactivations of memories of a presleep VR task (*task-dream reactivations*) and of its contextual setting (*lab-dream reactivations*) according to the day-residue and dream-lag patterns.

Methods

Participants

A total of 138 healthy participants between 18-35 years of age were recruited for a study in which they took a morning nap or read for an equivalent period in the laboratory (see Picard-Deland et al., 2020 for further details on the screening process). Procedures accorded with the ethical standards of institutional and/or national research committees and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards. Ethics approval was obtained from the local Ethics Review Board. Participants gave written informed consent and received \$120 CAD plus compensation for transport and breakfast expenses. Only one withdrew before completing the VR task due to vertigo. The remaining 137 (52 M; 84 F; mean age: 24.01 ± 4.03 yrs) were randomly assigned to one of 5 conditions, matched for age and sex: nap with auditory stimulation in SWS (STIM-NREM; $n = 25$); nap with auditory stimulation in REM sleep (STIM-REM; $n = 31$); nap with no stimulation (CTL-nap; $n = 49$); resting period with auditory stimulation (STIM-wake; $n = 13$) or resting period with no stimulation (CTL-wake; $n = 19$). One participant in the STIM-REM condition was excluded due to the detection of possible sleep apnea. To ensure that participants in the nap conditions had similar sleep patterns, we excluded from group comparisons those who did not reach either SWS ($n = 3$ from STIM-REM group; $n = 5$ from CTL-nap group), REM sleep ($n = 4$ from STIM-NREM; $n = 11$ from CTL-nap) or both ($n = 8$ from CTL-nap group). We also excluded from group comparisons participants who became aware of the sound coming from the speakers during the nap (in REM: $n = 7$; in SWS: $n = 1$). Two participants who heard the stimulus during their sleep but were not sure if it came from their dreams were kept in the analyses. A final sample of 65 participants (26 M; 39 F; mean age: 23.9 ± 4.2 yrs) was thus included in the sleep group comparisons: STIM-NREM: nap with auditory stimulation in SWS ($n = 20$), STIM-REM: nap with auditory stimulation in REM sleep ($n = 20$),

CTL-nap: nap with no stimulation (n = 25). Wake groups (n = 32) were used for supplementary post-hoc control analyses.

Procedures

Participants completed 5 days of home sleep/dream logs immediately prior to starting laboratory participation, including the morning of participation. During their visit to the laboratory, they completed the VR task twice (~15 minutes each time), once before and once after either a polysomnography-recorded morning nap or a reading period (10:00am to 12:00pm) in a private bedroom. Participants in the sleep groups were awakened at the end of the nap after approximately 8 minutes of REM sleep but before a maximum of 2 hours of sleep had elapsed. Upon awakening, they typed up a dream report and answered several questions about the dream's content on a keyboard and computer screen available in the bed. Participants in the wake groups typed up a report on any daydreaming and thinking that occurred during the period (results not reported here). Participants subsequently completed 10 consecutive days of home sleep/dream logs.

Virtual reality task

The VR task was designed and programmed in-house with the Unity Technologies game engine and the HTC VIVE room-scale VR system. The task required each participant to fly through a virtual environment and accumulate points by efficiently traversing a circuit of floating green circles (Hits) and avoiding floating red circles (Mistakes). With a wireless controller in each hand, participants moved their arms to control their flying movements (e.g., moving arms to the left, produced a turn to the left). They controlled forward flying speed by moving the controllers away from (accelerating) or toward (decelerating) the body. The flying task was experienced from a first-person point of view and required whole-body coordination and balance. The virtual scenery consisted primarily of mountains, domes, tunnels, and abstract landscapes and changed realistically as participants tracked the circuit (see Picard-Deland et al., 2020 for a short clip of the task). The computer graphics were built with the Unity Technologies game engine and the scenery was designed to be novel, dream-like and stimulating (using abstract and varying landscapes), as well as to induce a sense of height, vastness andvection (e.g., mountains, giant domes, tunnels). One of four possible vibraphone tones was played through headset earphones on every successful transit through a green circle; together the tones created a pleasant four-tone melody (F, G, F, A7) that repeated up to 50 times throughout the circuit. In contrast, a “buzz” error

sound was played every time a participant contacted a red circle. A natural soundscape (e.g., birds chirping) was also present in the background to increase feelings of immersion.

Auditory stimulation

The four-tone melody presented during the VR task was played again during sleep or the reading period at a pace of one tone every 5 seconds and for a maximal duration of 5 minutes (52 tones). The tones were played at a non-invasive volume (~40 dB at pillow level) and embedded in low-intensity brown noise that was present for the entire nap or reading period. Cue presentations started after ~4 min of stable SWS and a minimum of 10 minutes of sleep had elapsed (STIM-NREM group) or after ~4 min of stable REM sleep and a minimum of 30 minutes of total sleep had elapsed (STIM-REM group). Stimulation was paused upon observation of sleep arousals and was restarted when SWS or REM sleep re-emerged (see Picard-Deland et al., 2021 for more details on TMR administration for the sleep and wake groups). Four participants in the STIM-NREM group were also partly stimulated in stage 2 of sleep (N2), with 67%, 58%, 48% and 92% of the tones being played in N2 and the remaining tones in SWS. One participant in the STIM-REM group was also partly stimulated in N1 (6% of the tones). These participants were kept in the analyses.

Dream sampling

Laboratory dream sampling. Participants in the sleep groups were awakened from sleep with a non-stressful 500-Hz tone (50-80 dB) and then asked to type in a report of what was going through their minds prior to hearing the tone. All participants included in the analyses were awakened from REM sleep as confirmed by offline sleep scoring. The prompt was to write down '*your dreams or your pre-waking experience (give details about the places, people, actions and emotions you had)*'. Any report with substantive content was considered a dream recall. A total of 58 (89%) dream reports were available (CTL-nap: n = 23 out of 25; STIM-NREM: n = 17 out of 20; STIM-REM: n = 18 out of 20). Participants answered questions about their sleep quality, clarity of dream recall, and diverse dream attributes (see Picard-Deland et al., 2021 for further details).

Home dream sampling. Participants in all groups were asked to complete a Home Sleep/Dream Log each morning immediately after awakening for 5 days prior and 10 days following their laboratory participation. The three sleep groups did not differ on the proportion of recalled dreams for any of the 14 home journal entries (see supplemental Table S1 for daily counts of recalled dreams and group comparisons). Each log sheet was identical to the instructions presented verbally in the laboratory, including instructions to type out the dream and to respond to the

questions about dream attributes. Response scales were also identical to those used in the laboratory.

Quantification of task-dream reactivations

Two judges (Judge 1: CPD; Judge 2: ASR), blind to participant group and date of reports, assessed the extent to which both a) laboratory elements (lab-dream reactivations) and b) VR task elements (task-dream reactivations) were identified in dream content. They were told to base each score on a combination of two features: the number of elements that referred either to the laboratory (excluding the VR task), e.g., experimenters, electrodes, bedroom; lab-dream reactivations, or to the task itself, e.g., virtual environment, movements, sounds; task-dream reactivations, and *how directly these elements reflected the experience*. Scores were rated on 1-9 scales for which 1 indicated mild indirect reference to the experience and 9 indicated very clear reactivation of the experience. Task elements were further scored as constituting static *visual* aspects of the task (VR-Visual), e.g., mountains, domes, reflecting water, green or red circles, etc. and as constituting active *kinesthetic* aspects of the task (VR-Kines), e.g., sensations of flying, floating, falling, accelerating, etc. In sum, for each dream report judges produced one laboratory (Lab-total) and three task (VR-total, VR-Visual, VR-Kines) dream reactivation scores.

Dream scoring was done blindly on both lab (sleep groups) and home (sleep and wake groups) dream reports from all participants ($n = 137$). Interjudge agreement was first calculated on 356 dream reports (out of a random sample of 500 journal entries; 71.2% dream recall; 25.8% no recall; 3% missing data). The reliability of scoring between Judges 1 and 2 was high: the average Intraclass Correlation Coefficient was 0.878 - 0.956 for all categories (Lab-total: 0.954 (95% CI: 0.943 – 0.962); VR-Total: 0.956 (95% CI: 0.946 – 0.964); VR-Visual: 0.878 (95% CI: 0.850 – 0.901); VR-Kines: 0.935 (95% CI: 0.920 – 0.947). Because of the great number of reports and the time-consuming nature of scoring dreams, only one of the judges (Judge 2) scored the remaining 1163 dream reports (out of 1669 journal entries; 69.7% dream recall; 23.7% no recall; 6.6% missing data). Scores from Judge 2 were used for final analyses. Missing data was defined as a day with no entered response in the Home Sleep/Dream Log by the participant.

To maximize the valid number of dream reports, for each sleep group (CTL, STIM-NREM, STIM-REM) all measures were averaged over the 5 pre-lab dreams (Baseline) and over the 5 pairs of Post-lab dreams producing—together with the nap dreams from the laboratory (Lab-nap)—scores at 7 time points: Baseline, Lab-nap, Post 1-2, Post 3-4, Post 5-6, Post 7-8, and Post 9-10. Proportions of lab- or task-dream reactivations were calculated on the total number of recalled

dreams per time point; absences of recall or missing journal entries were not considered. The same procedure was done for the wake groups (CTL-wake, STIM-wake), with the exception that no nap dreams from the laboratory were available.

Statistical analyses

The immediate and delayed effects of TMR on task-dream reactivations were assessed using a 7-level (Baseline, Lab-nap, Post 1-2, Post 3-4, Post 5-6, Post 7-8, Post 9-10) linear mixed model for repeated measures. Mixed model designs prevented listwise deletions of participants who periodically failed to recall a dream or missed a journal entry over the 2 weeks of home logs. These models were used with a restricted maximum likelihood approach and a compound symmetry covariance structure. Pairwise comparisons were based on estimated marginal means (EMM) and were adjusted for multiple comparisons with Bonferroni correction. Friedman tests were used to assess changes in task-dream reactivations across time independently for the 3 sleep groups (as conducted in previous assessment of the dream-lag effect (e.g., Blagrove, Fouquet, et al., 2011). All statistical analyses were performed using SPSS 25 and visualization of results with GraphPad Prism 8.

Results

Demographic information

Table 1 shows group-wise results and comparisons for demographic measures for the sleep groups. Sleep groups did not substantially differ on age ($p = .947$), sex ($p = .582$), retrospective dream recall frequency ($p = .073$) and prior videogame experience ($p = .664$). There were no group differences on these variables when including the two wake groups (all $p > .124$) (see Picard-Deland, 2021, for more details). Sleep groups also did not differ on the percentage of participants who recalled a dream during the Lab-nap, or over either Baseline or Post-lab days (see Table 1 for averaged values over these time periods and Table S1 for a daily count of dream reports for each group).

The CTL-nap group had higher SWS latency, time or %wake and time or %N1 than did both STIM-NREM and STIM-REM groups (all $p < .048$, not corrected for multiple comparison). The CTL-nap group also had higher REM latency ($p = .004$) and lower sleep efficiency ($p = .008$) than did the STIM-NREM group as well as lower time in REM ($p = .013$) than did the STIM-REM group

(see Picard-Deland, 2021, for further details). These sleep differences were covaried in subsequent group comparisons when indicated.

Table 1. Group results for demographic and dream recall measures

	CTL-nap Mean (SD)	STIM-NREM Mean (SD)	STIM-REM Mean (SD)	<i>p</i>
N	25	20	20	
Age^a	23.96 (4.34)	23.60 (4.21)	24.00 (4.20)	.947
Sex (F:M)^c	13:12	13:7	13:7	.582
Retrospective dream recall frequency^b	3.42 (1.35)	3.35 (1.23)	4.40 (1.67)	.073
Videogame experience^b	3.24 (1.05)	3.25 (0.967)	3.00 (0.973)	.664
%Dream recall Baseline^a	72.38 (19.47)	70.00 (27.3)	69.41 (28.39)	.926
%Dream recall Lab-nap^c	92.00 (27.69)	85.00 (36.64)	90.00 (30.78)	.747
%Dream recall Post-lab^a	63.13 (18.88)	53.64 (21.57)	53.08 (29.83)	.446

^aANOVA; ^bKruskal-Wallis test; ^cPearson Chi-square test. Retrospective dream recall frequency: Self-reported dream recall frequency in a typical month (1-8 scale; 1=0 dream; 4=11-15 dreams; 8=31+ dreams); Videogame experience in general (1-5 scale; 1=no experience at all; 5= wide experience) %Dream recall: percentage of available dream reports during the Laboratory nap (Lab-nap), averaged over the 5 pre-lab days (Baseline) or averaged over the 10 Post-lab days (Post-lab). Statistical significance is set at $\alpha=0.05$.

TMR in sleep had a delayed effect on home dream reactivations

Task-dream reactivations occurred throughout the 10 days following the laboratory visit (see Figure 1A). For the sleep groups, a significant Group (STIM-REM, STIM-NREM, CTL-nap) x Time (7 time points) interaction ($F(12,295) = 2.009, p = .023$) showed that the degree of task-dream reactivation was higher on Post 1-2 days for the STIM-REM group (2.42 ± 2.42) than for the CTL-nap group (0.73 ± 1.34) ($p = .014$) and higher on Post 5-6 days for the STIM-NREM group (1.81 ± 2.50) than for the CTL-nap group (0.33 ± 0.87) ($p = .028$) (see Figure 1A and Table 2 for examples of dream reactivations). Similar effects over time were found for both VR-Visual ($F(12,292) = 1.848, p = .041$) and VR-Kines ($F(12,297) = 2.060, p = .019$) measures. For VR-Visual, scores for the STIM-REM group exceeded those for the CTL-nap group on Post 1-2 days ($p = .021$) while scores for the STIM-NREM group exceeded those for the CTL-nap on Post 5-6 days ($p = .039$). Similarly for VR-Kines, scores for the STIM-REM group exceeded those for the CTL-nap group on Post 1-2 days ($p = .040$) while scores for the STIM-NREM group exceeded those for the CTL-nap group on Post 5-6 ($p = .014$).

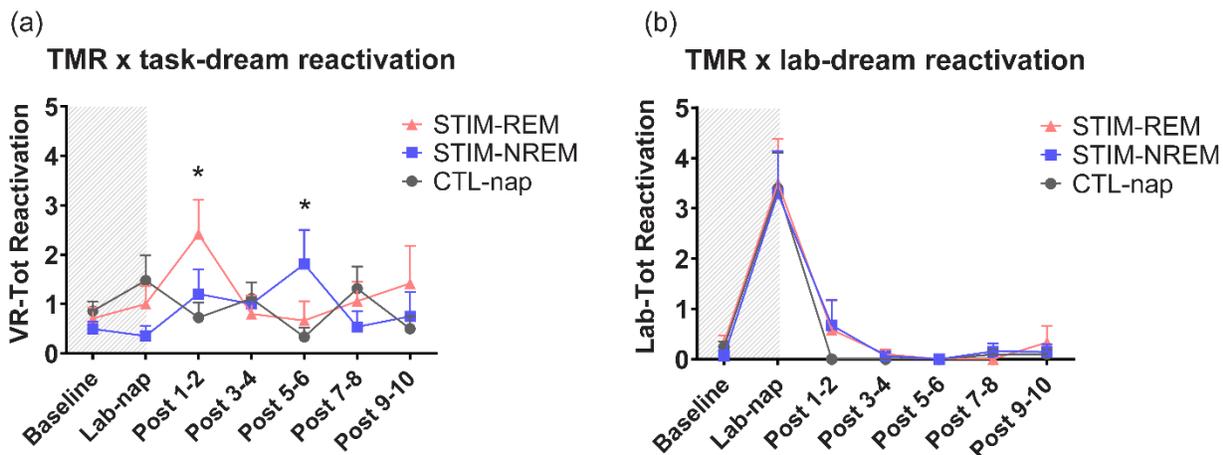


Figure 1. Differential time courses of (A) task- and (B) lab-dream reactivations in Baseline, Lab and Post-Lab dreams for the three sleep groups (CTL-nap, STIM-NREM, STIM-REM). Lab-nap: score for laboratory REM sleep dreams reported after sleep in which TMR was administered during REM (STIM-REM) or NREM (STIM-NREM) sleep. Baseline (grey highlight) and all Post measures: dreams reported from home logs. Baseline scores averaged over 5 days; Post scores averaged for pairs of days (1-2, 3-4, etc.). *higher VR-Tot dream reactivation ($p < .05$) on Post 1-2 days (STIM-REM > CTL-nap) and on Post 5-6 days (STIM-NREM > CTL-nap). Post-hoc tests adjusted with Bonferroni correction. Means and SEM are shown.

The number of participants reporting task-dream reactivations was also higher on Post 1-2 days for the STIM-REM group (9/12 recall; 75%) than for the STIM-NREM (6/17; 35.2%) or CTL-nap (7/20; 35%) groups ($\chi^2(2) = 5.821, p = .054$). Participants reporting task-dream reactivations were also marginally more frequent on Post 5-6 days for the STIM-NREM group (6/13; 46.2%) than for the CTL-nap (3/21; 14.3%) and STIM-REM (3/12; 25%) groups ($\chi^2(2) = 4.239, p = .120$). In contrast, no group differences in task-dream reactivations were found for the Lab-nap: CTL (8/23; 34.8%), STIM-NREM (3/17; 17.6%); STIM-REM (6/18; 33.3%), $\chi^2(2) = 1.589, p = .180$ (see Picard-Deland et al. 2021, for more details on the immediate effect of TMR on Lab-nap dreams).

Sleep covariates. To verify whether differences in task-dream reactivations between the groups were due to differences in sleep architecture, we added time in REM, time in Wake, time in N1, sleep efficiency, REM latency and N3 latency as covariates to the mixed models. The Group x Time interaction and day-specific effects remained significant ($F(12,293.0) = 2.014, p = .023$; STIM-REM > CTL-nap on post 1-2 ($p = .003$); STIM-NREM > CTL-nap on post 5-6 ($p = .007$)).

This suggests that any sleep differences that occurred during the lab-nap did not contribute to the group differences in day-residue and dream-lag effects.

Within-subject effects. We additionally conducted Friedman tests separately for the 3 groups: the degree of task-dream reactivations differed significantly across the 7 time periods for the STIM-NREM group ($\chi^2(6) = 13.724$, $p = .033$), but post-hoc tests between Time points were not significant (Wilcoxon tests, all $p > .141$). A main effect was not present for the CTL-nap ($\chi^2(6) = 8.253$, $p = .220$) or the STIM-REM groups ($\chi^2(6) = 5.778$, $p = .449$). These results suggest that the day-residue or dream-lag effects are minimal on a participant level for any group, but rather appear to reflect group differences in reaction to a TMR stimulation.

Comparison with wake groups. When adding performance scores for the two Wake groups to the mixed models, a significant Group (STIM-REM, STIM-NREM, CTL-nap, CTL-wake, STIM-wake) by Time (7 time points) interaction was still present for task-dream reactivations ($F(22,433.4) = 1.695$, $p = .026$). The degree of task-dream reactivation was still higher on Post 1-2 days for the STIM-REM group than for both the CTL-nap group ($p = .035$) and the CTL-wake group ($p = .031$) and tended to be higher on Post 5-6 days for the STIM-NREM group than for the CTL-nap group only ($p = .077$). No other group differences were observed at any time point (all $p > .121$). There was also no Group x Time interaction for lab-dream reactivations ($F(22,423.3) = 0.298$, $p = .999$). These results suggest that the presence or absence of a nap following the task had no effect on the day-residue or dream-lag effects in absence of TMR. TMR administered in Wake also did not have any delayed effect on further lab- or task-dream reactivations.

Task improvement was not related to subsequent day residue and dream-lag effects

Higher improvement on the task was not predictive of higher day-residue ($r_s(49) = -0.80$, $p = .584$) or dream-lag ($r_s(46) = -0.126$, $p = .405$) effects for task-dream reactivations.

TMR had no effect on lab-dream reactivations

Lab-dream reactivations were seen in 56.9% (33 out of 58) of dreams reported from the Lab-nap, but seldom occurred in the following Post-lab days (4.6%). There was no Group x Time interaction ($F(12,290) = 0.19$, $p = .999$) but a main effect for Time ($F(1,55) = 45.23$, $p = .001$) revealed a clear increase of lab-dream reactivations for the Lab-nap dreams (3.40 ± 3.46) than for dreams from either Baseline (0.22 ± 0.48) or all Post-Lab days (Post 1-2: 0.38 ± 1.57 ; Post 3-4: 0.05 ± 0.26 ; Post 5-6: 0.00 ± 0.00 ; Post 7-8: 0.08 ± 0.39 ; Post 9-10: 0.18 ± 0.71) (all $p < .001$) (Figure 1B).

Table 2. Examples of lab- and task-dream reactivations for Lab-nap, day-residue, and dream-lag time points

Day	Reactivation type	Dream excerpts
Lab-nap	Lab (CTL-nap)	I dreamed about doing the sleep experiments but actually my parents were in my dreams doing the same experiments with me. But I did not have any electrodes and while they were in my bed , I was in an inflatable mattress near them. [...] I was explaining about this sleep experiment to my parents and that they needed to behave because we were being recorded. †
Day-residue (+1)	Task (STIM-REM)	I remember a part with downhill skiing , we went to the top of a track and the track was divided in two , either a big jump followed by a slow part, or several big moguls one after the other. [...] Near the track, there was also a class [...]. The room looked a bit like the virtual reality room. Especially with the mountain view.
Day-residue (+1)	Task (STIM-REM)	I am in an American car from the 70s, in a 3rd person view (view from outside the vehicle) and I drive down a series of lanes leading away from the building. I do some acrobatic moves in order to move forward. I'm in my basement testing a cheap combat drone [...] I have a cheap plastic remote control to direct the movements of the drone - one button for the left machine gun, another for the right machine gun [...] In the end we decide to watch a movie in the living room of my family home. The film is more like an ultra realistic video game. I find myself in the video game. I am impressed by the realism. [...]
Dream-lag (+5)	Task (STIM-NREM)	I dreamed that I was making electronic music with a person [...] and the experience was surreal. The music waves appeared in 3D in a dreamy universe. I was watching the scene from a 3rd person view and watched the spectrogram passing through my body, like when I was in the VR experiment in the lab and my body went through the mountains. The sky was pink and looked like a Wii universe.
Dream-lag (+6)	Task (STIM-NREM)	In the central plaza of what looks like a historic mid-sized French town, a young man steps forward to demonstrate his board prowess. [...] It is a hybrid board that can go on the water as well as on the ground. I am holding the joystick to control it remotely; you have to press very hard and for a long time to have even a minimal influence on the course of things, but this support is necessary in order to make some particularly tight turns. [...] in a large circle he blew his board out of the river as he reached the edge of the public square and continued to turn around by interacting with objects in the environment (benches, ramps, etc.) [...].

†Original report in English. All other excerpts were selected and translated from French by the authors. Key passages showing references to the VR task are in bold.

In sum, while TMR does not seem to immediately influence dream content (see Picard-Deland et al., 2021, for further details), participants receiving TMR stimulation in REM sleep had higher levels of task-dream reactivations on the 2 days following VR exposure, while those receiving TMR in NREM sleep had higher levels 5-6 days following exposure. In contrast, lab-dream reactivations were highly specific to the Lab-nap in all groups and were rare in Post-lab dream reports.

Discussion

TMR-induced increases in dreaming about the task, i.e., 1-2 days later for REM sleep cueing and 5-6 days later for SWS cueing, correspond to the day-residue and dream-lag effects. In contrast, an absence of cueing, or cueing during wake, leads to lower, relatively stable levels of dreaming over the ten post-laboratory days. While TMR does not have an immediate effect on dreams, TMR and dream reactivations may, in fact, be linked over longer periods of time. In contrast, lab-dream (as opposed to task-dream) reactivations occurred in more than half of laboratory nap dreams, but this rate did not distinguish TMR and control groups and seldom occurred on Post-lab days. The delayed effects of TMR thus concern material closely associated with the auditory cues—the VR task—rather than the broader context of the sleep laboratory.

The day-residue effect has been replicated frequently, occurring in 50-70% of dreams (see review in Nielsen & Powell, 1992). Here we report the new finding that a day-residue pattern is produced in the presence of auditory cueing in REM sleep relative to no stimulation—a procedure that also improves performance on the virtual flying task over that afforded by a control nap (Picard-Deland et al., 2021). The dream-lag effect has also been replicated frequently (Blagrove, Henley-Einion, et al., 2011; Nielsen et al., 2004; Nielsen & Powell, 1989; Powell et al., 1995), but is sometimes weaker than the day-residue effect (Nielsen & Powell, 1992). The present results add the influence of TMR stimulation during SWS, i.e., an auditory cue that serves as a reminder of a recent experience, to the growing list of dream-lag mediating factors. However, we did not replicate a dream-lag effect for references to the lab experience more generally as in previous studies (Solomonova et al., 2015; van Rijn et al., 2015). In van Rijn et al. (2015), this effect was only present for participants who had emotional concerns about being in the laboratory, suggesting that the dream-lag effect is mediated by the salience or emotional importance of a recent event. In the current study, it may be that the experimental task (VR exposure) was more impactful, immersive and thus more emotionally important than the Wii Fit task used in those studies or than the laboratory experience of the current study. Our VR task may thus have had a

privileged effect on further memory consolidation processes and the lab experience only a secondary minor impact.

It is possible that the relative day-residue and dream-lag effects observed here reflect the TMR triggering of consolidation processes that unfold over long time scales. This may include the “tagging” of cued memories as personally salient, leading to their continued processing on subsequent nights. The setting of different molecular tags for continued consolidation often depends on a neuron’s recent waking activity (Frey & Morris, 1997; Seibt & Frank, 2019). However, we did not find any evidence that TMR in wake had such a tagging effect for subsequent dream activity. Instead, spontaneous or TMR-mediated reactivations *during sleep* may act to tag neuronal circuits and prompt their continued consolidation in later sleep stages or nights of sleep (Frauscher et al., 2020; Peyrache & Seibt, 2020; Tamminen et al., 2017).

REM sleep and the day-residue effect

Although the present results do not pinpoint neural mechanisms underlying dream reactivation, they are compatible with known mechanisms involved in memory consolidation. For example, in wake, theta oscillations accompanying the encoding of new memories may act as a tag for short-term memory processes (Vertes, 2005). In REM sleep, reactivations of targeted memory traces that coincide with theta oscillations could similarly be tagged for longer-term potentiation; the latter might be mirrored in the task-dream reactivations we observed over 48 hrs. In fact, we previously found that task-dream reactivations were related to higher phasic theta even though theta oscillations decreased following cueing in REM sleep (Picard-Deland et al., 2021). This reversal requires further investigation.

Other REM sleep oscillations may also be involved in the day-residue effect. Intracranial REM sleep recordings reveal that sawtooth waves may drive faster oscillations, such as ripples, in widespread cortical areas including the sensorimotor cortex (Frauscher et al., 2020). Given the role of ripples in neural replays (Schreiner & Staudigl, 2020), sawtooth waves could orchestrate synchronized reactivations in different networks, allowing a tagging of memory representations for REM sleep-dependent memory consolidation and possible activation of dream contents (Frauscher et al., 2020). Future studies could assess how these different REM sleep memory markers evolve over time following learning and how they relate to dream activity.

SWS and the dream-lag effect

In the case of dream-lagged reactivations, which only occurred after TMR in SWS, NREM sleep spindles may be at play. Spindles are a hallmark of memory reactivation (Diekelmann & Born, 2010; Fernandez & Luthi, 2020) being associated with sleep-dependent motor skill improvement (Fogel & Smith, 2006; Laventure et al., 2016) and TMR-induced reactivations (e.g., Cairney et al., 2018; Schreiner et al., 2015). In previous work (Picard-Deland et al., 2021), TMR did not increase spindle occurrences, but frontal fast spindle densities during TMR stimulation were related to procedural task improvement. Moreover, task-dream reactivations during the nap occurred in participants with higher spindle frequencies. Sleep spindles may in fact be a candidate mechanism that primes memory networks for further sleep-dependent consolidation in neocortical storage (Diekelmann & Born, 2010). For example, in rats, activity in the spindle-range following learning predicts the expression of plasticity-related immediate-early genes in subsequent REM sleep periods (Ribeiro et al., 2007). Similarly, cueing newly learned words in SWS leads to better lexical integration of those words with increasing time spent in subsequent REM sleep (Tamminen et al., 2017). Of relevance to our findings, van Rijn et al. (2015) found that the dream-lag effect occurred for REM dreams, but only when prior SWS was intact, i.e., not disrupted with awakenings. Such sleep stage interactions could explain how, in the present study, TMR in SWS led to eventual reactivations in home dreams that were probably recalled from morning REM sleep.

The present findings might be better understood in the context of dual and sequential process hypotheses in which memory consolidation requires both NREM and REM sleep within the same night (Giuditta et al., 1995) or over several nights (Fogel et al., 2015). Thus, REM sleep may facilitate acquiring a complex and novel procedural skill, but NREM sleep may further refine a well-learned skill or be required for more explicit memory features (Smith et al., 2004). In the present study, cued reactivations in REM and NREM sleep may have tagged different features of a complex task that normally taps both REM and NREM mechanisms at different moments in time, leading to differential consolidation time courses for these features. In this view, the procedural features of our VR-flying task, when primed in REM sleep, were assigned higher priority than were declarative or episodic features; the opposite may have occurred for priming in SWS. Our measures of task-related kinesthetic and visual dream reactivations attempted to capture the procedural and declarative features of the task, respectively, and did, in fact, show that only kinesthetic dream reactivations in REM sleep were related to improved performance (Picard-Deland et al., 2021). However, as both aspects were similarly affected by TMR cueing over time, additional study is needed to develop more precise measures of procedural and declarative dream features and their relationships to REM and NREM stimulation. While evidence

that TMR administered in REM sleep is an effective method for influencing memory reactivation is still not robust (Hu et al., 2020), the present finding of a link between REM sleep TMR and the classical day residue effect does suggest some possible new avenues for investigating how TMR administered in REM may have detectible cognitive consequences over the long term. Further studies could also assess whether prompting task-related day-residue and dream-lag effects enhances long-term memory performance.

Conclusion

Although neural mechanisms remain unclear, TMR may differentially tag memories for further consolidation depending upon the sleep stage of stimulus administration; tagged memories may then be reflected in later dream content as a function of temporal trajectories that differ depending upon which sleep stage was initially stimulated. Further studies could clarify which stage-specific mechanisms underlie such tagging of procedural memory traces for continued processing.

Acknowledgements

The authors sincerely thank Katerine Dennie-Marcoux and Alexis Dionne for their invaluable help in designing and programming the VR task, Arnaud Samson-Richer for help on dream scoring, and Tyna Paquette for help with study coordination and manuscript preparation.

This work was supported by the Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship-Doctoral Program (NSERC; Picard-Deland), a Canadian Institutes of Health Research Grant (CIHR MOP-115125; Nielsen) and a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada Grant (NSERC RGPIN-2018-05065; Nielsen).

References

- Blagrove, M., Fouquet, N. C., Henley-Einion, J. A., Pace-Schott, E. F., Davies, A. C., Neuschaffer, J. L., & Turnbull, O. H. (2011). Assessing the dream-lag effect for REM and NREM stage 2 dreams. *PloS One*, 6(10), e26708. doi:10.1371/journal.pone.0026708
- Blagrove, M., Henley-Einion, J., Barnett, A., Edwards, D., & Heidi Seage, C. (2011). A replication of the 5-7 day dream-lag effect with comparison of dreams to future events as control for baseline matching. *Consciousness and Cognition*, 20(2), 384-391. doi:10.1016/j.concog.2010.07.006

- Cairney, S. A., Guttesen, A. A. V., El Marj, N., & Staresina, B. P. (2018). memory consolidation is linked to spindle-mediated information processing during sleep. *Current Biology*, 28(6), 948-954 e944. doi:10.1016/j.cub.2018.01.087
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(2), 114-126. doi:10.1038/nrn2762
- Eichenlaub, J.-B., Cash, S. S., & Blagrove, M. (2017). Daily life experiences in dreams and sleep-dependent memory consolidation. In *Cognitive Neuroscience of Memory Consolidation* (pp. 161-172). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Eichenlaub, J. B., van Rijn, E., Phelan, M., Ryder, L., Gaskell, M. G., Lewis, P. A., . . . Blagrove, M. (2019). The nature of delayed dream incorporation ('dream-lag effect'): Personally significant events persist, but not major daily activities or concerns. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12697. doi:10.1111/jsr.12697
- Fernandez, L. M. J., & Luthi, A. (2020). Sleep spindles: mechanisms and functions. *Physiological Reviews*, 100(2), 805-868. doi:10.1152/physrev.00042.2018
- Fogel, S. M., Ray, L. B., Binnie, L., & Owen, A. M. (2015). How to become an expert: A new perspective on the role of sleep in the mastery of procedural skills. *Neurobiology of Learning and Memory*, 125, 236-248. doi:10.1016/j.nlm.2015.10.004
- Fogel, S. M., & Smith, C. T. (2006). Learning-dependent changes in sleep spindles and Stage 2 sleep. *Journal of Sleep Research*, 15(3), 250-255. doi:10.1111/j.1365-2869.2006.00522.x
- Fogel, S. M., Smith, C. T., & Beninger, R. J. (2009). Evidence for 2-stage models of sleep and memory: learning-dependent changes in spindles and theta in rats. *Brain Research Bulletin*, 79(6), 445-451. doi:10.1016/j.brainresbull.2009.03.002
- Frauscher, B., von Ellenrieder, N., Dolezalova, I., Bouhadoun, S., Gotman, J., & Peter-Derex, L. (2020). Rapid eye movement sleep sawtooth waves are associated with widespread cortical activations. *Journal of Neuroscience*, 40(46), 8900-8912. doi:10.1523/JNEUROSCI.1586-20.2020
- Freud, S. (1900/1965). The interpretation of dreams (J. Strachey, Trans.). *New York: Avon (Original work published 1900)*.
- Frey, U., & Morris, R. G. (1997). Synaptic tagging and long-term potentiation. *Nature*, 385(6616), 533-536. doi:10.1038/385533a0
- Giri, B., Miyawaki, H., Mizuseki, K., Cheng, S., & Diba, K. (2019). Hippocampal reactivation extends for several hours following novel experience. *Journal of Neuroscience*, 39(5), 866-875. doi:10.1523/JNEUROSCI.1950-18.2018

- Giuditta, A., Ambrosini, M. V., Montagnese, P., Mandile, P., Cotugno, M., Grassi Zucconi, G., & Vescia, S. (1995). The sequential hypothesis of the function of sleep. *Behavioural Brain Research*, *69*(1-2), 157-166. doi:10.1016/0166-4328(95)00012-i
- Groch, S., Preiss, A., McMakin, D. L., Rasch, B., Walitza, S., Huber, R., & Wilhelm, I. (2017). Targeted reactivation during sleep differentially affects negative memories in socially anxious and healthy children and adolescents. *Journal of Neuroscience*, *37*(9), 2425-2434. doi:10.1523/JNEUROSCI.1912-16.2017
- Hu, X., Antony, J. W., Creery, J. D., Vargas, I. M., Bodenhausen, G. V., & Paller, K. A. (2015). Cognitive neuroscience. Unlearning implicit social biases during sleep. *Science*, *348*(6238), 1013-1015. doi:10.1126/science.aaa3841
- Hu, X., Cheng, L. Y., Chiu, M. H., & Paller, K. A. (2020). Promoting memory consolidation during sleep: A meta-analysis of targeted memory reactivation. *Psychological Bulletin*, *146*(3), 218-244. doi:10.1037/bul0000223
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., & Westlake, K. P. (2018). Targeted memory reactivation during sleep, but not wake, enhances sensorimotor skill performance: a pilot study. *Journal of Motor Behavior*, *50*(2), 202-209. doi:10.1080/00222895.2017.1327411
- Laventure, S., Fogel, S., Lungu, O., Albouy, G., Sevigny-Dupont, P., Vien, C., . . . Doyon, J. (2016). NREM2 and sleep spindles are instrumental to the consolidation of motor sequence memories. *PLoS Biology*, *14*(3), e1002429. doi:10.1371/journal.pbio.1002429
- Malinowski, J., & Horton, C. L. (2014). Evidence for the preferential incorporation of emotional waking-life experiences into dreams. *Dreaming*, *24*(1), 18-31. doi:10.1037/a0036017
- Nielsen, T., Kuiken, D., Alain, G., Stenstrom, P., & Powell, R. A. (2004). Immediate and delayed incorporations of events into dreams: further replication and implications for dream function. *Journal of Sleep Research*, *13*(4), 327-336. doi:10.1111/j.1365-2869.2004.00421.x
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1989). The 'dream-lag' effect: a 6-day temporal delay in dream content incorporation. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, *14*(4), 561-565.
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1992). The day-residue and dream-lag effects: A literature review and limited replication of two temporal effects in dream formation. *Dreaming*, *2*(2), 67-77. doi:10.1037/h0094348
- Pereira, S. I. R., & Lewis, P. A. (2020). The differing roles of NREM and REM sleep in the slow enhancement of skills and schemas. *Current Opinion in Physiology*, *15*, 82-88. doi:10.1016/j.cophys.2019.12.005

- Peyrache, A., & Seibt, J. (2020). A mechanism for learning with sleep spindles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 375(1799), 20190230. doi:10.1098/rstb.2019.0230
- Picard-Deland, C., Pastor, M., Solomonova, E., Paquette, T., & Nielsen, T. (2020). Flying dreams stimulated by an immersive virtual reality task. *Consciousness and Cognition*, 83, 102958. doi:10.1016/j.concog.2020.102958
- Picard-Deland, C., Aumont, T., Samson-Richer, A., Paquette, T., & Nielsen, T. (2021). Whole-body procedural learning benefits from targeted memory reactivation in REM sleep and task-related dreaming. *Neurobiology of Learning and Memory*, 183, 107460. doi:10.1016/j.nlm.2021.107460
- Powell, R. A., Nielsen, T., Cheung, J. S., & Cervenka, T. M. (1995). Temporal delays in incorporation of events into dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 81, 95-104.
- Ribeiro, S., Gervasoni, D., Soares, E. S., Zhou, Y., Lin, S. C., Pantoja, J., . . . Nicolelis, M. A. (2004). Long-lasting novelty-induced neuronal reverberation during slow-wave sleep in multiple forebrain areas. *PLoS Biology*, 2(1), E24. doi:10.1371/journal.pbio.0020024
- Ribeiro, S., Shi, X., Engelhard, M., Zhou, Y., Zhang, H., Gervasoni, D., . . . Nicolelis, M. A. (2007). Novel experience induces persistent sleep-dependent plasticity in the cortex but not in the hippocampus. *Frontiers in Neuroscience*, 1(1), 43-55. doi:10.3389/neuro.01.1.1.003.2007
- Sawangjit, A., Oyanedel, C. N., Niethard, N., Salazar, C., Born, J., & Inostroza, M. (2018). The hippocampus is crucial for forming non-hippocampal long-term memory during sleep. *Nature*, 564(7734), 109-113. doi:10.1038/s41586-018-0716-8
- Schreiner, T., Lehmann, M., & Rasch, B. (2015). Auditory feedback blocks memory benefits of cueing during sleep. *Nature Communications*, 6, 8729. doi:10.1038/ncomms9729
- Schreiner, T., & Staudigl, T. (2020). Electrophysiological signatures of memory reactivation in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 375(1799), 20190293. doi:10.1098/rstb.2019.0293
- Seibt, J., & Frank, M. G. (2019). Primed to sleep: the dynamics of synaptic plasticity across brain states. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 13, 2. doi:10.3389/fnsys.2019.00002
- Smith, C., Aubrey, J. B., & Peters, K. R. (2004). Different roles for REM and stage 2 sleep in motor learning: A proposed model. *Psychologica Belgica*, 44(1-2), 81-104.
- Smith, C., & Butler, S. (1982). Paradoxical sleep at selective times following training is necessary for learning. *Physiology and Behavior*, 29(3), 469-473. doi:10.1016/0031-9384(82)90268-

- Solomonova, E., Stenstrom, P., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Different temporal patterns of memory incorporations into dreams for laboratory and virtual reality experiences: Relation to dreamed locus of control. *International Journal of Dream Research*, 8(1), 10-26.
- Tamminen, J., Lambon Ralph, M. A., & Lewis, P. A. (2017). Targeted memory reactivation of newly learned words during sleep triggers REM-mediated integration of new memories and existing knowledge. *Neurobiology of Learning and Memory*, 137, 77-82. doi:10.1016/j.nlm.2016.11.012
- van Rijn, E., Eichenlaub, J. B., Lewis, P. A., Walker, M. P., Gaskell, M. G., Malinowski, J. E., & Blagrove, M. (2015). The dream-lag effect: Selective processing of personally significant events during rapid eye movement sleep, but not during slow wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 98-109. doi:10.1016/j.nlm.2015.01.009
- Vertes, R. P. (2005). Hippocampal theta rhythm: a tag for short-term memory. *Hippocampus*, 15(7), 923-935. doi:10.1002/hipo.20118
- Wang, J., Feng, X., Bin, T., Ma, H., & Shen, H. (2020). Assessing the dream-lag effect among participants with different intuition score measured by the Myers–Briggs Type Indicator. *Dreaming*, 30(3), 267-277. doi:10.1037/drm0000147

2.1.3 Article III

Flying dreams stimulated by an immersive virtual reality task

Claudia Picard-Deland^{a,b}, Maude Pastor^a, Elizaveta Solomonova^c, Tyna Paquette^a and Tore Nielsen^{a,d}

^aDream & Nightmare Laboratory, Center for Advanced Research in Sleep Medicine, CIUSSS-NÎM – Hôpital du Sacré-Coeur de Montréal

^bDepartment of Neuroscience, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

^cDepartment of Psychiatry, McGill University, Montréal, Québec, Canada

^dDepartment of Psychiatry, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

Paper published in: Consciousness and Cognition (Special Issue on Dream-Engineering), 83, 102958. doi:10.1016/j.concog.2020.102958. 13 July 2020.

Authors contribution

Claudia Picard-Deland: Conceptualization, Formal analysis, Investigation, Writing – Original Draft. **Maude Pastor:** Investigation, Review & Editing. **Elizaveta Solomonova:** Resources, Review & Editing. **Tyna Paquette:** Project administration, Review & Editing. **Tore Nielsen:** Conceptualization, Writing – Original Draft, Supervision.

Abstract

Despite a high prevalence and broad interest in flying dreams, these exceptional experiences remain infrequent. Our study aimed to 1) induce flying dreams using a custom-built virtual reality (VR) flying task, 2) examine their phenomenological correlates and 3) investigate their relations to participant state and trait factors. 137 participants underwent VR-flying followed by a morning nap. They also completed home dream journals for 5 days before and 10 days after the VR exposure. VR-flying successfully increased the reporting of flying dreams during the laboratory nap and on the following morning compared to both baseline frequencies and a control cohort. Flying dreams were also changed qualitatively, exhibiting higher levels of lucid-control and emotional intensity after VR exposure. Factors such as prior dream-flying experiences and level of VR sensory immersion modulated flying dream induction. Findings are consistent with a new vection-based explanation of dream-flying and may facilitate development of dream flight-induction technologies.

Keywords

Dreaming; Flight simulation; Virtual reality; Gravity imagery; Sense of Presence; Immersion; Lucid dreaming; Vection.

Introduction

Defying gravity to fly or soar through the air is a typical and fascinating phenomenon that arises in dreams. Flying dreams have a rich cross-cultural background reaching back thousands of years and implicating numerous cultures, religions and mystical traditions (see review in Bulkeley, 1995). Artemidorus, author of an extensive work on dream interpretation in ancient Rome, early identified such dreams as positive portents: “And it is best of all to fly at will [and ascend at will] and stop at will. For it foretells much ease and dexterity in one’s doings.” (Harris-McCoy, 2012, pp. 248-249).

As numerous anecdotal accounts indicate, flying in dreams is among the most exciting and enthralling of spontaneous, self-generated experiences; it has been largely associated with feelings of joy, euphoria and ecstasy and is the most commonly planned activity among experienced lucid dreamers (Schädlich & Erlacher, 2012; Stumbrys et al., 2014). Yet, the induction of flying dreams has not been the focus of much research and development. A fuller

understanding of flying in dreams will increase our understanding of how dreaming works and may even contribute to the development of more realistic flight simulation technologies.

A limited literature on flying in dreams reveals a phenomenon that emerges early in life (Hunt, 1989; Nielsen, 2017; Nielsen et al., 2003) and may be highly prevalent yet infrequent. Our review of this literature (see Table 1, section 1.5) revealed 11 studies (N = 8638 subjects) that together estimate the lifetime prevalence of flying in dreams to vary between 19% and 64% (M = 41.9% ± 12.9%). Almost all of these studies relied on healthy, college-aged students. The only available study of psychiatric patients (schizophrenia, depression, anxiety) found the lowest prevalence of flying: 18.8%. However, flying dreams are a highly prevalent theme among narcoleptic patients (Krishnan et al., 1984; Sours, 1963; Sturzenegger & Bassetti, 2004). In contrast to these prevalence estimates, 6 studies assessing prospective flying dream frequency (N = 14448 dreams, >519 subjects) found that such dreams are relatively infrequent, i.e., from 0.5% to 3% of all dream reports (M = 1.83% ± 1.27%; see Table 1, section 1.5). In a careful investigation of a long dream series, Schredl (2011) clarified not only the frequency but also the nature of flying dreams. The distinction made between unassisted flying (flying body without any mechanical apparatus) and assisted flying (with a mechanical apparatus supporting the flight, such as a piece of steel or a flying car), which occurred in 20% of the flying dreams, helped further establish the broad variety of dreamed flying styles. While a few studies have found consistent gender differences—men having higher flying dream prevalence and frequency than women (Bulkeley, 2009; Nielsen et al., 2003; Ward et al., 1961)—others have not (Maggiolini et al., 2007; Schredl et al., 2004; Schredl & Piel, 2007). Some cultural and age differences may also explain variations in occurrences of flying dreams (Bulkeley, 2016b, pp. 197-198; Maggiolini et al., 2007; Schredl & Piel, 2007).

Altogether, a meagre literature suggests that flying in dreams typically arises early in life, is experienced by around 40% of healthy individuals, but occurs on an infrequent basis. The relative infrequency of flying dreams is one likely factor explaining why this experience has received little laboratory investigation and why no empirical procedures have yet been developed to reliably induce them. The current study aims to address these gaps.

Flying is a form of dreamed gravity imagery

Alterations in dreamed gravity sensations are central to many well-known, typical dream themes, e.g., falling, floating, running with effort, or acting effortlessly. Flying is one remarkable example during which an alteration in normal gravity sensations can take place. Falling is another example;

these often occur together with flying dreams and are frequently studied in conjunction with them (see Table 1 section 1.5). And although falling might be viewed as a type of failed flying, the precise relationship between flying and falling imagery in dreaming remains unknown. In the present work, we refer to dream imagery in which gravity sensations are implicated or violated—including flying in dreams—as *gravity imagery*.

Experimental stimulation can influence gravity imagery

Some studies demonstrate that dreamed gravity imagery can respond to sensory stimulation that is administered during REM sleep—particularly to the application of somatic or vestibular stimuli. An early study (Hoff & Pötzl, 1937) found that illnesses affecting the vestibular system could lead to sensations of falling and flying in some patients. Moreover, inducing nystagmus under hypnosis or paraldehyde sleep similarly produced sensations and dreams of flying in some subjects (Hoff & Pötzl, 1937). More recently (Baldrige, 1966), raising and lowering the upper part of a hospital bed during sleep increased global dream activity and gravity imagery, including dreams of falling and flying. Sleeping in a rocking hammock also increased gravity imagery in REM dreams including flying, controlling spaceships and body distortions; it also augmented the bizarreness of the dreams (Leslie & Ogilvie, 1996).

The induction of gravity imagery is not unique to dreaming. For example, when subjects are wide awake mechanically vibrating postural muscles in the dark can alter apparent body posture and provoke illusory motions of falling, rotating and rising (Lackner & Levine, 1979). Similarly, galvanic stimulation affecting the vestibular system can induce illusions of postural shift (Schneider et al., 2009). Such daytime effects closely resemble some of the instabilities that pressure-cuff stimulation of the leg muscles during REM sleep induces in either the dreamer's static and dynamic posture (e.g., flying, losing balance) or the environment (e.g., objects floating or falling) (Nielsen, 1993). In the present study we examine several types of gravity imagery in addition to the central theme of flying.

Prior experience with flying or gravity anomalies can be reflected in dreams

Aside from the effects of stimulation administered directly in REM sleep, prior waking experience with flying or other gravity-centric experiences or anomalies can be echoed in dream imagery. For example, Van de Castle (1994, p. 338) reported that hang-gliding instructors frequently dream of flying without the presence of their hang-gliders. More generally, increased access to air travel

may have led to parallel increases in the prevalence of flying in dreams; one study of four cohorts that had surveyed it over different decades found that flying dream prevalence increased positively throughout the years from 1956 (6.2%) to 1970 (7.1%) to 1981 (8.2%) to 2000 (10.0%) (Schredl & Piel, 2007). On the other hand, in a long, single-participant dream series only dreams with normal plane travel increased after the participant underwent a first flight experience; whereas other types of flying dreams did not (Schredl, 2011).

Long-term training or impairment of the vestibular system is also reflected in dream content. In a muscular stimulation study, gymnasts' dreams were less likely to be perturbed by a pressure cuff inflated on the leg, and had more "good balance" and fewer falling out of control themes (Sauvageau et al., 1998). Further, vestibular dream sensations such as sinking, rocking, flying and jumping, were over 3 times more prevalent in patients with vestibular diseases (69%) than they were in healthy subjects (20%) (Doneshka & Kehaiyov, 1978).

Finally, an ability to fly in dreams may be developed through waking intentions and exercises (Garfield, 1974a; Green, 1968). One highly practiced dream-recaller attempted to increase flying dreams over a one year window and was successful in doubling her flying dream frequency from 2% to 4%; the effort also induced changes in the kinesthetic qualities of those dreams (Garfield, 1974a). Mary Arnold-Forster (1921), a self-taught lucid dreamer, stated that it was only after observing and thinking about the flight of birds that she could improve and heighten her dream flight, doing so in an increasingly effortless manner. She believed that memory played some role in the production of flying dreams and that "each dream of flying makes the next flight easier" (p. 51). Thus, akin to evidence that lucid dreaming is a learnable skill (Price & Cohen, 1988), waking life experiences, intentions, and practice may also increase and improve an individual's ability to fly in dreams and constitute fertile areas for future investigation.

Virtual reality influences dream content

Interactive media and new technologies, e.g., wearables, have been used successfully to manipulate dream content (see Carr, Maes, Horowitz, & Amores, 2020, this issue). Most recent studies of dreaming's role in memory consolidation have used interactive videogames or VR tasks as target stimuli, including Tetris (Stickgold et al., 2000), Doom (Pantoja et al., 2009), VR mazes (Nielsen et al., 2007; Solomonova et al., 2015; Stamm et al., 2014; Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley, Tucker et al., 2010), an arcade skiing game (Wamsley, Perry, et al., 2010) and Wii Fit motor tasks (Fogel et al., 2018; Solomonova et al., 2018). In these studies, target stimuli were efficiently and recognizably incorporated into dream content for many—but not all—participants.

Similarly, frequent videogame play has been linked to increased dream lucidity and control (Gackenbach, 2006), especially when such play involves physically interactive games (Sestir et al., 2019). Particular attributes of the experiences induced by these types of stimuli, such as the subjective impressions of sensory resolution, immersion, and interactivity, are especially likely to affect dreams (Gackenbach et al., 2011; Nielsen et al., 2007). These are all features associated with the multidimensional concept of *presence*, or the subjective feeling of being physically situated in a virtual world (Burdea & Coiffet, 2003). In contrast, *cybersickness*, which is a bodily reaction of nausea, dizziness or malaise within or after exposure to a virtual environment, is negatively related with presence and may indicate a failure of successful immersion (Weech et al., 2019). In the present study, we assess measures of immersion proneness, sense of presence, and cybersickness as possible mediators of the effects of a VR task on dreams of flying.

Objectives and hypotheses

In line with the findings of the previous literature review, the two principal objectives of the current study are:

- to investigate whether a virtual flying experience increases the likelihood of dreaming about flying and other forms of gravity imagery;
- to assess factors that may influence the occurrence or nature of flying dreams (prior lucid and flying dream experience, immersion and presence in VR, cybersickness, sex)

Our protocol also enabled us to explore qualitatively, in both laboratory and home flying dreams, selected attributes of dreaming associated with flying, including emotional reactions and lucid awareness and control.

The main hypotheses are that:

1. Exposure to a virtual reality (VR) flying task will lead to an increase over baseline in flying and gravity themes in dreams reported from a laboratory nap and dreams recalled at home in the following week;
2. Flying in dreams will be associated with: prior lucid and flying dream experiences, indicators of the VR task's sensory impact (elevated sense of presence and lower cybersickness during the task), and an individual's susceptibility to virtual immersion (higher self-reported immersion-proneness).

Table 1. Literature review of prevalence and frequencies of flying and falling dreams

Authors	Flying (%)	Falling (%)	Sample size	Population
<i>Lifetime prevalence</i>			<i>N Subjects</i>	
Gahagan, 1936	57.0 (M)	86.4 (M)	228 M	American psychology students
	45.0 (F)	87.6 (F)	331 F	
Griffith et al, 1958	39.3	78.9	473	American and Japanese college students
Ward et al, 1961	18.83	52.3	748	American psychiatric patients (total)
	19.2	51.5	229	-schizophrenia
	16.5	48.8	254	-depression
	20.8	56.6	265	-anxiety
Giora et al, 1972	50	70.8	26	Israeli Jewish high school students
	43.8	47.7	409	Arab high school students
Brink et al, 1977	30	-	122	Mexican immigrants
	30 (F)	-	227	American junior and senior students
	27 (F)	-	190	American sophomore students
Domhoff, 1996	59 (M)		126	American college students
	53 (F)			
Zadra & Nielsen, 1997	52.3	72.7	132	Canadian psychology students
Nielsen et al, 2003	48.3	57.7	1181	Canadian university students
Schredl et al, 2004	63.5	74.3	444	German psychology students
Nasser & Bulkeley, 2009	26	69	326	Jordanian college students
Bulkeley, 2016a	41 (M)	44 (M)	2239	Americans (Sleep and Dream database, 2007 and 2010)
	38 (F)	53 (F)	1436	
Average/total	41.3±13.1	62.0±12.5	8079	
<i>Prevalence in the "last few months"</i>				

Schredl & Piel, 2007	7.5	-	5941	German adults
Frequency – Dream journal		N dreams		
Fischer, 1928	3	14	314	>100 school children
Barrett, 1991	1.15	-	1910	191 American college students
Domhoff, 1996	0.5	0.1	983 (over 2-weeks)	126 American college students
Domhoff & Schneider, 2008	0.5	-	3309	Children, teenagers and young adults (Dreambank.net)
	1.8 (F)	-	564	1 adult woman (Dreambank.net)
Bulkeley, 2009	4.4 ^a (M) 2.4 ^a (F) <1 ^b	9.6 ^a (M) 7.1 ^a (F)	981	200 American college students (HVDC norm dreams)
Schredl, 2011	1.72 (M)	-	6701	1 German adult man
Average/total	2.50±2.5	7.70±5.8	14762	
Frequency – “Most recent dream”				
Maggiolini, 2007	9.1	17.2	685	685 Italian children, teenagers and adults
Bulkeley & Hartmann, 2011	1.9	9.3	162	162 American college students

^aWord searches without correction for false positives; ^bWord searches after correction for false positives. HVDC: Hall & van de Castle

Methods

Participants

Participants were recruited by word of mouth and using ads and posters placed at local universities and on the Center for Advanced Research in Sleep Medicine website (ceams-carsm.ca). A standard telephone interview confirmed inclusion criteria and allowed screening for various factors. Candidates were required to be 18-35 years of age; this range criterion was primarily chosen to avoid important changes in sleep macro- and microstructure that naturally

occur with aging (e.g., slow-wave sleep, sleep spindles, sleep fragmentation, chronotype, etc.). While these sleep parameters were not considered in the present paper, they will be addressed in a separate publication. They were also required to declare themselves to be healthy (mentally and physically), to recall 1 or more dreams per week for the last 6 months and to have never participated in an immersive VR experience that involves sensations of flying or floating. They were also screened for major sleep dysfunction; medical or psychiatric conditions; excessive intake of alcohol, recreational drugs, nicotine or caffeine; intake of medication affecting sleep; trauma or death of family members or friends in the last 6 months; and night shift or time-zone change in the last 3 months. As suggested by the HTC-Vive Safety and Regulatory Guide, to avoid any injury or serious discomfort during the VR task, candidates were excluded if they had a history of seizures, fainting episodes, severe migraines, uncorrected eye or ear conditions, vertigo, motion sickness, or claustrophobia, or if they were pregnant or had any condition affecting balance or preventing a safe participation in an immersive physical activity (HTC-Vive, 2017; Laboratoire de Cyberpsychologie de l'UQO, 2003).

A total of 138 participants were originally recruited. One participant withdrew before completion of the VR task due to cybersickness (vertigo); the remaining 137 completed the study (52 M; 84 F; mean age: 24.01 ± 4.03 yrs.) and were included in the analyses. Most participants were college students (75.2%). Their nationalities were Canadian (Franco-Canadian ($n = 62$); Anglo-Canadian ($n = 5$); mixed nationalities including Canadian ($n = 21$), Western European ($n = 34$); South American ($n = 5$); Other ($n = 10$)). Prior videogame experience was self-rated as average (4.45 ± 2.41 on 0-9 scale, 0 = not experienced at all; 9 = very experienced) and 59% had never used VR technologies before. All procedures performed in the study were in accordance with the ethical standards of institutional and/or national research committees and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards. Ethics approval was obtained from the local Ethics Review Board. Participants gave written informed consent and received \$120 CAD plus compensation for transport and breakfast expenses.

An additional comparison set of home and lab dream reports (524 recalls from 703 journal entries) from 52 participants (23 M, 29 F, mean age: 24.86 ± 4.27) who took part in a similar procedure in the laboratory was used as a control to investigate the prevalence of gravity themes without a virtual flying task. These participants, half of whom were practicing Vipassana meditation, completed a balance task on a Wii Fit Balance Board but did not undergo a VR flying procedure (see Solomonova et al., 2018 for more details). As for the VR cohort, all participants from the Wii Fit cohort were required to be in sound health and to remember a minimum of 1 dream/week.

Retrospective dream recall frequency was available for 33 participants in this cohort and the Typical Dream Questionnaires was completed by 35 (out of 52 participants). They also completed a home sleep/dream log over 15 days: 5 days before and 10 days following a visit to the laboratory.

Procedures

Participants completed 5 days of home sleep/dream logs before their visit to the laboratory (including the morning of their visit). They were asked to arrive at 8:00 am and to refrain from eating or drinking anything containing caffeine or alcohol for the previous 12 hours. They completed a consent form and a series of questionnaires to assess level of vigilance, propensity to experience cybersickness (i.e., discomfort induced by virtual environments) and proneness to experience a sense of immersion when in a VR environment. Participants then completed a short balance task on a force plate where they were asked to remain as stable as possible while standing on both feet or on their dominant foot, with their eyes open, closed, moving the head from left to right, and moving the eyes from left to right (results not reported here). Immediately after the balance task, they completed the VR task, which lasted approximately 15 minutes. A technician then attached a polysomnography electrode montage. Participants were then given a 2-hour opportunity to nap (N = 105) or a 1.5-hour opportunity to read (N = 32) between 10:00 am and 12:00 pm in a private bedroom.

Some of the participants were randomly assigned to a targeted memory reactivation (TMR) procedure aimed at influencing motor learning and memory replay of the task; they were re-exposed during the nap or the reading period to the four-tone melody presented during the VR task. TMR was administered either in REM (N = 30), stage 3 (N3; N = 25) or during a control period of reading (N = 13). It was played at a pace of one tone every 5 seconds and for a maximal duration of 5 minutes. The tones were played at a non-invasive volume (~40 dB at pillow level) and embedded in low-intensity brown noise that was present for the entire nap. Two additional control groups were not re-exposed to the melody during the nap (N = 50) or during the reading period (N = 19). The total number of participants differs between the conditions in order to obtain a final sample size of $N \approx 20$ per condition that had comparable sleep structure during the nap (e.g., containing both N3 and REM sleep). However, differences in sleep were not considered here and all participants were kept in the analysis. Using a liberal statistical approach without controlling for multiple comparisons, we found no differences between these five conditions for flying or gravity imagery in lab or post-lab home dreams. The effect of TMR being beyond the

scope of this paper, all conditions were thus pooled for further analyses. A more detailed description of the TMR procedure and its effects on dreams and motor learning are described in a separate publication.

Participants who took a nap were awakened after 8 minutes of REM sleep, but before a maximum of 2 hours of sleep had elapsed. Upon awakening, they typed up a dream report and answered several questions about dream content in bed on a keyboard and computer screen. Participants in the wake conditions were asked to bring personal reading materials (in printed form) and were allowed to read under dim light in bed. Signs of drowsiness were monitored with polysomnography and participants were gently reminded by intercom to stay awake if necessary. Following the reading period, participants typed up a report on possible daydreaming during the period. Electrodes were then removed by a technician and participants completed a second balance assessment and VR task. Participants subsequently completed 10 consecutive days of home sleep/dream logs.

Virtual flying task

The VR task was designed and programmed in-house with Unity Technologies game engine and the HTC VIVE room-scale VR system. The task required each participant to fly through a virtual environment and accumulate points by efficiently passing through a circuit of green floating circles and avoiding red circles. A laser-tracking system followed the position and orientation of the headset and 2 handheld wireless controllers within a motion area of 3.0 x 2.5m, allowing participants to freely walk and turn in the virtual environment. With a wireless controller in each hand, participants moved their arms to control their flying movements (e.g., move arms to the left, turn left). They controlled flying speed by moving the controllers away from (accelerating) or toward (decelerating) the body. The flying task was experienced from a first-person point of view and required whole-body coordination and balance. The virtual scenery changed as the participant tracked the circuit; it consisted primarily of mountains, domes, tunnels, and abstract landscapes (see Figure 1 and supplementary video 1). The scenery was designed to be novel and stimulating (abstract and varying landscapes), as well as to induce a sense of height and vastness (e.g., mountains, giant domes), and to optimizevection (e.g., narrowing tunnels).

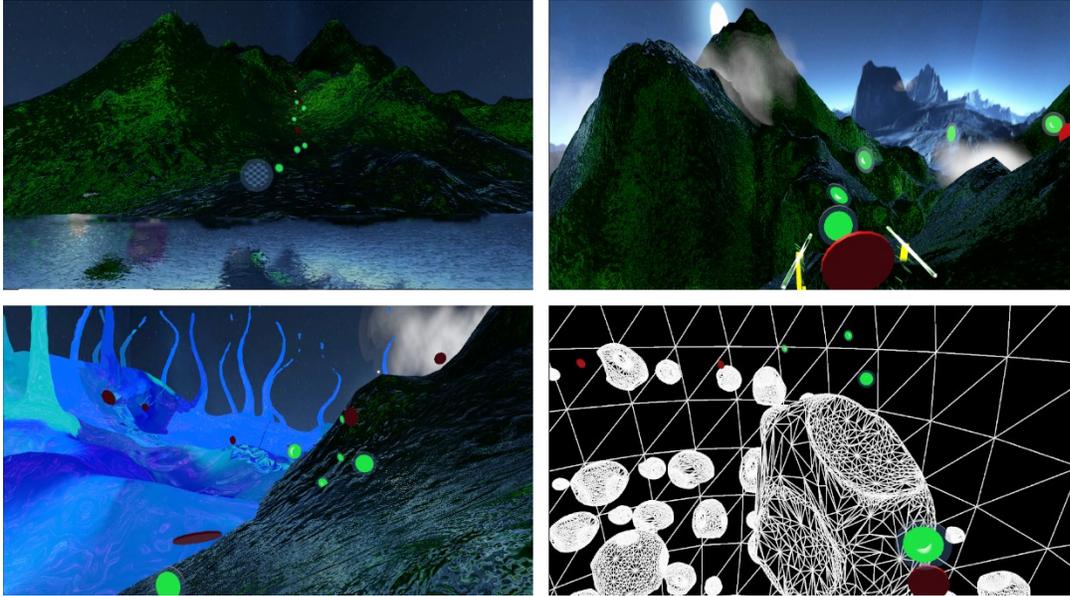


Figure 1. Screenshots of different sections in the VR game.

Participants were asked to navigate through mountains and more abstract landscapes as fast as possible while traversing the green circles and avoiding the red ones. The circuit was designed so that participants flew at times near the ground (increased sensations of speed) and at other times high in the air (increased sensations of vertigo).

Headset, headphones and sound volume were adjusted to each participant's comfort level. Participants then completed a 2-step tutorial to familiarize them with the task and virtual environment. To do so, they were first instructed to fly around a small mountain for ~3 minutes in the absence of green or red circles. This allowed them to learn how to control the speed and direction of their movements as well as to ensure that they did not experience cybersickness symptoms. Second, they underwent three increasingly difficult short sequences (~30 seconds each) to learn how to pass through green circles and avoid red ones.

The task itself contained a total of 203 green circles (hits) and 93 red circles (mistakes) that varied in diameter. The circles would appear sequentially in locations varying from near the ground to high in the air, but always in a configuration that allowed a clear challenging path to follow. Six green circles were always visible in one vista to ensure that the circuit could be anticipated and followed easily and unidirectionally. Some circles remained fixed in position while others moved (i.e., translation and/or rotation) at different speeds to increase difficulty. One of four possible vibraphone tones was played through headset earphones every time a participant successfully passed through a green circle; together the tones created a four-tone melody that repeated up to

50 times throughout the circuit. This melody was subsequently replayed in some participants during the nap (TMR paradigm; see previous section). A “buzz” error sound was played every time a participant contacted a red circle. A natural soundscape (e.g., birds chirping) was also softly present in the background to increase feelings of immersion. Participants were instructed to complete the circuit as fast as possible (mean time in first trial = 357.12 ± 62.97 sec; in second trial: 331.66 ± 55.37 sec) while making as few errors as possible.

Questionnaires

General Questionnaires

Prior to the laboratory procedures, participants completed the following questionnaires: Beck Depression Index – version II (BDI-2) (Bourque & Beaudette, 1982), Lucid Dream Frequency (LDF) (Schredl, 2004), Typical Dream Questionnaire (TDQ) (Zadra & Nielsen, 1997), Immersive Tendencies Questionnaire (ITQ v3.01– French version revised and validated by the UQO Cyberpsychology Lab in 2004) (Witmer & Singer, 1998). Several other sleep-related questionnaires were also completed but are not reported here.

VR Questionnaires

After the VR task, participants completed the Presence Questionnaire (PQ v3.0 – French version revised and validated by the UQO Cyberpsychology Lab in 2004) (Witmer et al., 2005; Witmer & Singer, 1998), a 22-item instrument measuring the sense of presence they experienced during the task and the Simulator Sickness Questionnaire (SSQ) (Kennedy et al., 1993), a 16-item instrument measuring the severity of cybersickness they felt following the task.

Dream sampling

Laboratory dream sampling. Participants were awakened from sleep or informed of the end of the reading period with a non-stressful 500-Hz tone (50-80 dB) and then asked to type in a report of what was going through their mind prior to hearing the tone. 65 participants were awakened from REM sleep (60 dream recalls), 12 from N2 or N3 sleep (8 dream recalls) and 28 were already awake at the end of the nap period, either following REM (N = 6; 5 dream recalls) or NREM (N = 22; 12 dream recalls). All participants were given as much time as needed to report details of their dreams or daydreams. Participants then answered questions about their sleep quality, clarity of dream recall, dream emotions (Positivity, Negativity, Fear, Confusion), and the dream attributes of: Lucid-Awareness, Lucid-Control, Perspective (1st person vs 3rd person) and

references to the laboratory or the VR experience. These were rated on 1-9 response scales with 1 being very little and 9 being extremely high levels of the designated attribute. The first item about image clarity (“*How clearly can you recall your experience?*”), included an optional response of 0 to indicate no recall. Participants further rated the intensity of the following sensations: seeing colors; seeing other visual details (shapes, textures, light, contrasts, etc.); hearing sounds or speech; feeling movements of the arms, hands, or face; flying, floating or defying gravity; falling or losing balance; locomotion in general (walking, driving); losing control of movements; executing fluid or skilled movements; feelings of touch; sense of direction (north, south, east, west); smells and tastes.

After these procedures, additional questionnaires were administered that estimated levels of dream lucidity (Lucidity and Consciousness in Dreams Scale; LuCiD; Voss et al., 2013) and kinesthetic sensations in dreams (Kinesthetic Experiences Scale; in-house questionnaire).

Home dream sampling. Participants were asked to complete the Home Sleep/Dream Log each morning immediately after awakening for 5 days prior and 10 days following their laboratory participation (see supplemental Figure 1 for daily counts of recalled dreams, no recall and missing reports). Each log sheet was identical to the instructions presented verbally in the laboratory, including instructions to type out the dream and to respond to the questions about dream attributes. Response scales were also identical to those used in the laboratory.

Quantification of dream attributes

Main sample. The presence of unassisted flying (i.e., without use of a mechanical apparatus) and of any gravity content in a random subset of 500 dream reports was assessed on 0/1 scales by two judges blind to participant group and date of reports. Judge 2 was additionally blind to the study hypotheses. Reliability of scoring between the two judges was deemed adequate: Cohen’s Kappa was 0.886 for unassisted flying and 0.777 for any gravity content. Judge 2 scored the remaining home dreams (N = 2146 recalled dreams). Dreams containing any gravity content were then more closely investigated by Judge 1 who rated them for the presence of the following specific categories using a 0/1 scale: unassisted flying, assisted flying (with the use of a mechanical apparatus, see section 3.4.1.1 for examples), floating, swimming/diving, falling/losing balance, heights/vertigo, seeing someone or something else fly, other changes in gravity.

Control sample. The presence of flying and gravity categories in a random subset of 100 dream reports from the main sample along with 524 dream reports from the control sample were assessed separately by a third judge, also blind to the hypotheses of the study. Cohen’s Kappa

between Judge 1 and Judge 3 on 100 dreams ranged from 0.656 – 1.000 (unassisted flying: 0.852, assisted flying: 0.852, floating: 0.656, swimming/diving: 1.000, falling/losing balance: 1.000, heights/vertigo: 0.717, seeing someone or something else fly: 0.936, other change in gravity: 0.790, flying/floating: 0.936, any gravity content: 0.921). Scores from Judge 3 were used for final analyses.

Statistical analyses

Flying dream frequency. The effects of the VR experience on dream content were assessed in three steps:

First, effects on Lab and Post-lab flying dreams were assessed using a 3-level (Baseline, Lab, Post-lab) linear mixed model for repeated measures. The proportions of flying dreams averaged over 5 pre-lab dreams (Baseline) and 10 Post-lab dreams were used as dependent variables. Proportions were calculated on the total number of recalled dreams per participant; absences of recall or missing data were not considered.

Second, the specific time course of the VR task effect on Post-lab dreams was assessed by comparing the 15 dream report samplings of the study (5 Baseline, 1 Lab, 10 Post-lab) using a 16-level (days) linear mixed model for repeated measures.

Third, the effects of presence/absence of VR experience with all other lab procedures controlled was assessed with a 2 x 12, Cohort (VR, Wii Fit) x Time (Baseline, Lab, 10 Post-Lab) linear repeated measure mixed model design. The effect of moderator variables (proneness to immersion, sense of presence and cybersickness) on self-reported flying sensations in dreams was also assessed using linear mixed modelling, with a 2 x 3 design (e.g., Low-presence, High-presence) x Time (Baseline, Lab, Post+1).

Mixed model designs prevented listwise deletions of participants due to the missing values that occurred periodically over the 2 weeks of home logs. These models were used with a restricted maximum likelihood approach and a compound symmetry covariance structure. Pairwise comparisons were based on estimated marginal means (EMM) and were adjusted for multiple comparisons with Bonferroni correction.

Flying dream correlates. To assess the relationships that self-reported levels of flying or falling sensations in dreams have with Lucid-Awareness, Lucid-Control and emotions, we performed repeated measures correlations using the R package *rncorr* (Bakdash & Marusich, 2017), a

statistical procedure for determining the overall within-individual relationship among repeated paired measures.

All analyses were performed using SPSS 25 and R. Visualization of results was achieved with GraphPad Prism 6.

Results

Descriptive

Table 2 shows the participant characteristics for the VR and Wii Fit cohorts. The two cohorts did not differ on sex ($\chi^2(1,137) = 0.620, p = .431$), age ($t(186) = -1.273, p = .205$), BDI scores ($U(170) = 1988.5, p = .282$) or dream recall frequency ($U(169) = 2185.0, p = .811$).

Table 2. Participant characteristics for two cohorts

Cohort	VR	Wii Fit
	Mean (SD)	Mean (SD)
N total	137	52
Sex (F:M)	84:52	29:23
Age	24.01 (4.03)	24.86 (4.27)
BDI	6.63 (6.50)	4.97 (4.71) ^a
DRF	3.58 (1.52)	3.42 (1.62)

BDI: Beck Depression Inventory; DRF: Dream Recall Frequency. ^aBDI scores were only available for 33 participants.

Table 3 displays Typical Dream Questionnaire scores for the prevalence of flying and falling dreams in the 2 cohorts. In the VR cohort, a total of 78.7% of participants reported having experienced flying in dreams at least once in their lifetime; a fifth of these had flying dreams more frequently (≥ 11 times) than the others. In contrast, 92.6% of participants had experienced falling dreams and 43% had them ≥ 11 times. A total of 76.3% of participants experienced lucid dreaming at least once; 23% had them frequently (≥ 1 /month), but the majority only infrequently (< 1 /month), with an average of 3.20 ± 1.97 on the 1-8 scale. Men had a higher retrospective lucid dream frequency than did women (M: 3.69 ± 2.04 ; F: 2.90 ± 1.867 ; $U(135) = 2628.0, p = .025$) and marginally higher flying dream life frequency (M: 3.40 ± 1.38 ; F: 2.95 ± 1.45 on the 1-5 scale;

$U(136) = 2572.5, p = .075$). No sex difference were observed for falling dream lifetime prevalence ($U(136) = 2291.5, p = .612$), or for dream recall frequency ($U(136) = 2268.0, p = .699$).

Table 3. Flying and Falling dreams self-estimated life prevalence

		VR cohort (N=136)				Wii-Fit cohort (N=35)			
		Flying dreams		Falling dreams		Flying dreams		Falling dreams	
		Subjects	Sex	Subjects	Sex	Subjects	Sex	Subjects	Sex
		# (%)	%F:%M	# (%)	%F:%M	# (%)	%F:%M	# (%)	%F:%M
1	Never	29 (21.3)	24:17	10 (7.4)	11:2	4 (11.4)	11:12	1 (2.9)	0:6
2	Once	16 (11.8)	15:6	8 (5.9)	4:10	2 (5.7)	6:6	1 (2.9)	0:6
3	2-3 times	28 (20.6)	21:19	29 (21.3)	21:21	3 (8.6)	17:0	3 (8.6)	6:12
4	4-10 times	35 (25.7)	20:35	31 (22.8)	23:23	8 (22.9)	22:24	14 (40.0)	50:29
5	11+ times	28 (20.6)	19:23	58 (42.6)	42:44	18 (51.4)	44:59	16 (45.7)	44:47

VR cohort: 84F, 52M; Wii Fit cohort: 18F, 17M.

In the Wii Fit cohort, flying and falling dreams were experienced at least once by 88.6% and 97.1% of participants respectively. Prevalence was higher for flying dreams in the Wii Fit than the VR cohort ($U(171) = 3229.0, p = .001$), but prevalence for falling dreams did not differ ($U(171) = 2703.5, p = .190$).

In the VR cohort, flying was the 10th most frequently reported typical theme on the TDQ (3%) and the 3rd earliest remembered typical theme (7.5%), while falling was the 3rd most frequent theme (8.9%) and the 2nd earliest (8.2%). Being chased or pursued, but not physically injured, was both the most frequent (15.6%) and earliest (19.4%) theme.

Gravity imagery frequency

VR task influence on flying dream frequency

Table 4 displays the absolute numbers and percentages of flying and other gravity dreams for Baseline (N = 473), Lab dreams (N = 85) and Post-lab dreams (N = 787). The VR task led to a 4-fold increase in flying dream prevalence (assisted and unassisted flying combined), i.e., a change from Baseline (1.7%) to Lab dreams (7.1%); flying dreams remained high in Post-Lab dreams (4.1%). Among the Baseline dreams, 6 depicted unassisted flying (1.3%) and 2 assisted flying (0.4%), resulting in a total of 8 dreams from 8 participants having either assisted or unassisted flying (1.7%). These baseline frequencies correspond very well to the mean frequency of 1.8% found in previous literature (see Table 1). After exposure to the VR task, awakenings from the

nap resulted in 6 participants reporting unassisted flying (7.1%) and none reporting assisted flying. In Post-lab dreams, 21 dreams from 19 participants contained unassisted flying (2.7%), four of which were reported at sleep-onset (hypnagogic imagery) on the night following the lab (Post+1). A further 15 contained assisted flying, resulting in a total of 32 Post-lab dreams from 30 participants having either assisted or unassisted flying (4.1%). While most of these flying dreams were reported by different participants, four participants had more than one flying dream: 2 of the 8 participants who had a flying dream at Baseline had a subsequent flying dream, i.e., one during the Lab ($N = 1$) and one at Post+8 ($N = 1$). One participant had 2 flying dreams after the Lab (assisted flying at Post+2 and unassisted flying at Post+10). Only one participant had more than one ($N = 3$) unassisted flying dream: one during the Lab, one at Post+1 and one at Post+10. On average, words related to flying (both assisted and unassisted) accounted for $38.0\% \pm 25.9\%$ (Min: 4.30%; Max: 100%) of the dream narrative (see Tables 5 and 7 for word counts); these percentages did not differ between Baseline ($43.4\% \pm 23.0\%$), Lab ($31.1\% \pm 18.7\%$) and Post-Lab ($39.1\% \pm 28.0\%$) flying dreams ($F(2,43) = 0.381, p = 0.686$).

Gravity imagery other than flying or floating, such as falling, vertigo, swimming, jumping or sliding, or gravity imagery characterizing another dream character, were present in 12.7% of Baseline dreams, 10.6% of Lab dreams and 15.9% of Post-lab dreams. The slight increase in gravity imagery in Post-lab dreams was not significant.

Frequencies before, during and after the laboratory visit

Within-subject changes in proportions of flying and gravity dreams were compared over Time (Baseline, Lab, Post-lab). A main effect of Time was found for unassisted flying, assisted flying and swimming. Unassisted flying was more frequent in Lab dreams (6/85; 7.1%) than in Baseline dreams (6/473; 1.3%) ($p = .006$), and in Post-lab dreams (17/787; 2.2%) ($p = .026$). Assisted flying was more frequent in Post-lab dreams (1.9%) than in Lab dreams (0%) ($p = .017$). When considering both assisted and unassisted flying together, flying was more frequent in Lab dreams than in Baseline dreams ($p = .019$). Floating imagery did not change over Time ($p = .475$), nor did other gravity categories with the exception of swimming, which was less frequent in Lab dreams (0%) than in Baseline (2.5%; $p = .028$) or Post-lab (3.8%; $p = .002$) dreams. Altogether, unassisted flying dreams were more frequent in Lab than in Baseline dreams, but other gravity imagery generally did not differ across time.

Table 4. Gravity themes in dreams reported before, during and after the laboratory visit

	Baseline (N=473)		Lab (N=85)		Post (N=787)		Linear Mixed Model		
	#	%	#	%	#	%	F	p	Post-hoc
Flying themes									
Flying unassisted	6	1.3	6	7.1	21	2.7	5.001	.007	Lab>Baseline**, Post†
Flying assisted	2	0.4	0	0	15	1.9	4.171	.016	Post>Lab*
Flying unassisted + assisted	8	1.7	6	7.1	32	4.1	3.806	.024	Lab>Baseline*
Floating, Lightness	8	1.7	3	3.5	22	2.8	0.746	.475	
Total Flying/Floating	16	3.4	9	10.6	52	6.6	4.262	.015	Lab>Baseline*
Gravity themes									
Falling, Losing Balance	13	2.7	5	5.9	34	4.3	1.574	.209	
Vertigo, Heights	30	6.3	4	4.7	52	6.6	0.306	.737	
Swimming	12	2.5	0	0	30	3.8	5.971	.003	Baseline*, Post**> Lab
Other (e.g., jumping, sliding)	18	3.8	2	2.4	41	5.2	1.170	.312	
Someone Else Gravity	17	3.6	2	2.4	32	4.1	0.462	.631	
Total Gravity	60	12.7	9	10.6	125	15.9	1.136	.323	
Total Flying+Gravity	66	14.0	13	15.3	146	18.6	0.882	.415	

Total Flying/Floating combines unassisted flying, assisted flying and floating categories; Total Gravity combines Falling, Vertigo, Swimming, Other, and Someone Else Gravity categories; Total Flying+Gravity combines Total Flying/Floating and Total Gravity. Categories are not exclusive, i.e., one dream could contain more than one gravity theme. Post-hoc tests were conducted using Bonferroni correction. * $p < 0.05$; ** $p < .01$; † $p < .1$

Day-by-day analyses

When examining Baseline and Post-lab days separately, linear mixed modelling revealed a clear day residue effect ($F(15, 1278) = 3.015, p < .0001$), i.e., an elevated proportion of unassisted flying dreams on Post+1, when it reached a peak frequency of $10.59\% \pm 30.95\%$ of all dreams (see Figure 2A). Flying dreams on that day were more frequent than on Baseline days (Mean: $1.27\% \pm 11.20\%$; all $p > .023$) or on Post-lab days +2 ($1.16\% \pm 10.78\%$), +4 ($0\% \pm 0\%$), +6 ($1.20\% \pm 10.98\%$), +7 ($0\% \pm 0\%$) and +8 ($0\% \pm 0\%$) (all $p < .008$). In contrast, no effect of Time was found for assisted flying ($F(15,1283) = 1.020, p = .432$) and floating dreams ($F(15,1270) = 0.856, p = .614$). The presence of any other gravity imagery also did not change Post-lab when considered altogether (Total Gravity) ($F(15,1256) = 1.144, p = .311$) or separately (all $p > .064$) (Figure 2B). However, using a more liberal approach without correcting for multiple comparisons reveals a trend for Total Gravity imagery to be higher on Post+9, compared with Baseline-1 ($p = .025$), and higher on Post+10 compared with Baseline-4, -2, -1 (all $p < .048$), Lab ($p = .022$), and Post+3, +5, +6 (all $p < .044$).

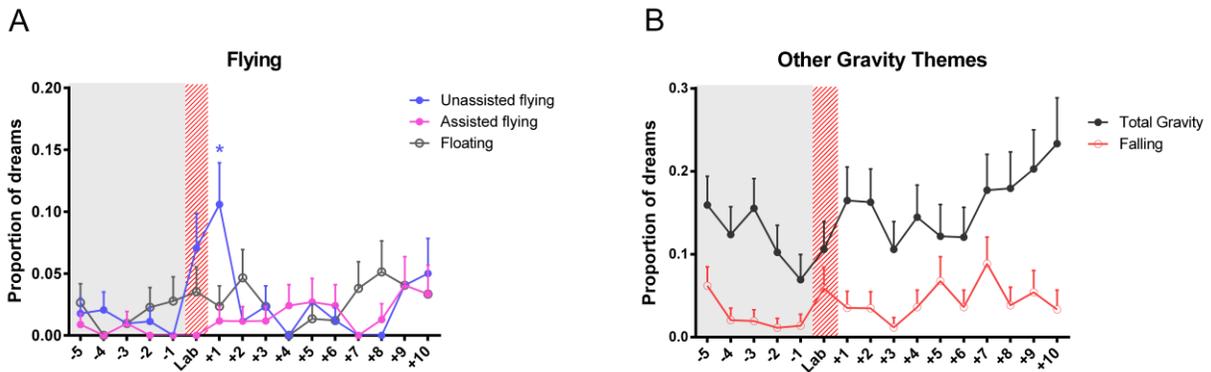


Figure 2. Proportion of flying, falling and gravity dreams over 15 days. Proportion of dreams containing (A) Flying (unassisted, assisted and floating) and (B) Falling and Total Gravity over 15 days (home journal) and following the laboratory nap (red region). Total Gravity combines Falling, Vertigo, Swimming, Other, and Someone Else Gravity categories. Region in light grey indicates Baseline dreams (before VR exposure). SEM error bars are displayed. In A, * indicates a greater proportion of unassisted flying dreams on Post+1 day than all Baseline days and than Post+2, +4, +6, +7, +8 days at $p < .05$. In B, no differences exceeded $p < .05$, but see text.

Comparison with a control dataset

Because the VR intervention influenced unassisted flying dreams but not other types of flying dreams, we compared the proportion of unassisted flying dreams from Baseline, Lab and all Post-Lab days between the two cohorts. Linear mixed modelling showed a marginally significant Cohort x Time interaction ($F(11,1304) = 1.756, p = .057$): the proportion of unassisted flying dreams was higher on Post+1 for the VR cohort ($10.59\% \pm 30.95\%$) than for the Wii Fit cohort ($0\% \pm 0\%$) ($p = .0003$) and marginally higher on the Lab day (VR: $7.06\% \pm 25.77\%$; Wii Fit: $2.44\% \pm 15.61\%$, $p = .093$) (see Figure 3). This effect was not due exclusively to hypnagogic flying episodes—which were only reported by the VR cohort—because when these were removed from the analysis a similar pattern emerged. In this case, the interaction did not reach significance ($p = .286$), the post-hoc comparison at day Post +1 was reduced slightly ($p = .028$), and the effect for Lab day was eliminated ($p = .179$). Excerpts from the Wii Fit cohort flying dreams are displayed in supplemental Table 1.

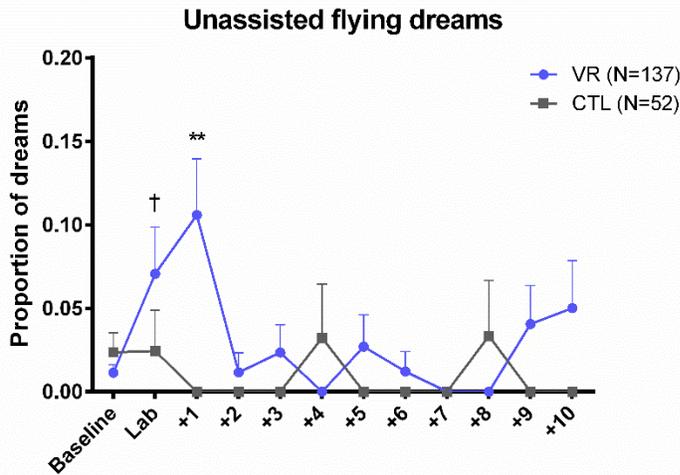


Figure 3. Comparison in the proportion of unassisted flying dreams between the VR and Wii Fit cohorts for Baseline, Lab and Post-Lab days. Significance level is indicated for Bonferroni-corrected post-hoc tests comparing the two cohorts on the proportion of unassisted flying. † $p < .01$, ** $p < .001$.

VR task influence on flying dream content

Table 5 shows excerpts of some flying dreams reported (assisted and unassisted) that contain references to the VR task, and some that do not. Dreams that relate to the task do so in many ways other than via vestibular sensations, including 1) direct *replays* of the VR task behaviors, 2) *visual elements* from the VR task environment, such as the green and red target *circles*, 3) references to the VR *gear*, VR *room*, the *lab* more generally or the literal idea of a *virtual reality*, 4) the unique *perspective* of videogame play, or 5) to *techniques* used to fly in the game (arm movements to navigate and control speed). Dreams related in some way to the VR task were predominant: 5 out of 6 Lab flying dreams (83%) and 25 out of 32 (78%) Post-Lab flying dreams showed such relationships. In contrast, 2 out of 8 Baseline flying dreams (25%) showed visual signs that could have been related to the VR task (presence of mountains in both cases). Direct replays of the game almost all occurred closely after VR exposure: once during the nap in the lab and five times during the following night (including two hypnagogic replays). Moreover, none occurred on later days. In contrast, the use of flying techniques seemingly “learned” during the VR task occurred extensively on days Post +9 and +10 (8 cases), with a single exception occurring earlier on day Post +5.

Table 5. Excerpts of flying dreams that are or are not related to the VR task

Subject # (Sex, age)	Time	Dream excerpts	Relation to VR	Lucidity		%WC
				A	C	
Flying dreams related to the VR task						
1 (M, 25) ^a	Lab N2	[...] <i>I remembered a moment when I was flying in the VR game</i>	Replay	3	1	13/48 (27.1%)
2 (F, 19) ^a	REM	[...] I think I was in the virtual universe in one of the scenes with black and white lines [...] I was flying . I think I was a trapeze artist, or I was seeing one, but I was only seeing the movement of the trapeze. We were at the circus. [...] I saw a lot of colors, a big multicolored tent and some kind of balls just like the ones in VR.	Visual	1	1	36/138 (26.1%)
3 (M, 23)	N2	[...] <i>Some moments when I had sensations of hovering, going down and falling through openings. From one opening to the other. Big wide spaces.</i> [...] Later I was in the laboratory, I am sitting on the ground in the VR room . Inside the rectangle.	Circles VR room	5	5	86/597 (14.4%)
4 (F, 22)	N2	[...] I was in the process of flying, with a paraglider, over a mountain and a body of water . There was no one other than me in this image.	Visual	5	1	56/100 (56.0%)
5 (F, 26)	Post+1 hypna- gogia	While falling asleep last night [...] I felt like I was gliding and I could see the mountains and sometimes some green glows like the circles in the game.	Visual Circles	1	1	33/296 (11.2)
6 (M,20)		While falling asleep I had a mental experience clearly related to the lab and VR. I had the sensation of gliding and having real control over my body on which direction I wanted to take. In short, it was just like a simulation of what was learned in the VR game.	Replay	1	1	50/81 (61.7%)
7 (M, 23)		Before completely falling asleep, I was feeling just like in the VR game. I felt like if I don't raise my arms, I will fall to the ground. And I felt like I was flying and meandering in the sky to fit my body into the circles that were there.	Replay	1	1	51/102 (50.0%)
8 (M, 26) *prelucid	Post +1	[...] I'm gliding at ground level near a mountain , I go back up, then down through a series of colored circles . Now I want to stop, so I put the controllers down on the ground . The person who's supervising the experiment comes running toward me, panicked. When I dropped the device, the microphone caught on the controllers, rubbed against the floor and the speakers sort of burned out. Realizing that I had damaged the equipment, I'm scared that I'll have to pay for it, so I try to take off the tube that is twisted around my arm to get out of the virtual reality and prove to myself that what just happened was just a dream. (At some point in the experience, I confounded the VR experience with the fact of dreaming). [...] Suddenly I have the impression of being paralyzed in my bed, not being able to take the machine off my arm. [...] On the [TV] screen, I am looking at something that looks like a green sphere that is also a nebula of data full of minuscule numbers.	Replay VR gear Dream as a virtual reality Visual	5	4	38/567 (6.7%)
9 (F, 21)		[...] in the process of doing all the different steps in the VR , first by rising freely above the far-away mountain, then the exercise of going through the circles.	Replay	1	3	44/91 (48.4%)

10 (F, 25)		I dreamed about the flight simulation I did yesterday in the laboratory. I was feeling exactly the same sensations I had in the virtual reality game.	Replay	2	1	33/201 (16.4%)
1 (M, 25) ^a * <i>lucid</i>		[...] At some point in my dream with enough mental effort I was able to float/fly; I was a bit conscious of being in a dream. At the beginning of my dream I'm being chased by something and I'm moving fast through the world by running and flying over frozen multicolor plains.	Visual	4	4	77/244 (31.6%)
11 (M, 27)	Post+2	I am in a white tunnel going downward. I'm not walking or running. I'm moving in the air. Like I was flying but I don't feel any wind, or any gravity... [...] I have to go through a wall. I cross through the wall and find myself in an enormous cube, the environment is really strange, the cube is close on all sides, but I can go through its wall. [...] I go down the first floor and find myself in another enormous cube, similar to the first one but the environment is completely different. I keep going down, I'm flying or gliding this whole time. [...] I go back up, still flying, until I reach the room where I was in the first place. When I'm going back up I'm flying straight through 4 or 5 cubes.	Circles Visual	1	1	178/486 (36.6%)
12 (F, 23) ^a		I remember roaming the mountains , without really climbing up, like I was not myself at that time but a camera or a drone [...].	Visual VR gear	1	1	54/823 (6.6%)
13 (M, 28) * <i>lucid</i>	Post+5	[...] I jumped and I succeeded to glide and float slowly over people, to sit down just next to my family, between them and Bill Clinton. [...] For what seemed like 15 minutes, I found myself in a completely lucid and extended dream. I was then in a crowded mall of about 5 stories and with a sublime architecture. I succeed in flying away and travelling through a vertical space. [...] I was capable of giving myself some hypnotic suggestions (with a snap of my finger) to stay within the dream (during the dream) and the mall regained its clarity and all its beautiful structure. I even was able to test the flight mechanisms that I acquired during the virtual reality in the laboratory when I had a little bit more difficulty landing on the third level of the mall. During this dream, I was very conscious of the intensity of the kinesthetic hallucinations I was feeling through my whole body , to a point where I got scared that the muscular atonia was not fully there and that I would wake up my parents or hurt myself outside the dream.	Technique	9	9	170/495 (34.3%)
14 (F, 19)	Post +6	[...] The setting was somewhere high, where you could look down and see lush green mountains similar to the ones in Asia. It may have resembled the VR simulation at the dream laboratory. [...] At one point I also remember flying or soaring and then landing among sleeping people.	Visual	1	1	48/163 † (29.4%)
15 (F, 26)	Post +9	[...] When I'm completely on top, it's as if the [wood] piece on which I was standing was "taken by an invisible crane" because the piece [of wood] and I were flying from the ceiling of the immense room to its floor rapidly but without any abrupt motion. I got scared I would burst my body on the ground but everything went very smoothly, I started flying, there was no crane. [...] I flew in an easy and skilful way. I was not controlling my flight though. The landing was very soft and the flight was done a little bit at the same angle to the ground as in the VR game, not directly perpendicular to the ground.	Technique	1	3	84/347 (24.2%)

16 (F, 22)		I'm thinking about the questionnaire that I have to fill out for the Dream lab and I start to glide like in the game.	Lab Technique	1	1	23/336 (6.8%)
17 (M, 31)		I can fly with an electrical gadget. It consists of a small, square, chrome metal box [...] The box powers one or two ridiculously small propellers, about ½ inch, red, positioned in front. A small red push-button on top applies power to the propellers. When they turn, I can control the box with my 2 hands and fly away. I flew away over a forest of medium-size buildings (no more than 50 floors I would say), their bottom covered with a red-orange mist at sunset. [...] Once I arrive on top of the mountain , I see wolves in the forest. [...] My vision from above is like what one can have in a 3D isometric video game.	Technique VR gear Visual Perspective	1	6	322/997 (32.3%)
18 (M, 23)		[...] Suddenly I realized that I couldn't properly escape with the parachute, so I made myself grow some paraglider wings (I could control my propulsion as if I was Superman – incredible). [...] It's raining and I have a clear image of myself, as a spectator, looking at myself fly in the rain. [...] When I was flying, I could move like in the virtual reality game, by controlling the weightlessness, the descents through emptiness, the feeling of flying.	Technique	1	8	77/201 (38.3%)
12 (F, 23) ^a	Post +10	[...] I gather speed to jump out of the water and I glide in the air for a few seconds, with my arms open , over my grandma, then I dive toward her.	Technique	1	1	58/231 (25.1%)
1 (M, 25) ^a	*lucid	Oh my god, my first lucid dream!! [...] First I succeeded to make myself float a little, then once I realized that it worked, that I had CONTROL, I put my hands just like Iron Man at my sides, I imagined myself flying really fast and that's the first time that I succeeded to ALTER something in this lucid dream. But it was INCREDIBLE, I heard a big BOOM and a constant noise as if I had plane propellers at the end of my arms, and I ACCELERATED so fast I couldn't believe it, I screamed with joy as loud as I could and I really had the impression of emptying my lungs, I actually asked myself if I was waking up my roommates in my apartment (because I often act out my dreams) but the quantity of detail of PHYSICAL SENSATIONS that I felt from flying, the intense acceleration, the wind and at the same time to be able to see all these details in this nice city from the future [...] I flew straight outside (upwards, passing over water the whole time), going above the river and bridges , and at the end I decided to see if I could do a barrel roll like a plane by going straight upward and coming back, and it worked perfectly, and I came back to where I came from and that's when I had an overview of the city, water, the bright green trees and again I could feel the speed and the sound of wind and vibrations all over my body. [...] being able to fly, to have to think about the way I wanted to control my flight, my speed and my direction in the dream. At first it was like Iron Man, but after I think it became like in the VR simulation, like Superman, I remember feeling like I had to stretch as much as possible to have that little notch of extra speed when flying upward.	Technique	9	9	453/2369 (19.1%)
19 (F, 27)		[...] There were marine specimens that were swimming (or floating) on the other side of the window (outside in the hallway). It was really dark, but the marine specimens were glowing. [...] Each time I controlled a specimen, it	Technique	1	9	41/130 (31.5%)

		was as if I was just behind it and it was an extension of me. I could go really really fast. The way I was controlling the specimen was identical to the VR gameplay tested in the laboratory, i.e., that I had the impression of flying and I had to avoid obstacles with great speed.				
Flying dreams unrelated to the VR task						
20 (M,25)	Baseline -5	I remember having multiple fights during my dreams, and the between-combat times were spent trying to find the hidden spot of the bad guy who held my cat, by flying in the middle of this environment that I don't remember much but that looked like a city or a rural place with few residents. [...] Often we had the sensation of flying toward that place and then we would suddenly find ourselves there , without really disrupting the narrative.	-	7	6	81/219 (37.0%)
2 (F, 19) ^a		[Some friends from high school] decided to build a flying boat. [...] I think we were in space, we were all scared I don't know why.	-	7	4	35/15 (23.2%)
21 (M, 27)	Baseline -4	I was outside, it was dark and an exotic place [...] my dog was moving on my bed. I felt it in my dream. I felt it while I was flying in the sky of this world where I was. I woke up for a few seconds.	-	9	1	51/500 (10.2%)
22 (F, 30)	Baseline -3	[...] All the boats had a cloth that covered them. For winter. We were busy trying to take them out of the water. Then I floated rapidly over a canal to verify which way it was entering the river. It ended on a beach. I also saw, from very high up, groups of people entering a castle two by two.	-	1	1	71/146 (48.6%)
23 (M, 22)	Lab REM	[...] On two clear occasions I flew in a clumsy way. The first time it was at the end of the road ending with a car. The second, when I was going to meet the man who pushed someone in a wheelchair over a bridge. [...] we were all hovering. Sometimes we were walking but otherwise we were hovering over the sidewalk.	-	3	2	41/355 (11.5%)
24 (F, 33)	Post+1	[...] I saw a house (I was outside) and in each window there were women dancing and singing like in a party from the 20s. In this street I was flying and I put some thick pink macramé ropes to decorate the poles.	-	1	1	54/307 (17.6%)
25 (F, 20)	Post+3	[...] I transform completely into a dog...I was learning with the other person how to catch fish [...] she shows me how to do it and she's doing like the seagulls [...] i.e., by swiping the water and by jumping feet first when we see a fish. I'm practicing too but I have trouble flying, it's complicated, and the sea is black and I can't distinguish the fish in the sea before I pass by them.	-	1	1	100/231 (43.3%)
26 (M, 20)	Post+4	[...] in a type of flying car because we were looking for hidden treasure.	-	5	3	40/68 (58.8%)
27 (F, 35)	Post+5	I am in a hot-air balloon and in the sky I plunge into the air and am able to fly	-	-	-	23/23 (100%)
28 (M, 27)	Post+6	I don't remember well, just the fact that I was flying, with a jet-pack or a small plane.	-	1	1	16/16 (100%)

A: Lucid-Awareness; C: Lucid-Control; %WC: #Words Related to Flying/Total Word Count (%); N2: awakened from stage 2; REM: awakened from REM sleep. **lucid*: explicit mention of being aware of the dream state; **prelucid*: questioning the dream state without complete self-awareness. Dream excerpts were selected and translated from French by the authors and key passages showing references to the VR task were put in bold. Details added by participants about whether and how their dreams related to the VR task are put in *italics*. Lucid-Control and Lucid-Awareness are self-reported measures by the participants on a 1-9 scale. Word Count of the original dream report was calculated before translation. †Original dream in English. ^aThe subject has more than one flying dream displayed in the table.

Participant factors

Stage of sleep upon awakening

Out of the 6 unassisted flying dreams recalled in the lab, 2 were from REM awakenings (out of 65 REM dreams: 3.1%) and 4 from NREM stage N2 awakenings (out of 20 NREM dreams: 20%) ($\chi^2 = 4.346$, $p = .037$, 2-tailed, Yates corrected); of the latter, one had reached REM sleep earlier during the nap and 3 had not. The total number of words for these flying dreams did not differ whether participants were awakened from REM (234.0 ± 135.8) or NREM sleep (209 ± 260.6), $U(6) = 2.0$, $p = .533$); or whether they had any REM sleep during the nap (355.0 ± 230.5) or none at all (79.7 ± 38.7), $t(4) = 2.04$, $p = .111$).

Sex

A linear mixed model revealed no Sex x Time interaction ($F(25,1228) = 0.364$, $p = .998$) for unassisted flying. However, overall women were marginally less likely than men to report at least one unassisted flying dream (F: 15/85, 17.6%; M: 16/52, 30.8%; $\chi^2 = 2.823$, $p = .099$). This difference was apparent at Baseline (F:1/85, 1.17%; M: 5/52, 9.62%; $\chi^2 = 5.486$, $p = .019$), but not during the nap (F:3/85, 3.53%; M: 3/52, 5.77%; $\chi^2 = 0.386$, $p = .534$) or Post-lab (F:11/85, 12.94%; M = 8/52; 15.38%; $\chi^2 = 0.161$, $p = .688$). For women, the change from Baseline to Post-lab was significant ($\chi^2 = 4.51$, $p = .034$, 2-tailed, Yates corrected) but the change from Baseline to Lab was not ($\chi^2 = 0.26$, $p = .613$). For men, there were no differences between Baseline and either Post-lab ($\chi^2 = 0.09$, $p = .762$) or Lab ($\chi^2 = 0.14$, $p = .713$).

Prior experience with flying dreams

Participants who experienced at least one unassisted flying dream during the study (N = 31) gave higher retrospective estimates of flying dream frequency ($U(136) = 2161.0$, $p = .005$) than did participants who did not (N = 105). Accordingly, participants who reported having experienced flying dreams at least once before the study (N = 107) were more likely to experience an unassisted flying dream during the study (30/107; 28.0%) than were participants who did not (N = 29) (1/29; 3.5%) ($\chi^2 = 7.839$, $p = .005$). No flying-naïve participants reported either flying or floating dreams at Baseline whereas 6 flying-experienced participants did. During the laboratory nap, one flying-naïve participant had a dream of floating; at home, one participant had hypnagogic flying sensations (Post+1), one had a dream of flying while on a bird (Post+4) and 4 others had

one or more floating dreams on various Post-lab days. Flying-naive participants increased the occurrence of dreams containing gravity content (other than flying or floating) from Baseline (2.3%; 2/89) to Post-lab days (10.6% 18/170) ($\chi^2 = 5.704$, $p = .017$) and marginally increased dreams containing flying or floating imagery from 0% at Baseline (0/89) to 4.1% Post-lab (7/170) ($\chi^2 = 3.767$, $p = .052$). In contrast, flying-experienced participants did not significantly increase gravity imagery from Baseline (15.3%; 58/379) to Post-lab (17.5%; 107/612) ($\chi^2 = 0.802$, $p = .371$), but increased flying or floating imagery from Baseline (4.2%; 16/379) to Post-Lab (7.4%; 45/612) ($\chi^2 = 3.973$, $p = .046$).

Prior experience with lucid dreaming

Participants who experienced at least one unassisted flying dream during the study gave higher retrospective estimates of lucid dream frequency ($U(135) = 2019.0$, $p = .030$). Furthermore, self-reported, lifetime lucid dreaming frequency was positively correlated with lifetime flying dream frequency ($r_s(133) = 0.306$, $p = .0003$), even after controlling for monthly dream recall frequency ($r_s(132) = .277$, $p = .001$). In contrast, lucid dream frequency was not correlated with falling dream frequency ($r_s(133) = 0.074$, $p = .396$; corrected for dream recall: $r_s(132) = 0.042$, $p = .626$), suggesting a specific association of lucidity with flying dreams rather than vestibular imagery more generally.

Immersion, presence and cybersickness

We investigated whether trait (Immersion Tendency Questionnaire – ITQ) and state (Presence Questionnaire – PQ) measures of immersion, as well as post-VR cybersickness (SSQ), were related to flying dream frequencies and self-reported dream flying sensations. First, to describe relationships among these measures of VR immersion, spearman correlations were calculated. ITQ was marginally correlated with cybersickness ($r_s = 0.150$, $p = .081$), but not with sense of presence ($r_s = 0.117$, $p = .175$), while sense of presence was negatively correlated ($r_s = -0.174$, $p = .042$) with cybersickness. These mild correlations indicate that the measures reflect largely different constructs, but also corroborates the finding that cybersickness is inversely related to sense of presence (Weech et al., 2019).

Average scores on ITQ (1-7 scale), PQ (1-7 scale) and SSQ (1-4 scale) were split at median values to create Low and High groups on these measures: Low-ITQ (3.43 ± 0.43 , $N = 69$), High-ITQ (4.66 ± 0.45 , $N = 68$), Low-PQ (4.58 ± 0.38 , $N = 65$), High-PQ (5.37 ± 0.25 , $N = 72$), Low-SSQ (1.11 ± 0.06 , $N = 68$), High-SSQ (1.46 ± 0.215 , $N = 69$).

Because the effect of VR on flying was specific to Lab and Post+1 dreams, we focused analyses on these 3 time points. Linear mixed models of unassisted flying frequencies showed no interaction between Time (Baseline, Lab, Post+1) and either ITQ ($F(2,220) = .257, p = .774$), PQ ($F(2,220) = 0.542, p = .582$), or SSQ ($F(2,221) = 0.189, p = .828$). In contrast, linear mixed models of self-reported flying sensations showed: 1) a 2-way interaction between ITQ (Low vs High) and Time (Baseline, Lab-nap, Post +1) ($F(2,225) = 3.370, p = .036$), with High-ITQ participants rating flying sensations as marginally higher during the nap ($p = .094$), and marginally lower on day Post+1 ($p = .082$) compared with Low-ITQ participants (see Figure 4A); 2) no PQ x Time interaction ($F(2,225) = 0.262, p = .770$), (Figure 4B); 3) a marginal SSQ x Time interaction ($F(2,223) = 2.606, p = .076$) with flying sensations being rated as lower on day Post+1 for High-SSQ than for Low-SSQ participants ($p = .008$) (Figure 4C).

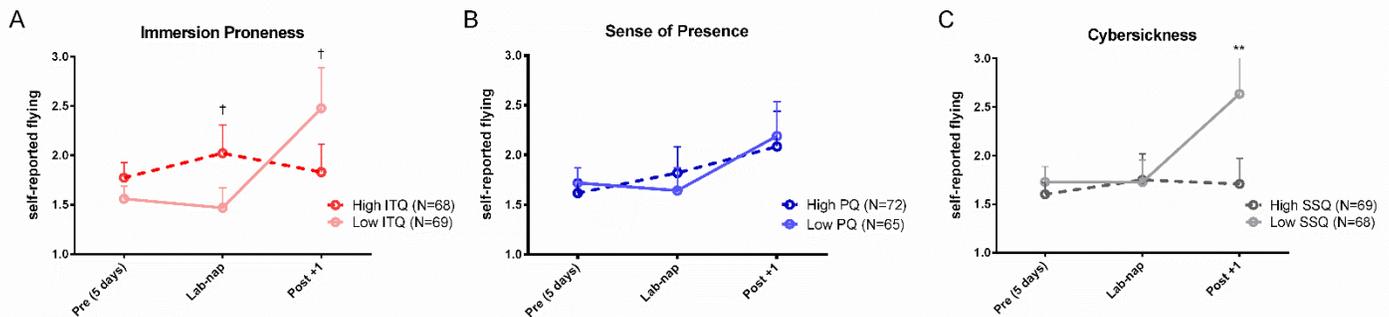


Figure 4. Self-reported flying sensations in relation to immersion, sense of presence and cybersickness.

Self-reported flying sensations (1-9 scale) for participants Low (solid lines) and High (dotted lines) on: (A) immersion proneness (ITQ), (B) sense of presence (PQ) and (C) cybersickness (SSQ), for Baseline, Lab and Post+1 days. SEM error bars are displayed. † $p < .1$, ** $p < .001$.

Lastly, we verified whether the VR task was successful in inducing a strong sense of motion through the environment: the average rating on the question “*how compelling was your sense of moving around in VR*” from the PQ questionnaire was high (Mean out of 7: 5.68 ± 1.24). An additional question probing participants’ motivation during the VR task showed that it was also high (Mean out of 7: 6.23 ± 1.13).

Together, the previous findings suggest a Baseline sex difference in flying dreams, but one that does not persist after VR exposure. They also indicate that unassisted flying dreams following VR exposure were mostly—but not exclusively—experienced by participants who had prior

experiences with either flying or lucidity in their dreams. Moreover, while measures of VR immersion were not predictive of flying dream frequencies, Immersion proneness and cybersickness were nonetheless associated with subjective levels of flying sensation in Lab and Post+1 dreams.

Exploratory investigation of flying dream attributes

Qualitative changes of flying dreams across time

Table 6 shows comparisons between dreams with and without unassisted flying on different dream attributes (kinesthetic, lucidity, emotions and vividness).

Table 6. Self-reported kinesthetic sensations, lucidity attributes, emotions and dream clarity for dreams with and without unassisted flying

Scale 1-9	Baseline			Post-Lab		
	Without (N=17)	With (N=6)	U test <i>p</i>	Without (N=93)	With (N=17)	U test <i>p</i>
Flying/Floating	1.47 (1.13)	7.33 (1.97)	<.001	1.61 (1.73)	7.19 (1.94)	<.001
Falling	1.59 (1.18)	4.00 (3.03)	.062 [†]	1.30 (1.14)	3.56 (3.37)	<.001
Losing control	2.53 (2.32)	4.17 (3.37)	.286	1.47 (1.60)	2.00 (1.59)	.014
Fluid movement	5.24 (2.84)	8.00 (1.67)	.030	3.51 (2.67)	5.44 (2.66)	.007
Sense of direction	3.65 (3.30)	4.33 (3.56)	.609	2.78 (2.34)	4.13 (3.24)	.086 [†]
Perspective	4.41 (3.08)	3.00 (3.35)	.286	2.27 (1.80)	2.29 (1.76)	.978
Lucid-Awareness	4.41 (3.22)	5.83 (3.25)	.431	1.80 (1.88)	2.63 (2.78)	.173
Lucid-Control	2.94 (2.51)	3.67 (3.20)	.658	1.63 (1.57)	3.56 (3.29)	.003
Positivity	4.47 (2.67)	6.17 (2.32)	.201	3.27 (2.24)	5.41 (2.40)	.002
Negativity	4.53 (2.81)	4.00 (3.10)	.658	3.92 (2.60)	3.41 (2.21)	.532
Fear	3.76 (2.46)	3.67 (3.20)	.865	2.11 (1.81)	3.18 (2.13)	.006
Clarity of recall	6.33 (2.52)	7.67 (1.75)	.310	6.41 (2.18)	7.88 (1.90)	.009
Visual Details	7.00 (2.42)	7.50 (2.74)	.919	8.18 (2.19)	7.19 (1.94)	.076 [†]

Participants reported at least 1 unassisted flying dream each (Baseline: N = 6; Post-Lab: N = 15).

U test: Mann-Whitney test for Independent samples. Significant differences at $\alpha = 0.05$ are shown in bold. [†] $p < .10$

These comparisons were done separately for Baseline and Post-lab dreams. Only non-hypnagogic flying dreams were considered and only participants who reported at least one unassisted flying dream were included (Baseline: 6 flying dreams from 6 participants; Post-lab: 17 flying dreams from 15 participants). Before VR exposure (Baseline), flying dreams were higher than non-flying dreams on flying sensations ($p < .001$) and fluid movements ($p = .030$) and marginally higher on falling sensations ($p = .062$), but were not different on any other attributes (all $p > .201$). Following VR exposure (Post-lab), flying dreams were higher on all kinesthetic measures (all $p < .014$), Lucid-Control ($p = .003$), Positivity ($p = .002$), Fear ($p = .006$) and Clarity of recall ($p = .009$) and marginally higher on Sense of direction ($p = .086$) and Visual details ($p = .076$). In sum, while Baseline and Post-lab flying dreams shared some differences when compared with non-flying dreams, only after the lab experience were they associated with higher sense of Losing control and Falling, as well as higher Lucid-Control, strong emotions (both Fear and Positivity) and Clarity.

Assisted flying dreams

A total of 17 dream reports (2 Baseline, 15 Post-lab) contained assisted flying episodes. Five of the Post-lab dreams evolved into unassisted flying episodes later in the dream narrative. The different supports used to fly in these dreams were varied and creative, e.g.: Baseline: space boat (N = 1), kite (N = 1); Post-lab: Flying tent (N = 1), flying car (N = 1), open plane (N = 1), flying by holding a rope (N = 2), hot-air balloon (N = 1), riding a bird (N = 1), jet-pack (N = 1), through the lens of a drone (N = 1), on a piece of floating wood (N = 1), with aircraft engines in their hands (N = 1), parachute becoming wings (N = 1), balloons (N = 1), small electrical gadget with propellers (N = 1) and helium life jackets (N = 1) (see Table 5, section 3.2.2 and Table 7, section 3.4.3) for excerpts of some of these dreams).

We compared unassisted (N = 29) and assisted (N = 13) flying dreams on the attributes displayed in Table 6 and found no significant differences between them (Mann Whitney U test, all $p > .087$).

Graded relationships with lucidity and emotions

We performed correlations for repeated measures to further assess whether the self-reported level of flying sensations was associated with higher lucidity (Lucid-Control, Lucid-Awareness) and emotions (Positivity, Fear) overall (including Lab dreams), or separately for Baseline and Post-Lab home dreams. Only dreams in which participants reported having some (>1 out of 9) flying sensations were included in the correlations to avoid correlation skew (overall: 187 dreams from 97 subjects; Baseline: 39 dreams from 49 subjects; Post-lab: 95 dreams from 80 subjects).

Overall, Lucid-Control was related with levels of flying in dreams ($r(187) = 0.236, p = 0.001$). When looking separately at Baseline and Post-lab dreams, the correlations remained significant for Post-lab dreams ($r(95) = 0.322, p = 0.0013$), but not for Baseline dreams ($r(39) = 0.111, p = .488$). In contrast, Lucid-Awareness was not related with levels of flying sensations (overall: $r(187) = 0.047, p = .52$; Baseline: $r(39) = 0.007, p = .967$, Post-lab: $r(95) = 0.082, p = 0.423$). Positivity was overall positively correlated with flying sensations ($r(187) = 0.176, p = .015$). This correlation was significant for Post-lab dreams ($r(95) = 0.229, p = .024$) but not for Baseline dreams ($r(39) = 0.178, p = 0.266$). Fear was also positively correlated with flying sensations overall ($r(187) = 0.168, p = 0.021$) but not when assessing Baseline ($r(39) = 0.188, p = 0.239$) or Post-lab dreams ($r(95) = 0.102, p = 0.319$) separately. Moreover, within dreams with a minimum of flying sensations (not null), Lucid-Control was correlated with Positivity ($r(187) = 0.317, p < .001$), but not with Fear ($r(187) = .010, p = 0.163$).

Co-occurrence of flying and lucidity

A total of 4 flying dreams were also partly lucid (on days Baseline-2, Post+1, Post+5 and Post+10) (see Table 5, section 3.2.2 and Table 7, section 3.4.3, indicated by the mention “**lucid**”) and were reported by participants who had previously experienced both lucid (all > 2/yr) and flying dreams (all > 2/lifetime). We further investigated whether flying or lucidity came first. In three cases, fully controlled unassisted flying occurred after the dreamer became conscious of being in a dream. However, in 3 cases vivid gravity imagery—including some flying sensations—were already present before the lucidity occurred, e.g., magical power of levitation (Baseline-2), driving near a precipice then flying and landing amongst other people (Post+5) and fear of falling from a balcony that was falling apart (Post+10). In the 4th case (Post+1), it was unclear from the report whether lucidity, flying or gravity imagery occurred first. One flying dream on Post+1 was *prelucid*, i.e., the dreamer questioned the dream state without full realization and awareness of being dreaming. Interestingly, the dreamer, after replaying the flight simulation in their dream, thought of putting an end to the VR game as a way of “waking up” from their dream.

Relationship with falling

Self-reported flying or floating sensations were highly correlated with falling sensations within a same dream (overall: $r(1323) = 0.448, p < .00001$; Baseline: $r(380) = 0.471, p < .00001$; Post-lab: $r(714) = 0.418, p < .00001$) and almost a quarter of unassisted flying dreams (7 out of 29; 24.1%) also contained some falling elements in them. Furthermore, no relationships were found between self-reported, non-zero, falling sensation ratings and Lucid-Control ($r(135) = -0.026, p = .761$),

Lucid-Awareness ($r(135) = -0.047, p = .587$), Positivity ($r(135) = 0.08, p = .340$) and Fear ($r(135) = 0.128, p = .137$) ratings.

Emotional reactions to flying dreams

Because flying sensations were overall positively correlated with both positive and fearful emotions within a single dream, we investigated whether the expression of strong emotions occurred because of flying itself, or whether flying emerged from a general emotional background (e.g., escape from a fearful situation). Table 7 displays excerpts from dreams in which assisted or unassisted flying occurred and in which emotional reactions to the flying were expressed (N = 15 out of 46 assisted or unassisted dreams). Six dreams (2 unassisted, 4 assisted) contained fear, e.g., fear of crashing, vertigo or discomfort; 3 dreams depicted flying as a way to escape from a situation, e.g., a nasty intelligent spider, a dinosaur or rising water. In contrast, in 4 dreams flying produced positive emotions such as enjoying bodily sensations or playfulness. Two dreams included both fearful and positive emotions: in one, the dreamer felt both vertigo and euphoria and in the other the pain from an unsuccessful flying attempt was followed by a fully lucid flying dream that merited “screaming with joy”.

In sum, of the dreams examined which expressed emotions in proximity to flying, 80% of emotions stemmed from the flying (40% fear, 27% positivity, 13% both), while in the remainder (20%) a threatening situation seemed to precede or trigger the flying.

Table 7. Flying dream excerpts in which emotional reactions are fearful, positive, or mixed

#Subject (Sex, Age)	Time	Dream excerpts	Emotions		Lucidity		%WC
			P	F	A	C	
Fear caused by flying							
29 (M, 27)	Baseline -5	[...] I had an impression of flying and seeing landscapes and cities appearing before my eyes. [...] I felt a light anxiety at this moment and had the impression of falling or sinking to the ground.	6	2	6	2	46/122 (37.7%)
30 (M, 22)	Baseline -4	[...] However, the Earth gravitational field pulled me down toward it and I was racing straight toward New Zealand. I could see the Australian continent getting closer with dangerous speed . [...] I made great effort to propel myself toward space and fight against my entrance in the atmosphere . I succeeded and I got really scared I would crash on the ground.	7	9	3	3	119/187 (63.3%)
31 (M, 20)	Post +6	[...] We put on the life jackets and threw ourselves into the void , about 150 meters high. Being held by our life jackets, that were directing us toward an unknown destination. I am panicking. I have vertigo! And several times we	2	5	1	1	121/193 (62.7%)

		almost crashed into the roofs of really tall buildings. I was concentrating on hanging on to the jacket with all my strength. If I let go of it, I would simply die!				
15 (F, 26)	Post +9	[...] the piece [of wood] and I were flying from the ceiling of the immense room to its floor rapidly but without any abrupt motion. I got scared I would burst my body on the ground but everything went very smoothly , I started flying, there was no crane. [...] <i>I flew, in an easy and skilful way. I was not controlling my flight though.</i>	6	8	1 3	84/347 (24.2%)
17(M, 31)		I can fly with an electrical gadget. [...] The battery is draining and I'm a bit scared I'll get to ground level too fast. Also, I can't use my hands for anything else than holding the device very tightly. Once I arrive on top of the mountain, I see wolves in the forest. It's not a good place to do an emergency landing. I'm scared I'll crash amongst the wolves who, in these autumn times, seem to show their fangs because of this fresh air that makes one hungrier. But actually, the opposite of what I feared happened: I gained too much altitude, carried by the rising winds. [...]	8	4	1 6	322/997 (32.3%)
32 (F, 27)	Post +10	[...] I was really scared of the plane, very unpleasant sensations of open air flight.	8	9	1 1	54/54 (100%)
Flying to escape						
1 (M, 25) ^a	Post +1)	[...] I was being chased by something , and I'm moving fast through the world by running and flying over frozen multicolor plains. [...] The spider is conscious and intelligent, and it tries to catch me and take control of my body. I succeed in escaping from it by "forcing" myself to float toward the ceiling of the room.	3	3	4 4	77/244 31.6%
33 (F, 30)	Post +8	In a tent with my boyfriend and the tent could fly. We had to align ourselves with the wind, a little bit like a kite. We mastered pretty well the technique. [...] We were scared that the water would go up in the tent so we flew away again. [...] We had to pass over a city and we were a little more stressed out because there was a law that prevented us from landing and there was only a little wind.	5	2	1 4	89/102 (87.3%)
18 (M, 23)	Post +9	[...] I was escaping from the dinosaur and I jumped into the void with a parachute [...] Suddenly I realized that I couldn't properly escape with the parachute, so I made myself grow some paraglider wings (I could control my propulsion as if I was Superman – incredible).	7	8	1 8	77/201 (38.3%)
Positivity caused by flying						
34 (F, 20)	Baseline -3	[...] I held the kite in its center and I flew away with it! Luckily I was not carried away by the wind because dad was still holding the rope of the kite. It was a really nice sensation!! I loved flying.	6	5	1 1	61/228 (26.8%)
35 (M, 22)	Baseline -2	[...] instead of taking the big stairs to go up, I took one of the potions from the business named "Galdur" that allowed me to levitate all the way to the upper offices (the feeling of levitation was very intense and positive and the vertigo was welcomed). [...] I take full control and realize it's a dream. I run to the	9	1	9 9	160/261 (61.3%)
<i>*lucid</i>						

		office to take advantage of it , take one of the potions for which I know the effect (flying), drink it, then jump out the window [...] the feeling of flying is so intense that I wake up gradually.					
36 (F, 25)	Post +3	I was having fun hanging on to a rope that made me float.	4	1	1	1	21/483 (4.3%)
37 (F, 20)	Post +5	[...] At some point I hung from a rope and I started flying; it was extraordinary!!!!	7	2	1	1	19/68 (27.9%)
Both positivity and fear							
38 (M, 21)	Post +3	[...] Suddenly, the [Montreal metro] started to fly up in the air and all the passengers started to float. At this moment, I felt like a bird, having the ability to fly. <i>The sensations that I felt during my [VR] participation and my dream were similar, i.e., being scared of the void but at the same time euphoric to have the ability to fly.</i>	7	4	3	1	31/45 (68.9%)
1 (M, 25) ^a	Post +10	[...] I tried to fly [...] my first attempt to fly didn't go super well. I jumped as high as I could but I immediately felt the effect of gravity on my body and I fell flat on my face, and it really hurt. [...]	9	4	9	9	453/236 9 (19.1%)
		<i>*lucid</i> First I succeeded in making myself float a little, then once I realized that it worked, that I had CONTROL, I put my hands just like Iron Man at my sides, I imagined myself flying really fast and that's the first time that I succeeded to ALTER something in this lucid dream. But it was INCREDIBLE , I heard a big BOOM and a constant noise as if I had plane propellers at the end of my arms, and I ACCELERATED so fast I couldn't believe it, I screamed with joy as loud as I could and I really had the impression of emptying my lungs					

P: Positivity; F: Fear; A: Lucid-Awareness; C: Lucid-Control; %WC: #Words Related to Flying/Total Word Count (%). **lucid*: explicit mention of being aware of the dream state. Dream excerpts were selected and translated from French by the authors. Passages showing emotional reactions are in **bold**. Details provided by participants about how their dream related to the VR task are in *italics*. Added contextual information is in brackets []. Positivity, Fear, Lucid-Control and Lucid-Awareness are self-report measures (1-9 scale). Word Count of the original dream report was calculated before translation.

^aParticipant has more than one flying dream displayed in the table.

Discussion

Successful induction of dream-flying

Our two main study hypotheses are supported in several respects and our third, exploratory, objective produced intriguing new findings concerning flying dream content. First, the VR task successfully increased the likelihood that participants would experience flying imagery both during the laboratory nap and on the following night. The frequency of unassisted flying showed a 5-fold increase from 1.3% at baseline to 7.1% during the nap and an 8-fold increase to 10.6% on the following night. However, the VR task did not affect other gravity themes such as falling,

swimming, vertigo or jumping more generally, suggesting that its effects were relatively specific to flying dream imagery. The specificity of the VR influence was further indicated in that comparisons with a control cohort exposed to a different type of vestibular-related video simulation, the Wii Fit, showed no change in unassisted flying dream frequency from baseline (2.4%) to the nap (2.4%) and showed a decrease (0%) on the following night. Moreover, qualitative analyses of dream content suggest that the VR task was instrumental in increasing such experiences in that Post-lab flying dreams showed a clear incorporation of the VR environment (mountains, colored circles, etc.), technology (controllers, VR room) and gameplay (use of VR flying techniques) into the narratives of the dreams. Such VR-specific incorporation was present not only as a day residue effect, but also occurred up to 10 days after the experience, suggesting that the experimental intervention had persisting effects on the occurrence of flying dreams.

Second, various factors differentially modulated the frequency or intensity of flying dreams: flying dreams were more likely to occur in participants with prior flying or lucid dream experiences; women were less likely to have flying dreams at Baseline, but increased their frequency Post-Lab; and proneness to virtual immersion and subjective levels of presence or cybersickness were associated with changes in flying sensations in dreams, but not with flying dream frequency. Although participants high and low in a general proneness to immersion did not differ in self-reported flying sensations at Baseline, those with a higher proneness to immersion had marginally higher flying sensation scores during Lab dreams while those with lower proneness had higher scores only in Post+1 dreams. Similar to the latter finding, participants who reported low post-VR cybersickness had higher levels of flying sensations in Post+1 dreams. In contrast, we found no differences in the intensity of flying sensations between participants who scored low and high on the Presence Questionnaire.

A new VR procedure for inducing flying dreams

As expected, our administration of a VR flying task prior to a nap increased the occurrence of flying dreams in healthy young volunteers. Compared with baseline levels, we observed 5- to 8-fold increases in flying in the nap and next-morning home dreams respectively. While overall percentages of dreams affected might be considered small (7.1% to 10.6%), these values nonetheless far exceed the average frequency estimate of 1.8% reported in prior literature. The increases are all the more impressive in light of the fact that 1) the VR task was only 15 minutes in length and 2) its influence was observable after only a single exposure in the case of naps and

after two exposures in the case of home morning dreams. And although the induction of flying in dreams appeared to be more likely for participants who reported having previously experienced such dreams, our procedure nonetheless induced flying and other closely affiliated gravity experiences (floating primarily) among 8 participants who reported never having undergone 'flying or soaring through the air' experiences. This number of inductions with flying-naïve participants might have been even greater had our sample not included an elevated number of individuals who had previously experienced flying dreams, i.e., 79%, compared with the published norms (19%-64%; M: 41%).

Although there was no clear indication that the VR effect on flying dreams frequency extended beyond Post+1 day, we also could not demonstrate the peak flying dream frequency on the first post-lab morning (10.6%) to be statistically different from scores on several post-lab days, especially days 9 (4%; $p = .893$) and 10 (5%; $p = 1.00$). The fact that some very remarkable flying dreams occurred late in the Post-lab dream collection period (see Table 5, section 3.2.2), suggests that further study of experimentally-induced flying dreams as both a day residue and a dream-lag phenomenon (Blagrove et al., 2011; Nielsen et al., 2004; Nielsen & Powell, 1989) are warranted.

Another noteworthy finding is that our VR task had a selective effect on unassisted flying dreams and did not modify other gravity-related imagery more generally. In particular, there were no demonstrable post-VR increases in the frequencies of dreams containing assisted flying, floating, falling, vertigo, swimming, and other themes. Again, a possible exception is the marginal increase in Total Gravity imagery at the end of the Post-lab dream sampling period (day 9: 21%; day 10: 24%). This selectivity of effect suggests that unassisted flying dreams are not likely due to some generalized vestibular activation induced by the VR task. Rather, some of these dreams seem, atypically, to incorporate specific episodic memory features, i.e., features that are both autobiographical and temporally contextualized (see Table 5, section 3.2.2). Alternatively, it may be that unassisted flying dreams are inherently different from other types of gravity imagery; for example, it may be that falling dreams are not simply 'failed' dreams of flying or that floating dreams are not simple precursors to more elaborate flying episodes.

Extrapolating from these findings, one clear possibility that arises is that modifications to the VR procedure might boost the prevalence and frequency of flying dreams to even higher levels. In particular, the use of multiple additional VR exposures might have the effect of increasing both the frequency, vividness and duration of such dreams. Anecdotally, the experimenter and the designer of our VR task, both of whom underwent multiple exposures to the flying environment,

also experienced multiple controlled flying dreams during task development and for several months thereafter, despite having only rarely experienced flying dreams before then. One of the two used flying techniques from the VR task to escape problematic situations in several dreams (see Table 7, section 3.4.3 for examples of flying as a means of escape in this study); the other used flying as a way to trigger lucidity in a few dreams. In addition to more frequent VR exposures, the inclusion of a wider diversity of virtual gravity experiences in the task could increase the occurrence and widen the range of dreamed gravity themes—including flying. For example, a VR environment in which participants seem to be falling might induce falling imagery and, to the extent that such themes evoke lucid awareness in the dream, might enable more opportunities for flying as well. The comparative use of other commercialized VR flight simulations (see Box 2 for a non-extensive list) in similar paradigms might provide additional information on how to optimize dream-flying induction technologies.

Dream-flying: personality factor or learnable skill?

Some findings from the present study suggest that flying dream frequency is moderated by participant factors. First, flying dreams were more likely to be reported by participants who had had a prior dream-flying experience. Second, flying dreams were experienced more often by participants who self-reported themselves as frequent lucid dreamers. Third, measures of VR immersion were not predictive of flying dream frequencies, but rather modulated the experiential intensity of dreamed flying sensations. Participants prone to immersion were differentially more likely to respond to the VR task with more intense flying sensations immediately during the lab nap, but later, in the next-morning dreams, this effect was reversed, with Low immersion participants reporting higher intensity flying sensations. Moreover, while High and Low sense of presence participants did not differ on intensity of flying sensations, higher scores were reported in next-morning dreams by Low than by High cybersickness participants. Our finding that cybersickness was negatively correlated with sense of presence further supports accumulating evidence that these two constructs are inversely related (review in Weech et al., 2019). Thus, cybersickness, by increasing attention to one's discomfort and lowering attention to the task, may lower the feeling of presence in VR; this effect may have been sufficient to suppress the salience of the flight experience and to prevent it from later being incorporated in dreams.

Together, these findings suggest that flying in dreams may be modulated by various personality factors. A propensity to having flying or lucid dreams or, possibly, other kinds of exceptional dream experiences may constitute one such factor. And this, in turn, may be related to the attributes of

immersion-proneness and cybersickness. The relationships among these measures that we observed are similar to those from previous studies demonstrating positive correlations between Absorption (Tellegen & Atkinson, 1974), a construct akin to immersion-proneness, and frequencies of both dream recall (Spanos et al., 1980; Zamore & Barrett, 1989) and dream-enacting behaviors (Nielsen et al., 2009). Dream-enactments are a feature of vivid dreams and nightmares reflecting an intensity of dream emotion and action that are so high as to overcome the typical REM sleep muscle atonia. It should be noted, however, that Schredl, et al. (2007) did not find any relation between flying or falling in dreams and Absorption whereas Beaulieu-Prevost, et al. (2007) found Absorption to be related to a bias in retrospective estimating of dream recall rather than to extent of prospective dream recall itself.

Participant sex is another factor associated with the VR-induced dream-flying effect, again, primarily in the Post-lab condition. Specifically, the women's 8-fold lower likelihood of having a flying dream at Baseline relative to men (1.2% vs. 9.6%) was lessened in the Lab (3.5% vs 5.8%) and even further reduced Post-lab (10.6% vs 13.5%). This reflected a significant relative increase over time of women having at least one flying dream ($p = .023$).

In Lab dreams, flying imagery was reported after awakenings from both REM and N2 sleep although it was unexpectedly more likely to be reported after awakenings from N2 sleep. Flying dream reports from REM and N2 sleep did not significantly differ in length. Flying imagery was also reported at sleep onset (stage N1). In light of the relatively small number of N2 and N1 reports obtained, further laboratory replication is needed before firm conclusions about the role of sleep stage can be drawn. Nonetheless, these observations suggest that flying dream imagery may be a cross-stage phenomenon.

Another possible explanation of the preceding findings is that flying in dreams is a learnable skill, such that a first dream-flying experience facilitates their reoccurrence in subsequent dreams. Prior studies have shown that participants can be taught to modify features of dreaming, including the frequency of recalling dreams (Halliday, 1992), the frequency of having lucid dreams (Aspy et al., 2017; Carr, Konkoly, et al., 2020), and even the frequency of not having nightmares (Gieselmann et al., 2019). The possibility that dream-flying can be similarly learned is supported by a few published case studies of experienced dream recallers who succeeded in increasing and modifying their dream flight (Arnold-Forster, 1921; Gackenbach & LaBerge, 1988; Garfield, 1974b; Worsley, 1988). While we didn't specifically instruct participants to attempt to fly in their dreams, our differential findings for flying-naïve and flying-experienced participants nonetheless support this possibility. Among the flying-naïve participants, one reported having at least a

preliminary flying dream (i.e., flying while riding on a bird) in the lab, and one had hypnagogic flying imagery the following morning, while others experienced post-lab dreams with elevated gravity themes, especially floating. In fact, this group showed a significant increase in Total Gravity themes Post-lab but no change in flying dreams. Among flying-experienced participants, in contrast, the VR task had a more targeted effect on flying dreams, i.e., increasing their frequency, while not changing the frequency of gravity themes more generally.

In light of these findings, attempts to experimentally induce flying in dreams may be improved by more carefully considering relevant participant factors and by using training regimens designed to improve the 'skills' associated with flying dreams that are adapted to a participant's prior expertise. Flying dreams may be more easily induced among participants with previous experiences with flying and dream lucidity but possibly also with experiences of other kinds of gravity imagery (floating, falling, gliding). For flying-naïve individuals, first-ever flying dreams might more readily be induced by progressively intensifying the kinesthetic features of their 'pre-flying' and other gravity themes, possibly with repeated and longer VR exposures. And because flying dream frequency tends to change over time as a function of some factors, e.g., sex or cybersickness, attention to such factors may increase the likelihood of inducing flying dreams—especially among flying-naïve individuals. In sum, future studies may well benefit from providing explicit instructions to particularly apt participants to attempt to fly in their dreams and by using flight simulation experiences as a template to facilitate these attempts over time.

Qualitative dream changes: further clues to improving efficacy of flying induction

Exploratory analyses of some content features of flying dreams uncovered preliminary evidence that the VR task may have effected changes in some participants that were more enduring in nature. In particular, some results suggested there might occur a temporal gradient along which flying events became progressively decontextualized from their episodic source memories. On the one hand, when a flying dream occurred very near in time to the VR lab task, it tended to conform more veridically to the source experience of VR immersion by, e.g., including visual representations of the VR environment. In contrast, when a flying dream occurred a week or more after the VR task, it tended to dissociate visual and kinesthetic components of the source memories, rendering the task much more difficult to identify anywhere in the dream narrative. Such flying dreams frequently omitted details of the VR landscape while preserving behavioral features such as using the arms to control direction, altitude and speed of flight. Similar changes

over time have been observed about the incorporation into dreams across the night of a skiing simulator task; cognitive “replays” of downhill skiing were common at sleep onset but became less episodic with increasing time into sleep (Wamsley, Perry, et al., 2010).

In a similar fashion, comparisons over time of dreams with and without flying revealed changes in both positive and negative associated attributes. For positive attributes, Post-Lab flying dreams contained more Lucid-Control, Positivity, Clarity of Recall and Sense of direction (marginally) than did Post-Lab non-flying dreams—differences that were not apparent at Baseline. Similarly, graded relationships between levels of flying sensations and both Lucid-Control and Positivity were seen in Post-Lab dreams. For dysphoric content, Post-Lab flying dreams contained more Losing control and Fear than did non-flying dreams—again, unlike at Baseline. Subjective ratings of flying sensations were also found to be globally correlated with Fear. Thus, flying dreams that were stimulated by the VR task possessed a range of lucidity, emotion and recall clarity attributes that did not arise spontaneously in Baseline flying dreams. However, that the proportion of each dream report related to flying on average did not differ from Baseline to Lab to Post-Lab samples suggests that the subjective importance of the dreamed flying experiences did not change over time even though the prevalence of such experiences did. In other words, the flying episodes seem to be equally prominent in dreams whether or not they were spontaneous or induced by VR stimulation.

Together, these findings are consistent with the possibility that, for some participants, not only the frequency of flying dreams was increased over time, but so too were some of their associated qualitative features. This might mean that the features were becoming associated semantically, procedurally or emotionally with memories of the VR task on an ad hoc basis. This would be consistent with the fact that emotional positivity and fear were both more closely associated with flying dreams Post-Lab than at Baseline. On the other hand, the changes in qualitative associations may reflect a progressive ‘learning’ of the flying task, such that positive features such as Lucid Control and Sense of direction reflect a gradual mastery over dream-flying attempts.

Emotional variety of flying dreams. Flying dreams have been largely viewed as positive, even blissful experiences. We found that flying sensations in dreams are indeed often accompanied by strong emotions, but the valence of these emotions is mixed. While unassisted flying in dreams was reported by some participants to be, e.g., “really nice”, “euphoric”, “extraordinary” or “intense and positive”, by others it was described as triggering “anxiety”, “fear of crashing”, “vertigo” or “very unpleasant sensations” when control over flying was lost. A number of participants also mentioned that their flying episodes were escape attempts motivated by fear of harm and these

observations correspond with anecdotal reports that flying is used as a means of escaping threats in nightmares (Domhoff & Schneider, 2008; Schönhammer, 2000). Our finding that lucid control is correlated with positivity in flying dreams suggests that the extent of control over flying-related actions may be an important factor mediating whether flying is ultimately experienced as enjoyable or even adaptive. These findings are in keeping with the study of a long dream series where both positive and fearful emotions were reported in 46% and 32% of flying dreams, respectively (Schredl, 2011). A phenomenological study of nightmarish flying dreams (Schönhammer, 2000) also shows that flying to escape a threat can be accompanied by a variety of reactions: joy and exhilaration, pragmatic feelings, sense of effort, persisting fear. In other cases, vestibular feelings of flying, being pulled or levitating can be associated with a haunting presence (Ellis, 1922; Hunt, 1989; Schönhammer, 2000). An important ethical implication of these findings for the development of dream-flying technologies is that some participants may experience dysphoric reactions to early flying attempts in their dreams. Indeed, it is possible that particularly stressful flying episodes could lead to a type of *oneiric flying phobia*. On the other hand, fears of flying in airplanes are responsive to treatment by VR interventions (Maples-Keller et al., 2017) which raises the possibility that they could also be treated with dream-based flying therapies. Altogether, further study of relationships between fears of flying when awake and when asleep may be a fruitful area of discovery. The VR task introduced in the present study, with modifications to improve its efficacy in inducing flying dreams as described earlier (summarized in Box 1), may serve as a useful template for this type of work.

Self-awareness, control and vection: possible cross-state mechanisms of flying dreams?

That the present findings confirm the widely reported association between flying dreaming and lucid dreaming (Barrett, 1991; Schredl, 2011; Stumbrys et al., 2014) points to the possibility that dream-flying, like dream-lucidity, depends upon the activation of specific waking-state processes during dreaming. We propose that these dream-flying processes are in some cases highly similar to those in lucid dreams (self-awareness, control) but in some cases more specifically related to waking-state self-motion illusions (vection).

Lucidity and dream-flying

With respect to processes that might be similar in lucid and flying dreams, self-awareness and control both figure prominently among the flying dreams in our collection. First, in 3 cases,

individuals stated outright that their flying took place while they were aware that they were dreaming: ‘...I found myself in a dream completely lucid and extended...I succeed in flying away...’ (P13, Post+5); ‘Oh my god, my first lucid dream...I imagined myself flying really fast...’ (P1, Post+10); ‘...I realize it’s a dream...jump out the window...the feeling of flying is so intense that I wake up...’ (P35, Baseline-2). This awareness even extended to being conscious of the immediate surroundings (e.g., ‘...my dog was moving on my bed...I felt it as I was flying...’; P21, Baseline-4), of REM sleep muscle atonia (‘...Suddenly I have the impression of being paralyzed in my bed...’; P8, Post+1), and of breaching the atonia by acting out the dream (e.g., ‘...I got scared that the muscular atonia was not fully there...’; P13, Post+5). Second, not only were our flying dreams more likely to be reported by participants who had prior histories of either flying or lucid dreams as in prior studies (Barrett, 1991; Blackmore, 1982), but post-lab flying dreams were characterized by higher levels of control over dream actions than were non-flying dreams. Control over dream events is a second major dimension of lucidity (Voss et al., 2013) and likely accounts for why controlled flying constitutes the most popular lucid dreaming activity planned by trained lucid dreamers (Stumbrys et al., 2014). A sense of control in flying occurs frequently in our set of flying dreams, e.g., ‘...I could control my propulsion as if I was Superman—incredible...’ (P18, Post+9); ‘...I can control the box with my 2 hands and fly away...’ (P17, Post+10); ‘...I wanted to control my flight, my speed and my direction in the dream...’ (P1, Post+10). It is also noteworthy that not having a sense of control figured prominently in one case: ‘...I flew, in an easy and skillful way. I was not controlling my flight though...’ (P15, Post+9).

Together, these findings of lucid self-awareness and control in flying dreams suggest that at least some flying makes use of waking-state processes that are thought to make lucid dreaming a hybrid state of dreaming and wakefulness (Covello, 1984; LaBerge, 1985). During lucid dreaming, these waking-state features have been demonstrated with objective measures. Participants’ are able to control physiological behaviors such as fist clenching (Schatzman et al., 1988) or eye movements (LaBerge et al., 2018) by effecting corresponding behaviors in the dream and these are quantified by EMG and EOG activations. Similar objective measures could, in principle, be used to validate instances of controlled dream-flying.

Vection and dream-flying

In addition to the preceding evidence of wake-dream hybridization, dream-flying is globally similar to the waking-state phenomenon of *vection*. Vection is the illusion of self-motion, usually triggered by visual stimulation (Brandt et al., 1973; Fischer & Kornmüller, 1930), and assumes different

features in line with the direction of perceived self-motion. The most commonly studied vection types are linear vection (forward or backward motion), circular or roll vection (rotational motion), and vertical vection (up or down motion) although motion illusions isolated in the limbs, the head and other body parts have also been demonstrated (Lackner & Levine, 1979). Examples of the 3 major vection types appear in the flying-dreams in Tables 5 and 7. Vection was clearly a feature of our participants' experiences of illusory flying during the VR task; although we did not measure vection during the task, it is precisely the optic flow patterns delivered by VR headsets that most readily induce self-motion illusions (Palmisano & Riecke, 2018). In fact, one's susceptibility to vection may be closely linked to feelings of immersion, presence and cybersickness in a virtual environment (Seno & Nagata, 2015; Tanaka & Takagi, 2004) as measured in this study. Many of our participants confirmed that feelings of self-motion were induced; on average, they gave very high ratings to the question "how compelling was your sense of moving around in VR" (PQ; Mean out of 7: 5.7 ± 1.2) and they frequently spontaneously remarked that they felt as if they were flying through the VR landscape. We propose that feelings of dream-flying, whether or not they were stimulated by the VR task, constitute a type of vection illusion. In the following sections we consider how waking-state vection and dream-flying may be related and how their similarities might contribute to furthering research in both domains.

Susceptibility to vection and the strength, duration and qualities of vection all vary among individuals. Some participants exhibit greater sensitivity to vection-inducing stimuli than do others (Kennedy, Hettinger, Harm, Ordy, & Dunlap, 1996) and this may be related to individual differences in vestibular thresholds (Lepecq et al., 1999). Similarly, individuals with good balance report more lucid dreams (Snyder & Gackenbach, 1991) and might therefore also have more flying dreams. For some individuals, vection illusions are influenced by various external and internal factors that could also play a role in dream-flying. To illustrate, vection can be enhanced by an individual's emotions (Sasaki et al., 2012), by attentional focus (Kitazaki & Sato, 2003), by eye movements (Palmisano & Kim, 2009), by the presence of color (Bonato & Bubka, 2006), by alcohol consumption (Seno & Nakamura, 2013)—even by hunger (Seno, Ito et al., 2012). While such relationships have not yet been explored for dream-flying, it may be that our participants' differential susceptibilities to experience vection, similar to their differential proneness to immersion and cybersickness, and the uncontrolled influence of such factors on either VR task performance or dream production, were critical in determining whether their dreams ultimately depicted flying. Such susceptibility factors constitute fertile areas for future research.

We propose that the extended vection experiences induced by our VR task activated dream-based vection mechanisms to produce some of the self-motion imagery of flying in subsequent dreams. This suggestion is supported by the fact that vection is facilitated after a recent exposure to virtual motion (Nesti et al., 2015) and by our observation that many flying dreams specifically referenced some feature of the laboratory VR task in the mechanics of dream flight. Such an experimentally-induced reactivation of vection processes would be consistent with the notion that novel learning experiences can be reactivated during REM (Poe et al., 2000) and nonREM (Wilson & McNaughton, 1994) sleep and be incorporated in dream content (Wamsley & Stickgold, 2019). This vection-based explanation of dream flying is also more generally consistent with the parallel facts that children show both stronger vection effects (Lepecq et al., 1995; Shirai et al., 2018) and more flying dreams (Maggiolini et al., 2007; Schredl & Piel, 2007) than do adults. However, replication and extension of our findings is clearly needed.

Multisensory sources of dream vection

Our vection explanation of dream-flying clarifies and extends the widespread suggestion that feelings of flying are merely a dreamed expression of vestibular processes that are active during REM sleep (e.g., Hobson & McCarley, 1977; Leslie & Ogilvie, 1996). Evidence that the medial and descending vestibular nuclei govern occurrences of rapid eye movements and REM sleep autonomic arousal (Morrison & Pompeiano, 1970) does not necessarily mean that this activity produces subjective vestibular feelings during dreaming—let alone feelings of controlled flying. Nor does it explain how such flying sensations either elicit or are elicited by the non-vestibular features of a flying scenario such as rapid visual displacement of the surrounding environment. The vection explanation of dream flying, in contrast, relies on the fact that during dreaming, as during waking vection, self-motion can be sustained by multisensory information sources—vestibular, visual, auditory, somatosensory, or efferent copy (Britton & Arshad, 2019; Valjamae, 2009). As shown in Tables 5 and 7 and discussed in the next sections, dreamed illusions of flying are often associated with multisensory input sources (additional examples from the Wii Fit cohort can be found in supplemental Table 1). In the waking state, self-motion perception is enfeebled if it is based on only a single input source (Britton & Arshad, 2019); during dreaming, this may also be the case and might explain why dream-flying is often of short duration or difficult to sustain (e.g., *'...On two clear occasions I flew in a clumsy way...'* P23, Lab; *'...I'm practicing too but I have trouble flying, it's complicated...'* P25, Post+3), nearly ends up in disaster (*'...I got really scared I would crash on the ground...'* P30, Baseline-4; *'...several times we almost crashed into the roofs of really tall buildings...'* P31, Post+5; *'...I'm scared I'll crash amongst the wolves...'*

P17, Post+9) or fails altogether (*'...I fell flat on my face and it really hurt...'* P1, Post+10). Therefore, as is true for the waking-state, the vection of dream-flying may be more easily maintained or controlled if additional, partially redundant, multisensory channels of information contribute to the illusion.

Visual sources of dream vection. During wakefulness, visual stimulation is the most reliable instigator of vection (see review in Palmisano et al., 2011) and structural features of visual stimuli, such as color, lighting, texture or frame rate (Bubka & Bonato, 2010; Fujii et al., 2018; Morimoto et al., 2019) can enhance or diminish the strength of vection sensations (see later section 4.5.3). Optic flow patterns compensate for the short-lived signals from semicircular canals and otoliths that signal self-acceleration (Miles, 1998). During dream-flying, visual imagery sequences may also play a dominant role, compensating for relatively weak and short-lasting vestibular signals, but this possibility requires more careful phenomenological investigation. To the extent that the visual environment of a flying dream changes in directions that are appropriate to the self-motion (usually, opposite to it), then this visual information could well sustain the vection illusion. In our collection of flying dreams (Tables 5 and 7), several specifically describe optic arrays that are either in flux or occur in close conjunction with feelings of flying:

- *'...I had an impression of flying and seeing landscapes and cities appearing before my eyes...'* (P29, Baseline-5);
- *'...I'm moving fast through the world by running and flying over frozen multicolor plains...'* (P1, Post+1);
- *'...I could see the Australian continent getting closer with dangerous speed...'* (P30, Baseline-4);
- *'...we flew away again. [...] We had to pass over a city...'* (P33, Post+8);
- *'...I floated rapidly over a canal to verify which way it was entering the river...'* (P22, Baseline-3);
- *'...I flew straight outside (upwards, passing over water the whole time), going above the river and bridges... I had an overview of the city, water, the bright green trees and again I could feel the speed...'* (P1, Post+10);
- *'...I'm gliding at ground level near a mountain, I go back up, then down in a series of colored circles...'* (P8, Post+1).

Several additional flying dreams contained visual details whose relationship to the flying sensations was suggestive but not clearly described. Thus, although our findings are consistent with the visually-induced vection hypothesis, in future studies targeted probe questions about how visual content is experienced relative to self-motion feelings are clearly required to explore this possibility.

Non-visual sensory sources of dream vection. Many flying dreams reported by our participants were not clearly associated with vection-inducing optic arrays. In these cases, supportive roles in sustaining dream vection might derive from information from nonvisual senses, just as for vection in the waking-state (see later, section 4.5.4). A few examples are provided below to illustrate this possibility; in all cases, non-visual sensory imagery occurs in close conjunction with the flying experience. More examples appear in Tables 5 and 7.

- auditory: ‘...I heard a big BOOM and a constant noise as if I had plane propellers at the end of my arms’ (P1, Post+10);
- kinesthetic: ‘...I controlled a specimen, it was as if...it was an extension of me...identical to the VR gameplay tested in the laboratory...’ (P19, Post+10);
- haptic: ‘...I hung from a rope and I started flying...’ (P37, Post+5);
- cutaneous: ‘...I could feel the speed and the sound of wind and vibrations all over my body...’ (P1, Post+10); ‘...I can fly with an electrical gadget...’ (P18, Post+10).

During the waking state, vection can be modulated by multisensory stimuli; for example, haptic and auditory stimuli can modify visually-induced vection paths (Lepecq et al., 2006; Meyer et al., 2013). During dream-flying, instances of multisensory imagery are also seen and provide multiple opportunities for vection modulation. Sometimes different sensory imagery types occur in series, sometimes they occur simultaneously. A particularly striking example is the lucid dream reported by P1, Post+10 (Table 5) in which the participant sustains flying throughout a lengthy sequence while focusing first on kinesthetic sensations (‘...I put my hands just like Iron Man...’) then vestibular sensations (‘...the intense acceleration...’) then auditory sensations (‘...I hear a BOOM and a constant noise...’) then cutaneous sensations (‘...the wind...’) then a combination of several sensations (‘...I had an overview of the city, water, the bright green trees and again I could feel the speed and the sound of wind and vibrations all over my body ...’). Of course, it remains unknown whether or precisely how all of these sensory impressions play a causal, enabling or modulating role in sustaining vection and further study is clearly warranted. Particularly necessary is phenomenological scrutiny of the precise timing of multisensory imagery in relation to vection feelings and whether this imagery appears to elicit vection or vice versa. Even more determinative would be studies in which lucid dreamers intentionally produce different types, sequences and combinations of sensory imagery in attempts to evoke and enhance dream-flying.

Emotional and cognitive sources of dream vection. In addition to the potential sensory contributions to dream-flight, waking-state studies suggest that emotional and cognitive information may also be at play. During wakefulness, emotional sounds, such as a baby’s laughter, can enhance the strength of vertical vection (Sasaki et al., 2012). Similarly, postural reactions to vection-inducing stimuli in VR are correlated with fear of falling (Daga et al., 2017).

In our collection of flying dreams, several examples suggest dream-flying that may have been triggered by fearful images, e.g., ‘...*an intelligent spider...*’ (P1, Post+1); ‘...*rising water...*’ (P33, Post+8); ‘...*a dinosaur...*’ (P18, Post+9), and so forth. In the case of cognitive influences, semantically meaningful stimuli have been shown to modulate vection strength (Ogawa & Seno, 2014). For example, if children believe they are sitting in a chair mounted on rollers their vection experience is more intense than if they believe the chair is fixed in place (Lepecq et al., 1995). In an analogous fashion, the presence of semantically relevant dream content might influence dream vection. For example, imagery associated with flight or other forms of transportation might lead to feelings of flying as in the following examples: ‘...*I am in a hot-air balloon...I plunge into the air and am able to fly...*’ (P27, Post+5); ‘...*the [Montreal metro] started to fly up in the air and all the passengers started to float. At this moment, I felt like a bird, having the ability to fly...*’ (P38, Post+3). Alternatively, imagery that connotes or symbolizes means of flight-induction might have a similar effect: ‘...*I took one of the potions from the business named “Galdur” that allowed me to levitate...*’ (P35, Baseline-2).

In sum, studies have demonstrated several sources of information—both visual and non-visual sensory imagery, emotions and semantic associations—that can induce or strengthen vection illusions which may also be implicated in the production of dream-flying.

Implications for developing technologies to induce flying dreams.

In light of our success in stimulating flying dreams with VR and taking into account the vection explanation of dream-flying described above, a general strategy for increasing the frequency, duration and controllability of flying dreams would be to expose individuals to technologies optimized to induce vection sensations and to train them to increase their sensitivity to such sensations. Some factors for which evidence has shown effects on vection are shown in Box 1. Below we summarize some of this literature that has the greatest relevance for optimizing technologies that aim to induce and intensify flying dreams.

A number of studies have focused on the features of visual stimuli that are most likely to induce or enhance vection. These studies have confirmed the well-known effects of factors such as duration of exposure (longer > shorter) (Seno et al., 2018) or motion direction (radial contraction > expansion) (Shirai et al., 2018). The type of VR visual display (stereoscopic projection, 3D TV, high- and low-end head-mounted displays) does not affect vection as long as field of view (FOV) is matched, but a wider FOV reduces vection latency (Riecke & Jordan, 2015). Moreover, priming observers with visually simulated viewpoint oscillation for just ten seconds before administering

the main self-motion display markedly reduces latency to vection onset and increases vection strength (Palmisano & Riecke, 2018). Researchers have also identified a number of material qualities of virtually-presented stimuli that enhance vection, such as perceived smoothness (Fujii et al., 2018), perceived rigidity (Nakamura, 2019), surface textures (bark, fabric, leather, stone, wood > ceramic, glass, fur, metal) (Morimoto et al., 2019). The semantic meaning of visual stimuli also enhances vection, for example, falling feathers, petals or leaves do not induce upward vection whereas meaningless falling stimuli do (Ogawa & Seno, 2014).

Non-visual stimuli presented either alone or together with visual stimuli can also enhance vection. Many features of auditory stimuli are effective (see review: Valjamae, 2009). For example, sound that increases in intensity enhances forward linear vection while sound that ascends/descends in frequency facilitates vertical vection (Seno, Hasuo et al., 2012). In the kinesthetic domain, performing appropriate limb movements can enhance vection, e.g., performing a swimming breaststroke during visually-induced forward vection enhances the effect (Seno, Funatsu, & Palmisano, 2013). Similarly, cutaneous stimuli can enhance the illusions, e.g., a consistent airflow to the face delivered by electric fan (Seno, Ogawa et al., 2011) or a vibrotactile stimulation applied to the feet (Kitazaki et al., 2019). On the other hand, grasping a real object during vection decreases its strength (Mori & Seno, 2018).

In addition to the preceding stimulus attributes, some participant qualities and conditions have also been found to moderate vection. To illustrate, participants who rate themselves as habitually low in visual or kinesthetic imagery vividness benefit more than high-imagery participants from instructions to use their imagery to facilitate vection. Or, when participants are given concurrent tasks that increase attentional load, the strength of perceived vection is weakened (Seno, Ito, & Sunaga, 2011). And that vection is facilitated when participants were recently exposed to virtual motion (Nesti et al., 2015) suggests there may be a vection learning effect.

On the other hand, vection may be tightly linked to visually-induced motion sickness, although how they are related remains unclear: while stronger vection has repeatedly been associated with higher motion sickness, others have failed to show such a relationship (Keshavarz et al., 2015). Vection direction is also a determinant of motion sickness, with forward linear vection inducing more intense symptoms than backward vection (Bubka et al., 2007). Thus, optimizing the self-motion illusions in virtual environment requires striking a balance between stronger vection and minimal cybersickness.

In sum, this brief review of some of the findings in the vection-induction literature reveals that the occurrence and strength of vection is sensitive to a wide variety of visual and non-visual sensory features, as well as to state- and trait-related participant factors. If dream flight is, in fact, a form of vection, then waking state perceptual processes that govern vection are candidates for also explaining dreamed flight—and very possibly other forms of dreamed self-motion as well. The demonstration of such a fundamental level of continuity between waking and dreaming experience could constitute a significant advance in our understanding of dreamed self-motion and provide multiple avenues of exploration in the design and optimization of technologies for inducing flying dreams.

Limitations of the study

Participants in the study were never explicitly told of our expectation that the VR task might induce flying dreams to avoid creating an expectancy bias – on the other hand, the very fact that a flying task was part of the protocol may have introduced expectations or biases that flying dreams should result. Additionally, it is possible that participants' initial motivations for enrolling in the study, e.g., a strong interest in dreaming, may have made them more susceptible to such experiment-induced expectations or biases. Excluding the influence of such factors in future research could be realized by selecting participants who are less interested in dreaming or by providing participants with explicit countermanding expectations as part of the protocol.

An important limitation is the generalizability of our findings to other populations. As our cohort was screened to recall at minimum 1 dream/week and as their self-reported life prevalence of flying and falling dreams was about 37% higher than what has been reported previously (see Table 1, section 1.5), it may be that our participants were particularly likely to experience flying and lucid dreaming. Further, although we examined a number of psychological factors contributing to flying dreams, we did not assess any of the numerous potential sociocultural influences such as family histories of flying dreams, religious and supernatural beliefs about flying dreams, or participation in dreamwork groups or associations. However, our findings for psychological measures suggest that the assessment of such additional factors could provide valuable insight into individual and collective susceptibilities to experience flying dreams in a laboratory context. Finally, because our participants were all young adults, most of them university students, well-versed in computer technologies and familiar to some extent with videogames and VR technology, it may be that this cohort was more susceptible to be immersed in and influenced by the VR-flying experience.

Moreover, because flying sometimes occupied only a small percentage of most of our flying dream reports (see word count in Table 5 and 7), the subjective ratings of the dreams (e.g., lucidity, emotions) were applied to the whole dream and were not specific to the part dealing with flying per se. This may have diluted or amplified the intensity of some dream attributes associated with flying.

Finally, because we did not use a control condition which presented the flying task in a non-VR environment, we cannot conclude that the effects on dream flying are due to VR immersion per se. Future studies could use alternative media as control conditions to assess this possibility.

Conclusions

The present results demonstrate clearly that brief exposures to a simulated flying task can selectively increase the occurrence of unassisted flying dreams for some participants and thus raise the possibility of further refining such technologies for inducing and enhancing flying dreams. Further, evidence that flying dreams are affected by state and trait factors such as prior dream experiences of flying and lucidity, immersion-proneness, cybersickness and sex raises additional considerations for inducing and enhancing dream flight. And evidence of qualitative changes in flying dream content over time suggests that dream-flying may, in fact, constitute a learnable enduring skill but that this phenomenon can be associated with both positive and negative emotional reactions. Finally, the study results are consistent with the possibility that dream-flying episodes are, at times, enabled by wake-like processes of self-awareness and control as in lucid dreams and, at other times, by endogenously generated vection illusions. These parallels have numerous implications for the development of technologies for inducing flying dreams.

Thus, just as aviation research and development have largely succeeded in solving the sometimes intractable puzzle of independent flight, further study and development of flight simulation technologies such as ours—especially in light of new findings about vection induction—may open avenues of exploration for voluntarily inducing flight in our dreams.

Box 1. Suggestions for improvement of virtual reality (VR) protocols designed to induce flying dreams

VR-based technologies are developing at a fast pace towards increasingly rich, realistic and immersive simulations of both ecological and uncommon experiences. These technologies offer new opportunities to manipulate and study dream flying within a controlled experimental setting. Insights from our results and from prior studies on how dream flight-induction technologies could be further optimized are shown below:

Environment design factors (immersion)

- More realistic interactivity (e.g., haptic, auditory)
- Higher graphics resolution (e.g., granularity, depth)
- Increasedvection sense (e.g., peripheral vision)
- Multisensory integration (e.g., physical tilt, galvanic stimulation, air flow, dynamic sound, limb vibration)
- Reduction of cybersickness reactions (e.g., faster update rates)
- Enhancement of emotional reactions and narrative involvement

Exposure factors

- Longer exposure times
- Multiple presentations within and between dreaming sessions

Participant factors

- Prior experience with flying and lucid dreams
- Low tendency to motion- and cybersickness
- No vertigo/balance problems or flying/height phobias

Learning factors

- Explicit intent-to-fly in dreams instructions
- Dream flying training tutorials (flying 'techniques')
- Targeted memory reactivation protocols
- Home dream log-keeping with probes on movement features
- Planned observations of flying bodies (birds, planes, etc.)
- Experiential flying (e.g., hang-gliding, parachuting, ballooning)
- Reality checks or other contemplative techniques to practice lucid dreaming (e.g., in dreamlike virtual environments)

Box 2. Non-extensive list of commercialized VR Flight Simulators

Unassisted Flight games:

- Birdly®, Eagle Flight, Marvel's Iron Man VR (upcoming)

Combat Flight games (with cockpit):

- Flying Aces: Navy Pilot Simulator, Ultrawings, Ace Combat 7: Skies Unknown, FlyInside Flight Simulator, X-Plane 11, Aerofly FS 2 Flight Simulator, VTOL VR, DCS World 2.5

Space Flight games:

- Elite Dangerous, Lunar Flight, Anshar Online

Acknowledgements

The authors sincerely thank Katerine Dennie-Marcoux and Alexis Dionne for their invaluable help in the design and programming of the VR task.

This work was supported by the Alexander Graham Bell Canada Graduate Scholarship-Doctoral Program (NSERC; Picard-Deland), the Canadian Institutes of Health Research Grant (CIHR MOP-115125; Nielsen), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada Grant (NSERC RGPIN-2018-05065; Nielsen), the Francisco J. Varela Research Award (Mind and Life Institute; Solomonova) and the Joseph Armand-Bombardier Doctoral Fellowship (SSHRC; Solomonova).

References

- Arnold-Forster, M. (1921). *Studies in Dreams*. New York: Macmillan.
- Aspy, D. J., Delfabbro, P., Proeve, M., & Mohr, P. (2017). Reality testing and the mnemonic induction of lucid dreams: Findings from the national Australian lucid dream induction study. *Dreaming*, 27(3), 206-231. doi:10.1037/drm0000059
- Bakdash, J. Z., & Marusich, L. R. (2017). Repeated measures correlation. *Frontiers in Psychology*, 8, 456. doi:10.3389/fpsyg.2017.00456
- Baldrige, B. J. (1966). Physical concomitants of dreaming and the effect of stimulation on dreams. *Ohio State Medical Journal*, 62, 1273-1275.
- Barrett, D. (1991). Flying dreams and lucidity: an empirical study of their relationship. *Dreaming*, 1, 129-134.
- Beaulieu-Prevost, D., & Zadra, A. (2007). Absorption, psychological boundaries and attitude towards dreams as correlates of dream recall: two decades of research seen through a meta-analysis. *Journal of Sleep Research*, 16, 51-59. doi:10.1111/j.1365-2869.2007.00572.x
- Blackmore, S. J. (1982). Out-of-body experiences, lucid dreams, and imagery: Two surveys. *Journal of the American Society for Psychical Research*, 76, 301-317.
- Blagrove, M., Henley-Einion, J., Barnett, A., Edwards, D., & Heidi, S. C. (2011). A replication of the 5-7day dream-lag effect with comparison of dreams to future events as control for baseline matching. *Consciousness and Cognition*, 20, 384-391. doi:10.1016/j.concog.2010.07.006

- Bonato, F., & Bubka, A. (2006). Chromaticity, spatial complexity, and self-motion perception. *Perception*, 35(1), 53-64. doi:10.1068/p5062
- Bourque, P., & Beaudette, D. (1982). Étude psychométrique du questionnaire de dépression de Beck auprès d'un échantillon d'étudiants universitaires francophones. *Revue Canadienne des Sciences du Comportement*, 14, 211-218.
- Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1973). Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception. *Experimental Brain Research*, 16(5), 476-491. doi:10.1007/bf00234474
- Brink, T., Brink, G. S., & Hunter, K. (1977). Flying dreams: Four empirical studies of manifest dream content. *International Journal of Symbology*, 8, 73-76.
- Britton, Z., & Arshad, Q. (2019). Vestibular and multi-sensory influences upon self-motion perception and the consequences for human behavior. *Frontiers in Neurology*, 10, 63. doi:10.3389/fneur.2019.00063
- Bubka, A., & Bonato, F. (2010). Natural visual-field features enhancevection. *Perception*, 39(5), 627-635. doi:10.1068/p6315
- Bubka, A., Bonato, F., & Palmisano, S. (2007). Expanding and contracting optical flow patterns and simulator sickness. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 78(4), 383-386.
- Bulkeley, K. (1995). *Spiritual dreaming. A cross-cultural and historical journey*. New York: Paulist Press.
- Bulkeley, K. (2009). Seeking patterns in dream content: a systematic approach to word searches. *Consciousness and Cognition*, 18(4), 905-916. doi:10.1016/j.concog.2009.08.005
- Bulkeley, K. (2016a). *Big dreams: the science of dreaming and the origins of religion*. New York: Oxford University Press.
- Bulkeley, K. (2016b). Cthulhu Fhtagn: Dreams and nightmares in the fantasy fiction of H. P. Lovecraft. *Dreaming*, 26(1), 50-57. doi:10.1037/drm0000023
- Bulkeley, K., & Hartmann, E. (2011). Big dreams: An analysis using central image intensity, content analysis, and word searches. *Dreaming*, 21(3), 157-167. doi:10.1037/a0024087
- Burdea, G. C., & Coiffet, P. (2003). *Virtual reality technology*. John Wiley & Sons.
- Carr, M., Konkoly, K., Mallett, R., Edwards, C., Appel, K., & Blagrove, M. (2020). Combining pre-sleep cognitive training and REM-sleep stimulation in a laboratory morning nap for lucid dream induction. *Psychology of Consciousness: Theory, Research, and Practice*. doi:10.1037/cns0000227
- Carr, M., Maes, P., Horowitz, A. H., & Amores, J. (2020). Dream Engineering [Special Issue]. *Consciousness and Cognition*, 83.

- Covello, E. (1984). Lucid dreaming: A review and experiential study of waking intrusions during stage REM sleep. *Journal of Mind and Behavior*, 5, 81-98.
- Daga, F. B., Diniz-Filho, A., Boer, E. R., Gracitelli, C. P. B., Abe, R. Y., & Medeiros, F. A. (2017). Fear of falling and postural reactivity in patients with glaucoma. *PLoS ONE*, 12(12), e0187220. doi:10.1371/journal.pone.0187220
- Domhoff, G. W. (1996). *Finding meaning in dreams. A quantitative approach*. New York: Plenum.
- Domhoff, G. W., & Schneider, A. (2008). Studying dream content using the archive and search engine on DreamBank.net. *Consciousness and Cognition*, 17, 1238-1247.
- Doneshka, P., & Kehaiyov, A. (1978). Some peculiarities of the dreams of patients with vestibular diseases. *Acta Medica Iugoslavica*, 32, 45-50.
- Ellis, H. (1922). *The world of dreams*. Boston and New York: Houghton Mifflin Company.
- Fischer, E. (1928). *Kinder Traume. Eine psychologischpedagogische Studie*. Stuttgart: J. Puttmann.
- Fischer, M. H., & Kornmüller, A. E. (1930). Optokinetically induced motion perception and optokinetic nystagmus. *Journal für Psychologie und Neurologie*, 41, 273-308.
- Fogel, S. M., Ray, L. B., Sergeeva, V., De Koninck, J., & Owen, A. M. (2018). A novel approach to dream content analysis reveals links between learning-related dream incorporation and cognitive abilities. *Frontiers in Psychology*, 9, 1398. doi:10.3389/fpsyg.2018.01398
- Fujii, Y., Seno, T., & Allison, R. S. (2018). Smoothness of stimulus motion can affect vection strength. *Experimental Brain Research*, 236(1), 243-252. doi:10.1007/s00221-017-5122-1
- Gackenbach, J. (2006). Video game play and lucid dreams: Implications for the development of consciousness. *Dreaming*, 16(2), 96-110. doi:10.1037/1053-0797.16.2.96
- Gackenbach, J., & LaBerge, S. (1988). *Conscious mind, sleeping brain, perpectives on lucid dreaming*. New York: Plenum Press.
- Gackenbach, J., Rosie, M., Bown, J., & Sample, T. (2011). Dream incorporation of video-game play as a function of interactivity and fidelity. *Dreaming*, 21, 32-50.
- Gahagan, L. (1936). Sex differences in recall of stereotyped dreams, sleep-talking, and sleep-walking. *Journal of Genetic Psychology*, 48, 227-236.
- Garfield, P. (1974a). *Creative Dreaming*. New York: Simon and Schuster.
- Garfield, P. (1974b). *Self conditioning of dream content*. Paper presented at the Annual meeting of the Association for the Psychophysiological Study of Sleep, Jackson Hole, Wyoming.

- Gieselmann, A., Ait Aoudia, M., Carr, M., Germain, A., Gorzka, R., Holzinger, B., . . . Pietrowsky, R. (2019). Aetiology and treatment of nightmare disorder: State of the art and future perspectives. *Journal of Sleep Research*, 28(4), e12820. doi:10.1111/jsr.12820
- Giora, Z., Esformes, Y., & Barak, A. (1972). Dreams in cross-cultural research. *Comprehensive Psychiatry*, 13, 105-114. doi: 10.1016/0010-440x(72)90015-6.
- Green, C. E. (1968). *Lucid dreams*. Oxford: Institute of Psychophysical Research.
- Griffith, R. M., Miyagi, O., & Tago, A. (1958). The universality of typical dreams: Japanese vs. Americans. *American Anthropologist*, 60, 1173-1179.
- Halliday, G. (1992). Effect of encouragement on dream recall. *Dreaming*, 2(1), 39-44. doi:10.1037/h0094346
- Harris-McCoy, D. E. (2012). Artemidorus' Oneirocritica: Text, Translation, and Commentary.
- Hobson, J. A., & McCarley, R. W. (1977). The brain as a dream state generator: An activation-synthesis hypothesis of the dream process. *American Journal of Psychiatry*, 134, 1335-1348. doi:10.1176/ajp.134.12.1335
- Hoff, H., & Pötzl, O. (1937). Über die labyrinthären Beziehungen von Flugsensationen und Flugträumen. *European Neurology*, 97(4), 193-211.
- HTC-Vive. (2017). Vive Safety and Regulatory Guide. Retrieved from http://dl4.htc.com/vive/safty_guide/91H02887-08M%20Rev.A.PDF?_ga=1.80410327.1179133156.1479746145
- Hunt, H. T. (1989). *The multiplicity of dreams: Memory, imagination, and consciousness*. New Haven: Yale University Press.
- Kennedy, R. S., Hettinger, L. J., Harm, D. L., Ordy, J. M., & Dunlap, W. P. (1996). Psychophysical scaling of circular vection (CV) produced by optokinetic (OKN) motion: individual differences and effects of practice. *Journal of Vestibular Research*, 6(5), 331-341.
- Kennedy, R. S., Lane, N. E., Berbaum, K. S., & Lilienthal, M. G. (1993). Simulator sickness questionnaire: An enhanced method for quantifying simulator sickness. *International Journal of Aviation Psychology*, 3, 203-220.
- Keshavarz, B., Riecke, B. E., Hettinger, L. J., & Campos, J. L. (2015). Vection and visually induced motion sickness: how are they related? *Frontiers in Psychology*, 6, 472. doi:10.3389/fpsyg.2015.00472
- Kitazaki, M., Hamada, T., Yoshiho, K., Kondo, R., Amemiya, T., Hirota, K., & Ikei, Y. (2019). Virtual walking sensation by prerecorded oscillating optic flow and synchronous foot vibration. *Iperception*, 10(5), 2041669519882448. doi:10.1177/2041669519882448

- Kitazaki, M., & Sato, T. (2003). Attentional modulation of self-motion perception. *Perception*, 32(4), 475-484. doi:10.1068/p5037
- Krishnan, R. R., Volow, M. R., Cavenar, J. O., & Miller, P. P. (1984). Dreams of flying in narcoleptic patients. *Psychosomatics*, 25, 423-425. doi:10.1016/S0033-3182(84)73041-6
- LaBerge, S. (1985). *Lucid dreaming: The power of being awake & aware in your dreams*. Los Angeles: Jeremy P. Tarcher, Inc.
- LaBerge, S., Baird, B., & Zimbardo, P. G. (2018). Smooth tracking of visual targets distinguishes lucid REM sleep dreaming and waking perception from imagination. *Nature Communications*, 9(1), 3298. doi:10.1038/s41467-018-05547-0
- Laboratoire de Cyberpsychologie de l'UQO. (2003). Les cybermalaises: que faut-il savoir? In L. d. C. d. l'UQO (Ed.). <http://www.uqo.ca/cyberpsy>.
- Lackner, J. R., & Levine, M. S. (1979). Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: Vibratory myesthetic illusions. *Aviation, space, and environmental medicine*, 50(4), 346-354.
- Lepecq, J. C., De Waele, C., Mertz-Josse, S., Teysse, C., Huy, P. T., Baudonniere, P. M., & Vidal, P. P. (2006). Galvanic vestibular stimulation modifies vection paths in healthy subjects. *Journal of Neurophysiology*, 95(5), 3199-3207. doi:10.1152/jn.00478.2005
- Lepecq, J. C., Giannopulu, I., & Baudonniere, P. M. (1995). Cognitive effects on visually induced body motion in children. *Perception*, 24(4), 435-449. doi:10.1068/p240435
- Lepecq, J. C., Giannopulu, I., Mertz, S., & Baudonniere, P. M. (1999). Vestibular sensitivity and vection chronometry along the spinal axis in erect man. *Perception*, 28(1), 63-72. doi:10.1068/p2749
- Leslie, K., & Ogilvie, R. (1996). Vestibular dreams: The effect of rocking on dream mentation. *Dreaming*, 6(1), 1-16. doi:10.1037/h0094442
- Maggiolini, A., Persico, A., & Crippa, F. (2007). Gravity content in dreams. *Dreaming*, 17(2), 87-97. doi:10.1037/1053-0797.17.2.87
- Maples-Keller, J. L., Price, M., Jovanovic, T., Norrholm, S. D., Odenat, L., Post, L., . . . Rothbaum, B. O. (2017). Targeting memory reconsolidation to prevent the return of fear in patients with fear of flying. *Depression and Anxiety*, 34(7), 610-620. doi:10.1002/da.22626
- Meyer, G. F., Shao, F., White, M. D., Hopkins, C., & Robotham, A. J. (2013). Modulation of visually evoked postural responses by contextual visual, haptic and auditory information: a 'virtual reality check'. *PLoS ONE*, 8(6), e67651. doi:10.1371/journal.pone.0067651

- Miles, F. A. (1998). The neural processing of 3-D visual information: evidence from eye movements. *European Journal of Neuroscience*, *10*(3), 811-822. doi:10.1046/j.1460-9568.1998.00112.x
- Mori, M., & Seno, T. (2018). Inhibition ofvection by grasping an object. *Experimental Brain Research*, *236*(12), 3215-3221. doi:10.1007/s00221-018-5375-3
- Morimoto, Y., Sato, H., Hiramatsu, C., & Seno, T. (2019). Material surface properties modulatevection strength. *Experimental Brain Research*, *237*(10), 2675-2690. doi:10.1007/s00221-019-05620-0
- Morrison, A. R., & Pompeiano, O. (1970). Vestibular influences during sleep. VI. Vestibular control of autonomic functions during the rapid eye movements of desynchronized sleep. *Archives Italiennes de Biologie*, *108*(1), 154-180.
- Nakamura, S. (2019). Perceived rigidity significantly affects visually induced self-motion perception (vection). *Perception*, *48*(5), 386-401. doi:10.1177/0301006619846410
- Nasser, L., & Bulkeley, K. (2009). The typical dreams of Jordanian college students. *Dreaming in Christianity and Islam*, 200-216.
- Nesti, A., Beykirch, K. A., Pretto, P., & Bulthoff, H. H. (2015). Self-motion sensitivity to visual yaw rotations in humans. *Experimental Brain Research*, *233*(3), 861-869. doi:10.1007/s00221-014-4161-0
- Nielsen, T. (1993). Changes in the kinesthetic content of dreams following somatosensory stimulation of leg muscles during REM sleep. *Dreaming*, *3*, 99-113.
- Nielsen, T. (2017). When was your earliest dream? Association of very early dream recall with frequent current nightmares supports a stress-acceleration explanation of nightmares. *Dreaming*, *27*, 122-136. doi:10.1037/drm0000051.supp
- Nielsen, T., Kuiken, D., Alain, G., Stenstrom, P., & Powell, R. (2004). Immediate and delayed incorporations of events into dreams: further replication and implications for dream function. *Journal of Sleep Research*, *13*, 327-336.
- Nielsen, T., Saucier, S., Stenstrom, P., Lara-Carrasco, J., & Solomonova, E. (2007). Interactivity in a virtual maze task enhances delayed incorporations of maze features into dream content. *Sleep*, *30*, A376.
- Nielsen, T., Svob, C., & Kuiken, D. (2009). Dream-enacting behaviors in a normal population. *Sleep*, *32*(12), 1629-1636. doi:10.1093/sleep/32.12.1629
- Nielsen, T. A., & Powell, R. A. (1989). The "dream-lag" effect: A 6-day temporal delay in dream content incorporation. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, *14*, 561-565.

- Nielsen, T. A., Zadra, A. L., Simard, V., Saucier, S., Stenstrom, P., Smith, C., & Kuiken, D. (2003). The typical dreams of Canadian university students. *Dreaming*, 13(4), 211-235. doi:10.1023/B:DREM.0000003144.40929.0b
- Ogawa, M., & Seno, T. (2014). Vection is modulated by the semantic meaning of stimuli and experimental instructions. *Perception*, 43(7), 605-615. doi:10.1068/p7639
- Palmisano, S., Allison, R. S., Kim, J., & Bonato, F. (2011). Simulated viewpoint jitter shakes sensory conflict accounts of vection. *Seeing and Perceiving*, 24(2), 173-200. doi:10.1163/187847511X570817
- Palmisano, S., & Kim, J. (2009). Effects of gaze on vection from jittering, oscillating, and purely radial optic flow. *Attention, Perception & Psychophysics*, 71(8), 1842-1853. doi:10.3758/APP.71.8.1842
- Palmisano, S., & Riecke, B. E. (2018). The search for instantaneous vection: An oscillating visual prime reduces vection onset latency. *PLoS ONE*, 13(5), e0195886. doi:10.1371/journal.pone.0195886
- Pantoja, A. L., Faber, J., Rocha, L. H., Ferro, D., Silvestre-Souca, R. C., Dias, G., . . . Ribeiro, S. (2009). Assessment of the adaptive value of dreams. *Sleep*, 32, A421.
- Poe, G. R., Nitz, D. A., McNaughton, B. L., & Barnes, C. A. (2000). Experience-dependent phase-reversal of hippocampal neuron firing during REM sleep. *Brain Research*, 855(1), 176-180. doi:10.1016/s0006-8993(99)02310-0
- Price, R. F., & Cohen, D. B. (1988). Lucid dream induction: An empirical evaluation. In S. LaBerge & J. Gackenbach (Eds.), *Conscious mind, sleeping brain, perspectives on lucid dreaming* (pp. 105-135). New York: Plenum Press.
- Riecke, B. E., & Jordan, J. D. (2015). Comparing the effectiveness of different displays in enhancing illusions of self-movement (vection). *Frontiers in Psychology*, 6, 713. doi:10.3389/fpsyg.2015.00713
- Sasaki, K., Seno, T., Yamada, Y., & Miura, K. (2012). Emotional sounds influence vertical vection. *Perception*, 41(7), 875-877. doi:10.1068/p7215
- Sauvageau, A., Nielsen, T. A., & Montplaisir, J. (1998). Effects of somatosensory stimulation on dream content in gymnasts and control participants - evidence of vestibulomotor adaptation in REM sleep. *Dreaming*, 8, 125-134.
- Schädlich, M., & Erlacher, D. (2012). Applications of lucid dreams: An online study. *International Journal of Dream Research*, 5(2), 134-138.
- Schatzman, M., Worsley, A., & Fenwick, P. (1988). Correspondence during lucid dreams between dreamed and actual events. In J. Gackenbach & S. LaBerge (Eds.), *Conscious mind*,

- sleeping brain: Perspectives on lucid dreaming* (pp. 155-181). New York: Plenum Press. (Reprinted from: In File).
- Schneider, E., Bartl, K., & Glasauer, S. (2009). Galvanic vestibular stimulation combines with Earth-horizontal rotation in roll to induce the illusion of translation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1164, 116-118. doi:10.1111/j.1749-6632.2008.03732.x
- Schönhammer, R. (2000). *Flying in nightmares - A neglected phenomenon*. Paper presented at the 17th Annual International Conference of the Association for the Studies of Dreams.
- Schredl, M. (2004). Reliability and stability of a dream recall frequency scale. *Perceptual and Motor Skills*, 98(3 Pt 2), 1422-1426. doi:10.2466/pms.98.3c.1422-1426
- Schredl, M. (2011). Frequency and nature of flying dreams in a long dream series. *International Journal of Dream Research*, 4(1), 31-35.
- Schredl, M., Ciric, P., Gotz, S., & Wittmann, L. (2004). Typical dreams: stability and gender differences. *Journal of Psychology*, 138(6), 485-494. doi:10.3200/JRLP.138.6.485-494
- Schredl, M., & Piel, E. (2007). Prevalence of flying dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 105(2), 657-660. doi:10.2466/pms.105.2.657-660
- Seno, T., Funatsu, F., & Palmisano, S. (2013). Virtual swimming--breaststroke body movements facilitatevection. *Multisensory Research*, 26(3), 267-275. doi:10.1163/22134808-00002402
- Seno, T., Hasuo, E., Ito, H., & Nakajima, Y. (2012). Perceptually plausible sounds facilitate visually induced self-motion perception (vection). *Perception*, 41(5), 577-593. doi:10.1068/p7184
- Seno, T., Ito, H., & Sunaga, S. (2011). Attentional load inhibitsvection. *Attention, Perception & Psychophysics*, 73(5), 1467-1476. doi:10.3758/s13414-011-0129-3
- Seno, T., Ito, H., Sunaga, S., & Palmisano, S. (2012). Hunger enhances verticalvection. *Perception*, 41(8), 1003-1006. doi:10.1068/p7226
- Seno, T., Murata, K., Fujii, Y., Kanaya, H., Ogawa, M., Tokunaga, K., & Palmisano, S. (2018). Vection is enhanced by increased exposure to optic flow. *i-Perception*, 9(3). doi:10.1177/2041669518774069
- Seno, T., & Nagata, Y. (2015). *The strength of sense of immersion positively correlates withvection strength*. Paper presented at the ITE Technical Report 39.43.
- Seno, T., & Nakamura, S. (2013). Alcohol consumption enhancesvection. *Perception*, 42(5), 580-582. doi:10.1068/p7473
- Seno, T., Ogawa, M., Ito, H., & Sunaga, S. (2011). Consistent air flow to the face facilitatesvection. *Perception*, 40(10), 1237-1240. doi:10.1068/p7055

- Sestir, M., Tai, M., & Peszka, J. (2019). Relationships between video game play factors and frequency of lucid and control dreaming experiences. *Dreaming*, 29(2), 127-143. doi:10.1037/drm0000102
- Shirai, N., Endo, S., Tanahashi, S., Seno, T., & Imura, T. (2018). Development of asymmetric vection for radial expansion or contraction motion: Comparison between school-age children and adults. *i-Perception*, 9(2). doi:10.1177/2041669518761191
- Snyder, T. J., & Gackenbach, J. (1991). Vestibular involvement in the neurocognition of lucid dreaming. In J. Gackenbach & A. A. Sheikh (Eds.), *Dream images: A call to mental arms* (pp. 55-76). Amityville: Baywood Publishing Company, Inc.
- Solomonova, E., Dubé, S., Samson-Richer, A., Blanchette-Carrière, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018). Dream content and procedural learning in Vipassana meditators and controls. *Dreaming*, 28(2), 99-121. doi:10.1037/drm0000081
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Different temporal patterns of memory incorporations into dreams for laboratory and virtual reality experiences: Relation to dreamed locus of control. *International Journal of Dream Research*, 8, 10-26.
- Sours, J. A. (1963). Narcolepsy and other disturbances in the sleep-waking rhythm: A study of 115 cases with review of the literature. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 137, 525-542.
- Spanos, N. P., Stam, H. J., Radtke, H., & Nightingale, M. E. (1980). Absorption in imaginings, sex-role orientation, and the recall of dreams by males and females. *Journal of Personality Assessment*, 44(3), 277-282. doi:10.1207/s15327752jpa4403_10
- Stamm, A. W., Nguyen, N. D., Seicol, B. J., Fagan, A., Oh, A., Drumm, M., . . . Wamsley, E. J. (2014). Negative reinforcement impairs overnight memory consolidation. *Learning and Memory*, 21(11), 591-596. doi:10.1101/lm.035196.114
- Stickgold, R., Malia, A., Maguire, D., Roddenberry, D., & O'Connor, M. (2000). Replaying the game: hypnagogic images in normals and amnesics. *Science*, 290(5490), 350-353. doi:10.1126/science.290.5490.350
- Stumbrys, T., Erlacher, D., Johnson, M., & Schredl, M. (2014). The phenomenology of lucid dreaming: an online survey. *American Journal of Psychology*, 127(2), 191-204. doi:10.5406/amerjpsyc.127.2.0191
- Sturzenegger, C., & Bassetti, C. L. (2004). The clinical spectrum of narcolepsy with cataplexy: a reappraisal. *Journal of Sleep Research*, 13(4), 395-406. doi:10.1111/j.1365-2869.2004.00422.x

- Tanaka, N., & Takagi, H. (2004). Virtual reality environment design of managing both presence and virtual reality sickness. *Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science*, 23(6), 313-317. doi:10.2114/jpa.23.313
- Tellegen, A., & Atkinson, G. (1974). Openness to absorbing and self-altering experiences ("absorption"), a trait related to hypnotic susceptibility. *Journal of Abnormal Psychology*, 83(3), 268-277. doi:10.1037/h0036681
- Valjamae, A. (2009). Auditorily-induced illusory self-motion: a review. *Brain Research Reviews*, 61(2), 240-255. doi:10.1016/j.brainresrev.2009.07.001
- van de Castle, R. L. (1994). *Our dreaming mind*. New York: Ballantine Books.
- Voss, U., Schermelleh-Engel, K., Windt, J., Frenzel, C., & Hobson, A. (2013). Measuring consciousness in dreams: the lucidity and consciousness in dreams scale. *Consciousness and Cognition*, 22(1), 8-21. doi:10.1016/j.concog.2012.11.001
- Wamsley, E. J., Perry, K., Djonlagic, I., Reaven, L. B., & Stickgold, R. (2010). Cognitive replay of visuomotor learning at sleep onset: temporal dynamics and relationship to task performance. *Sleep*, 33(1), 59-68. doi:10.1093/sleep/33.1.59
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2019). Dreaming of a learning task is associated with enhanced memory consolidation: Replication in an overnight sleep study. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12749. doi:10.1111/jsr.12749
- Wamsley, E. J., Tucker, M. A., Payne, J. D., & Stickgold, R. (2010). A brief nap is beneficial for human route-learning: The role of navigation experience and EEG spectral power. *Learning and Memory*, 17, 332-336.
- Ward, C. H., Beck, A. T., & Rascoe, E. (1961). Typical dreams. Incidence among psychiatric patients. *Archives of General Psychiatry*, 5, 606-615. doi:10.1001/archpsyc.1961.01710180090010
- Weech, S., Kenny, S., & Barnett-Cowan, M. (2019). Presence and cybersickness in virtual reality are negatively related: a review. *Frontiers in Psychology*, 10, 158. doi:10.3389/fpsyg.2019.00158
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679. doi:10.1126/science.8036517
- Witmer, B. G., Jerome, C. J., & Singer, M. J. (2005). The factor structure of the presence questionnaire. *Presence: Teleoperators & Virtual Environments*, 14(3), 298-312.
- Witmer, B. G., & Singer, M. J. (1998). Measuring presence in virtual environments: A presence questionnaire. *Presence*, 7(3), 225-240.

- Worsley, A. (1988). Personal experiences in lucid dreaming. In S. LaBerge & J. Gackenbach (Eds.), *Conscious mind, sleeping brain: Perspectives on lucid dreaming* (pp. 321-343). New York: Plenum Press.
- Zadra, A. L., & Nielsen, T. A. (1997). Typical dreams: a comparison of 1958 versus 1996 student samples. *Sleep Research*, 26, 280-280.
- Zamore, N., & Barrett, D. (1989). Hypnotic susceptibility and dream characteristics. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 14(4), 572-574.

2.2 Étude 2

2.2.1 Article IV

Dreaming of the sleep lab

Claudia Picard-Deland^{1,2}, Tore Nielsen^{1,3}, Michelle Carr⁴

¹Dream & Nightmare Laboratory, Center for Advanced Research in Sleep Medicine, CIUSSS-NÎM
– Hôpital du Sacré-Coeur de Montréal

²Department of Neuroscience, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

³Department of Psychiatry and Addictology, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

⁴Department of Psychiatry, University of Rochester Medical Center, Rochester, NY, United States

Paper published in: PloS One, 16(10), e0257738. doi:10.1371/journal.pone.0257738. 6 October 2021.

Authors contribution

Claudia Picard-Deland: Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Visualization, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing. **Tore Nielsen:** Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Resources, Supervision. **Michelle Carr:** Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing.

Abstract

The phenomenon of *dreaming about the laboratory* when participating in a sleep study is common. The content of such dreams draws upon episodic memory fragments of the participant's lab experience, generally, experimenters, electrodes, the lab setting, and experimental tasks. However, as common as such dreams are, they have rarely been given a thorough quantitative or qualitative treatment. Here we assessed 528 dreams (N = 343 participants) collected in a Montreal sleep lab to 1) evaluate state and trait factors related to such dreams, and 2) investigate the phenomenology of lab incorporations using a new scoring system.

Lab incorporations occurred in over a third (35.8%) of all dreams and were especially likely to occur in REM sleep (44.2%) or from morning naps (48.4%). They tended to be related to higher depression scores, but not to sex, nightmare-proneness or anxiety. Common themes associated with lab incorporation were: *Meta-dreaming*, including lucid dreams and false awakenings (40.7%), *Sensory incorporations* (27%), *Wayfinding* to, from or within the lab (24.3%), *Sleep as performance* (19.6%), *Friends/Family in the lab* (15.9%) and *Being an object of observation* (12.2%). Finally, 31.7% of the lab incorporation dreams included relative projections into a near future (e.g., the experiment having been completed), but very few projections into the past (2.6%).

Results clarify sleep stage and sleep timing factors associated with dreamed lab incorporations. Phenomenological findings further reveal both the typical and unique ways in which lab memory elements are incorporated de novo into dreaming. Identified themes point to frequent social and skillful dream scenarios that entail monitoring of one's current state (in the lab) and projection of the self into dream environments elaborated around local space and time. The findings have implications for understanding fundamental dream formation mechanisms but also for appreciating both the advantages and methodological pitfalls of conducting laboratory-based dream collection.

Introduction

The incorporation of laboratory memories in dreams

Ever since Aserinsky & Kleitman's (1953) discovery of a link between vivid dreaming and rapid eye movement (REM) sleep opened the doors to laboratory investigations of dreaming, the phenomenon of *dreaming about the laboratory* has proven to be a ubiquitous feature of the research landscape (see review in Schredl, 2008). These are dreams in which some element of the participant's laboratory experience reappears in the content of their subsequent dreams. The most common examples are those dreams in which episodic memory fragments of the lab reappear, e.g., the experimenter, the bedroom, polysomnography electrodes or recordings, undergoing experimental procedures, or sleeping in some other place. The dreams are typically reported when participants are intentionally awakened to report a dream in the lab, but they may also occur when participants are sleeping at home after the experiment (Solomonova et al., 2015; van Rijn et al., 2015). In the present study, we deal only with dreams of the lab that were dreamt and reported in the lab.

A review by Schredl (2008) highlights how frequent lab references are in dreams. From a sample of twelve studies that collected dream reports from overnight REM sleep awakenings, direct laboratory references, i.e., explicit references to the experiment, were found in 6%-32% of dreams. If indirect references were also taken into account, i.e., references to sleeping, dreaming, laboratories or experiments more generally, 32%-68% of dreams incorporated some laboratory elements. This review included studies that were conducted from 1962 to 1996; the highest incorporation rates were recorded in the earlier studies and tended to decrease through the decades. According to the author, this decrease is possibly due to increasing common knowledge—and less worry—about being subjected to sleep recording techniques. It is noteworthy that since 1996, no new study with a focus on laboratory incorporation dreaming has been published.

Large inter-individual differences have also been observed in the prevalence and frequency of lab incorporations, pointing to personality factors that may be related to these dreams. For example, lab incorporations are more common among therapists than among patients or students (Fukuma, 1969; Hall, 1967; Whitman et al., 1962) and are sensitive to attributes of a participant's cognitive style, such as field-dependency (Baekeland, 1971; Lewis et al., 1966). They often depict anxious, threatening or embarrassing scenarios involving the experimenter or the experimental setting (Baekeland, 1971; Domhoff & Kamiya, 1964b; Hall, 1967; Whitman et al., 1962) and are

usually more frequent during a first night of sleeping in a lab than they are during subsequent nights (Browman & Cartwright, 1980; Dement et al., 1965; Hall, 1967).

However, as common as such dreams are, they have rarely, and not recently, been given a thorough phenomenological treatment. Nor have they been specifically assessed for the insights they might provide into how and when recent episodic memories are processed in dreams.

Here, we term a dream that contains any memory element of the sleep lab experience a *lab incorporation dream* (LID) to prevent confusion of this phenomenon with the term 'laboratory dream' which is commonly used to refer to a report of any dream that had been dreamt in the lab.

Lab incorporations as a road to the study of memory processes in dreams

The study of LIDs may provide valuable insights into the mechanisms of dream formation. The assessment of how dream images relate to prior life experiences has been widely accepted as a tool for investigating the primary mechanisms of dream production. This 'memory source' approach to dream study has so far revealed many basic features of dreaming, such as how some memory elements are incorporated immediately and others only after a temporal delay (Blagrove et al., 2011; Nielsen & Powell, 1989), or how the dreamed incorporations of memory elements are less emotionally intense than the original memories (Vallat et al., 2017), or that only a small minority (0.5% - 2.0%) of dreams 'replays' episodic memories in an intact episodic form (Fosse et al., 2003; Malinowski & Horton, 2014). The memory source method has also shown that partial or fragmentary episodic memories are very frequent in dreams. In one study, judges were confident that the dream possessed at least one memory source for over 50% of reports (Fosse et al., 2003), whereas in a second study, participants themselves found dream contents to be 'obviously related' to waking life events in over 83% of reports (Vallat et al., 2017). Similarly, a review of studies of dreams bearing 'day residues' (elements of memories experienced the previous day) found that 65%-70% of reports contained such waking episodic components (Nielsen & Powell, 1992).

The contents of LIDs quite clearly draw upon elements of a participant's memories of their lab experience, reactivating, recombining and reconstituting these elements during the real-time production of the dream (Fosse et al., 2003; Malinowski & Horton, 2014; Sabourin et al., 2006). LIDs frequently portray lab-related characters, actions or settings in isolation or in combination or, as often occurs with false awakenings, in an eerily complete simulation of the lab and many of its constituents. Further study of LIDs could clearly help shed light on how memory sources are woven into novel dream scenarios and could thereby contribute to a more complete

understanding of how episodic memories are processed at night (e.g., Plailly et al., 2019; Rauchs et al., 2004; Schwartz, 2003).

Lab experience as pre-sleep stimulation

Dream-incorporated memory sources that are studied experimentally most commonly take the form of personal, idiosyncratic life events, such as significant events recorded in home logs, or controlled pre-sleep stimulations, such as learning tasks, films or emotional stimuli. The laboratory situation neatly combines these two types of information and considering it as an experimental memory source affords several research advantages. First, participating in a sleep lab experiment is a novel and salient experience for most participants, offering an opportunity to study how dream content is influenced by a high-impact, real-life episodic event. In fact, the lab has proven to be more likely than many other stimuli to affect dream content. Specifically, lab elements appear in over a third of reports (Schredl, 2008) whereas elements from many other types of pre-sleep stimuli, such as films, appear at rates as low as 5%-8% (Foulkes et al., 1967; Foulkes & Rechtschaffen, 1964). Second, because lab procedures and paraphernalia are in many ways standardized both within a lab and from one lab to another (e.g., dream recall procedures, electrode placements, beds, monitors), results of studies from disparate protocols and research groups may be largely comparable. Moreover, such comparability could allow the combining of otherwise diverse samples into larger, more statistically powerful, data sets, as was done for the present study. Third, because the sleep lab experience is intimately familiar to experimenters who run sleep studies, elements of lab experiences are relatively easily identified and quantified as memory sources.

Here we illustrate many of these advantages in establishing a large, multi-study database of dreams collected in a single sleep lab. Combined with sleep stage scoring, we undertake both quantitative and qualitative assessments of LIDs and discuss how they can shed light on memory processes during dreaming. The specific goals of the study were to:

- 1- investigate state (sleep timing, sleep stages, sleep stimulation) and trait (e.g., sex, anxiety, depression, nightmare proneness) factors associated with LIDs;
- 2- assess the phenomenology of LIDs using a scoring system designed to capture the variety of ways laboratory elements are incorporated in dreams.

Materials and Methods

Participants

Dream reports were drawn from the databank of the Montreal Dream & Nightmare Lab and included 403 participants (259 F, 144 M, 24.3 ± 4.2 yrs old) from a total of 9 studies conducted between 2006 and 2019 (Blanchette-Carrière et al., 2020; Carr et al., 2016; Carr & Nielsen, 2015; Carr et al., 2018; Lara-Carrasco et al., 2009; Nielsen et al., 2015; Picard-Deland et al., 2021; Solomonova et al., 2018; Solomonova et al., 2015). All participants gave signed informed consent for laboratory polysomnography and for the recording and analysis of their dream content; all protocols were approved by the local ethics committee; secondary analysis of this database was approved as part of a larger project assessing the validity of text-mining for dream content analysis.

Dream report collection

All participants were recorded with a standard 10-20 montage of EEG (four leads minimally: C3, C4, O1, O2; more recent projects also had F3, F4, or Fz as well) and EOG (4 electrodes at most: 2 vertical, 2 horizontal) channels referenced to A1 (re-referenced offline to A1+A2), a maximum of 4 bipolar EMG channels (chin, corrugator, arm, leg) and a maximum of 3 EKG leads. Sleep stages were scored by experts using either the American Academy of Sleep Medicine (Berry et al., 2012) or the Rechtschaffen and Kales (1968) standards; in the latter case, stage 4 of sleep was rescored as stage 3 (N3) of sleep. Only the last sleep stage scored before an awakening was considered further; in most cases these awakenings were triggered by a soft tone played through loudspeakers, but were also natural awakenings in some instances. Dream reports were collected immediately following each awakening, either by recording oral reports (which were later transcribed) or by having participants directly type the reports on a keyboard in bed. A liberal definition of dream activity (anything that was going through your mind before waking up) was used in all studies.

This sample of 403 participants subjected to 650 awakenings (1 to 9 awakenings/participant; Mean = 1.6 ± 1.2 awakenings/participant) gave reports either with a recalled dream (528 reports or 81.2%; from 343 participants; 219 F, 124 M, 24.1 ± 4.1 yrs old), without a recalled dream (96 or 14.8%; from 90 participants), or with a white dream, i.e., a report of having had experiences during sleep prior to awakening which were subsequently forgotten (26 reports or 4.0%; from 24

participants) (see Table 1). 139 awakenings were from stage 1 (N1) sleep (104/139; 74.8% dream recall), 124 from stage 2 (N2) sleep (78/124; 62.9% dream recall), 14 from N3 sleep (9/14; 64.3% dream recall) and 373 from REM sleep (337/373; 90.3% dream recall). In order to avoid sample sizes that differ too much across sleep stages and because we had no specific hypotheses about dream incorporation as a function of NREM sleep depth, reports from N1, N2, and N3 awakenings were regrouped as NREM awakenings (N = 277).

397 awakenings were from nap studies (314/397; 79.1% dream recall from 270 participants) and 253 awakenings were from overnight studies (214/253; 84.6% dream recall from 80 participants). The precise clock time of awakening was available for 462/528 (87.5%) dream reports (missing were 68 N1, 1 N2 and 10 REM awakenings – the last sleep stage upon awakening and before dream reporting was nonetheless available for these). The time of awakenings ranged from 2:40am to 3:11pm (Mean time = 10:12am \pm 151 min). In nap studies, awakenings were between 9:57am and 3:11pm (Mean time = 11:43am \pm 59 min); in overnight studies they were between 2:40am and 10:10am (Mean time = 6:55am \pm 114 min).

Reports were rated by participants on different dream attributes: 292 reports from 245 participants had subjective ratings for *clarity of recall*, 285 reports from 240 participants for emotional *negativity*; 284 reports from 240 participants for emotional *positivity*; and 231 reports from 193 participants for *confusion*. Each dream attribute was rated on a 1-9 scale, where 1 is not at all and 9 is a lot.

319 participants were healthy controls (272/319 reported a dream), 67 were nightmare-prone individuals, i.e., reported ≥ 1 nightmare or 2 bad dreams/week (55/68 reported a dream), and 17 were experienced Vipassana meditators (16/17 reported a dream). Depression (Beck Depression Index; Bourque & Beaudette, 1982) and anxiety (State Trait Anxiety Inventory – STAI; Spielberger, 1970) scores were available for 253 participants who recalled a dream.

Four of the 9 studies included some manipulation during sleep: 60 reports from 19 participants were from overnight sleep with partial REM sleep deprivation; 15 reports from 15 participants were from naps during which a pressure cuff was applied on one leg for no more than 15 minutes; 55 reports from 55 participants were from naps during which 40 Hz tACS was applied to frontal regions in REM sleep for \sim 2.5 minutes; 46 reports from 46 participants were from naps during which auditory stimulation (targeted memory reactivation) was applied for \sim 5 minutes in NREM sleep (n = 20) or REM sleep (n = 26). The ensemble of these 176 dream reports was grouped under the binary variable Sleep manipulation (present vs. absent).

Qualitative assessment

The different steps that led to scoring of the dream reports are summarized in '*Scoring of Laboratory Incorporation Dreams (SoLID) Criteria*' (S1 Appendix).

First, 2 judges working independently (J1: ASR; J2: CPD) scored each dream report for whether (1) or not (0) it incorporated any memory element of the laboratory as described in categories 1-5 of the SoLID system (people, places, objects, tasks, sleep-related activities).

Second, 3 judges (J2: CPD, J3: TN, J4: MC) separately scored each LID (i.e., dream scored as 1 in the previous step) for the presence (1) or absence (0) of each of the same 5 lab memory elements. Four dreams originally identified as incorporating the lab (out of 193) were rescored as 0 since the 3 judges agreed that they did not clearly incorporate any elements from the 5 categories.

Third, 3 judges (J2, J3, J4) together identified and defined 6 themes that were frequently observed in LIDs (categories 6-11 of the SoLID system). They then separately scored each LID for the presence (1) or absence (0) of each of the 6 themes. They also scored each dream on a global incorporation Likert scale of 1-7, rating the overall impression that the dream was influenced by the laboratory (LID richness). Finally, they scored each LID for Temporal orientation (categories 12-14 of the SoLID system).

Reliability estimates between each pair of judges were then calculated. Kappa estimates ranged between 0.189 – 0.873 (Mean = 0.646) for J2 and J3; between 0.364 – 0.843 (Mean = 0.577) for J2 and J4, and between 0.289 – 0.824 (Mean = 0.497) for J3 and J4. Scoring reliabilities between J2 and J3 were overall strongest. Therefore, categories for which kappa estimates were deemed moderate to high between J2 and J3 (People: 0.873; Places: 0.786; Objects: 0.651; Task: 0.639; Sleep Performance: 0.860; Wayfinding: 0.647; Friend/Family in lab: 0.943; Meta-dreaming: 0.683; Global Score: 0.858) were retained for further analysis using J2's scores as dependent measures. For categories with low reliability estimates (Sleep activities: 0.468; Sensory: 0.454; Temporal orientation: 0.189, Observer Effect: 0.337), the 3 judges together refined the definition of those categories and worked through each dream report to a consensus; the consensus scores were used as dependent measures.

Statistical analyses

Statistical analyses were conducted in R. Results visualizations were performed with R and GraphPad Prism 9.

Generalized linear mixed models (GLMM; *glmer* function; Bates et al., 2014) were used to assess factors that predict the occurrence of LIDs (1 or 0). We entered Sleep stage (REM vs NREM), Sleep timing (overnight vs nap), Sleep manipulation (present vs absent), and Sex (M vs F) as fixed effects predictors. As exploratory analyses, we also added factors that were available in a smaller number of participants (N = 253): Nightmare proneness (control vs nightmare-prone), Trait anxiety (STAI-Trait), State anxiety (STAI-State) and Depression (BDI) scores as fixed effects in the model. To further disentangle the contribution of different factors, we used Sleep stage, Sleep timing and Clock time of awakening as factors in independent models.

GLMM were also used to assess factors that predicted occurrences of the 6 different LID themes (1 or 0) separately, with Sleep stage, Sleep timing and Nightmare proneness as fixed effects. Finally, one GLMM was used to assess the occurrence of Future temporal orientation (1 or 0), with Clock time of awakening and Sleep stage as fixed effects.

Linear mixed models (LMM; *lmer* function) were used to assess continuous outcomes (*global incorporation score; negativity; positivity; confusion and clarity of recall*) with LIDs, Sleep stage, Sleep timing and Nightmare proneness as fixed factors.

Participant# was added as a random effect in all GLMM and LMM models to take into account variable numbers of dreams reported by individual participants. GLMM were fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) and LMM were fit by restricted maximum likelihood.

Results

Lab incorporation dreams are common and pervasive

LIDs occurred in over a third of all dreams (189/528; 35.8%) and were reported by almost half of all participants who recalled a dream (164/343; 47.8%) (Table 1). They occurred in all stages of sleep: N1 (17/104; 16.4%), N2 (21/78; 26.9%), N3 (2/9; 22.2%), NREM combined (40/191; 20.9%), REM (149/337; 44.2%).

Lab incorporation dreams are more probable from morning naps and REM sleep

GLMM assessing factors predicting the occurrence of LIDs were conducted on 528 reports from 343 participants.

Sleep stage ($\beta = -1.142$, $SD = 0.259$, $z = -4.416$, $p < .0001$) and Sleep timing ($\beta = -1.561$, $SD = 0.261$, $z = -5.987$, $p < .00001$) both predicted the presence of LIDs, while Sleep manipulation ($\beta = -0.130$, $SD = 0.233$, $z = -0.556$, $p = 0.578$) and Sex ($\beta = -0.2250$, $SD = 0.232$, $z = -0.969$, $p = 0.332$) did not.

Specifically, LIDs were more frequent in REM (149/337; 44.2%) than NREM (40/191; 20.9%) dreams, and more frequent in naps (152/314; 48.4%) than overnight awakenings (37/214; 17.3%) (Fig 1B and Table 1). They were not related to Sleep manipulation (present: 40.3%; absent: 33.5%) or Sex (F: 37.9% of reports, 42.8% of participants; M: 31.9% of reports, 38.2% of participants).

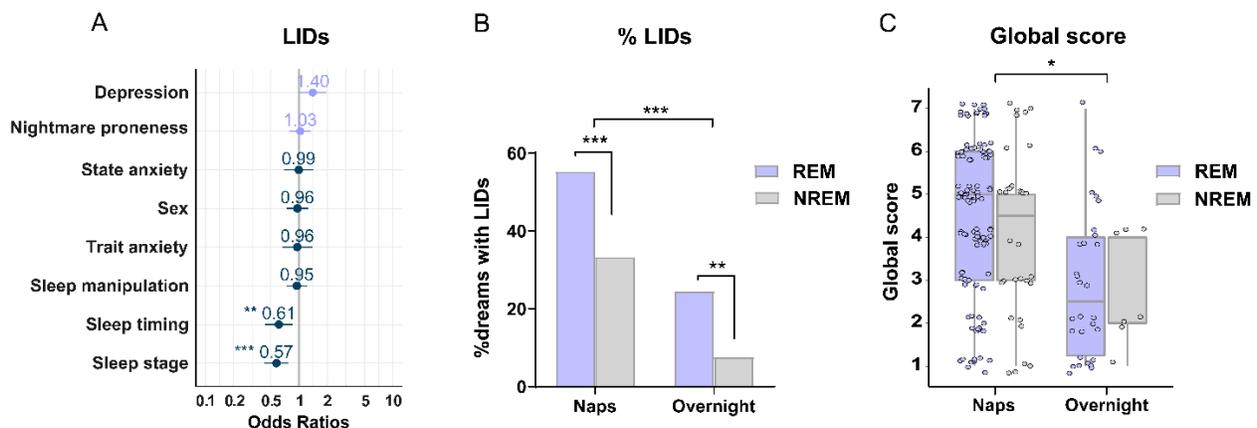


Figure 1. Factors predicting the occurrence of lab incorporation dreams (LIDs).

A) Sleep timing (naps > overnight) and Sleep stage (REM > NREM) were the only predictors of LIDs. B) Independent main effects of Sleep timing and Sleep stage on percentage of LIDs. C) Global incorporation score for LIDs as a function of Sleep timing and Sleep stage. Error bars represent 95% confidence intervals. ** $p < .01$, *** $p < .001$.

Because REM sleep is more prominent in the morning than in preceding sleep cycles, we further assessed whether the nap effect on LIDs was associated with the timing of REM sleep. An interaction effect could not be directly computed because of convergence problem introduced by the complexity of the model. However, when using Sleep stage as the only predictor, REM dreams were still more often LIDs than were NREM dreams in both nap (REM: 119/215; 55.3%; NREM:

Table 1. Frequencies of dream recall and LIDs by sleep stage and sleep timing

	Total		REM		NREM		Overnight		Nap	
	#	%	#	%	#	%	#	%	#	%
#Awakenings	650		373		277		253		397	
No recall	96	14.8	29	7.8	67	24.2	27	10.7	69	17.4
White Dreams	26	4.0	7	1.9	19	6.9	12	4.7	14	3.5
Dream recall	528	81.2	337	90.3	191	69.0	214	84.6	314	79.1
LIDs ^a	189	35.8	149	44.2	40	20.9	37	17.3	152	48.4
LID elements^b										
People	103	54.5	80	53.7	23	57.5	11	29.7	92	60.5
Place	142	75.1	115	77.2	27	67.5	20	54.1	122	80.3
Objects	72	38.1	55	36.9	17	42.5	10	27.0	62	40.8
Task	102	54	83	55.7	19	47.5	13	35.1	89	58.6
Sleep-related activities	17	9	17	11.4	0	0.0	9	24.3	8	5.3
LID themes^b										
Sleep Performance	37	19.6	29	19.5	8	20.0	6	16.2	31	20.4
Wayfinding	46	24.3	38	25.5	8	20.0	2	5.4	44	28.9
Meta-dreaming	77	40.7	64	43.0	13	32.5	5	13.5	72	47.4
False awakening/waking	69	36.5	57	38.3	12	30.0	5	13.5	64	42.1
Friends/Family in lab	30	15.9	25	16.8	5	12.5	3	8.1	27	17.8
Sensory	51	27	41	27.5	10	25.0	2	5.4	49	32.2
Object of observation	23	12.2	17	11.4	6	15.0	5	13.5	18	11.8
Temporal orientation All (IF+NF+P)	63	33.3	53	35.6	10	25.0	6	16.2	57	37.5
All Future (IF+NF)	60	31.7	51	34.2	9	22.5	6	16.2	54	35.5
Immediate Future (IF)	50	26.5	42	28.2	8	20.0	3	8.1	47	30.9
Near Future (NF)	19	10.1	18	12.1	1	2.5	3	8.1	16	10.5
Past (P)	5	2.6	4	2.7	1	2.5	1	2.7	4	2.6

LIDs: lab incorporation dreams; #: Total count; %: Percentages. IF: Immediate future; NF: Near future; P: Past.

^a% calculated on the total number of dream recall;

^b% calculated on the total number of LIDs.

33/99; 33.3%; $\beta = -1.020$, $SD = 0.303$, $z = -3.368$, $p = .0008$) and overnight (REM: 30/122; 24.6%;

NREM: 7/92; 7.6%; $\beta = -1.440$, $SD = 0.479$, $z = -3.004$, $p = .003$) studies separately. Similarly, when using Sleep timing as the only predictor, nap dreams were still more often LIDs than were overnight dreams for both REM ($\beta = -1.420$, $SD = 0.294$, $z = -4.831$, $p < .0001$) and NREM ($\beta = -1.804$, $SD = 0.447$, $z = -4.032$, $p < .0001$) sleep. These results suggest that stage and timing predictors influence LIDs independently (Fig 1B), even though an interaction between these factors is not fully excluded from the results. Clock time of awakening alone was also predictive of LIDs ($p < .001$), with later awakenings being more likely to have LIDs. However, when adding Sleep Stage and Sleep timing as predictors, only Sleep stage ($p = .0009$) and Sleep timing ($p = .0001$), but not Clock time of awakening ($p = .102$), predicted the presence of LIDs.

To explore other participant factors, we added Nightmare proneness (control vs. nightmare-prone participants), State anxiety, Trait anxiety and Depression scores (available in a smaller sample of participants; $N_{\text{subj}} = 253$; $N_{\text{obs}} = 345$) as predictors in the model: higher depression scores were marginally related to the presence of LIDs ($\beta = 0.048$, $SE = 0.025$, $z = 1.932$, $p = 0.053$), while anxiety scores (both $p > .825$) and Nightmare proneness ($p = .840$) were not. Sleep stage ($p < .001$) and Sleep timing ($p = .004$) continued to independently predict LIDs, while Sleep manipulation ($p = .693$) and Sex ($p = .753$) did not (Fig 1A).

Lab incorporations are richer in dreams from later awakenings

We used LMM to assess which factors predicted LID global incorporation scores, with Sleep stage, Sleep timing, Nightmare proneness, Sleep manipulation and Sex as predictors. Only Sleep timing predicted higher LID global scores, with nap dreams (4.38 ± 1.8 out of 7) having a greater mean global score than overnight (2.89 ± 1.66) dreams ($\beta = -1.252$, $SD = 0.362$, $t(137.8) = -3.460$, $p = .0001$) (Fig 1C). All other predictors were non-significant (all $p > .169$). Clock time of awakening alone also predicted LID global scores, with higher global scores being attributed to dreams recalled later in the morning ($\beta = 0.285$, $SD = 0.072$, $t(149.6) = 3.927$, $p = .0001$) – although this relationship did not hold when looking separately for overnight ($p = .916$) and nap ($p = .274$) awakenings.

In sum, LIDs were strongly associated with some state factors, being more likely in dreams from REM sleep and from morning naps; they were also marginally more likely with higher trait depression, but were not related to trait or state anxiety, sex, or nightmare proneness. Moreover, later awakenings predicted both the occurrence and the richness of LIDs, but this effect was confounded by the type of sleep protocol used (overnight vs nap). However, as the clock time of

awakenings did not vary much within overnight or nap studies, a circadian influence on this phenomenon cannot be ruled out.

General attributes of lab incorporation dreams

We used LMM to assess whether presence of a LID was a significant predictor of 4 different dream attributes (negativity, positivity, confusion, clarity of recall). As predictors, we entered LID (present or absent), Sleep stage, Sleep timing and Nightmare proneness. Although most results would not survive a strict error correction threshold ($p < .01$), several effects were at least suggested for each of the attributes. Higher negativity was predicted by LID presence ($\beta = 0.682$, $SE = 0.291$, $t(276.5) = 2.346$, $p = .019$), but not by Sleep stage ($p = 0.527$), Sleep timing ($p = 0.615$) or Nightmare proneness ($p = 0.244$). Higher positivity was marginally predicted by Sleep stage (REM > NREM; $\beta = -0.514$, $SE = 0.302$, $t(278.9) = -1.701$, $p = .090$), but not by LID ($p = .122$), Sleep timing ($p = 0.466$) or Nightmare proneness ($p = 0.680$). Higher confusion was predicted by LID presence ($\beta = 1.143$, $SE = 0.323$, $t(217.6) = 3.534$, $p < .001$), but not by Sleep stage ($p = .142$), Sleep timing ($p = 0.305$) or Nightmare proneness ($p = 0.138$). Higher clarity of recall was predicted by LID presence ($\beta = 1.270$, $SE = 0.254$, $t(287.0) = 5.000$, $p < .0001$), Sleep stage (REM > NREM; $\beta = -1.552$, $SE = 0.278$, $t(287) = -5.579$, $p < .0001$) and marginally by Nightmare proneness ($\beta = -0.551$, $SE = 0.290$, $t(287.0) = -1.902$, $p = .058$), but not by Sleep timing ($p = 0.936$).

Because clarity of recall was higher for LIDs and could therefore influence the salience of other dream attributes, we added it as an additional fixed factor to the models predicting negativity, positivity, and confusion. Both positivity and confusion were predicted by LID absence and presence, respectively (all $p < .01$), as well as by clarity of recall (all $p < .01$); whereas negativity was predicted by clarity of recall ($p = .003$), but not by LID presence ($p = .162$).

In sum, compared with non-LIDs, LIDs were more clearly recalled yet also more subjectively confusing. They were also less emotionally positive when controlling for their recall clarity. While they tended to be more negative, this effect was confounded by their greater clarity of recall.

Qualitative assessment of lab incorporation dreams

Common themes

A qualitative assessment of LIDs revealed six common themes, including *Meta-dreaming* (40.7% of LIDs), *Sensory incorporations* (27%), *Wayfinding* to, from or within the lab (24.3%), *Sleep as*

performance (19.6%), *Friends/Family in the lab* (15.9%) and *Object of observation* (12.2%; see Table 1 for frequencies and Table 2 for examples). 53 LIDs (28%) did not correspond to any of these themes, 52 LIDs (27.5%) had only 1 theme, 50 (26.5%) had 2 themes, 25 (13.2%) had 3 themes, 8 (4.2%) had 4 themes, 1 (0.5%) had 5 themes and none had all 6 themes (see Table 3 and S2 Appendix for examples of dreams with multiple themes).

The six themes are defined in more detail in S1 Appendix and examples are provided in Table 2. *Meta-dreaming* includes dream experiences that involve an alteration in consciousness or bodily ownership such as false awakenings, pre-lucid or lucid dreams, sleep paralysis, out-of-body experiences, dreaming within a dream, and similar alterations. *Sensory incorporations* refer to real bodily sensations that occur during sleep and make their way into dreams, such as the feeling of electrodes on the skin, muscle atonia or weakness, being cold, thirsty or hungry, having to urinate or hearing sounds coming from speakers in the bedroom. *Wayfinding* refers to the dreamer ambulating in, around, into or out of the lab or hospital, such as wandering in the hallways of the hospital or riding the bus to come participate in the experiment. *Sleep as performance* refers to any concern that one's sleep in the lab is inadequate, such as fear of disappointing the experimenter or anxiety over being unable to fall asleep or remember a dream. *Friends/Family in the lab* refers to family members, friends or acquaintances participating in the experiment or simply being present in the lab. *Object of observation* refers to feelings or knowledge about being observed or evaluated during one's sleep, such as feeling vulnerable as a participant, having one's brain waves scrutinized, experiencing a breach of intimacy, or abusive behavior from the experimenter.

Lab incorporation themes differ between naps and overnight, but not between sleep stages

As an exploratory analysis, we performed GLMM to assess if the occurrence of the 6 specific LID themes could be predicted by Sleep stage, Sleep timing or Nightmare proneness (significance level at $p = .05/6 = .0083$). Sleep timing (naps > overnight) only predicted the occurrence of Meta-dreaming ($p = .003$) and, more marginally, Wayfinding ($p = .025$) and Sensory ($p = .011$), but not Sleep performance ($p = .875$), Friends/Family in lab ($p = .199$) or Object of observation ($p = .945$). Sleep stage (all $p > .229$) and Nightmare proneness (all $p > .07$) did not predict any of the LID themes (see Table 1 for percentages of LID themes by Sleep stage and Sleep timing).

We also assessed whether future temporal orientation (both Immediate and Near Future) varied by time of night, using both Clock time of awakening and Sleep stage as predictors. Future

temporal orientation was predicted by Clock time of awakening, being more likely in dreams recalled later in the morning ($\beta = 0.271$, $SE = 0.112$, $z = 2.440$, $p = .0147$), but was not predicted by Sleep stage ($\beta = -0.648$, $SE = 0.112$, $z = 2.440$, $p = .151$).

Table 2. Examples for each of the 6 LID themes and 3 temporal orientation measures

LID themes	Dream excerpts	Lab elements
Sleep Performance	I felt like maybe you (the experimenter) were disappointed in me or that I wasn't 'performing' well enough on the sleep side. ^a	People, Task
	I was worried by the fact that I absolutely had to fall asleep to pass the dream lab test. ^a	Place, Task
	I dreamt that I was laying right here and couldn't fall asleep. After a long time, someone came into the room to tell me the simulation was over – by then I felt too tired to wake up. ^a	Place, People
	And then I was with my parents and I was crying, because I hadn't succeeded in sleeping and I felt like very bad to have failed. ^a	Task
Wayfinding	I got lost wandering through the hospital, and found myself outside with all the gear still stuck to my face. Wandering through all the corridors trying to remember my way back.	Place, Object
	... I was doing the study and I had to go to the bathroom because I had to pee and on my way to the bathroom I took the wrong way back, so I was in the wrong hallways. ^a	Task, Place
	I left the room to find [the experimenter] or someone else, but no one I recognized was around. I walked into the hallway [...] I went back in the room that I was sleeping in and found another doorway off the far wall that led to another room the size of my bed.	Place, People
Meta-dreaming	At one point I realized that I didn't have access to anything in the bedroom, so that I was probably dreaming, I became aware of my body which was very tense and immobile in the bed. So I took control of my dream, I started walking a few steps in the hospital, but my legs were very heavy... ^a	Place

	I look at my hands and see that I am sleeping. I 'wake up'. I am in the lab and I wake up from my nap. I don't really know if I'm awake or asleep. ^a	Place
	I turn off the TV, and tell myself I should fall asleep to have a dream for the study I'm participating in. I don't move, and eventually I feel vibration in my whole body. I also feel that I'll start levitating in the air. [...] I'm happy to be able to have a lucid dream during the study. But because of my anticipation, I couldn't enter in a dream (in my dream).	Task
	I was in my father's living room and I absolutely had to fall asleep. I didn't have electrodes on me [...]. I dozed off on the couch. [...] [My sister] told me a woman had slept on the couch to examine me. [...] She was sorry she fell asleep and explained that we'd have to start all over again, because she slept for too long. At this point, I didn't understand what was going on and then I remembered that I was already doing an experiment with the electrodes and everything. ^a	Sleep, People, Object
False awakening – False waking	I dreamed that I had failed to sleep here. I had spent the whole night not sleeping. [...] I left around 6am, we sort of gave up, and then I left, but not to my home but to my parents. ^a	Place
	I dreamed of waking up here in the lab. I woke up and [the experimenter] explained to me that it was over and I could go home. ^a	Place, People
	Then I thought I was awake and I was waiting for the end of the experiment, I glued one of my electrodes back on. ^a	Place, Object
	I dreamt that I knocked on the door because I was done sleeping to let [the experimenter] know, and she said she will be here soon.	Place, People
Friends/Family in lab	... doing this study only slightly different, a friend came with me and was hitting all the buttons, ...and they got yelled at.	Place, Task
	When I got to the other room, my mother and my sister were there, I thought that was normal. I was very hungry, my mother who worked in the lab did not want to feed me... ^a	Place
	... doing the sleep experiments but actually my parents were in my dreams doing the same experiments with me. But I did not have any electrodes and while they were in my bed, I was on an inflatable mattress near them. [...] I was explaining about this sleep experiment	Place, Task

to my parents and that they needed to behave because we were being recorded.

... I was with 3 friends in the lab, filling out questionnaires.^a Place, Task

Sensory

...there was someone on top of me in the lab while I was in bed, but I was paralyzed, then the person was pushing to hold me against the bed, then I tried to scream, then I was moving my eyes, then I tried to move and I started screaming [...] I felt like the person in black had their arms around my head or close to my headboard.^a Place

I was sleeping, then I was hungry and also wanted to go to the bathroom so I left the room ...^a Place

A friend of mine takes a water gun and tries to get the [electrode] paste out of my hair ...^a Object

I woke up in the room where I was taking a nap [...] I was sitting on the floor because I couldn't support my weight anymore, I was completely heavy and exhausted. The assistant went into the other room by holding one end of the wires, pulling so hard that I couldn't follow her, they were tearing from my skin...^a Place, Object

Object of observation

... I was in a glass room, and I was hooked up to electrodes ... Object

... exactly the same as here except that there were windows instead of walls.^a Place

The researcher told me I had something very weird with my brain. People

I did a test where she put electrolytes in my head, and it was supposed to write the dreams directly on paper.^a Task

I was trying to fall asleep in my dream by holding onto an office chair and rocking it back and forth, aware of the cameras but desperate enough to fall asleep that I didn't really care. Place, Object

... strangely this room was not private. Even though in my dream only me and my family were present, I had the feeling that other people I don't know were present, without seeing them.^a Place

Temporal orientation – Past	I had a dream about coming to the hospital by bike. ^a	Place
	I was rushed to get out, probably I wanted to come to the lab to do the experiment, but I'm not sure [...] after that I rushed to get the bus, I remember I was worried since apparently the bus was late, I was afraid to come late.	Place, Task
	I was coming for the project... the project here and... to sleep. ^a	Place, Task
Temporal orientation – Immediate Future	... there are a lot more people than when I fell asleep. I look at the time, it is ten past noon. ^a	Place
	Actually, I was dreaming that I was here and that I was waking up. After that, we were leaving the room, you were taking the electrodes off me. ^a	Place, People, Object
	I was sitting in something like a laundry basket and leaning on her chair trying to sleep. I looked outside and it was night already so I wondered why we were here so late.	Place, People
Temporal orientation – Near Future	... this was after a false awakening where I thought I returned home and my roommate took my blankets because he was getting too cold.	Object
	I was then walking with my colleagues at McGill talking about my experience in this study.	Task
	... finally the sun was setting and suddenly it was dark, and I was walking at that moment. I had... the electrodes... I was telling them that I was at an experiment so I looked and then I thought: "Oh they forgot an electrode". ^a	Object, Task

^a translated from French

Table 3. Exemplary lab incorporation dream in which 5 different themes were identified

Global score: 7; Sleep stage: N2 awakening; Sleep timing: nap; original language: French
Themes: Meta-dreaming, Wayfinding, Sensory incorporation, Friends/Family in lab, Sleep performance

*I see the dream in a circle in the center of my vision. In the rest of my field of vision I think I can **see the laboratory room. I see the wires on my face. I try to go back to sleep. I fall back into the dream several times, and just as I wonder if I'm dreaming and if it's a lucid dream, I pop out of it, and it just becomes a circle in the center of my field of vision. I am conscious of my body again and I have no dream sensations. But I can control it. There are hospital corridors that I hover backwards through. The student researcher follows me and I seem to want to escape her. I sneak into corners, wardrobes and ventilation ducts, always fluidly and backwards. I feel fun. I open a door. Commercial door. Maybe the ones from the hospital. I can feel the cold metal part for pushing. I go out into the street. An avenue. [...dream scenes out of lab...]. Right then I can feel my body in bed and I'm not sure if I'm dreaming. Then I'm in the lab, I'm sitting on the floor in the virtual reality room. In the rectangle. My parents come into the room. I am annoyed. I have to concentrate, I only have a few minutes to fall asleep, I have to sleep 90 minutes!** I tell them. I have to limit distractions, I have to concentrate. My father leaves but my mother sits on the floor with me, in the rectangle. I don't understand what she is doing there. The hospital turned into a kaleidoscopic structure that I fell into. Geometric holes. I fell into the lens of a camera and saw myself going through each of the lenses. I had no body, I was a point. There was a lot of rapid transformation of the dream. Abstract volumes. A soft computer keyboard that slides between two blankets. Shapes, such as a sphere, having the texture of water in the ocean, but black. Breaches from which light sprang. With each transformation or evolution of forms, there were associated sounds. I imagined myself in my body superimposed on the one in the bed, but I could just barely move the virtual body through the real one that was not moving.*

Discussion

The results show that dreaming of the lab occurs in over a third of all dreams collected in the lab, and in almost half of participants who succeed in recalling a dream. Moreover, LIDs are much more likely in the morning, occurring in over half of dreams collected from morning nap REM awakenings, than they are in overnight dreams. These quantitative results thus point to two main

physiological pressures – sleep stage and sleep timing – to which lab incorporation dreams are sensitive. Our qualitative analyses further identified six narrative themes associated with lab incorporation dreams, including *Meta-dreaming*, such as lucid dreams and false awakenings, *Sensory incorporations*, *Wayfinding* to, from or within the lab, *Sleep as performance*, *Friends/Family in the lab* and *Being an object of observation*. These themes point to possible pressures driving dream formation that include: social affiliation, skill rehearsal, self-projection in space and time, and monitoring of one's current state.

Considering the lab as a shared memory source over several standard protocols has thus enabled us to clarify 1) when recent episodic memories are selected for dream replay (pointing to physiological pressures that may influence dream reactivation); and 2) how diverse simulations are created from episodic memory fragments (pointing to cognitive pressures that may structure the formation of dream narratives).

Lab incorporations in dreams are common

Our estimated prevalence of LIDs (35.8%) is in line with previous studies which report, on average, that 38.4% (range: 32.2% to 68.0%) of dreams refer directly or indirectly to the experimental setting (Schredl, 2008). Because we did not distinguish between direct and indirect lab references in defining the SoLID criteria, these criteria captured most types of indirect references, including general occurrences of laboratories, elements related to sleep or dreaming, or participating in an experiment (see Schredl, 2008).

In addition to replicating previous results, we add several new findings. First, incorporations of lab memory elements are especially high for dreams that were collected from either REM sleep (44.2%), morning naps (48.4%) or, especially, REM sleep from morning naps (55.2%). Second, not only is the prevalence of LIDs increased in morning naps, but so too is their richness. Third, participant factors have very limited relationships to LID prevalence. Neither nightmare-proneness, sex nor anxiety levels are related to LIDs; only depression levels marginally predict their presence. Fourth, we did not find a general effect of sleep manipulation on the occurrence of LIDs. Finally, LIDs differ from non-LIDs in being more clearly recalled, more confusing and less emotionally positive.

Time-dependent occurrence of memory processes in dreams

Our finding of high levels of LIDs from morning naps is open to a number of possible explanations. One possibility concerns the time-dependence of memory processing. Memory reactivations

during sleep are considered to be a time-sensitive component of memory consolidation that may also implicate dream reactivations of specific memory contents (Picard-Deland et al., 2021; Wamsley & Stickgold, 2010; Wamsley, Tucker et al., 2010). Day-residue memory sources are known to be common in dreams (65-70%, see review in Nielsen & Powell, 1992) and in the present context may have favored reactivations of lab memories that occurred almost exclusively immediately prior to sleep. This might especially be the case for morning naps, during which the repertoire of 'previous day' elements was limited in large part only to travel to the lab and the lab experience itself. Moreover, memory encoding has been found to be more efficient in the morning than later at night, possibly due to circadian fluctuations in levels of arousal (Baddeley et al., 1970), which could in turn increase the incorporation rates of pre-sleep events in morning nap dreams. On the other hand, our finding that later awakening times predict higher rates of incorporation, although possibly confounded by the type of protocol used (overnight vs nap), is contrary to evidence that early night dreams more frequently incorporate recent experiences than do late night dreams (Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965) and that memories early in the sleep period are more episodic than semantic (Malinowski & Horton, 2021). In fact, previous overnight studies found that LIDs tend to occur more often in early nighttime REM periods (Dement et al., 1965; Offenkrantz & Rechtschaffen, 1963), whereas others found no time of night effect (Hall, 1967; Whitman et al., 1962). Nonetheless, these effects may not be due to circadian influences, but to early night dreams arising sooner after prior wakefulness than late night dreams, a situation that is also the case for our morning nap dreams compared with overnight dreams.

Lab incorporation dreaming as a hyper-aroused state?

A second possible explanation of our high LID prevalence for morning REM naps is that these dreams are influenced by higher levels of arousal. Heightened cortical arousal associated with circadian/ultradian factors or with sleeping in a novel environment—or both—may induce a particularly vigilant sleep, with increased processing of lab-related sensory or environmental stimuli and, critically, the incorporation of some of these stimuli into dream content.

A first possible source of arousal is the physiological state of morning nap REM sleep, which is a more cortically aroused state than either early night REM or NREM sleep (Rechtschaffen et al., 1966; Wamsley et al., 2007). We find that while LIDs can occur in any stage of sleep, they are twice as frequent in REM as in NREM sleep, independent of time of night. Similarly, the proportion of dreams incorporating lab personnel was previously found to be higher in late REM dreams than in NREM dreams (Raymond et al., 1999). Here, we find that the nature of this REM-NREM difference in LIDs is more a quantitative than a qualitative one, as the LIDs from the two sleep

stages do not differ in other dream attributes, such as emotional intensity, or in specific LID themes. The specific case of false awakenings, which were very frequent in our study, is also consistent with the suggestion that LIDs are influenced by heightened REM sleep arousal. False awakenings were suggested to be a hyper-aroused REM sleep state (2011), as recently evidenced by spectral EEG analysis (Mainieri et al., 2021). Moreover, false awakenings frequently occur in association with lucid dreams (Buzzi, 2011, 2019; DeGracia & LaBerge, 2000; Green, 1968; Raduga et al., 2020) and sleep paralysis (Buzzi, 2019; Raduga et al., 2020) both of which have also been proposed to be highly aroused, hybrid states with features of both REM sleep and waking (Takeuchi et al., 1992; Voss et al., 2009).

A second source of arousal that may have affected LID prevalence in our study is the stimulating effect of sleeping in a novel environment—or the first-night effect. The first-night effect generally involves lighter sleep, prolonged sleep-onset latency, lowered sleep efficiency and increased intermittent wake time—all features consistent with increased arousal (Agnew Jr et al., 1966; Curcio et al., 2004). Changes in dream content have also been reported (Browman & Cartwright, 1980). Tamaki et al. (2016) report an interhemispheric asymmetry in NREM sleep depth during first night sleep, by which one hemisphere—even though asleep—appears to be more aroused and able to process external information to a greater degree than the other. They also found increased brain responses to external stimuli in both hemispheres during phasic REM sleep during a first night in the lab (Tamaki & Sasaki, 2019). Indeed, the sleep lab is replete with novel stimuli that could contribute to first-night arousal: participants find themselves in an unfamiliar building, bedroom and sleep routine, with electrodes stuck to their head and body, and experiencing unwanted body sensations such as hunger, cold, or having to urinate. While in the present study we could not directly address the first-night effect, as most participants only visited the laboratory once, some studies have shown that LIDs occur more frequently during a first night in the laboratory (Browman & Cartwright, 1980; Dement et al., 1965), and others that they persist even after sleeping multiple nights (Domhoff & Kamiya, 1964b; Hall, 1967; Whitman et al., 1962). Morning nap protocols may even have amplified first-night effects relative to overnight sleep protocols, since participants in nap studies have much less time to acclimate to the laboratory.

In sum, potential explanations for the high prevalence of lab incorporations into dreams include the physiological effects of 1) time-dependent factors governing memory processing in sleep, such as day residues in morning naps, and 2) factors increasing arousal during sleep, including morning REM sleep cortical arousal and the first-night effect.

From Memory Fragments to World Simulations

Our qualitative analysis revealed that some fundamental elements of episodic lab memories consistently appear in dream content especially, in decreasing order of prevalence, places, people, tasks, objects and sleep-related activities. The analysis further provides evidence that although dreaming frequently reactivates these elements, it does not replay them in their episodic entirety. In fact, episodic reconstructions in dreams are almost always incomplete (Mallett, 2020). One view of the ‘incompleteness’ of episodic replays is that dreaming operates beyond the episodic memory system, ‘breaking down’ waking memories and recombining them into novel dream scenarios [61]. From our assessment of the present data set, we contend that there are certain design pressures which organize fragments of recent experience into dream scenarios that are preferentially—at least in the case of LIDs—of four distinct, albeit inter-related, types: social, skillful, self-projectional and state-monitoring. We consider each of these hypothesized pressures in the following sections.

Social

Next to depictions of the lab setting itself (75% of LIDs), lab-related people were the most (55%) commonly incorporated element, and 16% of LIDs featured friends and family members present in the context of the lab. That dreamed lab simulations are preferentially social is not unique; social situations are found in 83.5% of all dream reports collected in a home setting (Tuominen et al., 2019). The social dimensions of visiting the sleep lab are undeniable: it is an intimate interpersonal encounter in which a participant’s performance and private dreams are not only observed but objectively scrutinized and compared to those of other participants. Other authors have remarked that hospital personnel are likely to trigger anxiety among lab volunteers, being perceived in their dreams as ‘...sadistic, incompetent and assaultive people...’ (Whitman et al., 1962). This may underlie the awareness of being an object of observation, which frequently accompanies incorporation of the experimenter or other observers into LIDs. A similar theme was discussed in previous studies in which lab-related contents in dreams were perceived as ‘threatening and embarrassing’ (Domhoff & Kamiya, 1964b), involved ‘harm or discomfort to the subject’ (Baekeland, 1971), or contained anxious responses toward the experimenter, toward the experimental room, or concerns about the participant’s own behavior (Whitman et al., 1962). In contrast, it has been suggested that a pleasant lab experience with warm and friendly staff could diminish the first-night effect (Browman & Cartwright, 1980; Coble et al., 1974), indicating further that the nature of social interactions within the lab influence how participants sleep and dream.

To the extent that friends and, especially, close family members are associated with comfort and support in relation to sleep (e.g., early memories of being tucked into bed and watched over by caring parents; falling asleep with a bed partner, etc.), their presence within dream scenarios in the lab bedroom may reflect associations to the participants' very recent experience of being put to bed and watched over by the experimenters.

Skillful

That dream design pressures are frequently skillful and performative in nature, i.e., fashioned around a theme of skill rehearsal, is reflected in many of the LIDs in our data set. LIDs often incorporate basic tasks that are part of most sleep studies, including answering questionnaires, trying to remember dreams or simply 'being part of a study' (54%), almost as often as they incorporate social features. These findings align with theories and evidence that dreaming participates in functions of learning, rehearsal and long-term memory consolidation (Stickgold et al., 2001; Wamsley, 2014; Wamsley & Stickgold, 2011; Wamsley et al., 2010). Accordingly, one frequently discussed possibility is that dreaming about recently learned information or skills is an integral part of the memory reactivations thought to underlie sleep-dependent memory consolidation (Picard-Deland et al., 2021; Wamsley & Stickgold, 2011; Wamsley et al., 2010). Beyond specific controlled tasks that are part of a study protocol, many of the seemingly mundane activities of a sleep lab may be experienced rather as skill-demanding challenges from a participant's perspective. Merely falling asleep 'on command' is a challenge for many, as is the notion of 'remembering to recall a dream' when awakened unexpectedly, the completion of questionnaires and the performance of other tasks by computer keyboard. Similarly, for some, the task of navigating to, from and within a novel environment may trigger a dream rehearsal of spatial skills, likely reflected by the high frequency of wayfinding scenarios. In sum, skillful design pressures may be at work in LIDs for which salient sleep lab tasks—or task components—have been prioritized for longer-term memory consolidation.

Self-projectional

Projections of the dreamed self through space and through time are common dream structuring mechanisms that also appear frequently in our dream set. In LIDs, a dreamer typically explores the surrounding sleeping environment or anticipates the unfolding of a post-awakening scenario. Wayfinding dream themes, in particular, may reflect the hippocampally-dependent sleep function of consolidating and facilitating spatial memories. Actively navigating the dream world may, in this

view, subserve a broader spatial memory function by which participants dream about important spatial and navigational features of the lab in order to (implicitly) establish new familiar landmarks, environmental anchors or critical routes for future use. Our observations that participants' dream worlds often involve self-projection into potential future scenarios (32%), which were much more frequent than projections into the past (3%), also aligns with the purported hippocampal function of future imagining or mental time travel more generally (Miloyan et al., 2019). There occurred frequent instances during which participants dreamt of waking up, of being awakened or of being awake, of reporting their dreams, and even of leaving the lab after the experiment had finished. These future-oriented episodes also frequently included spatial-exploratory behavior in and around the sleep lab—possibly pointing to the simultaneous activation of both spatial and temporal hippocampal processes. Such concatenations of temporal and spatial features were previously identified as one typical scenario characterizing false awakenings (Buzzi, 2011) and further supports the implication of hippocampal organizing pressures in dream formation. Other research showing that stimulus-independent mentation, such as dreaming and mind-wandering, is especially likely to be about the future (Gross et al., 2021; Mason et al., 2009) is consistent with the purported prospective or future-oriented function attributed to offline states (Baird et al., 2011; D'Argembeau et al., 2011; MacDuffie & Mashour, 2010; Smallwood et al., 2011; Stawarczyk et al., 2013). In wake, the ability to simulate and anticipate future narratives builds on the ability to remember and use episodic memories (Bar, 2009; Buckner & Carroll, 2007; Klein, 2016; Schacter et al., 2007). LID narratives, too, incorporate episodic memory fragments for the construction of possible future scenarios about the ongoing lab experience, potentially preparing the dreamer for both perception and action in subsequent wakefulness.

State-monitoring

The frequent appearance in our LID sample of themes expressing participants' concerns with, and awareness of, ongoing bodily and environmental sensations suggests the operation of a design pressure to monitor and update an individual's model of themselves and input from their surroundings while they dream. These themes include minimal awareness of ongoing sensory experiences (sensory incorporation, sleep-related activities), awareness of the true sleeping environment and context (being an object of observation), and awareness of alterations in one's state of consciousness (meta-dreaming). In our sample of LIDs, it was common for participants to dream about waking up with a need to use the bathroom or to retrieve food; they dreamt of being cold, being paralyzed or weak, or feeling the electrodes on their scalp or skin. Such scenarios relate not only to known past events, but also to ongoing sensations that are potentially

instantly available to consciousness during sleep. In addition, some dreams appear to incorporate sleep sensations themselves, e.g., dreamers suddenly fainted or fell asleep in the dream; these sometimes occurred as activities outside of the lab but were nonetheless remarkably akin to elements of the ongoing lab experience. Moreover, dreamers seemed to remain aware of the broader context of being under close scrutiny by the experimenters; LIDs commonly displayed scenarios in which cameras were present, the bedroom walls had become windows, participants' thoughts were exposed, or their intimacy was compromised. Such instances of ongoing self-monitoring and monitoring of the environment again align with the idea of an increased vigilance, or 'night watch', emerging when sleeping in an unfamiliar environment (Tamaki et al., 2016). Finally, beyond the monitoring of bodily sensations and of the environment, participants' LIDs suggested that they maintained a variable degree of self-awareness during dreaming that manifested in a variety of changes in their state of consciousness, i.e., in the frequent occurrence of lucid dreams, false awakenings, sleep paralysis and so forth.

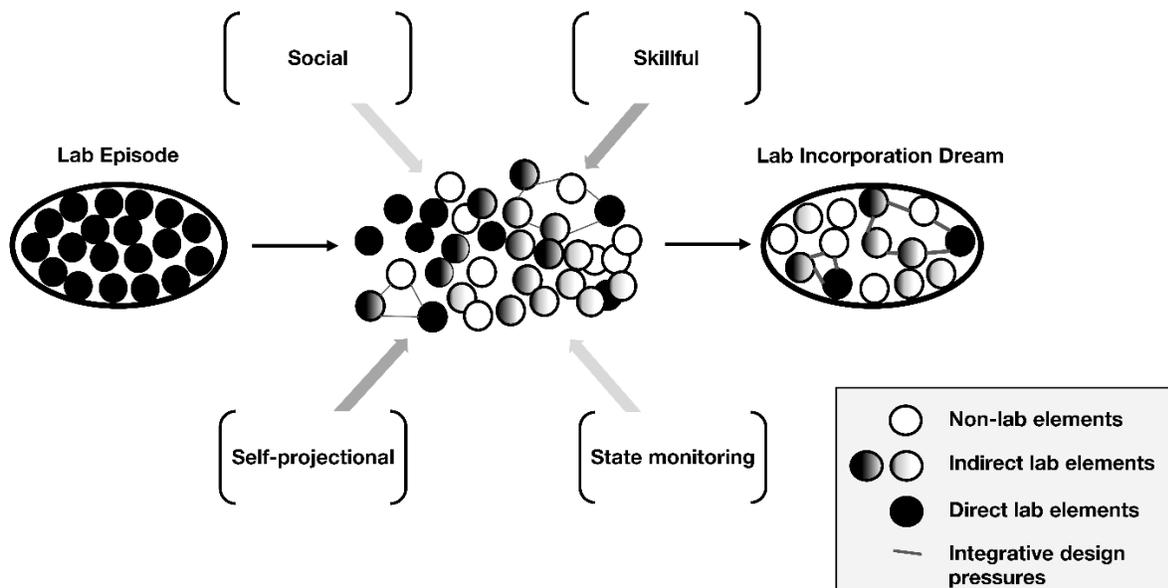


Figure 2. Construction of lab incorporation dreams from episodic memory fragments under integrative design pressures.

Methodological and fundamental implications of LIDs

Our findings have implications for fundamental dream research including both methodological advantages and limitations. Lab dream reports can be collected and compared across several studies and even across independent laboratories, enabling the examination of larger dream data sets all influenced by a common and easily identifiable presleep experience.

However, LIDs constitute a clear instance in which the scientific act of observation influences the desired object of measurement (Domhoff & Kamiya, 1964b; Schredl, 2008). Others have expressed caution that dreams collected in sleep lab environments are not ecologically valid proxies for natural dream content (Domhoff & Kamiya, 1964a; Domhoff, 2005) and, more generally, that sleep behavior and quality often differ substantially when measured in the lab compared to the home sleep environment. For example, lab dreams are less emotional than are home dreams (Sikka et al., 2018) and nightmares seldom occur in the lab setting (Hartmann, 1970; Woodward et al., 2000). Cases where participants were aware of being observed and recorded, or self-aware of their thoughts while dreaming illustrate how sleeping in a lab may alter or censor ongoing dream content. Although the high frequency of LIDs might seem to hinder dream theme diversity in that their high prevalence in the lab is arguably at the expense of other dream themes, our qualitative analysis reveals that even within LIDs a diversity of themes is apparent. In fact, most of the identified design pressures appear to reflect underlying, interrelated functions attributed to dreaming, such as social simulation, memory consolidation, wayfinding and map-building, preparation for future perception/action and maintaining an awareness of the self and the environment.

Another problem that may occur in the case of LIDs is that participants are at times uncertain whether realistic laboratory dreams had rather actually occurred during wake. Specifically, participants may experience ‘false waking’ dreams in which they report not having dreamt or not having been asleep, despite physiologically verified sleep or phenomenologically verified dreaming (e.g., reports of events that never happened, such as ‘you called my name and told me the experiment was over’). This possible confusion between dreaming and waking realities, that seems especially common during lab sleep, has important implications for studies assessing the neural correlates of dream recall, where the presence or absence of conscious experiences is a central variable of interest. Informing participants prior to sleep on the variety of LIDs they may experience in the lab could help them better identify those ‘false wakefulness’ episodes as dream experiences. LIDs may also provide a useful avenue for the study of related sleep phenomena

such as false awakenings, out-of-body experiences, sleep paralysis and lucid dreaming. For example, participants could be trained to perform reality checks whenever they notice particular elements of the lab experience (and perhaps particularly the themes described here), which in turn could help them become lucid in a LID.

Finally, while LIDs may inform our understanding of memory processes related to dreaming, the lab experience may also compete with other tasks being investigated; the lab experience may even be prioritized above other experiences, including experimental learning tasks that participants complete before sleep. In line with this, recent studies have found that, within a single protocol, lab-incorporations and specific task-incorporations rarely occur within one and the same dream (Picard-Deland et al., 2021; Solomonova et al., 2015). This evidence suggests that incorporation of the lab into dreams may interfere with the desired incorporation of more targeted learning tasks. Despite these limitations, analyzing LIDs in greater detail may help researchers to develop learning tasks that successfully compete in importance with the lab experience, e.g., tasks that have a strong social component or that require wayfinding. This may help rectify the common problem of so few incorporations of a learning task appearing in dream content that dreaming's functional role in that task cannot be properly assessed (Nguyen et al., 2013; Schredl & Erlacher, 2010). Moreover, the main design pressures identified in the LIDs from the present data set may help in explaining patterns of dream formation and dreaming's relationships with episodic memory more generally. Assessing the extent to which non-LIDs are structured by design pressures similar to those identified for LIDs would further clarify the generalizability of our findings.

Limitations

A number of limiting factors are present in this study. First, the basic episodic elements (people, objects, places, tasks and sleep-related activities) on which we based our scoring are not exhaustive; for example, we expect emotions to be another important component of episodic memory that is likely reflected in dreams. Because we did not measure the pre-sleep emotional response of our participants when they came to the laboratory, we could only speculate on the influence it had on the construction of LIDs.

Second, we could not control the influence of different types of sleep manipulations on LIDs due to convergence problems in our statistical model. However, we were able to show that lab incorporation rates do not differ between control participants (whose sleep was not disturbed) and participants in experimental situations (TMR, tACS, etc.). This does not fully preclude that a

specific type of stimulation may have led to more lab incorporations but does confirm that lab incorporations in general are not dependent on experimental stimulations. Further studies could address how different stimulations during sleep, especially those leading to cortical arousal, may affect LIDs.

Third, while we showed that lab incorporations can occur in any sleep stage, lower sample sizes for N1, N2 and N3 awakenings prevented us from statistically assessing changes in incorporation rates across levels of NREM sleep depth.

Fourth, perhaps because our lab is located in a labyrinthine hospital situated far from the city center and participants typically need detailed instructions to find it, navigation or wayfinding themes may have proven to be more common in our dream set than in other studies. While this specific situation may have biased the proportion of LIDs containing wayfinding scenarios, it may nonetheless have highlighted an aspect of dreaming that is otherwise often overlooked.

Fifth, 28% of LIDs in our study did not correspond to any of the six identified themes. Most of these dreams were unique scenarios taking place outside the laboratory setting, while incorporating one or more isolated aspects of the lab, such as meeting the experimenter outside of the lab, or noticing the electrodes in some other context. These LIDs may nonetheless be structured by similar overarching design pressures such as social affiliation and state-monitoring. Finally, it is possible that additional organizing themes were present in the LIDs, but were simply not identified in our qualitative assessment. Further studies looking at LIDs reported in different laboratories would help clarify this question.

Acknowledgments

The authors sincerely thank Tyna Paquette for help with coordination of all the studies involved, Arnaud Samson-Richer for help on dream scoring, Maude Pastor for help with the database preparation and all people involved in collection of the dreams throughout the years.

Supporting information captions

S1 Appendix. Scoring of laboratory incorporation dreams (SoLID) criteria.

S2 Appendix. Exemplary laboratory incorporation dreams.

References

- Agnew Jr, H., Webb, W., & Williams, R. (1966). The first night effect: An EEG study of sleep. *Psychophysiology*, 2(3), 263-266.
- Aserinsky, E., & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility, and concomitant phenomena, during sleep. *Science*, 118(3062), 273-274. doi:10.1126/science.118.3062.273
- Baddeley, A. D., Hatter, J. E., Scott, D., & Snashall, A. (1970). Memory and time of day. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22(4), 605-609. doi:10.1080/14640747008401939
- Baekeland, F. (1971). Effects of presleep procedures and cognitive style on dream content. *Perceptual and Motor Skills*, 32(1), 63-69. doi:10.2466/pms.1971.32.1.63
- Baird, B., Smallwood, J., & Schooler, J. W. (2011). Back to the future: Autobiographical planning and the functionality of mind-wandering. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1604-1611. doi:10.1016/j.concog.2011.08.007
- Bar, M. (2009). The proactive brain: memory for predictions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 364(1521), 1235-1243. doi:10.1098/rstb.2008.0310
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Berry, R. B., Brooks, R., Gamaldo, C. E., Harding, S. M., Marcus, C., & Vaughn, B. V. (2012). *The AASM manual for the scoring of sleep and associated events: Rules, terminology and technical specifications* (Vol. 176). Darien, IL: American Academy of Sleep Medicine.
- Blagrove, M., Henley-Einion, J., Barnett, A., Edwards, D., & Heidi Seage, C. (2011). A replication of the 5-7 day dream-lag effect with comparison of dreams to future events as control for baseline matching. *Consciousness and Cognition*, 20(2), 384-391. doi:10.1016/j.concog.2010.07.006
- Blanchette-Carrière, C., Julien, S.-H., Picard-Deland, C., Bouchard, M., Carrier, J., Paquette, T., & Nielsen, T. (2020). Attempted induction of signalled lucid dreaming by transcranial alternating current stimulation. *Consciousness and Cognition*, 83, 102957. doi:10.1016/j.concog.2020.102957
- Bourque, P., & Beaudette, D. (1982). Étude psychométrique du questionnaire de dépression de Beck auprès d'un échantillon d'étudiants universitaires francophones. *Revue Canadienne des Sciences du Comportement*, 14, 211-218.

- Browman, C. P., & Cartwright, R. D. (1980). The first-night effect on sleep and dreams. *Biological Psychiatry*, *15*(5), 809-812.
- Buckner, R., & Carroll, D. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 49-57. doi:10.1016/j.tics.2006.11.004
- Buzzi, G. (2011). False awakenings in light of the dream protoconsciousness theory: A study in lucid dreamers. *International Journal of Dream Research*, *4*(2), 110-116.
- Buzzi, G. (2019). False awakenings in lucid dreamers: How they relate with lucid dreams, and how lucid dreamers relate with them. *Dreaming*, *29*(4), 323.
- Carr, M., Blanchette-Carrière, C., Marquis, L.-P., Ting, C. T., & Nielsen, T. (2016). Nightmare sufferers show atypical emotional semantic associations and prolonged REM sleep-dependent emotional priming. *Sleep Medicine*, *20*, 80-87. doi:10.1016/j.sleep.2015.11.013
- Carr, M., & Nielsen, T. (2015). Morning rapid eye movement sleep naps facilitate broad access to emotional semantic networks. *Sleep*, *38*(3), 433-443. doi:10.5665/sleep.4504
- Carr, M., Saint-Onge, K., Blanchette-Carrière, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018). Elevated perseveration errors on a verbal fluency task in frequent nightmare recallers: a replication. *Journal of Sleep Research*, *27*(3), e12644. doi: 10.1111/jsr.12644
- Coble, P., McPartland, R., Silva, W., & Kupfer, D. (1974). Is there a first night effect? (A revisit). *Biological Psychiatry*, *9*, 215-219.
- Curcio, G., Ferrara, M., Piergianni, A., Fratello, F., & De Gennaro, L. (2004). Paradoxes of the first-night effect: a quantitative analysis of antero-posterior EEG topography. *Clinical Neurophysiology*, *115*(5), 1178-1188.
- D'Argembeau, A., Renaud, O., & Van Der Linden, M. (2011). Frequency, characteristics and functions of future-oriented thoughts in daily life. *Applied Cognitive Psychology*, *25*(1), 96-103. doi:10.1002/acp.1647
- DeGracia, D., & LaBerge, S. (2000). Varieties of lucid dreaming experience. *Individual differences in conscious experience. Amsterdam: John Benjamins*, 269-307.
- Dement, W. C., Kahn, E., & Roffwarg, H. P. (1965). The influence of the laboratory situation on the dreams of the experimental subject. *Journal of Nervous and Mental Disease*, *140*, 119-131. doi:10.1097/00005053-196502000-00002
- Domhoff, B., & Kamiya, J. (1964a). Problems in dream content study with objective indicators: I. A comparison of home and laboratory dream reports. *Archives of General Psychiatry*, *11*(5), 519-524. doi:10.1001/archpsyc.1964.01720290067008

- Domhoff, B., & Kamiya, J. (1964b). Problems in dream content study with objective indicators: II. Appearance of experimental situation in laboratory dream narratives. *Archives of General Psychiatry*, 11(5), 525-528. doi:10.1001/archpsyc.1964.01720290067009
- Domhoff, G. (2005). The content of dreams: methodologic and theoretical implications. In M. H. R. Kryger, T. & W. C. Dement (Eds.), *Principles and Practice of Sleep Medicine*. (pp. 522-534). Philadelphia: Elsevier.
- Fosse, M. J., Fosse, R., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dreaming and episodic memory: a functional dissociation? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(1), 1-9. doi:10.1162/089892903321107774
- Foulkes, D., Pivik, T., Steadman, H. S., Spear, P. S., & Symonds, J. D. (1967). Dreams of the male child: An EEG study. *Journal of Abnormal Psychology*, 72(6), 457-467. doi:10.1037/h0025183
- Foulkes, D., & Rechtschaffen, A. (1964). Presleep determinants of dream content: effects of two films. *Perceptual and Motor Skills*, 19(3), 983-1005. doi:10.2466/pms.1964.19.3.983
- Fukuma, E. (1969). Study of dreams by using "REMP-awakening technique" - Psychophysiological study of dreams in normal subjects : The first report (English summary). *Psychiatria et Neurologia Japonica*, 71(10), 960-979.
- Green, C. (1968). *Lucid dreams*. Oxford: Institute of Psychophysical Research.
- Gross, M. E., Smith, A. P., Graveline, Y. M., Beaty, R. E., Schooler, J. W., & Seli, P. (2021). Comparing the phenomenological qualities of stimulus-independent thought, stimulus-dependent thought and dreams using experience sampling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 376(1817), 20190694. doi:10.1098/rstb.2019.0694
- Hall, C. S. (1967). Representation of the laboratory setting in dreams. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 144(3), 198-206. doi:10.1097/00005053-196703000-00004
- Hartmann, E. (1970). A note on the nightmare. *International Psychiatry Clinics*, 7(2), 192-197.
- Kales, A., & Rechtschaffen, A. (1968). *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects*: US Department of Health, Education and Welfare, Public Health Service.
- Klein, S. B. (2016). Autonoetic consciousness: Reconsidering the role of episodic memory in future-oriented self-projection. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (2006)*, 69(2), 381-401. doi:10.1080/17470218.2015.1007150

- Lara-Carrasco, J., Nielsen, T., Solomonova, E., Levrier, K., & Popova, A. (2009). Overnight emotional adaptation to negative stimuli is altered by REM sleep deprivation and is correlated with intervening dream emotions. *Journal of Sleep Research, 18*(2), 178-187.
- Lewis, H. B., Goodenough, D. R., Shapiro, A., & Sleser, I. (1966). Individual differences in dream recall. *Journal of Abnormal Psychology, 71*(1), 52-59. doi:10.1037/h0022824
- MacDuffie, K., & Mashour, G. A. (2010). Dreams and the temporality of consciousness. *The American Journal of Psychology, 123*(2), 189-197. doi:10.5406/amerjpsyc.123.2.0189
- Mainieri, G., Maranci, J. B., Champetier, P., Leu-Semenescu, S., Gales, A., Dodet, P., & Arnulf, I. (2021). Are sleep paralysis and false awakenings different from REM sleep and from lucid REM sleep? A spectral EEG analysis. *Journal of Clinical Sleep Medicine, 17*(4), 719-727. doi:10.5664/jcsm.9056
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014). Memory sources of dreams: the incorporation of autobiographical rather than episodic experiences. *Journal of Sleep Research, 23*(4), 441-447. doi:10.1111/jsr.12134
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2021). Dreams reflect nocturnal cognitive processes: Early-night dreams are more continuous with waking life, and late-night dreams are more emotional and hyperassociative. *Consciousness and Cognition, 88*, 103071. doi:10.1016/j.concog.2020.103071
- Mallett, R. (2020). Partial memory reinstatement while (lucid) dreaming to change the dream environment. *Consciousness and Cognition, 83*, 102974. doi:10.1016/j.concog.2020.102974
- Mason, M. F., Bar, M., & Macrae, C. N. (2009). Exploring the past and impending future in the here and now: Mind-wandering in the default state. In M.-K. Sun (Ed.), *Cognitive Science Compendium* (Vol. 2, pp. 109-123). Hauppauge, NY: Nova Publishers.
- Miloyan, B., McFarlane, K. A., & Suddendorf, T. (2019). Measuring mental time travel: Is the hippocampus really critical for episodic memory and episodic foresight? *Cortex, 117*, 371-384. doi:10.1016/j.cortex.2019.01.020
- Nguyen, N. D., Tucker, M. A., Stickgold, R., & Wamsley, E. J. (2013). Overnight sleep enhances hippocampus-dependent aspects of spatial memory. *Sleep, 36*(7), 1051-1057. doi:10.5665/sleep.2808
- Nielsen, T., O'Reilly, C., Carr, M., Dumel, G., Godin, I., Solomonova, E., . . . Paquette, T. (2015). Overnight improvements in two REM sleep-sensitive tasks are associated with both REM and NREM sleep changes, sleep spindle features, and awakenings for dream recall. *Neurobiology of Learning and Memory, 122*, 88-97. doi:10.1016/j.nlm.2014.09.007

- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1989). The 'dream-lag' effect: a 6-day temporal delay in dream content incorporation. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, *14*(4), 561-565.
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1992). The day-residue and dream-lag effects: A literature review and limited replication of two temporal effects in dream formation. *Dreaming*, *2*(2), 67-77. doi:10.1037/h0094348
- Offenkrantz, W., & Rechtschaffen, A. (1963). Clinical studies of sequential dreams. I. A patient in psychotherapy. *Archives of General Psychiatry*, *8*, 497-508. doi:10.1001/archpsyc.1963.01720110073009
- Picard-Deland, C., Aumont, T., Samson-Richer, A., Paquette, T., & Nielsen, T. (2021). Whole-body procedural learning benefits from targeted memory reactivation in REM sleep and task-related dreaming. *Neurobiology of Learning and Memory*, *183*, 107460. doi:10.1016/j.nlm.2021.107460
- Plailly, J., Villalba, M., Vallat, R., Nicolas, A., & Ruby, P. (2019). Incorporation of fragmented visuo-olfactory episodic memory into dreams and its association with memory performance. *Scientific Reports*, *9*(1), 15687. doi:10.1038/s41598-019-51497-y
- Raduga, M., Kuyava, O., & Sevchenko, N. (2020). Is there a relation among REM sleep dissociated phenomena, like lucid dreaming, sleep paralysis, out-of-body experiences, and false awakening? *Medical Hypotheses*, *144*, 110169. doi:https://doi.org/10.1016/j.mehy.2020.110169
- Rauchs, G., Bertran, F., Guillery-Girard, B., Desgranges, B., Kerrouche, N., Denise, P., . . . Eustache, F. (2004). Consolidation of strictly episodic memories mainly requires rapid eye movement sleep. *Sleep*, *27*(3), 395-401. doi:10.1093/sleep/27.3.395
- Raymond, I., Nielsen, T., Bessette, P., Faucher, B., & Germain, A. (1999). Character incorporation higher in mentation reports from late night REM than in reports from late night stage 2 sleep. *Sleep*, *22*(1), S132.
- Rechtschaffen, A., Hauri, P., & Zeitlin, M. (1966). Auditory awakening thresholds in REM and NREM sleep stages. *Perceptual and Motor Skills*, *22*(3), 927-942. doi:10.2466/pms.1966.22.3.927
- Sabourin, C., Forest, G., Hebert, G., & De Koninck, J. (2006). *Intensive language learning and episodic memory in dreams*. [Conference presentation]. 20th Annual Meeting of the Associated-Professional-Sleep-Societies. Salt Lake City, UT.
- Schacter, D., Addis, D., & Buckner, R. (2007). Remembering the past to imagine the future: The prospective brain. *Nature Reviews: Neuroscience*, *8*, 657-661. doi:10.1038/nrn2213

- Schredl, M. (2008). Laboratory references in dreams: Methodological problem and/or evidence for the continuity hypothesis of dreaming? *International Journal of Dream Research*, 1(1), 3-6. doi:10.11588/ijodr.2008.1.19
- Schredl, M., & Erlacher, D. (2010). Is sleep-dependent memory consolidation of a visuo-motor task related to dream content? *International Journal of Dream Research*, 3(1), 74-79.
- Schwartz, S. (2003). Are life episodes replayed during dreaming? *Trends in Cognitive Sciences*, 7(8), 325-327. doi:10.1016/s1364-6613(03)00162-1
- Sikka, P., Revonsuo, A., Sandman, N., Tuominen, J., & Valli, K. (2018). Dream emotions: a comparison of home dream reports with laboratory early and late REM dream reports. *Journal of Sleep Research*, 27(2), 206-214. doi:10.1111/jsr.12555
- Smallwood, J., Schooler, J. W., Turk, D. J., Cunningham, S. J., Burns, P., & Macrae, C. N. (2011). Self-reflection and the temporal focus of the wandering mind. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1120-1126. doi:10.1016/j.concog.2010.12.017
- Solomonova, E., Dubé, S., Samson-Richer, A., Blanchette-Carrière, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018). Dream content and procedural learning in Vipassana meditators and controls. *Dreaming*, 28(2), 99-121. doi:10.1037/drm0000081
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Different temporal patterns of memory incorporations into dreams for laboratory and virtual reality experiences: Relation to dreamed locus of control. *International Journal of Dream Research*, 8(1), 10-26.
- Spielberger, C. D. (1970). Manual for the State-trait Anxiety Inventory. *Consulting Psychologist*.
- Stawarczyk, D., Cassol, H., & D'Argembeau, A. (2013). Phenomenology of future-oriented mind-wandering episodes. *Frontiers in Psychology*, 4, 425. doi:10.3389/fpsyg.2013.00425
- Stenstrom, P., Fox, K. C., Solomonova, E., & Nielsen, T. (2012). Mentation during sleep onset theta bursts in a trained participant: A role for NREM stage 1 sleep in memory processing? *International Journal of Dream Research*, 5(1), 37-46. doi:10.11588/ijodr.2012.1.9135
- Stickgold, R., Hobson, J. A., Fosse, R., & Fosse, M. (2001). Sleep, learning, and dreams: off-line memory reprocessing. *Science*, 294(5544), 1052-1057. doi:10.1126/science.1063530
- Takeuchi, T., Miyasita, A., Sasaki, Y., Inugami, M., & Fukuda, K. (1992). Isolated sleep paralysis elicited by sleep interruption. *Sleep*, 15(3), 217-225.
- Tamaki, M., Bang, Ji W., Watanabe, T., & Sasaki, Y. (2016). Night watch in one brain hemisphere during sleep associated with the first-night effect in humans. *Current Biology*, 26(9), 1190-1194. doi:https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.063
- Tamaki, M., & Sasaki, Y. (2019). Surveillance during REM sleep for the first-night effect. *Frontiers in Neuroscience*, 13, 1161. doi:10.3389/fnins.2019.01161

- Tuominen, J., Stenberg, T., Revonsuo, A., & Valli, K. (2019). Social contents in dreams: An empirical test of the Social Simulation Theory. *Consciousness and Cognition*, *69*, 133-145. doi:10.1016/j.concog.2019.01.017
- Vallat, R., Chatard, B., Blagrove, M., & Ruby, P. (2017). Characteristics of the memory sources of dreams: A new version of the content-matching paradigm to take mundane and remote memories into account. *PLoS One*, *12*(10), e0185262. doi:10.1371/journal.pone.0185262
- van Rijn, E., Eichenlaub, J. B., Lewis, P. A., Walker, M. P., Gaskell, M. G., Malinowski, J. E., & Blagrove, M. (2015). The dream-lag effect: Selective processing of personally significant events during rapid eye movement sleep, but not during slow wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, *122*, 98-109. doi:10.1016/j.nlm.2015.01.009
- Verdone, P. (1965). Temporal reference of manifest dream content. *Perceptual and Motor Skills*, *20*, 1253-1268. doi:10.2466/pms.1965.20.3c.1253
- Voss, U., Holzmann, R., Tuin, I., & Hobson, J. A. (2009). Lucid dreaming: a state of consciousness with features of both waking and non-lucid dreaming. *Sleep*, *32*(9), 1191-1200. doi:10.1093/sleep/32.9.1191
- Wamsley, E. J. (2014). Dreaming and offline memory consolidation. *Current Neurology and Neuroscience Reports*, *14*(3), 433. doi:10.1007/s11910-013-0433-5
- Wamsley, E. J., Hirota, Y., Tucker, M. A., Smith, M. R., & Antrobus, J. S. (2007). Circadian and ultradian influences on dreaming: A dual rhythm model. *Brain Research Bulletin*, *71*(4), 347-354. doi:https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2006.09.021
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming and offline memory processing. *Current Biology*, *20*(23), R1010-1013. doi:10.1016/j.cub.2010.10.045
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2011). Memory, sleep and dreaming: experiencing consolidation. *Sleep Medicine Clinics*, *6*(1), 97-108.
- Wamsley, E. J., Tucker, M., Payne, J. D., Benavides, J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming of a learning task is associated with enhanced sleep-dependent memory consolidation. *Current Biology*, *20*(9), 850-855. doi:10.1016/j.cub.2010.03.027
- Whitman, R. M., Pierce, C. M., Maas, J. W., & Baldridge, B. J. (1962). The dreams of the experimental subject. *Journal of Nervous and Mental Disease*, *134*(5), 431-439. doi:10.1097/00005053-196205000-00005
- Woodward, S. H., Arsenault, N. J., Murray, C., & Bliwise, D. L. (2000). Laboratory sleep correlates of nightmare complaint in PTSD inpatients. *Biological Psychiatry*, *48*(11), 1081-1087. doi:10.1016/s0006-3223(00)00917-3

2.3 Étude 3

2.3.1 Article V

The memory sources of dreams: Serial awakenings across sleep stages and time of night

Claudia Picard-Deland¹, Karen Konkoly², Rachel Raider³, Ken A. Paller², Tore Nielsen⁴, Wilfred R. Pigeon^{3,*}, Michelle Carr^{3,*}

¹ Department of Neuroscience, University of Montreal, Montreal, Quebec, Canada

² Department of Psychology, Northwestern University, Evanston, IL, United States

³ Department of Psychiatry, University of Rochester Medical Center, Rochester, NY, United States

⁴ Department of Psychiatry and Addictology, University of Montreal, Montreal, Quebec, Canada

*These authors share last authorship

Paper published in: Sleep. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsac292>. 3 December 2022.

Authors contribution

Claudia Picard-Deland: Conceptualization, Methodology, Formal Analysis, Investigation, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Visualization, Funding acquisition. **Karen Konkoly:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing-Review and Editing, Funding acquisition. **Rachel Raider:** Formal Analysis, Writing-Review and Editing. **Tore Nielsen:** Writing-Review and Editing. **Ken Paller:** Writing-Review and Editing. **Wilfred R. Pigeon:** Supervision, Resources, Writing-Review and Editing, Funding acquisition. **Michelle Carr:** Supervision, Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing-Original Draft, Writing-Review and Editing, Funding acquisition.

Abstract

Memories of waking-life events are incorporated into dreams, but their incorporation is not uniform across a night of sleep. This study aimed to elucidate ways in which such memory sources vary by sleep stage and time of night. Twenty healthy participants (11 F; 24.1 ± 5.7 years) spent a night in the laboratory and were awakened for dream collection approximately 12 times spread across early, middle, and late periods of sleep, while covering all stages of sleep (N1, N2, N3, REM). In the morning, participants identified and dated associated memories of waking-life events for each dream report, when possible. The incorporation of recent memory sources in dreams was more frequent in N1 and REM than in other sleep stages. The incorporation of distant memories from over a week ago, semantic memories not traceable to a single event, and anticipated future events remained stable throughout sleep. In contrast, the relative number of recent versus distant memory sources changed across the night, independently of sleep stage, with late-night dreams in all stages having relatively more remote memory sources than dreams earlier in the night. Qualitatively, dreams tended to repeat similar themes across the night and in different sleep stages. The present findings clarify the temporal course of memory incorporations in dreams, highlighting a specific connection between time of night and the temporal remoteness of memories. We discuss how dream content may, at least in part, reflect the mechanisms of sleep-dependent memory consolidation.

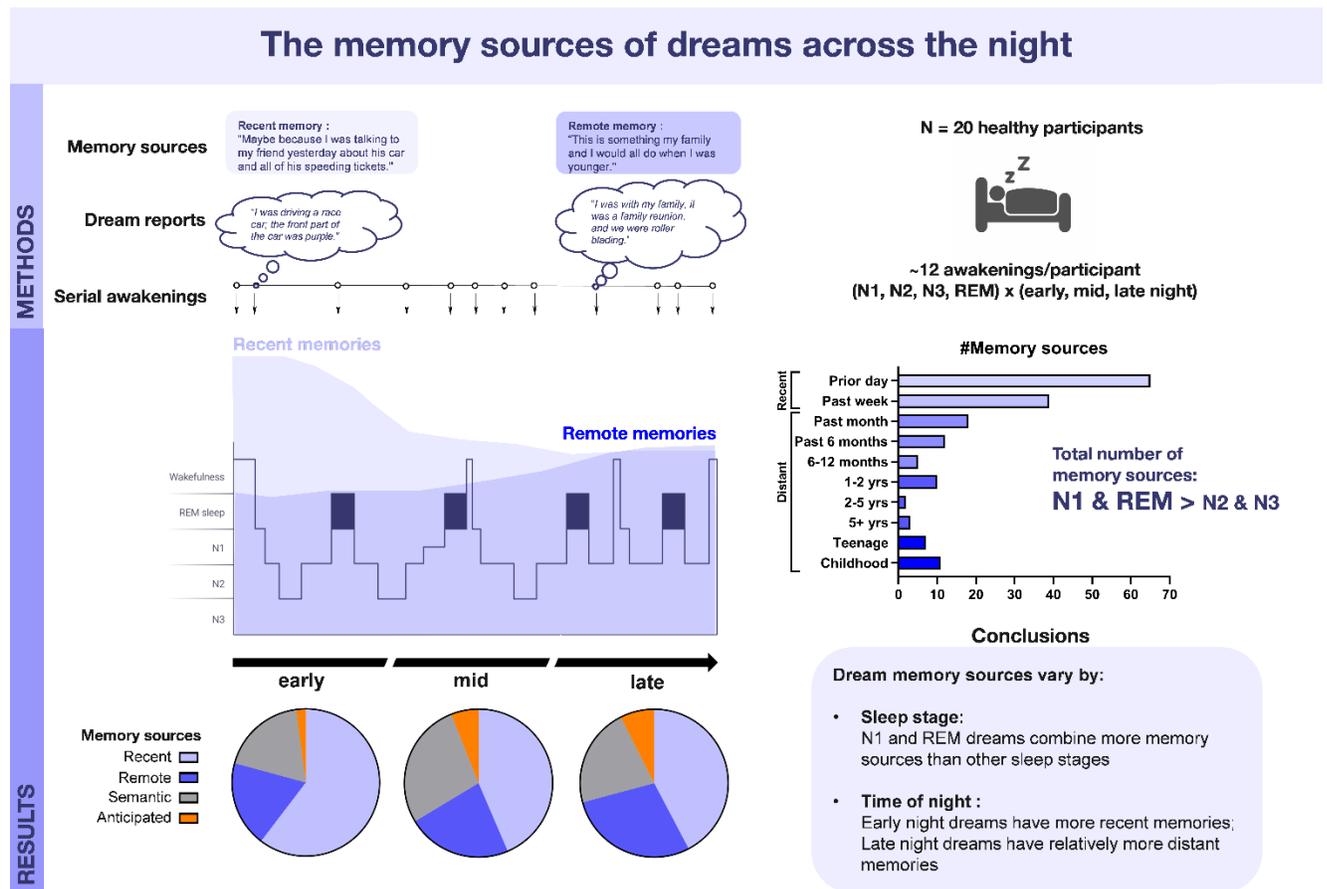
Keywords

Dreaming, memory sources, serial awakenings, episodic memory, semantic memory, sleep stages, temporal changes, REM sleep, NREM sleep

Statement of Significance

Using a serial-awakening paradigm, our results show that multiple memory sources can co-exist in dreams, especially in dreams from sleep-onset N1 and REM sleep. Results also show that the memory sources of dreams become relatively less recent and more remote across a night of sleep, and that this effect is independent of sleep stage. Elucidating when different memory types are incorporated into dreams could advance our understanding of sleep-dependent memory processing and inform future research aimed at modulating specific memories during sleep.

Graphical Abstract



Introduction

The content of dreams often reflects elements of waking-life events. Over 80% of dream reports can be associated with at least one identifiable event memory originating in either the recent or remote past, or from a future anticipated event (Malinowski & Horton, 2014b; Vallat et al., 2017; Wamsley, 2022). Dreaming about events from the previous day (day residues) are especially prevalent, identified in 60-75% of reports (Nielsen & Powell, 1992). However, previous events are rarely replayed in their entirety in dreams (Fosse et al., 2003). Rather, only fragments of episodic memories seem to be combined into novel scenarios (Hartmann, 2010; Malinowski & Horton, 2014b; Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021; Wamsley, 2022).

One view is that this incorporation of memories into dreams reflects sleep-dependent memory consolidation, which involves the reactivation and organization of memory traces into long-term cortical storage during sleep (e.g., Horton & Malinowski, 2015; Wamsley & Stickgold, 2010). In

support of this view, evidence from both rapid eye movement (REM) sleep and non-REM (NREM) sleep shows that dreaming about elements of a recently learned task is associated with improved performance on that task (e.g., Picard-Deland, Aumont, et al., 2021; Plailly et al., 2019; Schoch et al., 2019; Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley et al., 2010). Several investigators suggest that the interweaving of recent and distant memories in dream narratives supports a process of integrating novel information into broader semantic and autobiographical memory networks (Hartmann, 2007; Malinowski & Horton, 2015; Wamsley & Stickgold, 2010).

Beyond merely strengthening individual memories, the creation of novel associations between different waking-life experiences during dreaming may also bolster creativity and help to extract the overall gist of similar experiences (Malinowski & Horton, 2015). These are functions that have also been attributed to REM sleep more generally (e.g., Lewis et al., 2018; Walker & Stickgold, 2010). Further, the incorporation into dreams of fragments from the past could serve to simulate potential future scenarios and help individuals prepare for upcoming events and challenges (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021; Wamsley, 2022). To better understand the central role of memories in dream formation and to shed light on the possible functions of dreaming, we sought to obtain systematic evidence on the types and temporal characteristics of dream memory sources. Specifically, we asked whether different types of memory are incorporated into dreams at different times of the night or in different sleep stages.

Memory sources of dreams across the night

The incorporation of memories into dreams has been shown to be modulated by certain factors, particularly time of night (Nielsen, 2004). An early insight about REM dreams was that the temporal recency of a memory source varies with time of night (Offenkrantz & Rechtschaffen, 1963; Roffwarg et al., 1978; Verdone, 1965). The most recent memories tend to be incorporated in early-night dreams whereas more remote memories tend to appear at the end of the night. This temporal pattern was also found in a case study for sleep-onset (N1) dreams (Stenstrom et al., 2012). Nevertheless, this temporal effect has yet to be confirmed or replicated in a laboratory study with an adequate sample size.

Incorporation may also be influenced by sleep stage. Day residues are more frequent in stage 2 (N2) dreams than in REM dreams and remote memories from up to a year ago are more frequent in REM dreams than in N2 dreams (Battaglia et al., 1987). However, because REM awakenings occurred later at night than N2 awakenings in the latter study, the results may reflect an influence of time of night rather than sleep stage.

To understand memory incorporation in dreams, memory type must also be taken into account as mechanisms may differ for different types. Specifically, episodic memories pertain to events that were personally experienced in a certain spatial and temporal context (e.g., '*four days ago when I was stung by a scorpion*'), whereas semantic memories reflect general knowledge or abstract self-references without a specific spatiotemporal context of learning (e.g., '*my fondness for botany*'). NREM dream sources are found to be more episodic-like throughout the night than are REM dream sources (Baylor & Cavallero, 2001; Cicogna et al., 1991). REM sources are more semantic, especially later at night, than are NREM sources (Cavallero et al., 1990). NREM dreams also correspond more closely to the original memory source than do REM dreams (Foulkes et al., 1989). In at-home studies, early-night dreams were more clearly related to waking life, while late night dreams were more hyperassociative, in that they were more bizarre, metaphorical, and remote (Malinowski & Horton, 2014a, 2021). However, these effects again have not been disentangled from sleep-stage differences between early and late night.

Finally, the incorporation of specific memory sources, such as the sleep laboratory itself, can be modulated by both sleep stage and time of night. Specifically, dreaming about the lab was more frequent in REM dreams than in NREM dreams, as well as in morning nap dreams than in overnight sleep dreams (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021). Moreover, the probability of dreaming about future scenarios related to the lab (e.g., false awakenings) increased with time of night (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021).

Serial awakenings to uncover memory sources

Serial-awakening protocols have been used to efficiently investigate the neural correlates and memory sources of dream content (e.g., Schoch et al., 2019; Siclari et al., 2017; Stenstrom et al., 2012). Studies have mainly explored memory sources of dreams that arise either from the same stage of sleep throughout the night (Roffwarg et al., 1978; Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965), or from different stages of sleep across multiple nights (e.g., Baylor & Cavallero, 2001; Cavallero et al., 1992; Cavallero et al., 1990; Cicogna et al., 1991). A few studies have performed multiple awakenings in NREM or REM sleep through a single night to assess the dream-lag effect, wherein memory sources re-appear in dreams about a week following the initial experience (Blagrove et al., 2011; van Rijn et al., 2015). These studies show that dream-lag effects occurred mainly in REM sleep dreams, the effect being stronger in early REM periods (Blagrove et al., 2011). However, because of the focus on the dream-lag effect, memory sources in these studies were limited to 10 or 14 days prior to the study, so how these factors relate to more distant memory

sources – or to anticipatory cognitions – is still unclear. In a recent study, Wamsley (2022) performed up to 10 awakenings at sleep onset at the beginning of the sleep period and three additional awakenings in NREM, REM and in the morning. Episodic memory sources were found more frequently in N1 dreams than in REM and NREM dreams later in the night. In parallel, the probability that a dream would be associated with an episodic memory declined from the first to the fourth quartile of the night, while the probability that a dream would be associated with a semantic memory or an anticipated future event remained stable across the night.

In sum, serial awakenings have been valuable for uncovering variations in memory sources across dreams. Nevertheless, the differential contribution of sleep stages and time of night to which specific memory sources are incorporated remains unclear.

Objectives and Hypotheses

Accordingly, our primary objective was to analyze the memory sources of dreams with respect to time of night and sleep stage, while taking into account type of memory (episodic vs. semantic) and temporal period (recent vs. distant past, or anticipated future). We thus planned awakenings during a single night that sampled all stages of sleep (N1, N2, N3, REM) and each of three different periods of the night (early, mid, late). We hypothesized that: 1) REM dreams would have relatively more semantic memory sources, while NREM dreams would have relatively more episodic memory sources, independent of time of night; and 2) remote memory sources would predominate in late-night dreams compared to early-night dreams, while recent memory sources would predominate in early-night dreams.

Methods

Participants

A total of 20 healthy participants (11 females; 9 males; 24.1 ± 5.7 yrs; range: 18-40 yrs) were recruited by word of mouth and with ads placed on campus at the University of Rochester and at local businesses. Participants were required to be 18-40 years of age, to self-declare they were mentally and physically healthy, to have no sleep disorders, to not take psychotropic medication and to have recalled at least 3 dreams per week for the last 6 months (mean \pm SD: 4.2 ± 1.1 ; range 3-7 dreams/week). Procedures accorded with the ethical standards of institutional research committees and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments. Ethics approval was obtained from the University of Rochester Research Subjects Review Board. Participants gave

written informed consent and received US\$120 for their participation as well as compensation for transportation if needed.

Procedures

Participants first came to the University of Rochester Medical Center to receive detailed information on the procedures of the study as well as a brief training on how to complete the at-home dream journal and the Dream-Memory Association task. They gave written informed consent, completed online questionnaires, and completed 5 days of home sleep/dream logs prior to starting laboratory participation, including on the morning of participation (see Questionnaires and Home Dream Journal sections in Supplementary Material for more details). For the in-lab session, participants arrived one hour before their usual bedtime (mean \pm SD: 10:01 \pm 0:47 PM). Then, a research technician fitted them with a standard montage of polysomnography (PSG) electrodes (see section on Polysomnography). Participants were given a 9-hour window to sleep (~11 PM to 8 AM) during which serial awakenings ($n = 12$ awakenings) with dream collection were performed. Participants were then allowed to sleep longer (without awakenings) if they wished. In the morning, the PSG electrodes were removed and participants completed the Dream-Memory Association task. They subsequently completed 10 consecutive days of home sleep/dream logs.

Serial awakenings and dream collection

Awakenings were planned to occur in all four stages of sleep (N1, N2, N3, REM) and across three periods of sleep (early, mid, late), resulting in 12 awakenings in total (see Figure 1 for an example). In order to optimize the chance of having awakenings in all stages of sleep for each period of the night, the order of awakenings followed, when possible: N1, N3, N2, then REM sleep for each period.

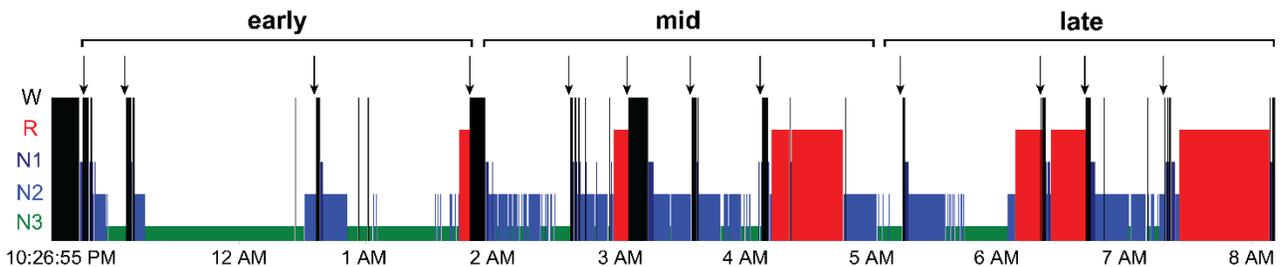


Figure 1. Example of a participant's hypnogram with serial awakenings.

Each awakening is indicated with an arrow. Wake periods are in black and thirds of the night indicated with horizontal brackets.

In order to homogenize the awakenings within each sleep stage throughout the night, they were planned to occur after ~5 minutes of stable N2, N3, or REM was detected (we achieved a mean \pm SD of 7.8 ± 5.8 min, min = 0.5; max = 41 min), or after ~15 seconds of N1 sleep (mean \pm SD = 1.2 ± 1.1 min). Awakenings were planned to be a minimum of 15 minutes apart, except for N1 awakenings which could be prompted upon falling back asleep from a previous awakening. Awakenings were also planned to occur a maximum of 90 minutes apart, i.e., if the next expected stage did not come within a full cycle of sleep, the experimenter would provoke an awakening as long as the sleep stage was different from the previous awakening (we achieved a mean \pm SD of 51.6 ± 30.6 minutes apart, min = 10; max = 164 min). The three sleep periods (early/mid/late) were established based on the participant's usual sleep duration (divided by 3). The online sleep stage scored for each awakening was later compared to the offline sleep scoring performed over the whole night (see the Polysomnography section). Awakenings were correctly identified online 96.9% of the time (220 out of 227 awakenings). The offline scoring was used for analyses.

The amount of time elapsed in the targeted sleep stage before awakening did not differ significantly between N2 (5.95 ± 3.7 min), N3 (5.9 ± 2.6 min) and REM (7.8 ± 5.8 min), although it was lower in N1 due to our target of only ~15 s N1 preceding awakening (1.2 ± 1.1 min). Time to fall back asleep after the awakenings, calculated as the time to reach the next stable N1 sleep period (i.e., a sleep onset N1 period which led to N2 sleep rather than to awakening), did not differ between sleep stages (N1: 9.0 ± 8.1 min; N2: 8.1 ± 21.2 min; N3: 6.2 ± 13.7 ; REM: 6.3 ± 8.0 min; $p = .493$) or time of night ($p = .856$). When examining the five minutes preceding each awakening, N2 awakenings contained $91.1 \pm 15.1\%$ of N2; N3 awakenings contained $90.2 \pm 19.0\%$ of N3; and REM awakenings contained $95.0 \pm 11.6\%$ of REM sleep. N1 awakenings were always preceded by at least 15 sec of N1 sleep.

The experimenter woke participants up by softly calling their names through a loudspeaker in the bedroom. Participants were immediately asked to report in detail '*what was going through your mind just before I called your name*'. If they reported any dream experience, they were then asked to rate their level of immersion in it (results not reported here). If participants did not recall any dream experience, they were asked whether they had a so-called white dream, with the prompt: '*do you still have a strong impression that you were dreaming but forgot the content, or do you feel like you were not experiencing anything?*'. Finally, all participants were asked to rate their subjective sleep perceptions (results not reported here; see Supplementary Material for the full

script used for In-lab dream collection). They were then told they could go back to sleep. Verbal reports were recorded and were transcribed manually by the experimenters during the night.

Dream-Memory Association task

Upon awakening each morning, participants were asked to identify and write down associated memories for each at-home and in-lab dream report. For the in-lab session, the transcribed dream reports were displayed one at a time on a computer screen in a random order. For each report, participants were asked to rate how clearly they remembered having had that dream experience on a 1-5 scale (*clarity of recall*). They were then asked to consider the different dream elements (e.g., characters, places, objects, feelings) and think of any events from their life (past or anticipated) that may have triggered this element and to think of other prominent memories associated with this element. Next, they dated the recalled events as precisely as possible from a list of time periods (past events: yesterday / 2 days ago / 3-4 days ago / 5-6 days ago / 7-8 days ago / within the past month / within the past 6 months / 6-12 months ago / 1-2 yrs ago / 2-5 yrs ago / 5+ yrs ago (but later than teenage) / teenage / childhood; anticipated events: later today / tomorrow / in 2-3 days / in 4-5 days / in 6-7 days / in more than a week). Participants also had the option to specify another date or time period not present in the list ('Other'), or to select 'Related to waking life events, but not traceable to single event(s)' if the waking life memory could not be traced back to a single event or specific time period (i.e., semantic memory). They were allowed to add more than one memory source to a single dream element, but not to reuse the same memory source for different dream elements. If the memory source could be traced back to a single event, it was considered to be episodic, whereas if a single source was not apparent, it was considered to be semantic. Finally, if the source was an anticipation of a future event, it was considered to be a future source. Past memory sources were further separated into *recent past* (from yesterday to 7-8 days ago) and *distant past* (within the past month through childhood). Participants were given detailed instructions on how to report the dream-memory associations and were provided with examples for each type of memory/event (see the full Dream-Memory Association task with instructions in Supplementary Material).

Polysomnography

Participants slept in a private sleep laboratory bedroom with continuous audiovisual surveillance. They were recorded with a standard 10-20 montage of electroencephalography (F3, F4, C3, C4, O1, O2), electrooculography (1 vertical left, 1 horizontal right) and electromyography (3 on the chin) channels; right-hemisphere channels were referenced to A1 and left-hemisphere channels

to A2. Biosignals were recorded using Alice 6 Acquisition Systems (-6dB filters with cut-offs at 0.30 and 100 Hz) and controlled by Sleepware G3 software (Philips Inc., United States). Tracings were visually monitored during the night and were later scored by an expert blind to the online-scored sleep stages, using American Academy of Sleep Medicine standards (Berry et al., 2012); sleep variables (e.g., REM min, %REM, NREM min, %NREM, Total Sleep Time) were calculated by Sleepware G3 software (Philips Inc., United States).

Qualitative assessment (judge ratings)

Lab incorporation dreams. The incorporation of the laboratory in dreams was scored based on whether or not (1 or 0) there was any trace of the laboratory, including lab-related people, places, objects, tasks and sleep activities (see step 1 of the SoLID Criteria for more details on the scoring procedure; Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021). This scoring procedure was done by one judge familiar with the SoLID criteria and was done independently of the participants' own identification of lab-related memory sources.

Repetition of dream themes through the night. Three judges independently identified repeated themes (e.g., a same person or same action repeating through more than one dream) in each participant's dream reports and then worked to a consensus on these themes. These repeated themes could be lab-related (e.g., electrodes, bed), people (e.g., family members, friends), objects (e.g., cars, food), places (e.g., high school, home), actions (e.g., preparing for something, cleaning) or others (e.g., money, music).

Statistical analyses

Statistical analyses were conducted in R (Team, 2013). Results visualizations were performed with R and GraphPad Prism 9.

Generalized linear mixed models (GLMM; *glmer* function) (Bates et al., 2014) were used to assess factors that predict the occurrence (1 or 0) of memory sources identified by the participant from the recent past (1-8 days previous), the distant past (within the past month to childhood), the future (later today to more than 1 week in the future) or that were semantic (not traceable to single events); or the occurrence of judge-rated lab incorporations (1 or 0). We entered Sleep stage (N1, N2, N2, REM) and Time of night (early, mid, late) as fixed effects predictors.

Linear mixed models (LMM; *lmer* function) were used to assess continuous outcomes (proportions of past, semantic or future memory sources; *Recent-Distant* and *Semantic-Episodic* relative difference) with Sleep stage and Time of night as fixed factors.

Participant ID# was added as a random effect in all GLMM and LMM models to take into account variable numbers of dreams reported by individual participants. GLMM were fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) and LMM were fit by restricted maximum likelihood procedures. Global p-values for fixed factors were calculated with the *mixed* function (*afex* package) for GLMM and with the *anova* function (Satterthwaite's method) for LMM. Post-hoc tests were calculated with the *lsmeans* function; degrees of freedom were calculated with the Kenward-Roger method and p-values were adjusted for multiple comparisons with the Tukey method.

Results

Descriptive

Participants were woken up on average 11.40 ± 0.88 times per night (min = 9; max = 12) and recalled 8.20 ± 2.02 dreams (min = 4; max = 12). They spent 8.80 ± 0.86 hours in bed (from lights off to lights on) and slept 7.33 ± 1.08 hours, with a sleep efficiency of $81.69 \pm 11.40\%$ (see Table S1 for more details on sleep characteristics).

Table 1. Number of dreams recalled and number of awakenings as a function of sleep stage and time of night

# Recalled dreams / # Awakenings (%)	N1	N2	N3	REM	All stages
Early	12 / 20 (60.0%)	13 / 20 (65.0%)	16 / 22 (72.7%)	15 / 17 (88.2%)	56 / 79 (70.9%)
Mid	18 / 18 (100.0%)	11 / 20 (55.0%)	6 / 13 (46.2%)	17 / 21 (80.9%)	52 / 72 (72.2%)
Late	14 / 16 (87.5%)	17 / 21 (80.9%)	8 / 17 (47.1%)	17 / 22 (77.3%)	56 / 76 (73.7%)
All periods	44 / 58 (75.8%)	41 / 60 (68.3%)	30 / 53 (56.6%)	49 / 56 (87.5%)	164 / 227 (72.2%)

The probability of recalling a dream (excluding white dreams) varied by Sleep stage ($p = .002$) but not by Time of night ($p = .929$). Pairwise comparisons show that dreams were more frequently recalled in REM sleep than in N3 sleep ($p = .003$) and, marginally, in REM sleep than in N2 sleep ($p = .056$) (see Figure 2A and Table 1). The length of dream reports also differed with Sleep stage ($p < .001$) and Time of night ($p = .008$), being longer in REM than in all other stages ($p < .0001$) and shorter in early awakenings than in late awakenings ($p = .007$) (see Figure 2B). A marginal interaction between Sleep stage and Time of night ($p = 0.091$) shows that REM dreams were longer than those of other sleep stages during mid and late night (all $p < .012$), but not during early night (all $p > .962$), and that only REM dreams increased in length across early to late night ($p = .007$). Clarity of dream recall was predicted by Sleep stage ($p < .001$) and marginally by Time of night ($p = .075$), with no interaction between the two ($p = 0.289$): dreams that occurred in N1 or in REM sleep were recalled more clearly in the morning than dreams that occurred in N2 or N3 sleep (all $p < .05$); and dreams that occurred late in the night tended to be recalled more clearly in the morning compared with earlier dreams ($p = .086$) (see Figure 2C). To control for a potential effect of dream report length and clarity of dream recall on the identification of associated memory sources, this variable was used as an additional predictor in the GLMMs and LMMs when indicated.

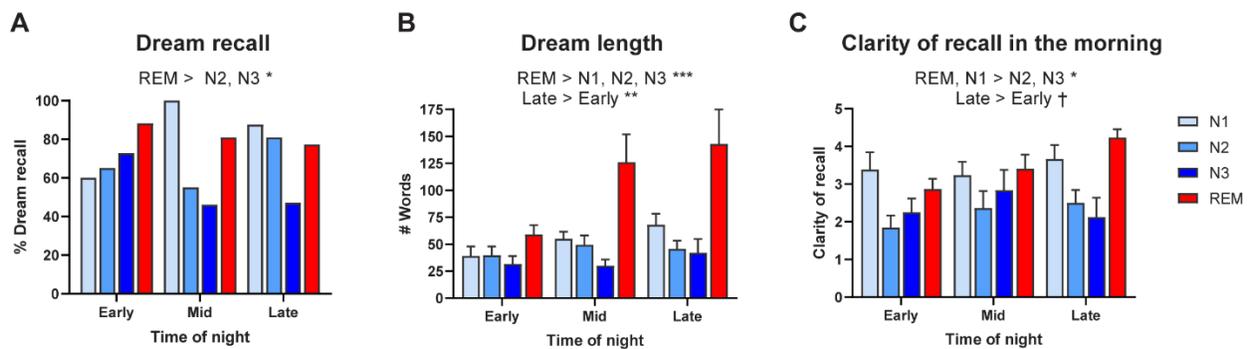


Figure 2. Dream recall variation across Sleep stage and Time of night.

(A) Dreams were more frequently recalled in REM sleep across the night; (B) dreams were generally longer in REM sleep or in later awakenings; (C) dreams were remembered more clearly in the morning when they occurred in REM or in N1 sleep, or when they occurred in later awakenings. Means and SEMs are shown.

Memory sources across sleep stages and time of night

Memory sources were identified for 143 dreams (87.2%) with an average of 1.77 ± 1.39 memory sources per dream (min = 0; max = 10). A total of 91 (55.5%) dreams incorporated memories

from the recent past and 49 (29.9%) from the distant past; 51 (31.1%) incorporated semantic sources (not related to one event) and 11 (6.7%) incorporated sources from anticipated future events (see Figure 3A and Table S2 for examples). Day-residues were by far the most prevalent time category, occurring in 65 out of 164 dreams (39.6%), and no dream-lag effect (more incorporations from ~5-7 days ago) was observed (Figure 3C). In future memory sources, 6 cases (54.5%) were anticipated events later in the day, 3 cases the following day, 1 case in 2-3 days and 2 cases in more than a week.

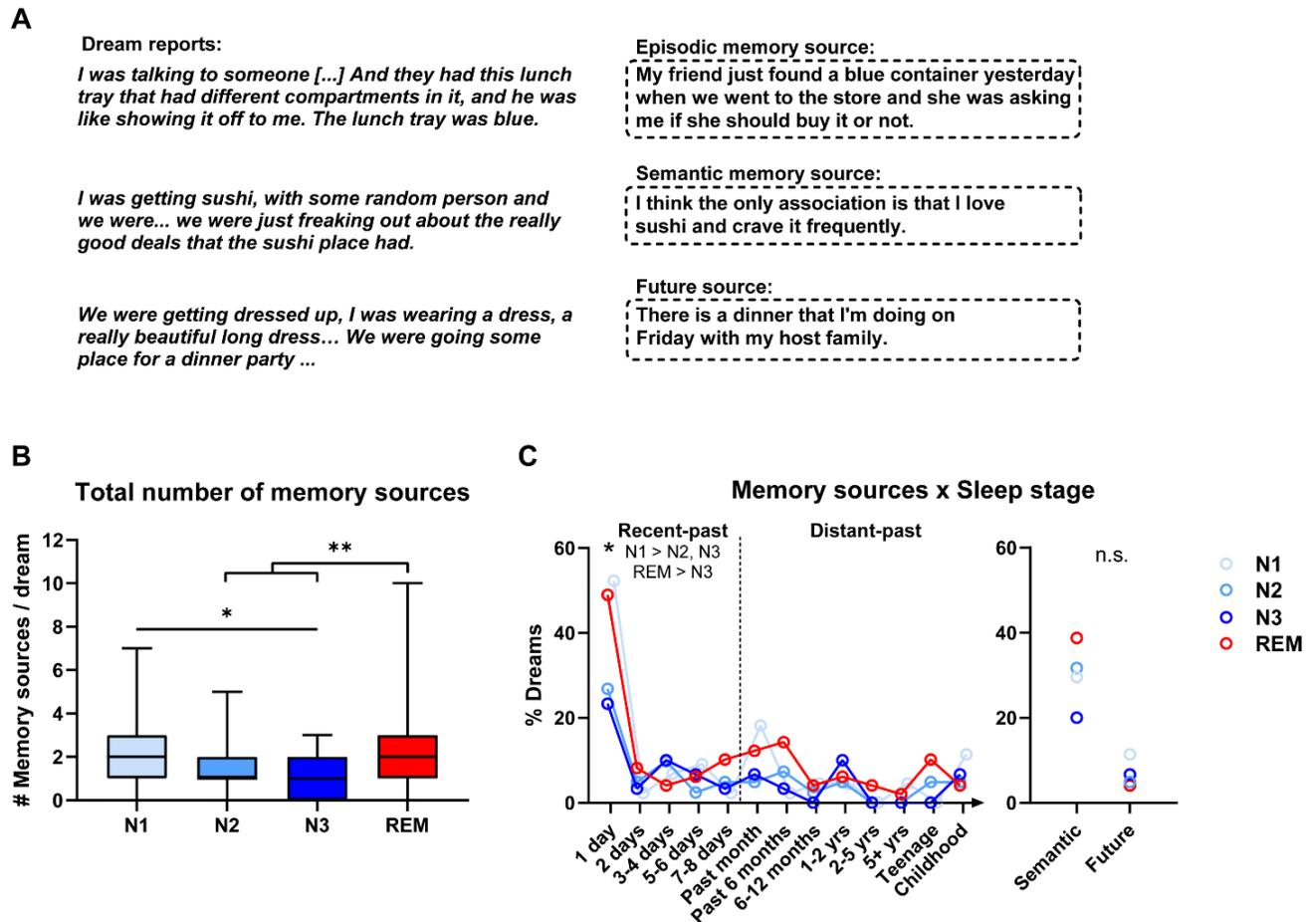


Figure 3. Memory sources of dreams.

(A) Examples of episodic, semantic and future sources associated with dream reports. (B) Total number of memory sources identified within a dream, including episodic, semantic and future sources (REM > N2, N3; N1 > N3). Boxplots with Min to Max point ranges are shown. (C) Percentage of dreams, by Sleep stage, that were associated with memory sources from specific time periods or of specific type (semantic, future). Recent episodic memory sources, and day residues specifically, were more likely to be identified in N1 and REM dreams compared to other sleep stages.

The total number of memory sources identified for each dream was predicted by Sleep stage ($p < .001$), but not by Time of night ($p = .323$). Specifically, N1 dreams had more memory sources than N3 sleep ($\beta = 0.818$, $SE = 0.289$, $t(145) = 2.830$, $p = .027$) and REM dreams had more memory sources than both N2 ($\beta = -0.856$, $SE = 0.251$, $t(142) = -3.413$, $p = .005$) and N3 dreams ($\beta = -1.110$, $SE = 0.279$, $t(143) = -3.977$, $p < .001$) (Figure 3B). When added separately to the model, both clarity of recall ($p < .001$) and dream length ($p < .0001$) were strong predictors of the total number of memory sources in dreams; the effect of Sleep stage persisted in both cases ($p = .030$ and $p = .029$ respectively).

The presence (1 or 0) of recent-past memory sources was also predicted by Sleep stage ($p = .012$), but not by Time of night ($p = .276$). Specifically, recent-past memory sources were more frequent in N1 (29/44, 65.9%) than N3 (11/30, 36.7%) dreams ($\beta = 1.620$, $SD = 0.571$, $z = 2.839$, $p = .024$) and more frequent in REM (31/49, 63.3%) than N3 dreams ($\beta = -1.464$, $SD = 0.550$, $z = -2.664$, $p = .039$) (Figure 3C and Table S3). These effects remained significant when excluding dreams incorporating the sleep laboratory (N1 > N3, $p = .019$; REM > N3, $p = .039$). When added separately to the model, neither clarity of recall ($p = 0.294$) nor dream length ($p = 0.462$) predicted the presence of recent-past memory sources in dreams and the effect of Sleep stage persisted in both cases ($p = .055$ and $p = .009$ respectively).

When breaking down the Sleep stage effect on recent sources by days, Sleep stage predicted the occurrence of day residues ($p = .008$), being marginally more frequent in N1 (52.2%) than both N2 (26.8%) ($p = .067$) and N3 (23.3%) ($p = .054$), and marginally more frequent in REM (49.0%) than N3 ($p = .096$) (Figure 3C). When excluding dreams incorporating the sleep laboratory, Sleep stage still predicted day residues ($p = .013$; N1 > N2, $p = .083$; N1 > N3, $p = .057$). Sleep stage did not predict the occurrence of memory sources from 2 days ($p = .574$), 3-4 days ($p = .587$), 5-6 days ($p = .589$) or 7-8 days ($p = .409$) ago.

In contrast, the presence of distant-past memory sources was not predicted by Sleep stage ($p = .106$) or Time of night ($p = .302$) and the presence of semantic memory sources was also not predicted by Sleep stage ($p = .256$) or Time of night ($p = .489$) (Figure 3C and Table S3). However, the total number of semantic memory sources within each dream was marginally predicted by Sleep stage ($p = .057$), but not by Time of night ($p = .302$), being higher in REM (mean \pm $SD = 0.57 \pm 0.84$) than N3 (mean \pm $SD = 0.20 \pm 0.41$) sleep ($\beta = -0.355$, $SE = 0.149$, $t(145) = -2.376$, $p = .086$).

The presence of future sources was not predicted by Sleep stage ($p = .588$) or Time of night ($p = .129$) (Figure 3C and Table S3). We noted, however, that only 1 of the 11 dreams containing future sources occurred in an early awakening. The rest occurred equally in mid (5/11) or late (5/11) awakenings.

Recent memory sources decreased in later awakenings

To control for the total number of memory sources in each dream, which was influenced by Sleep stage, we assessed the proportion of each type of memory source in individual dreams (e.g., $\#recent\ sources/\#total\ sources$). The proportion of recent-past memory sources was predicted by Time of night ($p = .023$), but not by Sleep stage ($p = .394$), being more present in dreams from early awakenings than in those from mid ($\beta = 0.199$, $SE = 0.082$, $t(123) = 2.429$, $p = .044$) and, marginally, those from late ($\beta = 0.186$, $SE = 0.079$, $t(122) = 2.359$, $p = .052$) awakenings (Figure 4A and Table S3). The effect of Time of night was still present when excluding lab incorporation dreams ($p = .025$; early > mid, $p = .073$; early > late, $p = .039$).

In contrast, the proportion of distant-past sources was not predicted by Sleep stage ($p = .724$) or Time of night ($p = 0.318$); nor was the proportion of semantic sources (Sleep stage, $p = .304$; Time of night, $p = .351$) or the proportion of future sources (Sleep stage, $p = .641$; Time of night, $p = .352$). While numerically there were more distant and future memory sources in later awakenings, this difference was not significant (Figure 4A).

We further assessed the relative difference between recent and distant memory sources ($\#recent/\#total\ sources - \#distant/\#total\ sources$) for each dream containing at least one memory source ($n = 143$ dreams). *Recent-Distant* relative difference was predicted by Time of night ($\beta = -0.139$, $SD = 0.063$, $t(124.9) = -2.210$, $p = .029$), but not by Sleep stage ($\beta = -0.036$, $SD = 0.043$, $t(124.9) = -0.842$, $p = .401$), with dreams having relatively more distant memory sources in late awakenings than in early ones ($\beta = 0.288$, $SE = 0.128$, $t(122) = 2.256$, $p = .06$) (Figure 4B and Table S3). We added a Time of night*Sleep stage interaction to the model, but the interaction was not a significant predictor ($p = .141$) (Figure 4C). The Time of night effect was slightly reduced when controlling for the clarity ($p = .073$) and length ($p = .114$) of dream recall, though neither were significant predictors in the model (all $p > .05$).

Neither Sleep stage ($p = 0.321$) nor Time of night ($p = 0.403$) predicted the relative difference between semantic and episodic memory sources (Table S3).

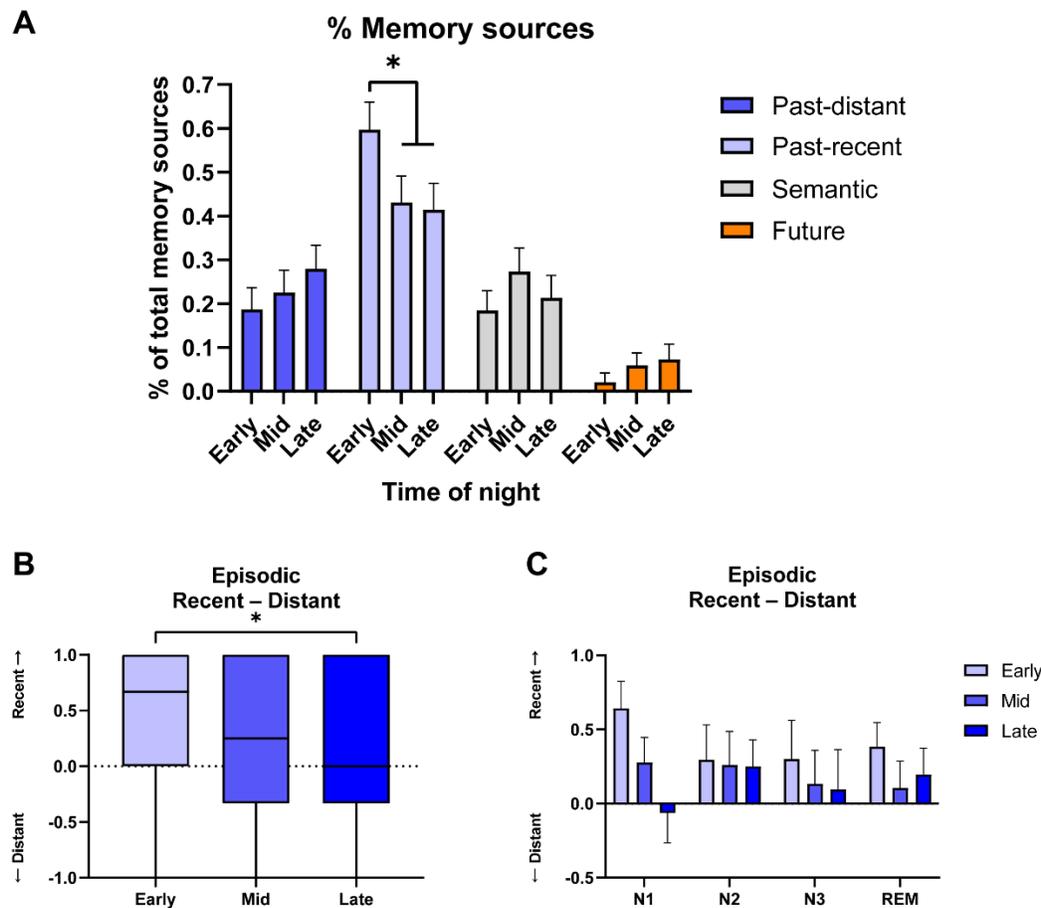


Figure 4. Proportion of memory sources in dreams.

(A) Proportions in dreams of episodic past-distant, episodic past-recent, semantic and future memory sources across Time of night. (B) Relative difference between the proportions of *recent-past* and *distant-past* episodic memory sources by Time of night and (C) by both Sleep stages and Time of night. Means and SEMs are shown in A and C. Boxplots with Min to Max point ranges are shown in B. * $p < .05$

Lab incorporations were frequent in REM sleep

A total of 56 (34.2%) dreams contained incorporation of the laboratory (judge-ratings). The presence of lab incorporation dreams was not predicted by Sleep stage ($p = .149$) or Time of night ($p = .490$). However, when considering NREM sleep stages (N1, N2, N3) together to better replicate the grouping used in our previous paper (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021), Sleep stage became a significant predictor of lab incorporation dreams ($\beta = 0.793$, $SD = 0.365$, $z = 2.174$, $p = 0.029$). Specifically, lab incorporation dreams were more frequent in REM (23/49; 46.9%) than NREM (33/115; 28.7%) dreams, but did not differ between early (16/56, 28.6%), mid (21/52, 40.3%), and late (19/56, 33.9%) night dreams.

Co-occurrence of memory sources

Nearly half of the dream reports combined more than one memory source (81 of 164 dreams; 49.4%). A total of 21 (12.8%) dreams contained memory sources from both the recent and distant past; however this was not predicted by Sleep stage ($p = .598$) or Time of night ($p = .304$). Thirteen (7.9%) dreams combined a day residue source with a more remote memory: from a month ago ($n = 5$ dreams); from 6 months to 2 years ago ($n = 5$); from teenage years ($n = 2$) and from childhood ($n = 5$). For example, one participant had this dream: *"I was in a grocery store and it was kind of like sleep study subjects which was a little funny. Because everyone was hooked up to the wiring and stuff and we all had matching pajamas, I guess? And we were in some kind of store or blank space. It was easy to see everyone."*; which they associated with being hooked to electrodes the day before at the lab (day residue) and to a book series they read when they were young where kids were being tested, hooked up to wiring and in matching pajamas (childhood memory). Finally, about half the dreams containing a future waking source (6 of 11 dreams; 54.5%) also contained a past episodic source.

Repetition of themes across the night

All 20 participants had at least one repeated theme in their dreams across the night (mean \pm SD = 5.9 ± 2.7 themes; min = 1; max = 13). On average, an identified theme was repeated in 2.5 ± 0.3 (min = 2; max = 6) dreams per participant. Repetitions occurred on consecutive awakenings in 34.8% of cases, but could be separated by up to 10 awakenings (average distance of 3.3 ± 2.3 awakenings). Themes were repeated through all sleep stages and times of night: when considering all NREM stages together (N1, N2, N3), repetitions most often occurred from NREM→NREM (35.9%), from REM→NREM (27.6%); from NREM→REM (24.9%) and from REM→REM (12.2%). However, when weighting for the number of awakenings with dream recall in each respective stage, and for each participant, the probability was slightly higher for a theme to repeat itself in a different stage of sleep (NREM→REM: 17.9%; REM→NREM: 13.28%) than from repeating again in the same stage (NREM→NREM: 11.4%; REM→REM: 9.9%). No other specific pattern was apparent across the night.

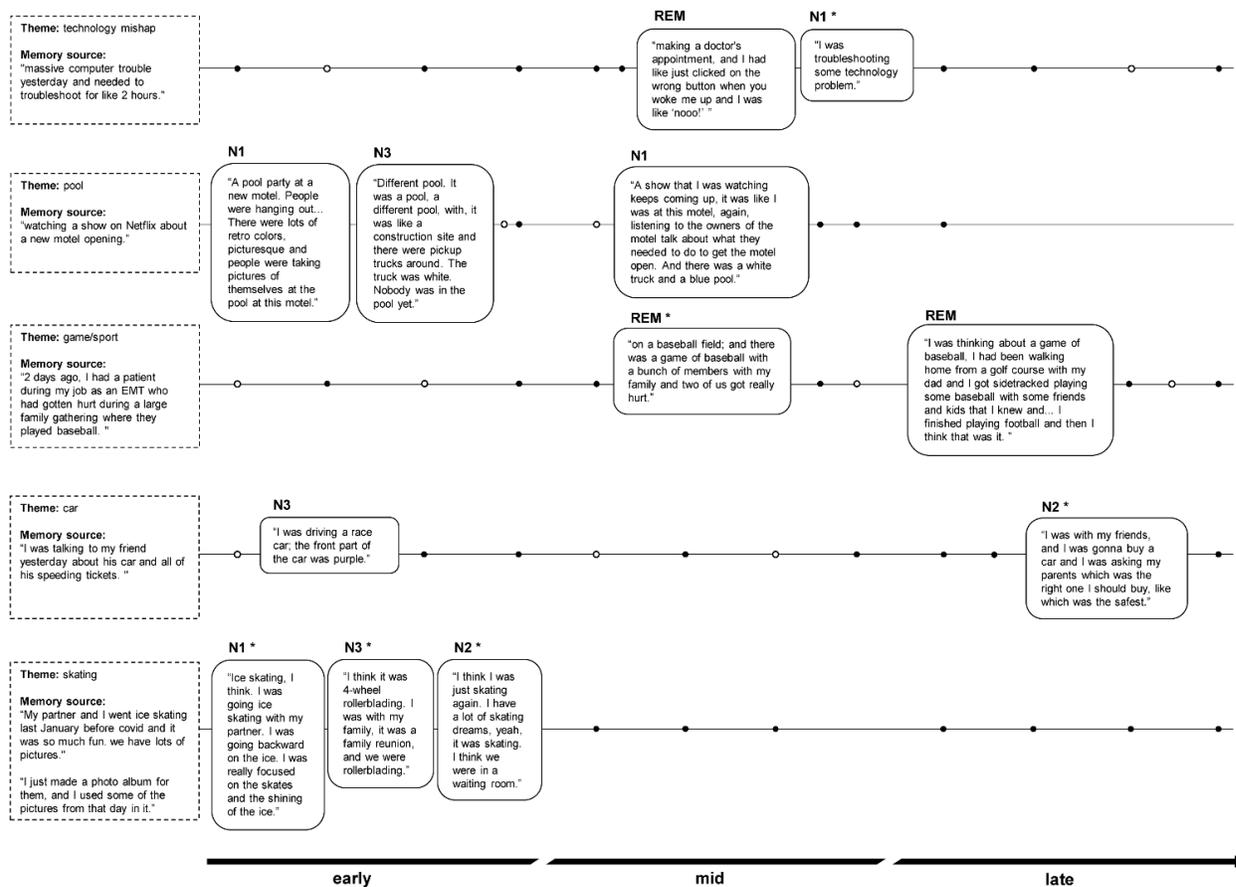


Figure 5. Examples of repeated themes in dreams associated with individual memory sources throughout the night.

The dots represent all awakenings performed during the night for dream collection in these participants (black dots = dream recall; empty dots = no dream recall; the positions of the dots are approximate and for illustrative purpose only). Dreams originally associated with the memory sources displayed on the left are marked with (*). Some participants had more than one memory source associated with the repeated theme; only one or two memory sources by theme is shown here.

Qualitatively, theme repetitions were often related to memory sources (see examples in Figure 5). In some instances, the way the memory source was incorporated in dream content seemed to evolve across the night. For example, one participant who is an emergency medical technician saw a patient who had been hurt while playing baseball at a family gathering. Two days later in the lab, the participant empathetically dreamt (REM dream) about an injury scene where they themselves were "on a baseball field; and there was a game of baseball with a bunch of members with my family and two of us got really hurt". Later in the same night, they dreamt again that they were playing baseball, this time with some friends, and they were also playing golf with a family

member, as well as playing football (REM dream). The memory source, first represented in a dream in a more exact form, was then more loosely represented in contexts that included semantically related activities (football, golf).

Discussion

Using a serial-awakening paradigm, we investigated dream memory sources to determine how they are related to sleep stage and time of night. One key finding was that a greater number of memory sources – especially recent memories from the day before – were identified in N1 and REM dreams than in other NREM dreams, an effect that persists after controlling for dream length or clarity of recall. However, we did not find strong evidence that semantic memories are more frequent in REM than in NREM dreams, contrary to expectations.

We also replicated the finding that dream memory sources become relatively less recent and more distant across the night. Prior studies that have reported this finding typically focused either on N1 or on REM sleep (Roffwarg et al., 1978; Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965) and thus were unable to clarify whether this change over the night was due to REM sleep predominating in the second half of the night. Our results showed that this effect occurs independently of sleep stage and may instead be a function of time spent asleep or circadian influences.

Finally, we found that dreams tend to repeat similar themes related to memory sources across the night and in different sleep stages. We discuss how these patterns of memory incorporation in dreams may inform our understanding of overnight memory processing during sleep.

N1 and REM dreams combine more memory sources

Memory sources were identified for 87.2% of all dreams, which is similar to what has been found in studies by Wamsley (2022) and Vallat et al. (2017), i.e., 87.7% and 83.8% respectively. Most dreams (56%) in our sample incorporated episodic memories from the recent past, usually from the day before; 30% incorporated episodic memories from the distant past; 31% incorporated semantic memories; and 7% incorporated anticipated future events. About half of dream reports (49%) were related to multiple memory sources.

Our first hypothesis, that REM dreams would contain more semantic memories and NREM dreams more episodic memories, was not strongly supported by the findings. Although we did see a higher total number of semantic memory sources in REM than in N3 dreams, this difference is conflated by a higher total number of memory sources in REM dreams. Controlling for this

factor, there was no sleep-stage difference in proportion of episodic to semantic memory sources. An absence of sleep stage effect on semantic sources was also found by Wamsley (2022). In contrast, we found that recent episodic memories are more likely to be present in both N1 and REM sleep dreams compared to other NREM dreams, an effect mainly driven by day residues. This finding somewhat differs from those of Battaglia et al. (1987), who showed that day residues were relatively more frequent than remote memories in early onset N2 but not in REM dreams, and of Wamsley (2022), who found that N1 dreams had more past memory sources than either NREM or REM dreams. However, in the latter study, day residues were visibly higher in N1 and REM dreams than in NREM dreams, similar to what was observed in the present study. We also found that participants generally identified more total memory sources in N1 and REM sleep, partly because reports from these sleep stages were longer and more clearly recalled in the morning – although these dream attributes did not fully explain the effect of sleep stage on the total number of memory sources in dreams.

Our finding that N1 and REM dreams contained more memory sources, including more recent and semantic memories, than do N2 or N3 dreams, may reflect the hyperassociative nature of these sleep stages (Hartmann, 2007; Malinowski & Horton, 2015). Indeed, there is evidence that even brief periods of N1 sleep facilitate insight and creative ways of thinking (Lacaux et al., 2021), and N1 dreams seem to form associations between recent and remote waking events (Nielsen, 2017; Stenstrom et al., 2012). Similarly, widespread associative memory activation during REM sleep may help assimilate recent experiences into broad autobiographical and semantic memory networks. In theory, this associativity subserves a broader function of dreams in adapting to current emotional experiences, which can be better understood through connections to similar experiences from the past (Cartwright, 2010; Hartmann, 2007).

Another possibility is that N1 and REM dreams rely on the activation of numerous memory fragments in order to generate the sensory richness typical of these dreams (Hobson et al., 2000; Nielsen, 2000). In this case, semantic memories and recent waking-life experiences may serve to ‘fill in’ the creation of detailed and complex dream-worlds and, in the case of REM dreams, of longer narratives. In particular, the very recent and unusual laboratory experience might be especially primed for representation in REM dreaming as we showed in a previous study (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021) and replicated here.

In sum, we did not find strong evidence that REM dreams incorporate relatively more semantic memories than do NREM dreams. Nonetheless, our findings of a greater number of memories

co-existing in N1 and REM dreams may reflect hyperassociative processes that facilitate memory integration, creativity, or emotional processing through the experience of rich dream scenarios.

Time of night dictates the temporal remoteness of dreams

Our second hypothesis, that memory sources would become more remote with later time of night, received strong support. While the occurrence of recent and remote memory sources both remained stable across the night, their relative proportions in dreams changed from early to late night dreams, becoming less recent. The effect was driven by a decrease in the proportion of recent sources after the first third of the night. Importantly, this effect was not influenced by sleep stage. In contrast, future sources did not increase with time of night, conflicting with our previous findings for future-oriented lab-related dreams (Picard-Deland, Nielsen, et al., 2021). Wamsley (2022) reported a trend for future sources to become proportionally more common later in the night; a similar trend was also apparent in this study, but we may have been underpowered to detect the effect given the small number of such dreams. It is also possible that our participants were biased to report past memories more so than future events, in part due to the framing of the study as investigating memory sources of dreams.

One proposed function of sleep is to organize and integrate new knowledge with existing knowledge (e.g., Dudai et al., 2015; Landmann et al., 2014; Stickgold & Walker, 2013), although it is still not clear how or when this process occurs during sleep. Our finding of more remote memories appearing in dreams across the night suggests that this integration function may be strongest at the end of the night. Circadian rhythms may influence this process. For instance, the fact that the propensity for REM sleep is greater in the morning, i.e., that episodes become progressively longer and have increased cortical activation, may enable later-night dreams to access progressively broader and more remote memory networks (Horton & Malinowski, 2015; Malinowski & Horton, 2021). That NREM dreams similarly incorporate relatively less recent and more remote memories in later sleep cycles may be attributed to a similar circadian effect as for REM sleep, making NREM dreams across the night progressively more ‘REM-like’ and integrative.

Beyond a circadian explanation, the fact that recent memory traces become gradually less apparent over the course of the night may also be attributed to a separate sleep homeostasis mechanism, i.e., a purported synaptic downscaling function by which NREM sleep serves to eliminate weak recent memory traces that are deemed unimportant, and to preserve or reinforce only those select recent memory traces that are worthy of transfer to long-term storage (Tononi

& Cirelli, 2006). Over the course of the night, such downscaling could result in a relative dissolution of recent memory traces and preservation of more remote traces. Alternatively, it might be that recent memories are more common earlier in the night because these memory traces have been more recently activated, endowing them with a reduced threshold for reactivation that would progressively increase over time. However, a necessary feature of our experimental design complicates this explanation: repeated exposure to the laboratory after each awakening may have created new, recent, salient waking memories which could then be primed for incorporation into subsequent dream content. The serial awakenings per se could thus explain why we did not see a relative decrease in lab-related dreams across the night like we did for other recent memory sources more generally. In this case, the decrease in recent memory sources can be considered a function of time spent asleep rather than circadian time of night.

Memory evolution across the night

Overall, our findings point to the possibility that NREM and REM sleep stages contribute in a complementary or even sequential manner to the processing of increasingly remote memories over the night. On the one hand, N1 and REM dreams contain more memory sources which may facilitate associative integration of memory; on the other hand, relatively more remote memory sources appear in all stages across the night, suggesting assimilation of recent experience into autobiographical memory networks is a cumulative function of a night of sleep. Of relevance, sequential theories of memory consolidation suggest that the same memory traces are processed in different sleep stages across the night or over multiple nights (Ficca & Salzarulo, 2004; Fogel et al., 2009; Giuditta et al., 1995; Pereira & Lewis, 2020; Stickgold & Walker, 2013). In this explanation, salient experiences from waking life may be tagged for reactivation and preservation from downscaling in NREM sleep (Seibt & Frank, 2019); and these memory traces may then be primed for further hyperassociative integration in REM dreams (Horton & Malinowski, 2015; Lewis et al., 2018). As a second NREM/REM cycle begins, we speculate that some of the broader and more remote memories that were experienced in the rich and immersive REM dream scenarios may in turn be tagged – e.g., via experiencing a meaningful emotion within the dream – to take part in further NREM sleep processing where downscaling or reinforcement of selected memories occurs. This scenario would allow a reweighting of older memories in light of both recent waking and dreamed experiences. As the night progresses through these cycles, relatively more remote memories would thus be accessed and processed in both NREM and REM dreams, and broad autobiographical memory networks would be maintained and updated.

In this view, dreams would not only draw from various waking life events (recent, remote, semantic, anticipatory), but also from recently dreamed events, or “night residues” (Kramer et al., 1964), to allow continuous or sequential processing of current concerns or salient episodic experiences. Previous investigations have shown that dreams from the same night tend to share similar themes that persist or evolve across the night, although without being perfectly continuous with one another (Cipolli et al., 1988; Dement & Wolpert, 1958; Kramer et al., 1964; Rechtschaffen et al., 1963; Trosman et al., 1960). Similarly, a memory task performed before sleep can be dreamed about repeatedly within the same night of sleep in different sleep stages (Wamsley & Stickgold, 2019) or over several nights (Picard-Deland & Nielsen, 2021). When we looked at dreams thematically, we observed that repeating dream themes were often related to memory sources, and indeed, these themes could repeat in several different sleep stages across the night. In fact, all participants had at least one theme that repeated across two or more dreams, and repetitions were especially likely to be from one stage to another (e.g., REM→NREM or NREM→REM), but could also repeat again in the same stage (REM→REM or NREM→NREM). Qualitatively, the original memory source could be incorporated in a variety of ways in different dreams and, in some cases, seemed to evolve across the night within more hyperassociative dream contexts. Nevertheless, given the nature of the serial awakenings paradigm, it is unclear whether the act of repeatedly recalling and reporting dreams throughout the night influences recurrence of their contents later in the night, an issue that was raised nearly five decades ago by Dement and Wolpert (1958).

In general, uncovering patterns of memory source incorporation into dreaming is of importance to the broader field focusing on sleep-dependent memory consolidation. While an extensive literature suggests that particular sleep stages affect memory consolidation processes (e.g., Plihal & Born, 1997; Smith, 2001), our findings further point to the importance of time of night in understanding the evolution of memory traces over a night of sleep. Whether this effect is mainly driven by circadian influences affecting all stages of sleep, or by time spent asleep and the succession of sleep cycles, or both, remains unclear. Finally, while our interpretations rest on the assumption that memory incorporation in dreaming is directly related to underlying memory consolidation, further evidence could lend additional support to this assumption by correlating dream-memory sources with neural memory reactivation and post-sleep memory performance.

Limitations

One major limitation of this study is that the sleep (and dream) architecture of participants may have been disrupted by the awakenings performed during the night. It remains possible that the memory sources of dreams would be different in the absence of awakenings and dream reports. For example, repeated awakenings may explain why we did not fully replicate some previous findings, such as a greater presence of semantic memories in REM dreams compared with NREM dreams. Nevertheless, even with serial awakenings we replicated prior findings of patterns of dream recall and length being modulated by sleep stage and time of night, such as high recall rates for N1 and REM awakenings (see Table 1), and increasing dream report length across the night for REM dreams. Also, participants in our study had an average total sleep time of 7.3 hours and sleep efficiency of over 80%, which means that in spite of the awakenings, they were able to fall back asleep quickly enough to maintain near normal sleep efficiency. Moreover, one study found that serial awakenings did not alter pre- to post-sleep performance changes on a declarative learning task compared to a night of sleep without awakenings (Schoch et al., 2019), which suggests that overnight memory processing may be at least partially preserved.

Another limitation of our method is that it depends on the ability of participants to accurately identify memory sources associated with their dreams. While a majority of dream reports (87%) were associated with at least one memory source, our average of ~1.8 memory sources identified per dream is a bit lower than what was observed in a case study of a highly trained participant who averaged 2.6 memory sources per dream (Stenstrom et al., 2012). It is also possible that some episodic sources were falsely considered to be semantic sources simply because participants could not recall when the specific episodes took place. Age differences among participants may also have impacted the range of memories that could potentially have been incorporated in dreams, as well as a participant's ability to recall these memories (e.g., teenage years are much further away for a 40-year-old than for an 18-year-old participant). While we did not have enough age variability in our cohort to study such effects, future studies could assess whether different age groups differ on how and when memories are incorporated in dreams. Also, because we were interested in memory sources ranging from childhood to future upcoming events, we used a free association method (as in Battaglia et al., 1987), which prevented us from verifying the accuracy of the memory sources, as was done in studies where participants kept a daily diary of the main events from prior days or weeks (e.g., Blagrove et al., 2011; Eichenlaub et al., 2018; Malinowski & Horton, 2014b). The absence of such verifiable waking events in our study could have led to both false positives and false negatives in the dream-memory association task.

Future studies using a similar free association method would benefit from asking participants how strongly the identified waking-life events are related to their dreams and how confident they are about these associations. In addition, the identification of semantic memories may have been especially prone to false negatives, as it is difficult to recognize associations between dream elements and such a broad range of self-knowledge. Moreover, it is possible that remote, semantic, or future sources could at times originate from recent thoughts or planning, e.g., if a participant recently thought about a childhood memory or an anticipated event.

A recall bias for recent events (e.g., day residues) or for future events that are imminent (e.g., tomorrow's events) is also almost inevitable, especially when there is no daily diary available to remind participants of more remote events, and could explain the large majority of day residues found in our sample and other studies. Even so, it is unlikely that all of the memory sources identified by participants would be recorded in their daily diary, e.g., a minor part of a discussion they had with someone, or the features of an object they glanced at in a store. Moreover, presuming a recall bias was equally present for all dreams, which were presented in a random order to the participants in the morning, the recent recall bias should not have distorted the observed decline of recent memory sources across the night.

Finally, a strict cut-off between recent memories (within 8 days ago) and remote memories (within the past month through childhood) was used to facilitate and simplify the analyses. However, such a cut-off is arbitrary and the use of a different time point, such as in Battaglia et al. (Battaglia et al., 1987) which referred to memories up to a year ago as 'recent residues', could have led to different results. Framing recent and remote memories in different ways, such as with different cut-offs or the use of a continuous time scale, could be important in future research.

Conclusions

Our serial-awakenings protocol across the night revealed that 1) N1 and REM dreams combine more memory sources than other sleep stages and that 2) recent memories populate early-night dreams, while relatively more remote memories populate late-night dreams, independently of sleep stages. Our interpretation is that NREM and REM sleep contribute to memory processing in a complementary and sequential fashion, enabling integration of recent experience into broad autobiographical memory networks across the night. Future studies would benefit from studying the memory sources of dreams in expert participants trained to clearly recall their dreams and find associations with their waking life, or in special populations, such as those with highly superior

autobiographical memory who can remember a large number of past experiences in great detail (Konkoly et al., 2022).

Acknowledgments

Dream Science Foundation/International Association for the Study of Dreams; National Institute of General Medical Sciences grant: K12 GM106997 (MC).

Data Availability Statement

The data underlying this article cannot be shared publicly due to ethical/privacy reasons. Sharing of the data was not included in the informed consent form signed by the research participants. The data will be shared on reasonable request to the corresponding author if approved by our local ethics review board.

Disclosure Statement

Financial Disclosure: none.

Non-financial Disclosure: none.

References

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Battaglia, D., Cavallero, C., & Cicogna, P. (1987). Temporal reference of the mnemonic sources of dreams. *Perceptual and Motor Skills*, *64*(3, Pt 1), 979-983. doi:10.2466/pms.1987.64.3.979
- Baylor, G. W., & Cavallero, C. (2001). Memory sources associated with REM and NREM dream reports throughout the night: a new look at the data. *Sleep*, *24*(2), 165-170. doi:10.1093/sleep/24.2.165
- Blagrove, M., Fouquet, N. C., Henley-Einion, J. A., Pace-Schott, E. F., Davies, A. C., Neuschaffer, J. L., & Turnbull, O. H. (2011). Assessing the dream-lag effect for REM and NREM stage 2 dreams. *PLoS One*, *6*(10), e26708. doi:10.1371/journal.pone.0026708
- Cartwright, R. D. (2010). *The twenty-four hour mind: The role of sleep and dreaming in our emotional lives*. New-York, USA: Oxford University Press.

- Cavallero, C., Cicogna, P., Natale, V., Occhionero, M., & et al. (1992). Slow wave sleep dreaming. *Sleep*, *15*(6), 562-566. doi:10.1093/sleep/15.6.562
- Cavallero, C., Foulkes, D., Hollifield, M., & Terry, R. (1990). Memory sources of REM and NREM dreams. *Sleep*, *13*(5), 449-455. doi:10.1093/sleep/13.5.449
- Cicogna, P., Cavallero, C., & Bosinelli, M. (1991). Cognitive aspects of mental activity during sleep. *The American Journal of Psychology*, *104*(3), 413-425. doi:10.2307/1423247
- Cipolli, C., Fagioli, I., Baroncini, P., Fumai, A., Marchió, B., & Sancini, M. (1988). The thematic continuity of mental experiences in REM and NREM sleep. *International Journal of Psychophysiology*, *6*(4), 307-313. doi:10.1016/0167-8760(88)90018-9
- Dement, W., & Wolpert, E. A. (1958). Relationships in the manifest content of dreams occurring on the same night. *Journal of Nervous and Mental Disease*, *126*, 568-578. doi:10.1097/00005053-195806000-00009
- Dudai, Y., Karni, A., & Born, J. (2015). The consolidation and transformation of memory. *Neuron*, *88*(1), 20-32. doi:10.1016/j.neuron.2015.09.004
- Eichenlaub, J. B., van Rijn, E., Gaskell, M. G., Lewis, P. A., Maby, E., Malinowski, J. E., . . . Blagrove, M. (2018). Incorporation of recent waking-life experiences in dreams correlates with frontal theta activity in REM sleep. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *13*(6), 637-647. doi:10.1093/scan/nsy041
- Ficca, G., & Salzarulo, P. (2004). What in sleep is for memory. *Sleep Medicine*, *5*(3), 225-230. doi:10.1016/j.sleep.2004.01.018
- Fogel, S. M., Smith, C. T., & Beninger, R. J. (2009). Evidence for 2-stage models of sleep and memory: learning-dependent changes in spindles and theta in rats. *Brain Research Bulletin*, *79*(6), 445-451. doi:10.1016/j.brainresbull.2009.03.002
- Fosse, M. J., Fosse, R., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dreaming and episodic memory: a functional dissociation? *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*(1), 1-9. doi:10.1162/089892903321107774
- Foulkes, D., Bradley, L., Cavallero, C., & Hollifield, M. (1989). Processing of memories and knowledge in REM and NREM dreams. *Perceptual and Motor Skills*, *68*(2), 365-366. doi:10.2466/pms.1989.68.2.365
- Giuditta, A., Ambrosini, M. V., Montagnese, P., Mandile, P., Cotugno, M., Grassi Zucconi, G., & Vescia, S. (1995). The sequential hypothesis of the function of sleep. *Behavioural Brain Research*, *69*(1-2), 157-166. doi:10.1016/0166-4328(95)00012-i

- Hartmann, E. (2007). The nature and functions of dreaming. In D. Barrett & P. McNamara (Eds.), *The new science of dreaming: Content, recall and personality correlates* (pp. 171-192). Westport, CT: Praeger Publishers/Greenwood Publishing Group.
- Hartmann, E. (2010). The dream always makes new connections: the dream is a creation, not a replay. *Sleep Medicine Clinics*, 5(2), 241-248. doi:10.1016/j.jsmc.2010.01.009
- Hobson, J. A., Pace-Schott, E. F., & Stickgold, R. (2000). Dreaming and the brain: toward a cognitive neuroscience of conscious states. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 793-842; discussion 904-1121. doi:10.1017/s0140525x00003976.
- Horton, C. L., & Malinowski, J. E. (2015). Autobiographical memory and hyperassociativity in the dreaming brain: implications for memory consolidation in sleep. *Frontiers in Psychology*, 6, 874. doi:10.3389/fpsyg.2015.00874
- Konkoly, K., Coleman, E. E., Grabowecky, M., & Paller, K. A. (2022, July 17-21). *Dreaming in individuals with Highly Superior Autobiographical Memory [Conference presentation abstract]*. Paper presented at the International Association for the Study of Dreams, Tucson, AZ.
- Kramer, M., Whitman, R. M., Baldrige, B. J., & Lansky, L. M. (1964). Patterns of dreaming: The interrelationship of the dreams of a night. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 139(5), 426-439. doi:10.1097/00005053-196411000-00003
- Lacaux, C., Andrillon, T., Bastoul, C., Idir, Y., Fonteix-Galet, A., Arnulf, I., & Oudiette, D. (2021). Sleep onset is a creative sweet spot. *Science Advances*, 7(50), eabj5866. doi:10.1126/sciadv.abj5866
- Landmann, N., Kuhn, M., Piosczyk, H., Feige, B., Baglioni, C., Spiegelhalder, K., . . . Nissen, C. (2014). The reorganisation of memory during sleep. *Sleep Medicine Reviews*, 18(6), 531-541. doi:10.1016/j.smr.2014.03.005
- Lewis, P. A., Knoblich, G., & Poe, G. R. (2018). How memory replay in sleep boosts creative problem-solving. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(6), 491-503. doi:10.1016/j.tics.2018.03.009
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014a). The effect of time of night on wake–dream continuity. *Dreaming*, 24(4), 253. doi:10.1037/a0037817
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014b). Memory sources of dreams: the incorporation of autobiographical rather than episodic experiences. *Journal of Sleep Research*, 23(4), 441-447. doi:10.1111/jsr.12134

- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2015). Metaphor and hyperassociativity: the imagination mechanisms behind emotion assimilation in sleep and dreaming. *Frontiers in Psychology*, 6, 1132. doi:10.3389/fpsyg.2015.01132
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2021). Dreams reflect nocturnal cognitive processes: Early-night dreams are more continuous with waking life, and late-night dreams are more emotional and hyperassociative. *Consciousness and Cognition*, 88, 103071. doi:10.1016/j.concog.2020.103071
- Nielsen, T. (2000). A review of mentation in REM and NREM sleep: "covert" REM sleep as a possible reconciliation of two opposing models. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 851-866; 904-1121. doi:10.1017/s0140525x0000399x.
- Nielsen, T. (2004). Chronobiological features of dream production. *Sleep Medicine Reviews*, 8(5), 403-424. doi:10.1016/j.smr.2004.06.005
- Nielsen, T. (2017). Microdream neurophenomenology. *Neuroscience of Consciousness*, 2017(1), nix001-nix001. doi:10.1093/nc/nix001
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1992). The day-residue and dream-lag effects: A literature review and limited replication of two temporal effects in dream formation. *Dreaming*, 2(2), 67-77. doi:10.1037/h0094348
- Offenkrantz, W., & Rechtschaffen, A. (1963). Clinical studies of sequential dreams. I. A patient in psychotherapy. *Archives of General Psychiatry*, 8, 497-508. doi:10.1001/archpsyc.1963.01720110073009
- Pereira, S. I. R., & Lewis, P. A. (2020). The differing roles of NREM and REM sleep in the slow enhancement of skills and schemas. *Current Opinion in Physiology*, 15, 82-88. doi:10.1016/j.cophys.2019.12.005
- Picard-Deland, C., Aumont, T., Samson-Richer, A., Paquette, T., & Nielsen, T. (2021). Whole-body procedural learning benefits from targeted memory reactivation in REM sleep and task-related dreaming. *Neurobiology of Learning and Memory*, 183, 107460. doi:10.1016/j.nlm.2021.107460
- Picard-Deland, C., & Nielsen, T. (2021). Targeted memory reactivation has a sleep stage-specific delayed effect on dream content. *Journal of Sleep Research*, 31(1), e13391. doi:10.1111/jsr.13391
- Picard-Deland, C., Nielsen, T., & Carr, M. (2021). Dreaming of the sleep lab. *PloS One*, 16(10), e0257738. doi:10.1371/journal.pone.0257738

- Plailly, J., Villalba, M., Vallat, R., Nicolas, A., & Ruby, P. (2019). Incorporation of fragmented visuo-olfactory episodic memory into dreams and its association with memory performance. *Scientific Reports*, *9*(1), 15687. doi:10.1038/s41598-019-51497-y
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(4), 534-547. doi:10.1162/jocn.1997.9.4.534
- Rechtschaffen, A., Vogel, G., & Shaikun, G. (1963). interrelatedness of mental activity during sleep. *Archives of General Psychiatry*, *9*(6), 536-547. doi:10.1001/archpsyc.1963.01720180008002
- Roffwarg, H., Herman, J., Bowe-Anders, C., & Tauber, E. (1978). The effects of sustained alterations of waking visual input on dream content. In A. M. Arkin, J. S. Antrobus, & S. J. Ellman (Eds.), *The mind in sleep: Psychology and Psychophysiology* (pp. 295-349). Lawrence Erlbaum.
- Schoch, S. F., Cordi, M. J., Schredl, M., & Rasch, B. (2019). The effect of dream report collection and dream incorporation on memory consolidation during sleep. *Journal of Sleep Research*, e12754. doi:10.1111/jsr.12754
- Seibt, J., & Frank, M. G. (2019). Primed to Sleep: The dynamics of synaptic plasticity across brain states. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *13*, 2. doi:10.3389/fnsys.2019.00002
- Siclari, F., Baird, B., Perogamvros, L., Bernardi, G., LaRocque, J. J., Riedner, B., . . . Tononi, G. (2017). The neural correlates of dreaming. *Nature Neuroscience*, *20*(6), 872-878. doi:10.1038/nn.4545
- Smith, C. (2001). Sleep states and memory processes in humans: procedural versus declarative memory systems. *Sleep Medicine Reviews*, *5*(6), 491-506. doi:10.1053/smr.2001.0164
- Stenstrom, P., Fox, K. C., Solomonova, E., & Nielsen, T. (2012). Mentation during sleep onset theta bursts in a trained participant: A role for NREM stage 1 sleep in memory processing? *International Journal of Dream Research*, *5*(1), 37-46. doi:10.11588/ijodr.2012.1.9135
- Stickgold, R., & Walker, M. P. (2013). Sleep-dependent memory triage: evolving generalization through selective processing. *Nature Neuroscience*, *16*(2), 139-145. doi:10.1038/nn.3303
- Team, R. C. (2013). R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2006). Sleep function and synaptic homeostasis. *Sleep Medicine Reviews*, *10*(1), 49-62. doi:10.1016/j.smr.2005.05.002

- Trosman, H., Rechtschaffen, A., Offenkrantz, W., & Wolpert, E. (1960). Studies in psychophysiology of dreams: IV. Relations among dreams in sequence. *Archives of General Psychiatry*, 3(6), 602-607. doi:10.1001/archpsyc.1960.01710060034006
- Vallat, R., Chatard, B., Blagrove, M., & Ruby, P. (2017). Characteristics of the memory sources of dreams: A new version of the content-matching paradigm to take mundane and remote memories into account. *PloS One*, 12(10), e0185262. doi:10.1371/journal.pone.0185262
- van Rijn, E., Eichenlaub, J. B., Lewis, P. A., Walker, M. P., Gaskell, M. G., Malinowski, J. E., & Blagrove, M. (2015). The dream-lag effect: Selective processing of personally significant events during rapid eye movement sleep, but not during slow wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 98-109. doi:10.1016/j.nlm.2015.01.009
- Verdone, P. (1965). Temporal reference of manifest dream content. *Perceptual and Motor Skills*, 20, 1253-1268. doi:10.2466/pms.1965.20.3c.1253
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2010). Overnight alchemy: sleep-dependent memory evolution. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(3), 218; author reply 218. doi:10.1038/nrn2762-c1
- Wamsley, E. J. (2022). Constructive episodic simulation in dreams. *PloS One*, 17(3), e0264574. doi:10.1371/journal.pone.0264574
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming and offline memory processing. *Current Biology*, 20(23), R1010-1013. doi:10.1016/j.cub.2010.10.045
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2019). Dreaming of a learning task is associated with enhanced memory consolidation: Replication in an overnight sleep study. *Journal of Sleep Research*, e12749. doi:10.1111/jsr.12749
- Wamsley, E. J., Tucker, M., Payne, J. D., Benavides, J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming of a learning task is associated with enhanced sleep-dependent memory consolidation. *Current Biology*, 20(9), 850-855. doi:10.1016/j.cub.2010.03.027

3 Discussion générale

3.1 Résumé des résultats

L'ensemble de cette thèse vise à mieux comprendre les relations entre les rêves et la mémoire en utilisant diverses méthodes pour collecter et manipuler expérimentalement le contenu des rêves. Dans l'étude 1 nous examinons le rôle des rêves dans la consolidation de la mémoire procédurale en tentant d'influencer leur contenu (via la réactivation de mémoire sonore et la réalité virtuelle) pour mieux comprendre ce rôle. Dans l'étude 2, nous évaluons plus globalement comment une source de mémoire commune à un large ensemble de participants (le laboratoire) s'incorpore naturellement dans les rêves. Alors que les études 1 et 2 s'intéressent à l'incorporation d'un seul apprentissage ou souvenir spécifique (tâche de réalité virtuelle, laboratoire), l'étude 3 s'ouvre à l'ensemble des souvenirs des participants pour évaluer la manière dont différents éléments de mémoire se combinent et évoluent au cours d'une nuit de sommeil.

3.1.1 Étude 1

Le **premier objectif** de cette thèse, examiné dans l'étude 1, était d'étudier de manière expérimentale le rôle putatif des rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal dans la consolidation de la mémoire procédurale en utilisant un protocole de TMR.

À cet effet, nous avons créé une tâche motrice en réalité virtuelle où 137 participants ont appris à « voler » à travers un circuit de cercles flottants, et ce, le plus précisément et rapidement possible à l'aide de mouvements globaux des bras et du corps pour contrôler leur vitesse et leur direction. Cette tâche a permis d'évaluer le rôle du sommeil dans l'apprentissage moteur global, c'est-à-dire impliquant le corps en entier, en mesurant la performance des participants avant et après une sieste matinale ou une période d'éveil au repos. Afin d'influencer expérimentalement les processus de consolidation de la mémoire, nous avons rejoué la même mélodie présente lors de la tâche motrice chez certains groupes de participants, soit en 1) stade de sommeil lent, en 2) stade de sommeil paradoxal, ou 3) à l'éveil. Nous avons ensuite évalué l'effet de cette réactivation sonore sur la performance motrice des participants ainsi que sur leurs rêves en comparaison à des groupes contrôles qui n'ont pas reçu de telle stimulation, soit 4) durant une période de sommeil ou 5) une période d'éveil au repos. Nos résultats de l'article 1 (Picard-Deland et al., 2021a) appuient 2 sur 3 de nos hypothèses principales.

Premièrement, nous montrons que la réactivation sonore, lorsqu'appliquée en sommeil paradoxal, mène à une meilleure performance à la tâche motrice. En effet, les participants qui ont reçu la

stimulation en sommeil paradoxal se sont améliorés près de deux fois plus que ceux n'ayant reçu aucune stimulation durant leur sommeil. En revanche, la réactivation sonore appliquée en sommeil lent n'a pas révélé d'amélioration aussi nette par rapport au groupe contrôle; toutefois une amélioration significative a été observée lorsque nous avons pris en compte les différences dans la durée d'éveil (pendant la période de sommeil) entre les groupes, qui était plus élevée dans le groupe contrôle. Une explication possible est qu'un niveau d'éveil plus élevé ait conféré au groupe contrôle un certain avantage au niveau de la performance, tel qu'une réduction de l'inertie du sommeil lors de l'exécution de la tâche, masquant initialement un effet significatif de la TMR en sommeil lent. Ces résultats montrent que la TMR durant le sommeil peut rehausser un apprentissage moteur global et suggère que la physiologie du sommeil paradoxal, au-delà du sommeil lent, offre un contexte idéal pour la réactivation et consolidation de ce type d'apprentissage. Toutefois, il est possible que la présence d'une stimulation sonore durant le sommeil paradoxal ait des effets non-spécifiques sur le sommeil et sur l'apprentissage, c'est-à-dire que la simple présence de « perturbations » sonores dans nos conditions expérimentales aurait pu influencer l'architecture ou la microarchitecture du sommeil de manière inattendue et ayant comme effet de moduler l'apprentissage de manière non-ciblée pour la tâche motrice. De futures études devraient contrôler pour cette possibilité en ajoutant une condition où un stimulus sonore neutre (non-lié à un apprentissage) est joué en sommeil paradoxal.

Deuxièmement, nous montrons qu'indépendamment de la TMR, le fait de rêver à la tâche de réalité virtuelle est associé à une plus grande amélioration à celle-ci. Ce résultat s'ajoute à ceux d'autres études montrant de telles associations entre le contenu des rêves et différents types d'apprentissage (ex. : Plailly et al., 2019; Schoch et al., 2019; Wamsley et al., 2010b). Nos analyses apportent deux nouvelles précisions à cette relation, soit que 1) seuls les rêves en sommeil paradoxal, plutôt que ceux en sommeil lent, ou 2) ceux qui incorporent l'aspect moteur et kinesthésique de la tâche, plutôt que ceux qui incorporent les aspects visuels, sont associés à une amélioration de la performance motrice. Ceci suggère qu'à la fois le *moment* où le rêve se déroule (sommeil paradoxal vs sommeil lent) et la *manière* dont la mémoire est incorporée dans les rêves (aspects kinesthésiques vs visuels) sont des facteurs importants lors de l'étude des relations entre les rêves et la mémoire. Nous montrons en outre que les rêves en lien avec la tâche, et qui ont été collectés en sommeil paradoxal, sont associés, bien que faiblement, à des marqueurs physiologiques normalement impliqués dans la consolidation de la mémoire. Spécifiquement, ces rêves étaient associés à une fréquence plus basse des fuseaux de sommeil des régions occipitales, ainsi qu'à une puissance thêta frontale plus élevée, en particulier lors du sommeil paradoxal phasique.

Troisièmement, et à l'encontre de nos attentes, nous montrons que la TMR, autant en sommeil lent qu'en sommeil paradoxal, n'a pas eu d'effet sur les incorporations de la tâche dans les rêves collectés en fin de sieste. Nos résultats suggèrent tout de même une éventuelle complémentarité entre les mécanismes de rêves et ceux de réactivation de mémoire en sommeil paradoxal. En effet, l'effet de la TMR en sommeil paradoxal était plus important pour les participants qui ont également rêvé à la tâche, ce qui suggère que la co-occurrence de la TMR et d'une réactivation « cognitive » de la tâche dans les rêves en sommeil paradoxal offre des conditions optimales pour l'apprentissage procédural impliquant le corps entier (voir section 3.2.1 pour différentes interprétations de ces résultats).

Dans l'article 2 (Picard-Deland & Nielsen, 2021), nous montrons que le lien entre la TMR et les rêves pourrait aussi être régi par des facteurs temporels. L'étude des patrons d'incorporation de la tâche sur plusieurs jours montre que les participants rêvaient davantage à celle-ci 1 à 2 jours plus tard lorsque la TMR avait été appliquée en sommeil paradoxal; et 5 à 6 jours plus tard lorsque la TMR avait été appliquée en sommeil lent, par rapport aux participants n'ayant reçu aucune stimulation dans leur sommeil. Ces deux fenêtres temporelles correspondent approximativement aux effets de résidu diurne et de *dream-lag*, connus pour moduler le déroulement temporel des incorporations de mémoire dans les rêves (voir section 1.4.1). En revanche, une absence de réactivation sonore pendant le sommeil mène à des niveaux d'incorporation de la tâche dans les rêves qui sont plus faibles et relativement stables dans les dix jours suivants la visite au laboratoire. Ainsi, bien que la TMR n'ait pas eu d'effet immédiat sur les rêves au laboratoire, elle semble pouvoir exercer une influence sur les rêves sur de plus longues périodes. L'effet à long terme de la TMR sur les rêves était également spécifique aux incorporations d'éléments plus étroitement associés à la tâche de réalité virtuelle, c'est-à-dire au contenu que la TMR réactive en théorie. En comparaison, le fait de rêver au laboratoire (contexte plus large où l'apprentissage a eu lieu) était très fréquent lors de la sieste au laboratoire, mais son occurrence n'était pas influencée par la TMR, ni directement lors de la sieste au laboratoire, ni dans les jours subséquents. Il est possible que les effets relatifs de résidu diurne et de *dream-lag* observés dans cette étude reflètent des processus de consolidation de la mémoire qui se déroulent sur de plus longues périodes et qui auraient ici été provoqués ou amplifiés par la TMR (voir section 3.2.2.3 pour une discussion sur ces effets à plus long terme).

Le **deuxième objectif** de cette thèse, également considéré dans l'étude 1, était d'évaluer de manière plus globale si une simulation de vol en réalité virtuelle pouvait induire des rêves de vol et quels étaient les facteurs qui favorisaient cette incorporation dans les rêves. Selon notre revue

de la littérature, environ 40% de la population aurait fait l'expérience de rêves de vol au moins une fois dans leur vie. Toutefois, c'est un phénomène peu fréquent, ayant lieu dans moins de 2% des rêves. Dans l'article III (Picard-Deland et al., 2020), nous montrons que la tâche de réalité virtuelle a augmenté avec succès la probabilité que les participants aient l'expérience d'un rêve de vol, à la fois pendant la sieste au laboratoire ainsi que lors de la nuit suivante, à domicile. La fréquence de rêves de vol « sans assistance », c'est-à-dire voler sans l'aide d'une force externe telle qu'un avion ou un parachute, a passé de 1,3 % avant l'expérience jusqu'à 7,1 % pendant la sieste (5 fois plus prévalent), et jusqu'à 10,6 % la nuit suivante (8 fois plus prévalent). Durant la sieste au laboratoire, nous montrons pour la première fois que les rêves de vol peuvent avoir lieu à la fois en stade N1, en stade N2 ainsi qu'en sommeil paradoxal. Des incorporations de sensations de vol se sont également produites jusqu'à 10 jours après l'expérience, suggérant que l'intervention expérimentale a eu des effets persistants sur la survenue de rêves de vol chez les participants. De plus, l'effet de la réalité virtuelle sur les rêves était relativement spécifique aux sensations de vol en tant que telles, n'ayant pas augmenté l'occurrence d'autres thèmes liés à la gravité, tels que tomber, nager, sauter ou avoir le vertige. De plus, une cohorte contrôle exposée à une tâche d'équilibre active (Wii Fit) n'a montré aucun changement dans la fréquence des rêves de vol. Ceci suggère que l'effet de la réalité virtuelle n'était pas simplement dû à une stimulation vestibulaire généralisée qui aurait potentiellement persisté durant le sommeil, mais plutôt à la réactivation plus spécifique de l'expérience de vol dans les rêves. Pour certains participants, non seulement la fréquence des rêves de vol a augmenté suite à la réalité virtuelle, mais aussi certaines de leurs qualités associées, telle qu'une augmentation du niveau de contrôle et de l'intensité des émotions dans ces rêves. Suivant une étude phénoménologique des différents rêves de vol collectés dans cette étude, nous proposons que ceux-ci pourraient être expliqués par le phénomène devection, c'est-à-dire l'illusion de mouvements de son propre corps qui est généralement déclenchée par une stimulation visuelle, telle qu'un flux optique, ou par d'autres modalités sensorielles (auditifs, kinesthésique, etc.). Lavection est à la base même de l'illusion de mouvements générée par la réalité virtuelle; celle-ci aurait possiblement activé ou amplifié un mécanisme similaire devection dans les rêves pour créer des sensations de vol et de mouvement. Cette nouvelle explication du rêve de vol complète la suggestion répandue selon laquelle les sensations de vol seraient un épiphénomène des processus vestibulaires qui sont particulièrement actifs pendant le sommeil paradoxal (ex. : Hobson & McCarley, 1977).

L'article III montre aussi comment différents facteurs – reliés à la fois aux participants et à la réalité virtuelle – peuvent moduler la fréquence ou l'intensité des incorporations de vol dans les rêves. Premièrement, ces rêves étaient plus susceptibles de se produire chez les participants ayant déjà

eu des expériences de rêves de vol ou de rêves lucides auparavant. Néanmoins, notre protocole a induit des sensations de vol et de flottement dans les rêves de 8 participants qui ont déclaré n'avoir jamais « volé ou plané dans les airs » dans leurs rêves préalablement. Deuxièmement, les femmes étaient moins susceptibles que les hommes d'avoir des rêves de vol, répliquant d'autres études (Bulkeley, 2009; Nielsen et al., 2003), mais ont davantage augmenté leur fréquence après l'expérience de réalité virtuelle. Troisièmement, les participants ayant une prédisposition plus élevée à l'immersion avaient des niveaux de sensation de vol légèrement supérieurs pendant les rêves de laboratoire, tandis que ceux ayant une prédisposition plus faible à l'immersion avaient des sensations de vol plus élevées au cours de la nuit suivante. Similairement, les participants qui ont ressenti peu de cybermalaises durant la réalité virtuelle avaient des niveaux plus élevés de sensations de vol dans les rêves la nuit suivant l'expérience. En revanche, le niveau de présence durant la réalité virtuelle, c'est-à-dire le sentiment subjectif d'être physiquement présent dans un monde virtuel, n'était pas associé à la fréquence ou l'intensité des rêves de vol chez nos participants. À la lumière de ces résultats, les tentatives d'induction de thématiques spécifiques dans les rêves pourraient être améliorées en examinant plus attentivement certains facteurs individuels (expériences antérieures, prédisposition à l'immersion) ainsi qu'en améliorant les simulations en réalité virtuelle, par exemple en réduisant les cybermalaises.

En résumé, l'étude 1 confirme une relation étroite entre les rêves et les processus de réactivation et de consolidation de la mémoire procédurale ayant lieu durant le sommeil paradoxal. Toutefois, elle montre que cette relation n'est pas aussi simple et directe que suggérée précédemment. Si la TMR n'influence pas les rêves de manière directe, elle semble pouvoir influencer le déroulement temporel des incorporations de mémoire à plus long terme. De futures études pourraient tester si ces incorporations tardives de la mémoire sont associées à de meilleures performances à plus long terme. Globalement, notre stimulation pré-sommeil en réalité virtuelle nous a permis d'étudier quand et comment une expérience récente est réactivée dans les rêves, d'évaluer les corrélats physiologiques de cette expérience, ainsi que les facteurs qui modulent son incorporation dans les rêves.

3.1.2 Étude 2

Le **troisième objectif**, examiné dans l'étude 2, était d'utiliser l'environnement de sommeil, c'est-à-dire le laboratoire, comme source de mémoire commune aux participants afin d'évaluer quand et comment elle est incorporée dans les rêves et discuter de la manière dont elle peut nous informer sur les processus mnésiques ayant lieu dans les rêves. En effet, l'étude 1 montre que malgré l'efficacité de la réalité virtuelle à infiltrer le contenu des rêves, les participants rêvaient

plus souvent au laboratoire qu'à la tâche en tant que telle. L'étude 2 nous a permis de caractériser ce phénomène qui n'avait jamais été étudié de manière systématique et dont la dernière étude remontait à il y a plus de 25 ans. Pour ce faire, nous avons créé une large base de données contenant les rapports de rêves (528 rêves de 343 participants) collectés lors de 9 projets conduits entre 2006 et 2019 au « Laboratoire des rêves et des cauchemars » (incluant les rêves de l'étude 1 de cette présente thèse). La base de données contient également plusieurs variables associées aux participants (ex. : anxiété, dépression, propension aux cauchemars), aux types d'étude (ex. : sieste ou nuit de sommeil, avec ou sans intervention expérimentale), au moment de la collecte du rêve (ex. : stades de sommeil, heure de la journée) ainsi qu'aux rêves mêmes (ex. : clarté de rappel, émotions positives et négatives, niveau de confusion); ces variables ont été étudiées en lien avec l'occurrence des incorporations du laboratoire dans les rêves (*lab incorporation dreams*; LIDs). Les récits de rêves ont été quantifiés en fonction de leur présence ou absence d'éléments du laboratoire, incluant les expérimentateurs, les tâches à compléter, les électrodes, le laboratoire même ou d'autres références au fait de dormir ou de rêver de manière plus générale. Nos résultats (article IV; Picard-Deland et al., 2021b) confirment que les LIDs sont un phénomène commun dans les études en laboratoire: elles se produisent dans plus du tiers (35.8%) de tous les rêves collectés dans le laboratoire et chez près de la moitié (47.8%) des participants qui réussissent à se rappeler d'un rêve. Les LIDs sont non seulement plus probables, mais également plus riches lors de réveils en sommeil paradoxal (44%) comparé au sommeil lent (21%), ainsi que lors les siestes matinales (48%) comparées à des nuits de sommeil (17%). En fait, plus de la moitié des rêves (55.2%) recueillis lors de réveils en sommeil paradoxal au cours d'une sieste matinale incorporent le laboratoire dans une certaine mesure. En particulier, les rêves qui sont temporellement orientés vers le futur, par exemple les faux éveils où les participants se projettent dans un futur proche, sont plus fréquents vers la fin de nuit. Ces résultats quantitatifs indiquent ainsi deux principales « pressions » physiologiques – le stade de sommeil et le moment de la journée – auxquelles les LIDs semblent être sensibles. En revanche, les LIDs n'étaient pas sensibles aux facteurs individuels évalués dans cette étude : ni la prédisposition aux cauchemars, ni le sexe, ni les niveaux d'anxiété n'étaient liés aux LIDs. Seuls des niveaux de dépression plus élevés prédisaient marginalement leur occurrence. Enfin, les LIDs diffèrent des autres rêves en ce qu'ils sont plus clairement rappelés au réveil, génèrent plus de confusion et sont moins positifs sur le plan émotionnel – tous des facteurs qui pourraient favoriser leur rappel.

Nous avons également adopté une approche qualitative pour caractériser les diverses manières dont un souvenir épisodique (la visite au laboratoire) peut être incorporé dans les récits de rêves. Notre analyse montre que bien que les LIDs combinent souvent plusieurs éléments du laboratoire

(lieux, expérimentateurs, objets, etc.), ces rêves ne rejouent pas l'épisode dans son entièreté, ou tel que vécu par le participant. Ils fragmentent plutôt ces souvenirs épisodiques en plusieurs éléments servant à reconstruire de nouveaux scénarios. Bien que les scénarios construits autour des LIDs démontrent une grande variété et créativité parmi les participants, ils comportent également des thèmes ou aspects communs à plusieurs. Par exemple, ces rêves impliquent souvent une certaine altération de la conscience ou du corps, tels que de faux réveils, des instants de lucidité ou de pré-lucidité ou des épisodes de paralysie du sommeil. Les incorporations sensorielles, soit l'incorporation de sensations corporelles réelles qui se produisent pendant le sommeil, sont également fréquentes dans ces rêves, telles que rêver à la sensation d'électrodes sur la peau, avoir une faiblesse musculaire, avoir froid, ou avoir envie d'uriner. Les participants rêvent de s'orienter dans l'espace du laboratoire, par exemple en se promenant dans les couloirs de l'hôpital ou en retraçant le trajet d'autobus pour retourner à la maison. Ces rêves révèlent aussi la préoccupation que certains participants ont par rapport à leur sommeil dans le laboratoire, comme la peur de décevoir l'expérimentateur ou l'anxiété de ne pas pouvoir s'endormir ou se souvenir d'un rêve. La présence d'amis ou de membres de la famille dans le laboratoire, ceux-ci participant à l'expérience ou étant simplement présents, est également fréquente. Finalement, la sensation d'être un objet d'observation semble subsister dans les rêves, les participants rêvant d'être observés ou évalués, de se sentir vulnérables ou encore de subir une violation de leur intimité durant leur sommeil.

Nous proposons l'existence de différentes pressions intégratives qui semblent structurer les fragments de mémoire en ces scénarios de rêves. Bien que ces observations soient basées sur un type de rêve particulier (les LIDs), nous discutons comment elles peuvent nous informer sur la manière dont les rêves sont formés de manière plus générale et comment ceux-ci peuvent contribuer à la consolidation et l'intégration de la mémoire (voir section 3.2.3.3 pour une discussion plus détaillée à ce sujet). Toutefois, les LIDs constituent un exemple clair par lequel l'acte scientifique d'observation influence notre objet d'étude, ce qui en soi appelle à la prudence quant à la généralisation des observations faites sur des rêves collectés en laboratoire. De plus, bien que les LIDs puissent éclairer notre compréhension des processus de mémoire liés au rêve, il est possible que l'expérience du laboratoire entre en « concurrence » avec d'autres types d'expériences pour s'incorporer dans les rêves. Les LIDs pourraient, par exemple, interférer avec l'étude des incorporations de tâches d'apprentissage plus ciblées, telles que la tâche de vol en réalité virtuelle de l'étude 1.

En somme, l'étude 2 a permis de clarifier à quel moment certains souvenirs épisodiques récents sont sélectionnés et réactivés dans les rêves (indiquant les pressions physiologiques qui peuvent influencer les incorporations de mémoire) et comment divers scénarios de rêves sont créés à partir de fragments de mémoire épisodique (indiquant des pressions cognitives ou sensorielles qui peuvent structurer la formation de récits de rêve). Ces résultats ont également des implications plus larges pour la recherche fondamentale sur les rêves et le sommeil en laboratoire.

3.1.1 Étude 3

Finally, le **quatrième objectif**, examiné dans l'étude 3, était de suivre la coexistence et le déroulement temporel d'un plus grand éventail de sources de mémoire des rêves lors d'une nuit de sommeil. Plusieurs études ont montré que les sources de mémoire des rêves varient à la fois avec les stades de sommeil et avec l'heure de la nuit (ex. : Battaglia et al., 1987; Cavallero et al., 1990; Malinowski & Horton, 2021; Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965). Notre étude 2 montre aussi comment l'incorporation du laboratoire dans les rêves (source de mémoire récente) se fait préférentiellement en sommeil paradoxal, et ce, particulièrement lors d'une sieste matinale. Cependant, ces effets sont souvent confondus par le fait que le sommeil paradoxal prédomine en fin de nuit, alors que le sommeil lent prédomine en début de nuit. Afin de démêler les effets des stades de sommeil et ceux du temps de la nuit, l'étude 3 utilise un protocole de réveils en série où 20 participants ont dormi une nuit au laboratoire. Ceux-ci ont été réveillés dans tous les stades de sommeil (N1, N2, N3 et sommeil paradoxal) pour chacune de trois périodes de la nuit (premier tiers, deuxième tiers, troisième tiers), soit environ 12 collectes de rêves par nuit par participant. Les participants ont ensuite identifié et daté le plus précisément possible les potentiels sources de mémoire de chacun de leurs rêves, c'est-à-dire toutes associations qu'ils pouvaient faire entre le contenu de leurs rêves et leur vie éveillée. Si la source de mémoire était un événement spécifique retraceable dans le temps, elle était considérée comme mémoire *épisodique*; si la source était en lien avec la vie personnelle ou les connaissances du participant, mais non liée à des événements spécifiques, elle était considérée comme mémoire *sémantique*. Finalement, si la source était un événement qui n'avait pas encore eu lieu, mais qui était anticipé par le participant, elle était considérée comme source *future*. Ceci nous a permis d'établir la contribution différentielle des stades de sommeil et du temps de la nuit sur l'incorporation de différents types de mémoire.

Nos résultats (article V; Picard-Deland et al., 2022b) montrent que des sources de mémoire peuvent être retracées pour près de 90% des rêves collectés en laboratoire. Plus de la moitié des rêves (55.5%) incorporent des événements récents et près de la moitié des rêves (49.4%) sont reliés à plus d'une source de mémoire. Les rêves en stade N1 et en sommeil paradoxal sont

associés à un plus grand nombre de sources de mémoire – notamment aux événements de la veille – par rapport aux rêves en stade N2 et N3. Cet effet semble être partiellement dû au fait que les rêves en stade N1 et en sommeil paradoxal sont plus clairement rappelés que les rêves des autres stades de sommeil, et au fait qu'ils soient considérablement plus longs dans le cas des rapports en sommeil paradoxal. Toutefois, l'effet persiste même après avoir contrôlé statistiquement pour ces facteurs, suggérant que les rêves en stade N1 et en sommeil paradoxal sont propices à la réactivation et l'association d'un plus grand nombre d'éléments de mémoire. À l'encontre de nos hypothèses, nous n'avons pas trouvé de preuves claires que les souvenirs sémantiques étaient plus fréquents – et les souvenirs épisodiques moins fréquents – dans les rêves en sommeil paradoxal que dans les rêves en sommeil lent. La raison de cette divergence avec les études antérieures n'est pas claire, mais pourrait être due, entre autres, à la difficulté pour les participants d'identifier l'ensemble des sources de mémoire sémantique associées aux rêves, leur définition étant plus large et sujette à l'interprétation que celle des sources de mémoire épisodique.

Nous avons également répliqué l'observation que les sources de mémoire des rêves deviennent relativement moins récentes et plus distantes au cours de la nuit. Spécifiquement, nous montrons que ce n'est pas le nombre absolu de souvenirs récents ou distants qui change au cours de la nuit, mais plutôt leur proportion relative au sein des rêves (%récent – %distant) qui diffèrent entre le début et la fin de la nuit. Un effet similaire avait déjà été montré séparément pour les rêves en stade N1 chez un seul participant (Stenstrom et al., 2012) et ceux en sommeil paradoxal chez 4 participants (Verdone, 1965). Cependant, il était encore inconnu si ce changement au cours de la nuit était présent dans les autres stades de sommeil. Nos résultats montrent que cet effet se produit indépendamment des stades de sommeil et serait plutôt une fonction du temps passé à dormir ou de certaines influences circadiennes.

De plus, nous répliquons partiellement les résultats de l'étude 2 (article IV), montrant que les incorporations du laboratoire sont plus fréquentes dans les rêves en sommeil paradoxal que ceux en sommeil lent, et clarifions ici que l'effet est indépendant du temps de la nuit. Ceci suggère que la plus grande prévalence des LIDs dans les siestes matinales de l'étude 2 serait davantage due au protocole de sieste en tant que tel, plutôt qu'à un effet purement circadien. Toutefois, il est possible qu'un effet du temps de la nuit aurait été révélé dans l'étude 3 si les participants avaient eu l'opportunité de dormir plus tard dans l'avant-midi comme pour les siestes matinales de l'étude 2. En revanche, nous ne répliquons pas pleinement l'effet que les rêves orientés vers le futur augmentent avec l'heure de la nuit, contrairement à l'étude 2 où les faux éveils en laboratoire

(orienté vers le futur immédiat) étaient plus prévalents en fin de nuit qu'en début de nuit. Nous observons toutefois une tendance similaire, mais non significative; l'effet manquant possiblement de puissance compte tenu du petit nombre de rêves associés à des sources futures. Notre analyse qualitative montre en outre que les rêves ont tendance à répéter des thèmes similaires tout au long de la nuit et dans différents stades de sommeil. Ces thèmes sont parfois directement reliés à des sources de mémoire identifiées par les participants, suggérant qu'un même souvenir ou événement de la vie éveillée est traité de manière répétée et séquentielle lors d'une nuit de sommeil. Cependant, il est possible que cet effet soit en partie causé ou amplifié par notre protocole de réveils en série, où le rappel conscient d'un rêve au cours de la nuit pourrait influencer le contenu du rêve subséquent.

En résumé, l'étude 3 est la première étude qui est conçue spécifiquement pour clarifier les contributions différentielles du temps de la nuit et des stades de sommeil sur les incorporations de différents types de mémoire dans les rêves. Nos résultats clarifient le déroulement temporel de ces incorporations de mémoire, mettant en évidence un lien spécifique entre l'heure de la nuit et la distance temporelle des souvenirs dans les rêves. Ces résultats peuvent ainsi nous aider à mieux comprendre les facteurs temporels et physiologiques qui régulent le traitement de différents types de mémoire au cours d'une nuit de sommeil.

Résumé 3.1 Ainsi, les trois études de cette thèse clarifient les relations entre les rêves et différents types de mémoire en utilisant des paradigmes expérimentaux différents. Globalement, les résultats montrent des relations riches et temporellement complexes entre le contenu des rêves et leurs sources de mémoire. La proposition que les rêves reflètent ou participent au traitement de la mémoire durant le sommeil a des implications importantes dans les deux champs de recherche : d'un côté, les avancées en recherche animale et humaine sur la consolidation de la mémoire aideraient à mieux comprendre les mécanismes de formation de rêves; à l'inverse, l'étude phénoménologique des rêves dans les différents stades de sommeil pourrait clarifier les modèles de consolidation de la mémoire.

Dans les prochaines sections, je montrerai en quoi l'analyse des rêves au sein des trois études de cette thèse complète les connaissances que nous avons sur les processus de consolidation de la mémoire procédurale et épisodique (section 3.2). Spécifiquement, je montrerai en quoi nos résultats n'appuient que partiellement l'idée selon laquelle les rêves sont un reflet des réactivations de mémoire durant le sommeil, suggérant tout de même que les rêves participent au traitement de la mémoire et peuvent être utilisés pour mieux comprendre ces processus (section 3.2.1). J'établirai ensuite comment nos résultats clarifient à quel moment les éléments de

mémoire sont réactivés dans les rêves. Les facteurs physiologiques et temporels (stades de sommeil, temps de la nuit, plusieurs nuits de sommeil) modulant les incorporations de mémoire seront discutés à la lumière de différentes théories prédominantes de consolidation de la mémoire durant le sommeil (section 3.2.2). Je montrerai également comment nos analyses phénoménologiques du contenu des rêves clarifient la manière dont la mémoire est incorporée dans les rêves et quel rôle ceux-ci peuvent avoir sur la consolidation de la mémoire déclarative et procédurale (section 3.2.3). Finalement, je discuterai comment l'ensemble de ces facteurs physiologiques, temporels et cognitifs s'agencent pour faire évoluer la mémoire au fil des rêves (section 3.2.4).

3.2 Les rêves comme fenêtre sur les processus mnésiques

3.2.1 Les rêves sont-ils le reflet des réactivations neuronales de mémoire?

Nous partions avec l'hypothèse que les réactivations des traces de mémoire pendant le sommeil soient une base neuronale potentielle pour les expériences de rêve. De ce point de vue, le contenu du rêve reflèterait les processus de réactivation de mémoire opérant durant la nuit et serait donc susceptible d'être modifié par des protocoles expérimentaux qui influencent ces réactivations de mémoire, tel que la TMR. Dans l'étude 1, notre hypothèse selon laquelle la TMR influencerait le contenu du rêve de manière associative, c'est-à-dire en biaisant les rêves à être davantage en lien avec la tâche de réalité virtuelle, n'a pas été directement confirmée. Nos trois groupes de sommeil (stimulation en sommeil paradoxal ou en sommeil lent, ou aucune stimulation) ont rêvé à la tâche, mais les groupes ne différaient ni par le nombre ni par le degré de réactivation de la tâche dans les rêves (*task-dream reactivation*). Nous montrons toutefois que la TMR a bel et bien eu un effet sur le sommeil, facilitant l'apprentissage de la tâche lorsqu'appliquée en sommeil paradoxal et, dans une moindre mesure, en sommeil lent. Si cet effet sur l'apprentissage est réellement dû à une réactivation des traces de mémoire, par une amplification de celles-ci, ou encore par un autre mécanisme plus indirect, demeure inconnu. Toutefois, les études montrant que la TMR réactive les mêmes patrons d'activité cérébrale que ceux engagés lors de l'apprentissage initial (ex. : Belal et al., 2018; Rasch et al., 2007a; Shanahan et al., 2018; Veldman et al., 2022) supposent que des mécanismes similaires aient pu avoir lieu dans notre étude. Nous montrons également que la TMR a bel et bien le potentiel d'infiltrer le contenu des rêves : les sons joués pendant le sommeil paradoxal se sont incorporés plus ou moins directement dans le contenu des rêves dans 15 % des cas. Néanmoins, ces résultats suggèrent que les mécanismes

d'amélioration de la mémoire motrice induits par la TMR sont partiellement indépendants des mécanismes de réactivation de la tâche dans les rêves. Au moins quatre différentes interprétations de ces résultats sont possibles, celles-ci n'étant pas nécessairement mutuellement exclusives.

Une première interprétation de ces résultats est que le phénomène des rêves, notamment ceux en sommeil paradoxal, ne soient pas directement liés au phénomène de réactivation de mémoire durant le sommeil. Comme discuté dans la section 1.4.4 de l'introduction, plusieurs autres différences entre ces deux phénomènes, telles que leur durée, la vitesse à laquelle ils se déroulent et leurs fluctuations à travers les stades de sommeil, jettent un doute sur l'interprétation que les rêves soient un épiphénomène direct des réactivations de mémoire. Entre autres, les réactivations neuronales de la mémoire semblent prévaloir en sommeil lent alors que leur présence en sommeil paradoxal, où les rêves prévalent, est toujours débattue. Une explication alternative est que les relations entre les rêves et les réactivations de mémoire soient limitées aux stades de sommeil lent, où les réactivations neuronales ont été observées de manière plus évidente. En effet, les rêves en sommeil lent ont tendance à représenter plus fidèlement les expériences de la vie éveillée (e.g., Foulkes et al., 1989) et sont en ce sens un peu plus proches du concept de réactivation de la mémoire. Dans l'étude 1, nous avons principalement collecté les rêves de fin de sieste en sommeil paradoxal, ne nous permettant pas d'analyser l'effet direct de la TMR sur les rêves en sommeil lent plus tôt dans la sieste. En fait, les participants ayant reçu la TMR en sommeil lent profond en début de sieste avaient deux fois moins de rêves en lien avec la tâche à la fin de la sieste (17 %) que les participants stimulés en sommeil paradoxal (34 %) ou que ceux sans stimulation (35 %). Bien que cette différence n'était pas significative, une possibilité est que la TMR ait causé plus de rêves en lien avec la tâche directement en sommeil lent profond, réduisant ainsi la nécessité ou la « pression » de rêver à la tâche dans les rêves suivants. De futures études pourraient tester cette possibilité en collectant les rêves en sommeil lent immédiatement après une stimulation par TMR en ce stade.

Nos résultats montrent néanmoins plusieurs relations indirectes entre les rêves en sommeil paradoxal, l'apprentissage moteur et la TMR, laissant place à d'autres interprétations. Nous montrons que l'effet de la TMR en sommeil paradoxal sur l'apprentissage était plus important lorsque le participant rêvait également à la tâche de réalité virtuelle. Ainsi, une deuxième possibilité est que les réactivations de mémoire ne contribuent pas nécessairement au contenu des rêves, mais que de nouveaux apprentissages bénéficieraient des effets additifs ou complémentaires des réactivations neuronales (ici amplifiées par la TMR) et des réactivations

produites indépendamment par les rêves, que ces phénomènes soient concomitants ou non. En fait, il a été montré que la TMR à l'éveil avait un plus grand effet sur une tâche procédurale séquentielle lorsqu'elle co-existait avec l'imagerie motrice mentale volontairement effectuée par les participants (Salfi et al., 2019), suggérant que les réactivations de mémoire induites de l'extérieur peuvent interagir avec les réactivations internes et imaginées. Plusieurs phénomènes de réactivation pourraient ainsi opérer en parallèle, tels que des réactivations neuronales de traces de mémoire ainsi que des réactivations « cognitives » de la mémoire, vécues de manière subjective à travers les rêves ou la pensée éveillée. Les réactivations à ces deux niveaux pourraient avoir des fonctions différentes, mais complémentaires, sur l'apprentissage. Selon ce point de vue, les réactivations cognitives pourraient également agir de manière « *top down* » sur la mémoire et pourraient elles-mêmes entraîner des réactivations neuronales au niveau cellulaire. De futures études pourraient tester cette complémentarité en évaluant, par exemple, l'effet d'un protocole de TMR avec ou sans la pratique volontaire de la même tâche au sein de rêves lucides lors d'une même période de sommeil.

Une troisième possibilité est que les réactivations de mémoire interagissent avec les rêves avec un certain délai. Comme montré dans l'article II, la TMR a influencé le contenu des rêves dans les deux jours suivant son application en sommeil paradoxal et près d'une semaine suivant son application en sommeil lent profond. La TMR – et possiblement les réactivations de mémoire plus globalement – pourrait ainsi servir d'amorçage ou de « *tag* » pour identifier les traces de mémoire qui seront traitées ultérieurement durant le sommeil (et/ou durant les rêves). Cette notion de « *tagging* » de la mémoire a été élaborée au niveau cellulaire et consiste en des changements temporaires de plasticité qui amorcent ou marquent des circuits neuronaux spécifiques pour leur traitement à plus long terme (Frey and Morris, 1997). Les deux phénomènes pourraient donc être reliés indirectement sur une base temporelle pour traiter la mémoire de manière séquentielle, d'abord à un niveau neuronal inconscient, puis à un niveau plus cognitif au sein des rêves.

Finalement, une quatrième manière de concevoir nos résultats est que les réactivations de mémoire contribuent minimalement à l'expérience du rêve en influençant le choix des sources de mémoire qui feront partie de leur contenu. Toutefois, dans le cas de notre étude avec la TMR, il existerait un certain seuil pour que la stimulation sonore puisse influencer le contenu des rêves. Selon cette hypothèse de « seuil », les rêves pourraient jouer un rôle médiateur entre la TMR et son effet sur l'apprentissage, de manière à ce que la TMR – et peut-être les réactivations de mémoire en général – aient seulement un effet sur l'apprentissage lorsqu'elles atteignent ce seuil et réussissent à induire un rêve relié à l'apprentissage. Dans notre étude, la TMR n'aurait pas

influencé les rêves à tous coups, expliquant une absence d'effet global de celle-ci sur les rêves durant la sieste, mais aurait pu influencer les rêves de certains participants, expliquant qu'un effet entre les rêves et la performance soit seulement observé chez le groupe ayant reçu la TMR en sommeil paradoxal. La capacité de la TMR à s'incorporer dans les rêves pourrait dépendre de plusieurs facteurs, tels que des différences interindividuelles dans les seuils de perception sonore (ex. : Cordi, 2021; McGuire et al., 2016; Zimmerman, 1970), ou encore le moment exact de la stimulation sonore (ex. : pendant le pic négatif d'une onde lente ou lors d'un mouvement oculaire rapide). Selon cette interprétation, il est aussi possible que la TMR ait influencé les rêves d'une manière qui n'était simplement pas mesurée dans notre étude, mais qui a néanmoins été bénéfique pour l'apprentissage moteur, tels que des changements subtils dans certains attributs kinesthésiques ou émotionnels des rêves, dans la représentation du corps, ou dans l'intensité de l'effet devection ressenti. Les rêves liés à la tâche ayant lieu de manière spontanée ne sont peut-être pas toujours pleinement « optimaux » pour avoir un effet notable sur l'apprentissage. La TMR permettrait peut-être, dans certains cas, de rediriger le contenu du rêve de manière à réactiver de manière plus ciblée des éléments importants de l'apprentissage.

Les résultats de l'étude 1 sont ainsi sujets à plusieurs interprétations. Toutefois, il est à noter que deux critiques principales peuvent être faites relativement à notre étude et aux études précédentes portant sur les relations entre le contenu du rêve et de meilleures performances à un apprentissage. La première étant la possibilité que les améliorations de la mémoire soient causées par le seul fait de se rappeler, en se réveillant, d'un rêve contenant la tâche en question, réactivant ainsi ces fragments d'apprentissage dans le processus de collecte de rêve à l'éveil. Plusieurs preuves montrent en effet que les mécanismes de consolidation de la mémoire peuvent aussi se faire à l'éveil (ex. : Wamsley, 2022b). Si cette limitation demeure difficilement contournable, nous montrons dans l'article I que le fait de penser spontanément à la tâche à l'éveil n'avait pas d'impact significatif sur la performance, tel que montré par d'autres études (Wamsley & Stickgold, 2019; Wamsley et al., 2010b), ce qui suggère que l'effet dans notre étude était davantage lié à un processus ayant lieu spécifiquement durant le sommeil. Une deuxième critique est que, malgré notre tentative de manipuler les rêves avec la TMR, les effets rapportés demeurent largement corrélationnels. D'autres facteurs plus généraux, tels que des différences de capacité d'apprentissage chez les participants, pourraient partiellement expliquer cet effet. Par exemple, le niveau d'habileté initial à une tâche motrice pourrait déterminer si la consolidation de cette tâche s'appuie davantage sur le sommeil lent ou le sommeil paradoxal (Peters et al., 2007; Smith et al., 2004a). Wamsley et al. (2010b) rapporte également que ceux qui ont rêvé à la tâche avaient initialement des performances inférieures à ceux qui ne rêvaient pas à la tâche. Bien que

nous ne répliquions pas cet effet dans notre étude, il n'est pas exclu que le fait de rêver à la tâche puisse relever d'autres facteurs, tels que des facteurs motivationnels ou encore un « effet plafond » de performance, plus qu'à la réactivation de traces de mémoire dans le rêve. Néanmoins, bien que le degré d'incorporation d'une tâche dans les rêves ait effectivement été associé à des différences interindividuelles d'habiletés cognitives, il a été montré que ces différences n'expliquaient pas la relation entre le rêve et la performance (Fogel et al., 2018). Afin de pallier certains de ces facteurs confondants, de futures études devront perfectionner les méthodes expérimentales permettant de mieux contrôler le contenu des rêves afin d'étudier ces relations de manière plus directionnelle.

Finalement, une autre limitation claire de notre étude est que les conclusions soient basées sur un protocole de TMR plutôt que sur des réactivations de mémoire spontanées. Il est attendu que la TMR influence les réactivations de mémoire qui ont lieu durant le sommeil plutôt que d'en augmenter le nombre (Bendor & Wilson, 2012), mais il est tout de même possible que celles influencées par stimulation externe diffèrent de celles qui ont lieu spontanément. De futures études liant directement les rêves aux processus naturels de réactivation de mémoire, tel que ceux pouvant être détectés par enregistrements intracrâniens chez des patients humains, offriraient des informations cruciales sur la question.

Résumé 3.2.1 En bref, l'étude 1 a soulevé plusieurs possibilités concernant les relations entre les réactivations de mémoire et la formation des rêves. 1) D'abord, il est possible que les rêves et les réactivations de mémoire soient deux phénomènes distincts et sans association fonctionnelle, du moins pour les rêves en sommeil paradoxal qui se retrouvent dans un contexte physiologique non optimal pour les réactivations neuronales. 2) Une autre explication est que les deux phénomènes pourraient agir de manière interdépendantes, consistant tous deux en des types de réactivation agissant à des niveaux différents – soit neuronal ou cognitif – et dont les effets sur la mémoire pourraient se compléter. De manière alternative, les rêves pourraient être partiellement influencés par les réactivations de mémoire, soit 3) selon un mécanisme de « tag », où les réactivations de mémoire étiquetteraient des traces de mémoires pour leur traitement ultérieur (avec délai) dans les rêves; ou 4) selon un mécanisme de « seuil », où les réactivations de mémoire (et la TMR) influenceraient les rêves seulement si certains critères sont atteints, ou encore de manière non mise en évidence par nos résultats.

Malgré certaines limitations méthodologiques, l'ensemble de nos études montrent que les rêves incorporent systématiquement des fragments d'expériences de vie et que la manière dont ces

fragments sont incorporés concorde en grande partie avec les modèles contemporains de consolidation de la mémoire. À la lumière de l'ensemble de nos résultats et de la littérature, je suggère que les réactivations de mémoire pourraient contribuer à définir une partie seulement du contenu des rêves, plutôt que de constituer le mécanisme principal de leur formation. Cette contribution pourrait se faire directement, ou de manière séquentielle avec un certain délai. Au cours de cette discussion, je développerai l'idée que les réactivations de mémoire pourraient potentiellement fournir aux rêves les fragments de mémoire avec lesquels œuvrer, mais la fonction du rêve irait bien au-delà de leur simple réactivation, supportant des processus de transformation de la mémoire pour optimiser son utilisation dans le futur. En ce sens, le rêve ne serait pas un épiphénomène passif des processus de traitement de la mémoire, mais interagirait et participerait activement à l'évolution de la mémoire via la création de scénarios multisensoriels et immersifs basés sur celle-ci. Ainsi, l'étude du contenu des rêves peut nous informer de manière plus globale sur les processus mnésiques durant le sommeil – qui sont potentiellement dépendants des rêves – pour inclure, au-delà de la réactivation, des processus d'intégration et d'évolution des expériences de la vie éveillée.

Dans les prochaines sections, je discuterai comment les résultats de la présente thèse, qui précisent quand et comment les nouvelles expériences sont incorporées dans les rêves, appuient ou clarifient les mécanismes connus de consolidation de la mémoire durant le sommeil et le rôle des rêves au sein de ces mécanismes.

3.2.2 À quel moment les éléments de mémoire sont-ils réactivés dans les rêves? Pressions physiologiques et temporelles

3.2.2.1 Rôles différentiels et complémentaires des stades de sommeil

Les différentes études de cette thèse permettent d'observer comment les réactivations de mémoire dans les rêves fluctuent en fonction de différents facteurs physiologiques ou temporels – entre autres, les stades de sommeil, le temps de la nuit, et le nombre de jours suivants une expérience. Le premier de ces facteurs, le stade de sommeil, est particulièrement mis de l'avant dans la construction des modèles théoriques sur les processus mnésiques ayant lieu durant le sommeil. Cette section montrera comment nos résultats appuient à la fois l'hypothèse à double processus et les théories séquentielles de consolidation de la mémoire.

Un premier modèle influent, l'hypothèse à double processus (*dual-process hypothesis*), suggère que les différents stades de sommeil se spécialisent dans le traitement de différents types ou

aspects de la mémoire (ex. : Plihal & Born, 1997; Smith, 2001) (voir section 1.3.2.1 pour une courte revue de ces études). Plusieurs de nos résultats concordent avec cette idée. Notamment, notre article 1 questionne directement cette notion en montrant que la TMR en sommeil paradoxal et, dans une moindre mesure en sommeil lent, améliore l'apprentissage d'une tâche procédurale impliquant le corps entier par rapport à une sieste contrôle. Ceci appuie l'opinion de longue date, bien que toujours controversée, selon laquelle la physiologie du sommeil paradoxal favorise la consolidation d'habiletés procédurales complexes (Smith, 2001). Un rôle particulier de ce stade dans la mémoire procédurale est renforcé par notre résultat que le fait de rêver à la tâche en sommeil paradoxal, mais pas en stade N2, est associé à une meilleure amélioration à celle-ci. À l'inverse, et concordant avec le modèle à double processus, il a été montré que le fait de rêver à une tâche de mémoire déclarative en sommeil lent, mais pas en sommeil paradoxal, était bénéfique pour l'apprentissage de cette tâche (Schoch et al., 2019). Selon ce modèle, il est possible que les aspects déclaratifs ou spatiaux de la tâche de réalité virtuelle, aspects dont la performance n'a pas été testée directement dans notre étude, seraient consolidés davantage chez les participants qui ont rêvé à la tâche en stade N2. Nos résultats semblent indiquer que ce n'est pas seulement la présence ou l'absence de réactivation cognitive dans les rêves qui importe pour consolider la tâche, mais le contexte physiologique durant lequel cette réactivation a lieu. Le sommeil paradoxal semble notamment offrir les conditions optimales pour la création de rêves plus vifs (Molinari & Foulkes, 1969), possédant plus de mouvement et d'autoparticipation du rêveur (Bosinelli et al., 1974; Pivik, 1991), caractéristiques qui pourraient faciliter la simulation de mouvements moteurs récemment acquis. En effet, nous montrons que ce sont les rêves qui réactivent les aspects kinesthésiques et vestibulaires de la tâche, plutôt que les aspects visuels, qui sont associés à une plus grande amélioration de l'apprentissage moteur (voir section 3.2.3.4 pour une discussion sur les rêves incarnés et l'apprentissage).

Ces résultats sont généralement cohérents avec les patrons d'activité cérébrale ayant lieu durant le sommeil paradoxal. Par exemple, des réactivations de régions corticales liées à un apprentissage moteur peuvent avoir lieu spontanément durant le sommeil paradoxal (Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2003). En fait, le sommeil paradoxal phasique (avec mouvements oculaires rapides), présenterait une activité corticale similaire à celle qui accompagne des mouvements volontaires à l'éveil (De Carli et al., 2016), et pourrait donc être particulièrement susceptible de réactiver les traces mnésiques d'un apprentissage moteur récent. Nos résultats montrant un lien entre le sommeil paradoxal et l'apprentissage d'une tâche de vol impliquant des sensations vestibulaires et un bon contrôle de l'équilibre concordent aussi avec un rôle de ce stade dans les mécanismes de plasticité et de connectivité au sein de réseaux cérébello-corticaux

(ex. : Canto et al., 2017; Cousins et al., 2016; Sei et al., 2000; Smith et al., 2004a). Une activation du cervelet en sommeil paradoxal a par ailleurs été proposée comme mécanisme explicatif pour l'occurrence spontanée des rêves de vol et d'autres sensations vestibulaires dans les rêves (Hobson & McCarley, 1977).

Notre tâche de réalité virtuelle implique non seulement un bon maintien de l'équilibre, mais également une coordination entre les différentes parties du corps, une précision et rapidité de mouvements ainsi qu'une intégration rapide d'informations visuospatiales. Cette complexité de mouvements est probablement plus susceptible d'engager les mécanismes de consolidation de la mémoire propre au sommeil paradoxal. En effet, les études comportementales montrent que ce stade est spécifiquement impliqué lors de l'apprentissage d'une tâche non familière qui nécessite la production de nouveaux programmes moteurs, tandis que le sommeil lent est sollicité pour des tâches plus simples ou pour le raffinement d'une compétence déjà bien acquise (Smith, 2001; Smith et al., 2004a; Tweed et al., 1999). Les premières études utilisant la TMR (Guerrien et al., 1989; Smith & Weeden, 1990) ont par ailleurs démontré que l'apprentissage de tâches exigeantes sur le plan cognitif bénéficiait de la TMR lorsque celle-ci était appliquée pendant le sommeil paradoxal phasique.

Une présence plus élevée d'éléments du laboratoire dans les rêves en sommeil paradoxal concorde également avec la notion que ce stade est davantage impliqué dans le traitement de mémoires épisodiques émotionnelles (ex. : Groch et al., 2015; Hutchison et al., 2021; Wassing et al., 2019). En effet, il est possible que la nouveauté de l'expérience en laboratoire, sa saillance ainsi que sa complexité socioémotionnelle (ex. : inquiétudes face à la performance, autorité scientifique des expérimentateurs, etc.) ait fait de cette expérience un candidat idéal pour être réactivé et traité préférentiellement en sommeil paradoxal, et ce particulièrement lors d'une sieste matinale où la propension circadienne au sommeil paradoxal est à son plus élevée.

Toutefois, le fait que la consolidation d'un type de mémoire soit associée à un stade de sommeil en particulier n'exclut pas que les autres stades aient des rôles importants dans son traitement. En effet, nos résultats appuient également des théories séquentielles de la mémoire (Ficca & Salzarulo, 2004; Giuditta et al., 1995; Singh et al., 2022; Stickgold, 1998), selon lesquelles les différents stades de sommeil fonctionneraient de manière complémentaire, plutôt qu'en parallèle, pour optimiser la consolidation des mêmes types ou mêmes aspects de la mémoire (voir section 1.3.2.2.3). Certains résultats de l'étude 1 suggèrent qu'à la fois le sommeil lent et le sommeil paradoxal sont impliqués dans la consolidation du même apprentissage procédural. Nous montrons, entre autres, que la TMR en sommeil lent profond apportait un certain bénéfice sur la

mémoire procédurale, bien que moindre que celle en sommeil paradoxal. Les fuseaux rapides de sommeil en régions frontales durant la stimulation par TMR en sommeil lent étaient en outre corrélés à une plus grande amélioration à la tâche. De plus, les participants qui rêvaient à la tâche avaient à la fois une densité de puissance thêta plus élevée en sommeil paradoxal phasique et une fréquence plus basse de fuseaux de sommeil comparativement aux participants n'ayant pas rêvé à la tâche. Cette association entre les rêves et des marqueurs physiologiques provenant à la fois du sommeil lent et du sommeil paradoxal d'une même période de sommeil corrobore certaines de nos études précédentes montrant des relations entre les fuseaux de sommeil et certains attributs de rêves (Nielsen et al., 2017; Picard-Deland et al., 2018b).

Cette complémentarité des stades de sommeil pourrait se refléter dans les rêves. En effet, des incorporations de la tâche d'apprentissage et du laboratoire dans les rêves ont eu lieu dans tous les stades de sommeil. Dans l'étude 1, les rêves en sommeil lent en lien avec la tâche étaient fréquents, mais n'étaient pas directement associés à une amélioration de performance motrice (vitesse et précision), comme l'étaient ceux en sommeil paradoxal. Il est toutefois possible que ces rêves représentent une étape nécessaire pour sélectionner les traces de mémoire importantes à traiter dans les stades ultérieurs. La présence de thématiques liées au laboratoire dans les rêves des stades N1, N2 et N3 suggère aussi que le sommeil lent, en plus du sommeil paradoxal, participe au traitement de cette expérience complexe. De plus, les mêmes thématiques et éléments du laboratoire se retrouvaient à la fois dans les rêves en sommeil lent et du sommeil paradoxal, suggérant que la différence entre les stades en était plus une de fréquence (ou d'intensité) que de contenu.

Les études 1 et 2 montrent ainsi que des expériences récentes peuvent être incorporées dans les rêves tout au long d'une période de sommeil. Toutefois, étant donné la nature de ces études qui ne comportent qu'un seul réveil pour la collecte de rêve, il n'était pas possible de déterminer si ces éléments étaient réactivés *à la fois* en sommeil lent et en sommeil paradoxal de manière séquentielle. Un tel processus de réactivation séquentielle dans les rêves est supporté par l'étude 3, montrant que des sources de mémoire, incluant la visite au laboratoire de sommeil, peuvent être répétées plusieurs fois dans les différents stades de sommeil à travers une même nuit de sommeil. Nous clarifions que la probabilité que les thèmes se répètent dans un stade de sommeil différent (ex. : sommeil lent → sommeil paradoxal) est plus élevée que pour une répétition dans le même stade de sommeil (ex. : sommeil lent → sommeil lent). Ce résultat appuie l'idée qu'un même élément de mémoire serait traité en alternance entre le sommeil lent et le sommeil paradoxal (ex. : Giuditta et al., 1995; Singh et al., 2022) (voir section 3.2.4 pour une discussion

plus approfondie sur cet aspect de répétition dans les rêves). De futures études pourraient utiliser un protocole de réveils en série pour évaluer si des réactivations séquentielles de mémoire dans les rêves en sommeil lent et en sommeil paradoxal chez un même individu favorisent la consolidation des multiples aspects d'une même tâche d'apprentissage.

Résumé 3.2.2.1 Nos résultats offrent un appui partiel pour les théories à double processus en mettant en évidence un rôle particulier du sommeil paradoxal pour la mémoire motrice complexe et, possiblement, dans le traitement d'épisodes saillants et émotionnels. Malgré cette possible spécialisation des stades de sommeil dans le traitement de différents aspects de la mémoire, l'ensemble de nos résultats appuient fortement les théories séquentielles de la mémoire. À la fois le sommeil lent et le sommeil paradoxal sont associés, bien qu'à différents degrés, à la consolidation de nouveaux apprentissages. Les différents stades de sommeil contribuent aussi à la réactivation des mêmes types d'expériences dans les rêves, parfois de manière répétée dans une même nuit de sommeil.

3.2.2.2 Les réactivations de mémoire dans les rêves sont modulées par le temps de la nuit

Alors qu'une littérature abondante suggère que les stades de sommeil affectent les processus de consolidation de la mémoire, l'effet du temps de la nuit sur ces processus est moins bien connu. Par exemple, est-ce que le sommeil lent en début de nuit traite la mémoire de la même manière que le sommeil lent en fin de nuit? Est-ce que ce sont les mêmes types de mémoire qui sont réactivés? Certains mécanismes cognitifs semblent en effet changer au cours d'une nuit de sommeil, se manifestant entre autres par des rêves globalement plus vifs, immersifs et perceptuels, peu importe le stade de sommeil (voir section 1.2.2.2 pour une courte revue de ces études). Plusieurs de nos résultats soulignent également l'importance du temps de la nuit dans les relations entre les rêves et la mémoire. Il est à noter que le terme « temps de la nuit » utilisé dans cette section correspond à la fois au temps passé à dormir, qui implique davantage un processus homéostatique, ainsi qu'aux périodes de la nuit tombant à différents moments du cycle circadien.

Nos résultats les plus importants à cet égard proviennent de l'étude 3, répliquant des études antérieures montrant que les rêves de fin de nuit comportent relativement moins de sources de mémoire récentes – et plus de sources de mémoire distantes – que les rêves de début de nuit. Cette notion selon laquelle les sources de mémoire deviennent plus lointaines au cours d'une période de sommeil était largement citée, mais n'était pas encore bien établie; les études

antérieures étant basées sur de très petits échantillons de participants (ex. : Stenstrom et al., 2012; Verdone, 1965) ou conduites à domicile sans polysomnographie (Malinowski & Horton, 2021). L'étude 3 offre ainsi la validation de cette notion sur un plus grand échantillon et y ajoute une précision importante : cet effet n'est pas dû à des changements de proportions des stades de sommeil variant entre le début et la fin de la nuit, mais semble être présent dans une certaine mesure pour tous les stades de sommeil (N1, N2, N3, et REM). Ce résultat peut avoir des implications pour la compréhension de l'évolution des traces mnésiques au cours d'une nuit de sommeil. Si l'accès à des sources de mémoire plus distantes dépend davantage du temps de la nuit que des stades de sommeil, alors le rôle du sommeil dans l'intégration d'expériences récentes au sein de réseaux de mémoire plus élargis ne serait pas spécifique à la nature hyperassociative du sommeil paradoxal, qui est prévalent en fin de nuit, mais serait également une fonction qui émergerait suite à la succession de plusieurs cycles de sommeil.

Ces résultats peuvent également nuancer certaines conclusions d'études utilisant des paradigmes de demi-nuit (ex. : Gais et al., 2000; Plihal & Born, 1997), celles-ci ayant largement interprété les différences d'apprentissage entre le début et la fin de la nuit à des différences entre le sommeil lent et le sommeil paradoxal, respectivement. Bien que spéculatif, un effet spécifique au temps de la nuit (et complémentaire aux stades de sommeil) aurait pu être en jeu dans ces études, de sorte que les mémoires déclaratives pourraient être globalement traitées – et possiblement priorisées – en début de nuit, alors que les mémoires procédurales pourraient être traitées préférentiellement dans les cycles subséquents du sommeil.

Un autre effet du temps de la nuit sur les sources de mémoire est révélé par notre étude 2 : plus le temps de la nuit progresse, plus les rêves sont orientés vers le futur, c'est-à-dire plus le rêveur se projette dans un futur immédiat (ex. : se réveiller au laboratoire) ou proche (ex. : retourner à la maison après l'étude). Cet effet, qui est indépendant des stades de sommeil, a aussi été observé dans une étude ultérieure à la nôtre. Wamsley et al. (2022a) montre que la probabilité qu'un rêve soit associé à un événement futur, plutôt que passé, devient proportionnellement plus élevée à mesure que les participants se dirigent vers le réveil matinal. La même tendance, bien que non significative, a été trouvée dans notre étude 3, où les rêves orientés vers le futur étaient moins prévalents en début de nuit. Cet effet du temps de la nuit sur ces simulations de futurs scénarios pourrait refléter une pression croissante chez le rêveur à se préparer à agir dans le monde une fois réveillé. Le moment de la nuit pourrait ainsi avoir un impact sur l'orientation temporelle des processus cognitifs, le début de la nuit ou de la période de sommeil étant plus axé sur le traitement d'événements passés récents, et ceux de fin de nuit ou de fin de la période de sommeil sur la

construction de scénarios futurs à partir de sources de mémoire à la fois récentes et plus lointaines.

Ces résultats pourraient refléter ou être accompagnés par des changements de certains biomarqueurs de consolidation de la mémoire qui progressent avec le temps passé à dormir, tels que les fuseaux de sommeil qui deviennent moins amples, mais plus longs et plus globaux en fin de nuit (Mensen et al., 2018), les *sharp-wave ripples* qui deviennent de plus en plus synchronisés au cours de la nuit (Grosmark et al., 2012), ainsi que les processus d'homéostasie synaptique qui se dissipent au cours de plusieurs cycles de sommeil (Tononi & Cirelli, 2014). De plus, les niveaux de glucocorticoïdes sont globalement plus bas en début de nuit, ce qui faciliterait un meilleur fonctionnement hippocampale dans la consolidation de mémoire épisodique dans les premiers cycles de sommeil (Payne & Nadel, 2004; Plihal & Born, 1999b). Un ensemble de ces changements homéostatiques et circadiens pourrait expliquer pourquoi les rêves de début de nuit sont plus susceptibles de réactiver des mémoires qui sont récentes, une fonction qui diminuerait progressivement au cours de la nuit ou d'une période de sommeil.

Comme proposé par le modèle à double rythme (*dual-rhythm model*) des rêves (Wamsley et al., 2007), l'influence du rythme circadien pourrait également s'ajouter à celui du rythme ultradien des stades de sommeil pour créer un niveau global d'activation corticale qui pourraient expliquer certains patrons d'incorporation de mémoire dans les rêves. Par exemple, dans l'étude 2, nous montrons que les incorporations du laboratoire sont non seulement abondantes en sommeil paradoxal, mais elles sont également plus fréquentes et plus riches dans les rêves de siestes matinales que dans les rêves collectés lors d'une nuit entière de sommeil. Ainsi, une plus grande excitation corticale associée à des facteurs circadiens, homéostatiques, ultradiens, ou encore dans ce cas-ci, au fait de dormir dans un nouvel environnement, pourrait induire un sommeil particulièrement vigilant, menant à un traitement accru des stimuli sensoriels ou environnementaux et, conséquemment, à leur incorporation dans les rêves. Une activation corticale croissante au cours de la nuit pourrait expliquer d'autres phénomènes hybrides entre l'éveil et le sommeil, tels que les faux éveils, les rêves lucides et la paralysie du sommeil, qui sont également plus prévalents en sommeil paradoxal de fin de nuit. Au-delà d'une plus grande sensibilité aux stimuli externes, il est possible qu'une plus grande activation corticale module l'accès à des souvenirs épisodiques plus lointains ou la manière dont ceux-ci sont simulés dans les rêves.

Finalement, il est possible que les résultats de l'étude 1, qui pointent vers un rôle central du sommeil paradoxal dans la consolidation de la mémoire procédurale, soient eux aussi influencés

par des facteurs circadiens issus de notre paradigme de sieste matinale. La propension circadienne au sommeil paradoxal est à son niveau maximal le matin, alors que celle du sommeil lent est à son plus bas. Le sommeil paradoxal phasique, en particulier, culmine le matin (ex.: Simor et al., 2020) et pourrait être facilitateur du traitement de la mémoire procédurale (Nissen et al., 2011; Smith et al., 2004b). Une possibilité est que la TMR en sommeil lent profond durant une sieste matinale n'ait pas eu autant d'impact que si elle avait été effectuée en sommeil lent profond au début de la nuit, lorsque la pression homéostatique des ondes lentes est la plus forte. À l'inverse, la stimulation par TMR n'aurait peut-être pas eu autant d'impact si elle avait été présentée en sommeil paradoxal plus tôt dans une nuit de sommeil, ce qui pourrait d'ailleurs expliquer des disparités avec d'autres études ne montrant aucun effet de la TMR en sommeil paradoxal sur la mémoire procédurale (Koopman et al., 2020; Laventure et al., 2016; Rasch et al., 2007a). Similairement, les rêves en stade N2 qui réactivent des éléments de la tâche auraient peut-être été plus fortement associés à une amélioration de l'apprentissage s'ils avaient eu lieu en début de nuit, par exemple lorsque les fuseaux de sommeil sont plus amples (Mensen et al., 2018).

Résumé 3.2.2.2 Nos résultats confirment que les processus mnésiques changent avec le temps de la nuit. Au cours d'une nuit de sommeil, les rêves deviennent plus orientés vers le futur proche et, en parallèle, ont accès à un plus large éventail de souvenirs, réactivant progressivement plus de souvenirs distants et moins de souvenirs récents. De plus, les rêves du matin réactivent davantage des éléments du laboratoire ou deviennent davantage poreux à l'environnement de sommeil. Nos interprétations sont toutefois limitées par le fait que nos études – ainsi que la plupart des études sur les rêves – ne permettent pas d'établir si ces effets du temps de la nuit sont majoritairement dus à une réduction progressive de la pression homéostatique avec le temps passé endormi, à la succession des cycles de sommeil, à une influence circadienne, ou à un mélange de ces facteurs (Nielsen, 2010). De plus, puisque nous n'avons pas mesuré précisément le chronotype de nos participants, nous ne pouvons pas confirmer que leur sieste matinale ou leur période de sommeil nocturne aient été alignées à la même phase circadienne. Comparer les sources de mémoire des rêves collectés lors de siestes tombant à différents moments circadiens pourrait clarifier les mécanismes sous-jacents à ces changements de processus mnésiques au cours de la nuit. De futures recherches devraient ainsi davantage prendre en compte le temps de la nuit, le temps passé à dormir et la phase circadienne des participants dans la planification d'études sur la consolidation de la mémoire et dans la construction de modèles théoriques sur ces processus.

3.2.2.3 La consolidation de la mémoire s'opère sur plusieurs nuits

Au-delà de leur traitement à travers les différents stades et cycles d'une seule nuit de sommeil, il est généralement admis que le processus de formation de mémoire se développe sur plusieurs jours, les représentations de la mémoire devenant plus permanentes et mieux intégrées au fil du temps. De même, la consolidation synaptique et les réactivations neuronales durant le sommeil peuvent persister pendant des heures, voire des jours après l'apprentissage (Giri et al., 2019; Kudrimoti et al., 1999; Ribeiro et al., 2004; Seibt & Frank, 2019). Cependant, pour des raisons de coûts et de faisabilité, peu d'études ont étudié les processus de consolidation de la mémoire chez les humains au cours de plusieurs jours ou nuits de sommeil (mais voir : De Koninck et al., 1989; Thompson et al., 2021), limitant largement les connaissances sur le décours temporel de consolidation de différents types de mémoire. L'utilisation de journaux de rêves sur plusieurs jours, telle qu'effectuée dans l'étude 1, ainsi que l'analyse des sources de mémoire des rêves au sein d'une même nuit, telle que réalisée dans l'étude 3, offrent des méthodes alternatives et relativement faciles pour suivre, indirectement, le décours temporel du traitement de la mémoire durant le sommeil. Ce type d'études a entre autres permis de mettre en évidence différents facteurs temporels modulant les incorporations de mémoire dans les rêves, tels que l'effet de *dream-lag* (Blagrove et al., 2011; Nielsen & Powell, 1989) ou encore de prédire de meilleures performances à moyen terme lors de l'apprentissage d'une langue seconde (De Koninck et al., 1988). Plusieurs de nos résultats basés sur l'observation des rêves clarifient également la manière dont les processus mnésiques persistent et évoluent à long terme.

D'abord, nous montrons que l'expérience immersive en réalité virtuelle a mené à des incorporations de la tâche dans les rêves jusqu'à 10 jours suivants son exposition (articles II et III). Les rêves de vol, plus spécifiquement, étaient particulièrement fréquents la nuit suivant l'exposition à la réalité virtuelle (11% des rêves) contrairement à la prévalence de base (1%) ou à celle d'une cohorte contrôle (0%). Au-delà de ce résidu diurne robuste, certains rêves de vol très vifs, ainsi que des rêves incorporant de fortes sensations vestibulaires, apparaissaient jusqu'à 10 jours suivants la visite au laboratoire. En effet, plusieurs études montrent que l'apprentissage d'habiletés motrices continue pour au moins 24 heures après l'entraînement initial (ex. : Fischer et al., 2005; Karni et al., 1998). Par exemple, en évaluant la trajectoire temporelle d'un apprentissage moteur au cours de plusieurs jours, Walker et al. (2003) a démontré que la plus grande amélioration des performances se fait après une première nuit de sommeil, mais que les nuits subséquentes continuent d'être bénéfiques même en l'absence de pratique.

Il est possible que cette évolution plus lente de la mémoire soit le résultat d'une réactivation répétée des traces de mémoire durant le sommeil (et au sein des rêves) pour sa consolidation, transformation et optimisation au cours du temps. En effet, nous montrons que la TMR peut influencer le déroulement temporel des incorporations de mémoire dans les rêves sur plusieurs jours (article II), amplifiant des effets de résidus diurnes et de *dream-lag*. D'autres études montrent que les effets de la TMR sur l'apprentissage peuvent persister à long terme (Hu et al., 2015; Simon et al., 2018) et peuvent même se manifester avec un délai de 10 jours (Rakowska et al., 2021). La TMR peut aussi provoquer des modifications dans l'activité de régions cérébrales impliquées dans l'apprentissage moteur (ex. : une augmentation d'activation des régions sensorimotrices) qui prédisent de meilleures performances plus de deux semaines après la stimulation (Rakowska et al., 2022). Ce déploiement des effets de la TMR sur plusieurs jours pourrait être dû à un mécanisme de *tagging*, où les traces mnésiques ciblées par la stimulation sont étiquetées durant le sommeil, entraînant des changements de plasticité à long terme au sein de ces traces, une hypothèse également soulevée par Cairney et al. (2018) et Rakowska (2021). Nos résultats contribuent à cette hypothèse en suggérant que ces traces de mémoires pourraient alors se refléter dans le contenu des rêves en suivant des trajectoires temporelles différentes selon le stade de sommeil où elles ont initialement été stimulées.

L'article II discute des différents biomarqueurs candidats pour ce processus de *tagging* dans les différents stades de sommeil, incluant les oscillations thêta du sommeil paradoxal et les fuseaux de sommeil. À l'éveil, les ondes thêta accompagnant l'encodage de nouveaux apprentissages agiraient en tant que marqueur pour faciliter leur consolidation (Vertes, 2005) – il est possible qu'elles puissent agir similairement durant le sommeil pour potentialiser la mémoire à plus long terme. Des associations entre les ondes thêta et les incorporations d'expériences récentes dans les rêves, telles qu'observées dans notre étude (article I) et celle d'Eichenlaub et al. (2018), pourrait refléter un tel marquage de traces de mémoire pour son traitement dans les stades, cycles ou nuits de sommeil subséquents.

Les fuseaux de sommeil lent sont également associés au phénomène de réactivation de mémoire et auraient le potentiel d'amorcer des changements de plasticité au sein de réseaux neuronaux dans les périodes de sommeil paradoxal subséquentes (Diekelmann & Born, 2010; Ribeiro et al., 2007). En concordance avec ce rôle, nous montrons dans l'étude 1 que les fuseaux de sommeil étaient associés à la fois à des améliorations à la tâche motrice ainsi qu'à la réactivation de la tâche dans les rêves ayant lieu dans les périodes de sommeil paradoxal ultérieures. Ainsi, il est possible qu'un marquage de la mémoire en sommeil lent par la TMR, possiblement médié par les

fuseaux de sommeil, enclenche un processus à plus long terme qui se reflète dans les rêves en sommeil paradoxal subséquents, jusqu'à une semaine plus tard. Par ailleurs, une fragmentation des périodes de sommeil lent profond empêcherait la manifestation de l'effet de *dream-lag* une semaine plus tard (van Rijn et al., 2015), ce qui serait possiblement due à une altération des processus de stabilisation et de marquage de la mémoire ayant lieu en ce stade.

De tels effets séquentiels ayant lieu sur plusieurs nuits sont suggérés par des modèles de consolidation des habiletés motrices. Par exemple, Pereira et Lewis (2020) suggèrent que le sommeil lent réactiverait des ensembles neuronaux formés durant un apprentissage moteur, permettant un effet immédiat sur la stabilisation de la mémoire, alors que le sommeil paradoxal permettrait l'expression de gènes reliés à la plasticité synaptique au sein de ces ensembles neuronaux pour maintenir ou remodeler ces réseaux. Des mécanismes de myélinisation, de corticalisation et de réorganisation de la trace mnésique continueraient à se déployer sur plusieurs jours et plusieurs semaines durant le sommeil, notamment durant le sommeil paradoxal, permettant une amélioration et une intégration plus progressives des habiletés motrices. Il est possible que ces effets de consolidation à court-moyen terme se reflètent dans les incorporations plus tardives de mémoire, ou plus spécifiquement dans l'effet de *dream-lag*, qui serait d'ailleurs plus saillant dans les rêves en sommeil paradoxal (Blagrove et al., 2011; van Rijn et al., 2015). En ce sens, des rythmes oscillant sur environ 7 jours ont été observés pour la consolidation de différents types de mémoire (Nielsen, 2010; Smith & Lapp, 1986; Thompson et al., 1996; Willuhn & Steiner, 2009). Par exemple, une fenêtre temporelle d'environ une semaine a été identifiée chez les rongeurs durant laquelle l'activité hippocampale demeure cruciale pour stabiliser la mémoire. La trace de mémoire deviendrait par après davantage indépendante de l'hippocampe et serait efficacement transférée dans les réseaux corticaux (Frankland & Bontempi, 2005; Takehara et al., 2003). Toutefois, il n'est pas encore établi si les réactivations tardives observées dans les rêves reflètent en partie ces trajectoires complexes de consolidation de mémoire, ou si elles représentent un autre type de traitement cognitif de la mémoire s'effectuant en parallèle.

L'utilisation d'une tâche d'association libre pour identifier les sources de mémoire des rêves est une autre approche pour étudier la mémoire provenant de différentes distances temporelles. L'étude 3 montre que bien que les résidus diurnes soient largement plus présents (ou identifiés) dans les rêves, des expériences provenant de différentes périodes de la vie y sont également fréquemment incorporées. La mémoire peut ainsi être réactivée dans les rêves plusieurs années suivant son acquisition originale, permettant possiblement de la reconsolider et de la mettre à jour à la lumière de nouvelles expériences (voir section 3.2.4 pour une discussion sur l'évolution de la

mémoire à long terme). Les recherches futures devraient évaluer plus pleinement les mécanismes neurocognitifs associés aux effets à long terme de réactivation et consolidation de la mémoire chez l'humain. Notamment, il reste à déterminer si des incorporations tardives d'éléments d'apprentissage dans les rêves, telles que celles régies par l'effet de *dream-lag*, sont fonctionnellement associées à une amélioration de cet apprentissage à long terme.

Résumé 3.2.2.3 L'étude longitudinale des incorporations de mémoire dans les rêves est une méthode alternative, peu coûteuse et non invasive, permettant d'évaluer le décours temporel des mémoires qui sont réactivées durant le sommeil. Nos résultats montrent que la réactivation de nouvelles expériences et apprentissages dans les rêves semblent persister au cours de plusieurs nuits de sommeil. Des expériences plus lointaines peuvent également être réactivées des mois et des années plus tard dans les rêves. Dans l'ensemble, ces observations concordent avec différents modèles de consolidation de la mémoire qui proposent des processus qui se déploient à long terme. Entre autres, les incorporations tardives, incluant l'effet de *dream-lag*, pourrait refléter des changements dans l'organisation et la consolidation de traces de mémoire suivant des trajectoires spécifiques. Notre interprétation est qu'il existe un mécanisme de marquage (*tagging*) des traces de mémoire – soit par la TMR, soit via les rêves ou encore par la réactivation spontanée de mémoire durant le sommeil – qui initie ou amplifie leur traitement subséquent dans les autres stades de sommeil ou au cours de plusieurs nuits de sommeil.

Résumé 3.2.2 L'ensemble de nos résultats montrent que les réactivations de la mémoire dans les rêves sont influencées par au moins trois facteurs physiologiques et temporels, soit les stades de sommeil, le temps de la nuit, et le nombre de nuits suivant l'expérience. Notre analyse montre une certaine spécialisation des stades de sommeil dans la consolidation de différents types de mémoire, mais également un rôle complémentaire de ces stades dans le traitement d'un apprentissage moteur et de souvenirs épisodiques récents. Au-delà des stades de sommeil, le temps de la nuit module les réactivations de mémoire en permettant un accès croissant à des sources de mémoire plus éloignées et en facilitant la construction de scénarios orientés vers le futur au cours d'une période de sommeil. Notre analyse du temps de la nuit met aussi en lumière un possible effet circadien qui agirait sur les niveaux d'activation corticale, augmentant la contribution des sensations corporelles réelles, ou des stimuli de l'environnement, au matériel utilisé pour la formation des rêves. Finalement, au-delà d'une nuit de sommeil, les éléments de mémoires récentes peuvent être réactivés à plusieurs reprises, ou avec un certain délai, au cours de plusieurs nuits de sommeil. Si un effet de résidu diurne est robuste à travers les études, celui du *dream-lag* l'est moins et ce dernier n'est pas répliqué dans notre étude 3. Il est possible que

les fragments d'expériences s'engagent dans différentes trajectoires temporelles de consolidation au fil des nuits, en fonction notamment du type d'apprentissage, de la force d'encodage à l'éveil, du *tagging* de ces mémoires ainsi que de la composition du sommeil suivant immédiatement l'expérience. Bien que les preuves soient encore minces, ou mixtes, d'autres influences temporelles non étudiées dans cette thèse pourraient potentiellement moduler les processus mnésiques dans les rêves et le sommeil (Nielsen, 2004), tels que certains biais de rappel pour différentes périodes de notre vie (ex. : Anderson & Conway, 1997; Grenier et al., 2005), le cycle menstruel (ex. : Genzel et al., 2012a; Ilias et al., 2019), les saisons (Kohsaka et al., 1992; Mattingly et al., 2021; Robinson, 1988; Schredl, 2004) et même le cycle lunaire (Cajochen et al., 2013). La prise en compte de tels facteurs dans de futures études pourrait faire progresser notre compréhension des lois temporelles complexes qui régissent le traitement de la mémoire durant le sommeil.

3.2.3 Comment les éléments de mémoire sont-ils réactivés dans les rêves? Constructions de mondes oniriques à partir de fragments de mémoire

Les sections précédentes ont montré que la réactivation de fragments de mémoire dans les rêves est modulée par différents facteurs physiologiques et temporels au cours d'une ou plusieurs nuits de sommeil. Au-delà de comprendre *quand* les éléments de mémoire sont réactivés durant le sommeil et les rêves, un deuxième objectif de cette thèse était d'examiner *comment* ceux-ci sont incorporés dans les rêves. Les prochaines sections s'intéresseront ainsi à la manière dont ces fragments sont tissés au sein de narratifs complexes de rêves et permettront de clarifier, d'une part, comment le sommeil consolide et transforme la mémoire, et de l'autre comment les rêves sont formés à partir de nos expériences. Notre analyse phénoménologique des rêves met en évidence différents aspects du traitement de la mémoire durant le sommeil, soit la fragmentation de la mémoire en éléments constitutifs, la co-activation et assemblage de ces fragments au sein de scénarios de rêves, ainsi que leur évolution et transformation dans le temps.

3.2.3.1 Fragmentation de la mémoire dans les rêves

L'analyse qualitative des rapports de rêves dans nos trois études révèle que les souvenirs épisodiques ou les apprentissages récents réapparaissent invariablement de manière fragmentée dans le contenu des rêves. Dans l'étude 1, 37% des rêves ont incorporé certains éléments de la réalité virtuelle : 14% réactivaient seulement des éléments visuels de la tâche, 6% réactivaient des éléments kinesthésiques, 15% comportaient à la fois des éléments visuels et kinesthésiques

et 3% réactivaient des éléments sonores reliés à la tâche. Le contexte plus global du laboratoire pouvait également être fragmenté en différents éléments (ex. : expérimentateurs, tâches, électrodes, activités liées au sommeil), ceux-ci se retrouvant dans 36% des rêves de l'étude 2. Ces différents fragments s'agencent parfois pour créer de nouveaux scénarios de rêves dans le contexte original de l'expérience (ex. : rêver d'être dans le laboratoire avec des électrodes sur la tête, ou de s'envoler dans un paysage de montagnes similaires à celle de la réalité virtuelle), ou se retrouvent parfois de manière complètement isolée dans un contexte non lié à l'expérience originale (ex. : rêver d'aller à l'épicerie avec des électrodes sur la tête, ou de s'envoler dans un centre d'achat). Même les rares rêves qui « jouaient » l'expérience originale de manière plus fidèle, plus souvent lors de l'endormissement, ne représentent pas une réelle réplique du souvenir épisodique, c'est-à-dire que l'expérience originale semble être condensée et simplifiée en une représentation plus générique, en omettant certains éléments ou encore en ajoutant des détails qui étaient absents à la base.

Nos résultats appuient l'observation faite par des études antérieures que bien que le rêve réactive fréquemment ces éléments de mémoire, il ne les rejoue pas, ou très rarement, dans leur intégralité originale (ex. : Horton & Malinowski, 2015; Levin & Nielsen, 2007; Llewellyn, 2013; Payne, 2010; Payne et al., 2008; Schwartz, 2003; Wamsley & Stickgold, 2010). En effet, l'incorporation de souvenirs épisodiques, c'est-à-dire avec un haut niveau de similarité entre le rêve et l'expérience originale, a lieu dans moins de 2% des rêves (Fosse et al., 2003). Dans une étude de Malinowski et Horton (2014b), un seul rêve sur un échantillon de 186 rêves (0.5%) contenait un tel souvenir épisodique, bien que la plupart des rêves contenaient des incorporations considérées faibles à modérées de souvenirs autobiographiques. Le modèle de Horton & Malinowski (2015) suggère que les expériences autobiographiques sont décomposées en fragments constitutifs, réactivées pendant le sommeil et recombinaées via des processus hyperassociatifs en une nouvelle expérience de rêve. Selon ce modèle, la réactivation de souvenirs épisodiques en entier ne serait pas particulièrement utile pour leur consolidation à long terme. La fragmentation serait une étape nécessaire pour identifier les éléments saillants ou particulièrement importants d'une expérience et permettre leur réactivation et intégration dans des réseaux de mémoire autobiographique (Horton & Malinowski, 2015). En fait, il a été suggéré que la présence de souvenirs épisodiques intacts dans les rêves, telle qu'observée dans certains cauchemars traumatiques (Phelps et al., 2008), représenterait un échec à la fonction d'intégration de la mémoire émotionnelle associée aux rêves (Nielsen & Levin, 2007; Phelps et al., 2008).

Une étude de Payne et al. (2008) montre que les aspects émotionnels de scènes visuelles peuvent être découplés de leurs contextes plus larges et être consolidés de manière sélective pendant le sommeil. Ainsi, les expériences peuvent être disséquées en différentes composantes, chacune pouvant être activée et, potentiellement, consolidée de manière individuelle. Leur combinaison avec d'autres expériences pourrait en outre mener à une meilleure capacité de rappel ou d'utilisation dans des contextes ou situations nouvelles qui les nécessitent (Horton & Malinowski, 2015). Si cette fragmentation de mémoire a surtout été décrite pour la mémoire autobiographique ou émotionnelle (Horton & Malinowski, 2015; Levin & Nielsen, 2007; Payne et al., 2008; Schwartz, 2003), nous montrons qu'elle s'applique également à la mémoire procédurale, c'est-à-dire que les aspects kinesthésiques d'une expérience peuvent être séparés et isolés des autres aspects de cette expérience. Nos résultats appuient également cette interprétation en montrant que l'activation des éléments kinesthésiques de la tâche, et non ceux visuels, prédit de meilleures performances motrices à cette tâche.

Une possibilité soulevée par Horton et Malinowski (2015) est que la représentation fragmentée de la mémoire dans les rêves pourrait refléter la diminution relative de l'activité des régions frontales durant le sommeil et qui, à l'éveil, ont un rôle important dans la structuration et le maintien de cohérence du contenu mental. Il a aussi été suggéré que les rêves n'étaient qu'un reflet incomplet – et fragmenté – de processus plus complexes de restructuration, d'intégration et d'extinction de mémoire ayant lieu durant le sommeil (Voss & Klimke, 2018). Toutefois, une telle fragmentation fait partie intégrante de plusieurs modèles tentant de conceptualiser l'organisation des souvenirs autobiographiques, et pourrait plutôt refléter une caractéristique fondamentale de la mémoire. Selon les modèles connexionnistes, la mémoire est représentée comme un patron d'activation basé sur un ensemble d' « unités de base » des expériences (McClelland et al., 1987). Ces unités peuvent représenter des concepts élémentaires, tels que des objets, des actions, des personnes, des lieux, des idées ou des émotions. Les différents éléments ou unités formeraient un patron d'activation largement distribuée, et couvrant probablement de nombreuses régions cérébrales, représentant tous les différents aspects de l'expérience. Selon ce cadre théorique, une expérience est rappelée en mémoire lorsque l'activation d'un type d'élément réactive les autres éléments associés, rétablissant pleinement ou partiellement le patron d'activation qui représente cette expérience (McClelland & Cleeremans, 2009) – ce qui serait d'ailleurs à la base du fonctionnement de la TMR. L'hippocampe serait largement impliqué à la fois dans le rétablissement et dans la séparation de ces patrons d'activation (Rolls, 2013) et réajusterait les représentations de mémoire via leur réactivation durant le sommeil (Poh & Cousins, 2018). En fait, il a été montré que le contenu même des réactivations neuronales serait sous forme de

fragments de mémoire plutôt que d'épisodes entiers. Par exemple, pour un apprentissage de navigation spatiale chez les rongeurs, ce sont plus souvent de courts fragments de séquence qui sont réactivés durant le sommeil, les fragments provenant de différentes expériences pouvant se recombinaient entre eux pour former une activité séquentielle nouvelle et enrichie (Davidson et al., 2009; Mahoney et al., 2016). Bien que la contribution du sommeil dans ces processus de fragmentation demeure mal comprise, il est possible qu'il participe activement à délier les souvenirs et les apprentissages dont les représentations sont encodées de manière plus rigide à l'éveil.

Il a aussi été suggéré que les différents niveaux de fragmentation organisant la mémoire sont imbriqués l'un dans l'autre (Kurby & Zacks, 2008; Neisser, 1986). Par exemple, Neisser (1986) propose qu'en bas de la hiérarchie se retrouveraient les unités de base, ou la structure « moléculaire » de la mémoire, contenant des éléments isolés d'une expérience. En haut de la hiérarchie se retrouveraient des structures de connaissance plus large, ou structures « molaires » qui engloberaient des concepts ou thématiques plus abstraits et sémantiques. Ces structures ou schémas plus larges seraient construits avec le temps (et à travers les nuits de sommeil) et guideraient le rappel d'éléments de mémoire plus spécifiques. Une certaine hiérarchie de fragmentation de la mémoire peut être mise en évidence par les incorporations de mémoire observées dans nos études. La fragmentation de l'expérience originale peut se faire à différents niveaux, en partant de sensations corporelles unimodales vécues dans la réalité virtuelle (sons, images, kinesthésie, perspective) jusqu'au contexte plus large, complexe, et multidimensionnel de la salle de réalité virtuelle et du laboratoire (voir exemples de rêves dans le Tableau 2).

Neisser (1986) suggère en outre que tous ces différents niveaux d'abstraction pourraient être représentés en mémoire, laissant des traces qui peuvent être activées de manière interdépendante – l'activation d'un niveau pouvant faire appel aux autres niveaux dans la même « structure d'imbrication ». Un rêve d'un participant exemplifie cette idée, où la pensée de l'expérience du laboratoire, plus globalement, semble avoir initié des sensations de vol imbriquées au sein de cette expérience (*je pense au questionnaire que je dois remplir pour le laboratoire de rêve et je me mets à planer comme dans le jeu*). D'autres études montrent comment l'activation du contexte plus général dans lequel un apprentissage spécifique a eu lieu peut faciliter l'accès et même la consolidation de cet apprentissage. Par exemple, des participants se sont améliorés davantage à une tâche complexe (apprendre le langage des signes) après avoir rêvé au contexte d'apprentissage (le laboratoire) de manière plus générale (Carr et al., 2022). Il a également été montré que la TMR pouvait réactiver de multiples éléments de mémoire simultanément à l'aide

Tableau 2. Exemples de différents niveaux de fragmentation de la mémoire de la tâche d'apprentissage en réalité virtuelle

Niveaux de fragmentation	Exemples de rêves
Contextes plus généraux de l'apprentissage	
Laboratoire de sommeil	... j'expliquais l'expérience de sommeil à mes parents et leur disais qu'ils devaient bien se comporter parce que nous étions enregistrés.
Salle de réalité virtuelle	... je suis assis par terre dans la pièce de réalité virtuelle.
Technologie associée à la réalité virtuelle	... quand j'ai déposé le dispositif [de VR], le micro accroché aux manettes a frotté contre le sol.
	... j'essaye d'ôter le tuyau qui est enroulé autour de mon bras pour m'arracher à la réalité virtuelle et me prouver que ce qui est arrivé est bien un rêve.
Tâche d'apprentissage	
Réactivation de la tâche dans l'ensemble	... j'ai eu l'impression de tomber en chute libre... Après ma chute, j'ai recommencé à remonter vers le haut. Durant l'ascension, j'ai vu d'autres cercles verts apparaître et des cercles rouges aussi. Le paysage était très similaire au paysage au début du test (une montagne bleue dans un ciel étoilé).
↑ Niveaux plus « molaires »	
Environnement visuel de la tâche	... je me souviens d'avoir vu des genres de paysages, d'avoir pu observer des beaux horizons, un peu comme dans la réalité virtuelle.
Techniques de vol	... j'ai même pu tester les mécaniques de vol que j'ai acquises lors de la réalité virtuelle en laboratoire, lorsque j'ai eu un peu plus de difficulté à atterrir au troisième niveau du centre d'achat.
← Niveaux plus « moléculaires »	
Éléments sensoriels isolés	
Éléments visuels	... j'ai rêvé à des Bobépinas, les mêmes que j'utilise pour m'attacher les cheveux. Elles sont argentées dans un matériel assez robuste. Je les voyais se placer par elles-mêmes en cercle, puis tourner.
Éléments auditifs	... une mélodie simple de vibraphone dans la tête qui jouait dans la fin de mon rêve.
Éléments kinesthésiques / vestibulaires	... j'avais la sensation de planer, de chuter et de tomber. ... j'ai le souvenir de cette sensation où il ne fallait pas que je lâche, que je donne tout, où j'oubliais éventuellement durant mon effort de respirer, ce qui me donnait une sensation de chaleur intense et des espèces de vertiges.
Perspective	... ma vision d'en haut ressemblait à celle que l'on peut avoir dans un jeu vidéo en 3D isométrique.

d'un seul stimulus rejoué durant le sommeil qui était préalablement associé à l'ensemble de ces éléments – une possibilité étant que la TMR agit en activant le contexte d'apprentissage plutôt que les mémoire individuelles au sein de ce contexte (Schechtman et al., 2021).

Finalement, la fragmentation de mémoire pourrait possiblement exister à des niveaux beaucoup plus élémentaires que ceux analysés dans nos études. Par exemple, des sensations kinesthésiques ou corporelles pourraient à leur tour être disséquées en sensations plus localisées ou fondamentales, telles que l'illusion de mouvement (vection) ou de la proprioception d'un muscle spécifique, ou encore exister sous des formes plus intégrées, telles qu'une série de mouvements ou la coordination de différents programmes moteurs ou visuospatiaux. Une analyse détaillée des différents niveaux de fragmentation d'une expérience dans le contenu des rêves pourrait ainsi clarifier l'unité de base de la mémoire et la manière dont celle-ci peut être transformée avec le temps.

Résumé 3.2.3.1 En bref, l'analyse qualitative des rapports de rêves dans nos études a mis en évidence la nature fragmentaire des réactivations de mémoire durant le sommeil. Nos résultats appuient différentes études antérieures sur les rêves et les réactivations de mémoire ainsi que des modèles sur les principes organisateurs de la mémoire. Le sommeil pourrait potentiellement favoriser ce processus de fragmentation, en agissant comme « dé-contextualisateur » de mémoire, digérant les épisodes en plus petits fragments, et recombinaison ces fragments d'expériences au sein des rêves, menant à leur consolidation au sein de nouveaux contextes. Mieux comprendre quels aspects d'une expérience sont sélectionnés pour la réactivation durant le sommeil et la manière dont ils peuvent être décomposés en éléments constitutifs pourrait mener à une meilleure compréhension des processus fondamentaux de consolidation de la mémoire.

3.2.3.2 Co-activation de fragments de mémoire

Ces fragments de mémoire ne se retrouvent pas de manière isolée dans les rêves, mais sont combinés avec plusieurs autres fragments pouvant provenir d'expériences différentes. Dans l'étude 3, nous montrons qu'environ la moitié des rêves combinent différents fragments de mémoire identifiables, pouvant aller jusqu'à 10 sources de mémoire au sein d'un même rêve. Wamsley et al. (2022a) a similairement trouvé que plus de la moitié des rêves liés à une source épisodique passée étaient liés à au moins une autre source de mémoire, soit-elle épisodique ou sémantique. Un attribut remarquable de ces combinaisons de mémoire est que des événements provenant de différentes périodes de la vie peuvent soudainement se retrouver à proximité dans un même scénario de rêves (ex. : Stenstrom et al., 2012; Wamsley, 2022a;

Wamsley et al., 2010b). En effet, une seule séquence de rêve pourrait devoir traiter plusieurs expériences différentes selon leur trajectoire de consolidation, devant répondre à la fois aux pressions de résidus diurnes ainsi qu'au mûrissement d'expériences plus lointaines.

Cette coexistence de souvenirs récents et de souvenirs plus éloignés est mise en évidence par plusieurs de nos résultats. L'étude 3 montre qu'au moins 13% des rêves contiennent des sources de mémoire identifiables provenant à la fois du passé récent et du passé plus lointain. Ainsi, des souvenirs de la veille peuvent s'agencer avec des fragments d'événements ayant eu lieu il y a plusieurs jours, plus d'un mois, à l'adolescence, ou même en enfance. De tels rapprochements de souvenirs sont aussi exemplifiés par l'une des thématiques retrouvées dans les incorporations du laboratoire dans les rêves (étude 2), soit la présence de membres de la famille et d'amis au laboratoire (ex. : *Je faisais l'expérience sur le sommeil, mais en fait mes parents étaient dans mon rêve en train de faire la même expérience que moi. Mais je n'avais pas d'électrodes et mes parents étaient dans mon lit, alors que moi j'étais sur un matelas gonflable près d'eux*). Cette présence familière dans la chambre du laboratoire pourrait refléter des associations entre l'expérience récente d'être mis au lit et surveillé par les expérimentateurs et celle, vraisemblablement plus lointaine, d'avoir été mis au lit et bordé par un parent. De manière comparable, plusieurs rêves de vol collectés dans l'article III ne reproduisent pas les techniques de vol apprises en réalité virtuelle, mais présentent plutôt de nouvelles manières de voler par associations personnelles ou culturelles à la thématique de « vol ». Par exemple, les gens rêvaient de voler « *en parapente* », en étant transportés « *par une grue invisible* », avec les bras sur le côté comme « *Iron Man* » ou en étant propulsés comme « *Superman* ». Le contexte du vol pouvait également être lié à l'environnement de la réalité virtuelle de manière associative, tel que rêver de voler dans des « *montagnes verdoyantes semblables à celles d'Asie* ». Finalement, les sensations kinesthésiques ou vestibulaires elles-mêmes peuvent être associées à d'autres sensations semblables vécues par le passé. Par exemple, plusieurs participants semblent avoir associé les sensations de vol à celles de la conduite automobile: « *La sensation de la voiture qui prend des tournants, comme exagérée, comme dans un dessin animé* »; « *On passait en bas des montagnes en voiture, c'était beau, j'y étais, je ressentais tout, je voyais tout* »; « *Le VUS se conduit avec difficulté comme si c'était un simulateur* »; « *Le sentiment que j'avais en conduisant le véhicule est un sentiment semblable que j'avais en essayant de contrôler mon vol dans l'expérience* ». L'étude de Kussé et al. (2012) illustre également comment cette co-activation de mémoire peut être régie par des mécanismes associatifs, en décrivant comment les rêveries hypnagogiques, suite à un entraînement au jeu de Tetris, incorporent diverses sources de mémoire semblable, telle qu'une pièce de musique similaire entendue dans un autre contexte,

d'autres jeux de société, ou des objets familiers arrangés spatialement comme les blocs de Tetris. Ainsi, dès l'endormissement, et tout au long de la nuit, notre cerveau endormi recherche et initie la réactivation de souvenirs associés aux expériences vécues durant la journée. Comme décrit par plusieurs modèles antérieurs, ces nouvelles associations entre des expériences récentes et celles plus anciennes sont souvent guidées par des attributs semblables, tels qu'une émotion, une sensation corporelle ou un concept plus large (Hartmann, 2007; Horton & Malinowski, 2015; Malinowski & Horton, 2015; Stenstrom et al., 2012; Zadra & Stickgold, 2021).

Des études récentes décrivent comment cette combinaison d'éléments de mémoire observée dans les rêves pourrait être représentée au niveau cérébral et refléter de multiples fonctions. Par exemple, des co-réactivations d'engrammes ont été mises en évidence chez les rongeurs, celles-ci prédisant l'assimilation et la généralisation d'apprentissages récents (Aly et al., 2022). La co-activation d'un fragment d'épisode récent avec d'autres souvenirs, apprentissages, ou éléments sémantiques associés, donnerait lieu à un renforcement des connexions synaptiques entre ce souvenir récent et les traces de mémoire préétablies au niveau cortical, soutenant ainsi l'assimilation progressive de nouvelles informations avec les structures de connaissances existantes (Landmann et al., 2014; Walker & Stickgold, 2010; Wamsley, 2022a). La création d'un espace pour faire des associations entre des souvenirs plus faiblement liés semble aussi favoriser la créativité ou l'adoption de nouvelles perspectives sur un événement ou un problème (Hartmann, 2007; Walker & Stickgold, 2010; Zadra & Stickgold, 2021), ou encore permettre des mécanismes d'extinction de peur en co-réactivant des éléments de mémoire négatifs avec des éléments d'autres souvenirs plus neutres (Levin & Nielsen, 2007).

Finalement, l'activation durant le sommeil de différentes traces de mémoire qui se chevauchent mènerait à la construction de nouveaux schémas cognitifs, ou à leur mise à jour, ainsi qu'à l'extraction d'information commune à différents épisodes de la vie éveillée (Lewis & Durrant, 2011). Plusieurs études montrent en effet qu'une nuit de sommeil, en comparaison à un temps équivalent passé éveillé, favorise la généralisation d'information acquise récemment (ex. : Dumay & Gaskell, 2007; Gaskell & Dumay, 2003; Pace-Schott et al., 2009; Payne et al., 2009). Nos résultats suggèrent qu'une telle intégration de la mémoire vaut non seulement pour les incorporations du laboratoire et de souvenirs autobiographiques dans les rêves, mais également pour la mémoire procédurale, où des expériences motrices récentes sont associées et intégrées au sein de programmes moteurs préexistants (tels que conduire une voiture ou un drone). En effet, le développement d'habiletés procédurales serait similaire à la création et mise à jour de schémas de mémoire déclarative, les deux constituant des formes de réorganisation de la

mémoire de plus haut niveau qui nécessite du temps et, probablement, de multiples périodes de sommeil pour se développer pleinement (Pereira & Lewis, 2020).

Ces fonctions d'intégration, de créativité, de formation de schémas et de développement d'habiletés motrices ont largement été attribuées à la nature hyperassociative du sommeil paradoxal (Horton & Malinowski, 2015; Landmann et al., 2014; Pereira & Lewis, 2020; Walker & Stickgold, 2010). Notre étude montre en effet que les rêves de ce stade combinent un plus grand nombre de sources de mémoire récentes au sein d'un même narratif. Toutefois, le sommeil paradoxal ne semble pas être le seul stade à démontrer ces attributs hyperassociatifs – nous montrons que les rêves en stade N1 ressemblent davantage à ceux en sommeil paradoxal qu'à ceux en sommeil lent, et ce, à plusieurs égards. Non seulement le rappel de rêves et la clarté de rappel des rêves en stade N1 sont indissociables de ceux en sommeil paradoxal, mais ils démontrent également une capacité comparable à intégrer plusieurs sources de mémoire. Ceci a également été mis en évidence par des techniques d'auto-observation chez des rêveurs experts (Nielsen, 2017; Stenstrom et al., 2012) et par une étude montrant que de brèves périodes de sommeil N1 pouvaient faciliter un mode de pensée créatif et la résolution de problèmes (Horowitz et al., 2022; Lacaux et al., 2021).

Résumé 3.2.3.2 L'étude des sources de mémoire des rêves montre que des fragments provenant de différentes expériences de la vie éveillée peuvent être co-activés et recombinaés dans un même scénario de rêve. Cette capacité des rêves à accéder à plusieurs sources de mémoire pourrait refléter des processus hyperassociatifs, notamment du sommeil paradoxal et du stade N1, qui facilitent l'assimilation d'expériences récentes dans de larges réseaux de mémoire autobiographique et sémantique ainsi que la création de nouveaux schémas cognitifs ou procéduraux.

3.2.3.3 La création de structures narratives : les pressions intégratives des rêves

Cette co-activation de mémoire ne se fait généralement pas de manière aléatoire dans un rêve, les fragments de mémoire étant plutôt liés au sein d'expériences narratives complexes, structurées et multisensorielles (Nielsen et al., 2001; Pace-Schott, 2013). En plus des pressions physiologiques et temporelles discutées dans la section 3.2.2, notre étude des thématiques typiques qui accompagnaient les réactivations du laboratoire dans les rêves nous a menés à suggérer l'existence de certaines « pressions intégratives » (*design pressures*) qui sélectionneraient et organiseraient les fragments d'expériences récentes dans des scénarios de rêve (article IV). Ces scénarios joueraient potentiellement un rôle dans la consolidation et

l'intégration de la mémoire, permettant d'optimiser la manière dont les fragments de mémoire sont réactivés durant le sommeil. Ces pressions sont de nature cognitive ou sensorielle et incluent la pratique d'habiletés, la sociabilité, l'autoprojection dans le temps et l'espace, et le suivi de son état actuel. Chacune de ces pressions sera décrite brièvement dans les prochaines sections en lien avec les résultats de nos trois études. Ces pressions agiraient en quelque sorte en tant que charpente dynamique, une force structurante qui assemble les éléments de mémoire en une expérience cohérente de rêve. Ces différentes pressions sont distinctes les unes des autres, mais peuvent agir de manière interdépendante sur les rêves et ne sont en aucun cas exhaustives. Bien qu'à la base elles soient inspirées des incorporations du laboratoire dans les rêves spécifiquement, je suggère que ces pressions intégratives s'appliquent aux autres types d'incorporations de mémoire étudiés dans la présente thèse. Celles-ci pourraient à la fois aider à expliquer certains mécanismes de formation des rêves ainsi que leurs relations avec la mémoire épisodique ou procédurale.

3.2.3.3.1 *Pratique d'habiletés (skillful)*

Les pressions intégratives des rêves sont souvent de nature performative, c'est-à-dire façonnée autour d'un thème de répétitions ou de tentatives de pratiquer certaines compétences. L'étude 1 démontre comment plus du tiers des rêves réactivent certains éléments de la tâche de simulation de vol et que ces incorporations prédisent de meilleures performances à cette tâche après la période de sommeil. Tel que discuté plus tôt, l'intégration de nouveaux programmes moteurs (apprendre à voler en réalité virtuelle) avec des compétences motrices acquises précédemment (ex. : conduire une voiture, plonger, nager, patinage artistique, etc.) se reflète à travers des rêves où une multitude de techniques de vol sont mises à l'épreuve dans des contextes nouveaux. La réactivation d'éléments visuospatiaux de la tâche pourrait également servir de pratique pour mieux s'orienter dans l'environnement virtuel, ou encore pour renforcer la mémoire épisodique de l'expérience au laboratoire de manière plus générale.

L'étude 2 montre similairement que la « tâche » plus générale de participer à une expérience dans un laboratoire de sommeil évoque cette pression qui intègre les nouveaux défis du laboratoire dans les rêves. Les participants simulent ainsi certaines tâches qu'ils doivent réussir en tant que participants de recherche, telles que remplir des questionnaires ou réussir à s'endormir ou à rêver de manière adéquate, ou encore inventent de nouvelles tâches à compléter (ex. : *...c'est comme un test de mémorisation des rêves et dans le fond c'est un bout de citron que je mets dans ma main, puis quand j'ouvre ma main, c'est comme pour me souvenir du rêve...*). Dans l'étude 3, plusieurs rêves des participants évoquent également des tâches non liées au laboratoire, par

exemple celles qu'ils doivent effectuer dans le cadre de leur travail au quotidien, telles que « *préparer des prescriptions* » chez une pharmacienne; « *remplir des congélateurs* » chez une personne travaillant dans un dépanneur; ou « *transférer un patient dans un scanner* » chez une personne travaillant dans un hôpital. Cette pression intégrative pourrait être à l'œuvre dans les rêves lorsque de nouveaux apprentissages de la journée ont été priorisés pour la consolidation de la mémoire à plus long terme, ou lorsque des connaissances et habiletés déjà acquises ont besoin d'être maintenues ou raffinées. La mise en place de tels scénarios concorde avec l'idée que le rêve participe aux fonctions d'apprentissage, de réactivation et de consolidation de la mémoire à long terme (Palombo, 1976; Stickgold et al., 2001; Wamsley, 2014; Wamsley et al., 2010b). Toutefois, ces simulations d'apprentissage ne reproduisent que très rarement les tâches originales de manière réaliste et, même si elles le font, le rêveur ne la performe pas nécessairement de manière adéquate (ex. : s'écraser au sol lors d'un rêve de vol). Ces rêves semblent donc agir au-delà d'une simple répétition de compétences. La réactivation d'un fragment de mémoire, même si elle se fait au sein d'un scénario non « fonctionnel » en apparence, pourrait toutefois être suffisante pour consolider ou mettre à jour la trace de mémoire. Finalement, l'existence d'une pression intégrative visant à répéter des habiletés est aussi cohérente avec les théories évolutives postulant que les rêves offrent un espace pour pratiquer certaines compétences, telles que l'évitement de menaces ou des compétences sociales (Revonsuo, 2000; Revonsuo & Tuominen, 2015).

3.2.3.3.2 Sociabilité

En effet, une certaine pression cognitive à construire des scénarios de rêves avec une forte composante sociale est observée dans nos trois études. Cette pression expliquerait pourquoi les interactions sociales sont surreprésentées dans les rêves par rapport à l'éveil (McNamara et al., 2005; Tuominen et al., 2019). Par exemple, dans l'étude 2, nous montrons que 55% des LIDs incorporaient les personnes associées au laboratoire (ex. expérimentateurs) et que 16% des LIDs mettaient en scène des amis ou des membres de la famille dans le contexte du laboratoire. La haute signification personnelle et sociale de dormir dans un endroit étranger – qui nécessite d'être observé en permanence et de multiples façons – peut poser un défi à l'estime de soi ou à l'intimité physique des participants et pourrait nécessiter l'application d'un scénario social qui sert à comprendre ou apaiser ces inquiétudes. Les expérimentateurs, qui sont les agents de cette observation, peuvent apparaître comme particulièrement menaçants ou intimidants, et donc être particulièrement susceptibles de déclencher un scénario de rêve social. Dans l'étude 3, la majorité (12 sur 20) des participants ont rêvé à des personnes familières qui se répétaient d'un rêve à

l'autre au cours d'une même nuit (membre de la famille, groupe d'amis, partenaires, etc.). D'autres études ont démontré une forte présence de personnes familières dans les rêves : 10 à 26 % des personnages de rêves sont des membres de la famille proche et 20 à 37% sont des amis ou des partenaires romantiques (Hall & Van de Castle, 1966; Roll & Millen, 1979; Schredl, 2013; Schredl & Reinhard, 2012).

Plusieurs exemples issus de l'étude 1 montrent aussi des réactivations de certains aspects de la tâche de réalité virtuelle dans des contextes sociaux particuliers. Par exemple, le vol peut être utilisé pour rejoindre des proches (*...j'ai sauté et réussi à planer et flotter lentement au-dessus des gens pour m'asseoir juste à côté de ma famille; je plane dans les airs quelques secondes, les bras ouverts, au-dessus de ma mamie, puis plonge vers elle*) ou encore pour fuir des prédateurs (*... un autre homme s'est lancé dans le vide derrière moi pour me pourchasser [...] j'ai réalisé que je ne pouvais le fuir convenablement avec le parachute, alors je me suis fait pousser des ailes de parapentiste*). Les relations interpersonnelles, pouvant être de soutien ou menaçantes, pourraient ainsi parfois être utilisées comme force pour initier un mouvement et même pour améliorer ses compétences de vol dans les rêves. Finalement, d'autres exemples montrent à quel point le contexte social dans lequel a lieu l'apprentissage est intimement rattaché à la pratique de la tâche même. Les participants rêvent directement à la salle de réalité virtuelle et à des expérimentateurs qui jugent de leur performance à la tâche. Par exemple, une participante ayant reçu la TMR auditive (une mélodie de 4 notes) durant le sommeil paradoxal rapporte avoir rêvé à une nouvelle tâche dans le laboratoire où elle devait « jouer sur une flûte traversière une série de notes », mais l'expérimentateur critiquait vivement sa performance dans son rêve. Cela pourrait signifier que la stimulation auditive pour cette participante était plus largement associée au concept d'être testée dans un laboratoire plutôt qu'associée spécifiquement à l'habileté motrice de traverser des cercles verts dans la tâche de réalité virtuelle. Il est possible que la TMR, notamment lorsque présentée en sommeil paradoxal, réactive certains aspects motivationnels ou socio-émotionnels associés à un apprentissage. La réactivation de ces aspects au sein des rêves pourrait agir en tant que médiateur de l'effet de la TMR sur l'apprentissage, en motivant le participant à bien performer sous le regard de l'expérimentateur.

Cette pression intégrative vers des scénarios de rêves sociaux pourrait également remplir une fonction évolutive (Revonsuo & Tuominen, 2015) ou développementale (McNamara, 1996) visant à raffiner nos habiletés sociales ou à donner du sens à nos relations interpersonnelles complexes. Enfin, il est possible que ces scénarios sociaux puissent faciliter la consolidation de la mémoire de manière plus générale. En effet, les rencontres sociales que nous avons tout au long de notre

vie peuvent faciliter le développement de nouveaux apprentissages et aider à modifier et mettre à jour nos connaissances (Conte & Paolucci, 2001; Leblanc & Ramirez, 2020). Les nouveaux apprentissages sont souvent inscrits dans des contextes sociaux qui incluent une certaine hiérarchie des rôles similaire à celle d'expérimentateurs-participants dans le laboratoire (ex. : parents-enfants; enseignants-étudiants; mentors-mentorés, etc.). De tels transferts de connaissance peuvent être reproduits dans les scénarios de rêves; par exemple, un participant a rêvé que les techniques de vol lui étaient enseignées par une autre personne dans le rêve (...*elle me montre comment faire et elle fait comme les mouettes [...] je m'entraîne aussi mais j'ai du mal à voler, c'est compliqué*). Ainsi, la réactivation de nouveaux apprentissages dans les rêves au sein de contextes sociaux pourrait faciliter leur consolidation et leur utilité future en les intégrant dans des contextes plus écologiques et significatifs pour le rêveur.

3.2.3.3 Autoprojection (self-projectional)

Afin de simuler de manière réaliste ces interactions sociales, ou la pratique de certaines compétences, les rêves doivent être immersifs et multisensoriels – le rêve créant à la fois un monde onirique et un « soi-rêvé » qui en fait l'expérience, les deux étant en constante interaction l'un avec l'autre (Nielsen et al., 1995; Zadra & Stickgold, 2021). Windt (2010) soutient qu'au minimum, le rêve est construit comme une « hallucination spatio-temporelle immersive », maintenant l'illusion d'un « ici et maintenant ». Les projections d'un soi-rêvé dans l'espace et dans le temps sont en effet des mécanismes courants de structuration des rêves qui apparaissent également fréquemment dans nos études.

Une thématique d'exploration et d'orientation dans l'espace (*wayfinding*), où le rêveur explore l'environnement de sommeil, était présente dans 9% de tous les rêves rapportés au laboratoire, et dans le quart des rêves en lien avec le laboratoire. Naviguer le monde des rêves pourrait assurer une fonction de consolidation de la mémoire spatiale. Par exemple, les participants qui ne sont pas familiers avec le laboratoire ou l'hôpital prioriseraient la consolidation de nouveaux itinéraires qui ont une valeur immédiate pour le futur, tels que l'itinéraire le plus court vers la salle de bain ou la cafétéria, ou l'itinéraire le plus direct pour sortir de l'hôpital ou vers l'arrêt d'autobus approprié. Dans l'étude 1, les rêves qui faisaient référence à la tâche de réalité virtuelle démontraient également une forte composante spatiale. En plus de rêver fréquemment à des paysages de montagnes comme dans la réalité virtuelle, les participants rêvaient à des comportements d'exploration et d'orientation dans l'espace, tels qu'exercer « *un contrôle réel avec mon corps sur la direction que je voulais prendre* »; voler dans un « *centre d'achat achalandé à environ 5 étages* » en voyageant « *à travers l'espace vertical* »; flotter « *rapidement au-dessus*

d'un canal pour aller vérifier de quelle manière il se déversait dans le fleuve » ou planer dans l'hôpital en se fauillant dans des « *racoins, garde-robes et conduits de ventilation, toujours fluidement et à reculons* ». La composante spatiale de la tâche de réalité virtuelle est indéniable. Même si une compréhension de la carte spatiale de l'environnement virtuel n'était pas nécessaire pour accomplir la tâche, la capacité d'anticiper la trajectoire pouvait toutefois donner un certain avantage dans la rapidité et la planification des mouvements moteurs nécessaires pour suivre le circuit. Malgré que les rêves ne recréent pas la même trajectoire que celle de la réalité virtuelle, la réactivation plus globale d'un « comportement d'exploration » pourrait possiblement aider à mieux naviguer dans des contextes variés et nouveaux, incluant celui de l'environnement virtuel.

En plus de permettre des projections dans l'espace, nos résultats montrent que les rêves peuvent aussi simuler des projections dans le temps. Dans les rêves collectés à domicile ou en laboratoire, les projections dans un futur immédiat ou anticipé sont relativement fréquentes. À domicile, 9% des rêves incluent des références à l'hôpital ou au laboratoire avant même que les participants ne viennent au laboratoire pour une première fois (article II). Au laboratoire, les participants rêvent qu'ils se réveillent, que l'expérimentation est terminée et parfois qu'ils rentrent chez eux. Ces faux éveils, qui constituent 13% de tous les rêves collectés en laboratoire et 36% des rêves en lien avec le laboratoire (article IV), illustrent bien comment des éléments de mémoire épisodique du laboratoire peuvent être utilisés pour créer une simulation du futur. Dans l'étude 3, nous montrons que 7% des rêves sont en lien avec des événements futurs ou anticipés. Similairement, une étude de cas chez un géographe ayant tenu un journal de rêves pendant un an montre que 11.5% des rêves sont à propos de lieux qui seront visités dans les prochains jours (Marrou & Arnulf, 2018). Wamsley (2022a) montre des niveaux encore plus élevés, soit 26% des rêves qui pourraient être reliés à des sources futures. À l'instar du résidu diurne, où les rêves pigent préférentiellement dans des événements de la veille, les rêves se projettent surtout dans un futur proche, notamment celui du lendemain. Comme discuté plus tôt, ces rêves ont également tendance à être plus fréquents en fin de nuit (article IV et V), tendance également trouvée par Wamsley (2022a). Une présence croissante de scénarios orientés vers le futur au cours de la nuit pourrait permettre au rêveur d'anticiper des conséquences futures de ses actions, ou le préparer à interagir dans le monde à son réveil. D'autres recherches montrent que des formes d'expériences mentales spontanées, telles que la rêverie diurne ou le rêve, sont plus susceptibles d'être orientées vers le futur contrairement à des pensées dirigées vers une tâche (Gross et al., 2021; Mason et al., 2009), ce qui est cohérent avec la suggestion qu'une des fonctions des états « hors-ligne » (*offline*) serait de planifier le futur et d'exercer la mémoire prospective (ex. : D'Argembeau et al., 2011; Smallwood et al., 2011; Stawarczyk et al., 2013). Même si ces rêves ne simulent pas le futur de

manière pleinement réaliste, ils pourraient tout de même être fonctionnels dans la mesure où ils permettent la construction de scénarios futurs plus flexibles et créatifs (Wamsley, 2022a) ou encore la simulation d'émotions anticipées qui aideraient à guider le comportement une fois éveillé (Lemyre et al., 2022).

Le maintien d'une structure spatio-temporelle suggère une implication de l'hippocampe dans la formation des rêves. En effet, notre capacité à l'éveil à faire des « voyages » mentaux dans le temps est une fonction attribuée, entre autres, à l'hippocampe (Bartsch et al., 2011; Buckner & Carroll, 2007), nous permettant de nous projeter à la fois dans notre passé personnel et d'imaginer des scénarios futurs. De plus, les mécanismes de réactivations hippocampales durant le sommeil permettraient l'établissement de trajectoires et de cartes spatiales (ex. : Epstein et al., 2017; Skaggs & McNaughton, 1996) et même la simulation de nouvelles trajectoires jamais vécues auparavant (Gupta et al., 2010; Stella et al., 2019). Il est possible que ces réactivations hippocampales spatiales puissent contribuer de manière similaire à la construction de nouveaux lieux dans les rêves.

3.2.3.3.4 *Suivi de l'état (state-monitoring)*

Lorsque nous dormons, nous ne sommes pas pleinement coupés de l'environnement ou des sensations internes provenant de notre corps (voir section 1.5.1.2). C'est cette porte partiellement entrouverte sur le cerveau endormi qui nous permet d'utiliser des protocoles tels que la TMR pour influencer les processus mnésiques durant le sommeil. L'incorporation de stimuli sensoriels dans les rêves est particulièrement saillante dans les rêves collectés en laboratoire, où les participants incorporent des sensations de toute sorte, telles que la sensation des électrodes sur la peau ou le fait d'avoir faim ou froid. Nous suggérons que de tels rêves soient influencés par de hauts niveaux d'excitabilité (*arousal*), culminant le matin lors des siestes matinales (article IV).

L'effet de dormir dans un environnement nouveau pourrait également maintenir le cerveau dans un état de « veille » ou d'hypervigilance, possiblement par un mécanisme d'asymétrie interhémisphérique où un hémisphère dort plus légèrement que l'autre et maintient une plus grande capacité à traiter des informations externes pour protéger le dormeur (Tamaki et al., 2016). Il a été suggéré que l'incorporation de stimuli externes dans les rêves permettrait de garder une certaine continuité et cohérence du rêve, protégeant en quelque sorte le sommeil de cette perturbation sensorielle. Cette idée, déjà proposée de manière similaire par Freud, a été reconceptualisée dans le cadre de processus d'intégration multisensorielle, référant à notre tendance à percevoir le monde de manière unifiée (si un son et une image apparaissent en même temps, nous aurons tendance à leur attribuer une certaine relation ou causalité). Ainsi, pour

donner un sens à un stimulus perçu durant le sommeil, celui-ci doit être recontextualisé comme faisant partie de la trame narrative du rêve en cours, ce qui pourrait expliquer comment certains stimuli donnent lieu à des imageries largement associatives plutôt que d'être incorporés directement dans les rêves (Solomonova & Carr, 2018). Au-delà d'un rôle protecteur du sommeil, l'incorporation de ces sensations dans les rêves pourrait aussi aider à simuler un soi incarné qui ressent et interagit avec l'environnement de rêves. En effet, des états hybrides entre le sommeil paradoxal et l'éveil peuvent créer des expériences de rêves avec une forte composante corporelle, telles que la paralysie du sommeil (Takeuchi et al., 1992) et certains rêves lucides (Voss et al., 2009). Les rêves de vol pourraient, eux aussi, être composés à la fois d'éléments de sommeil et d'éveil. Nos résultats confirment des études précédentes rapportant que les sensations de vol dans les rêves sont un phénomène intimement lié aux rêves lucides (Barrett, 1991; Schredl, 2011). Dans certains cas, cette métaconscience semble s'étendre à l'environnement immédiat de sommeil et aux sensations corporelles du corps endormi : « *J'ai soudain l'impression d'être paralysé dans mon lit tant que je ne suis pas capable d'ôter cette machine de mon bras* »; « *j'étais très conscient de l'intensité des hallucinations kinesthésiques ressenties à travers mon corps en entier, au point où j'ai eu peur que l'atonie musculaire ne soit pas complète et que je reproduise mes mouvements bruyamment* »; « *je me souviens aussi avoir volé ou plané puis atterri parmi des personnes endormies* ». Il est ainsi possible que le fait de recevoir une rétroaction sensorielle ou motrice provenant du corps endormi, tel que ressentir l'atonie ou de brèves contractions musculaires en sommeil paradoxal, facilite l'émergence de sensations kinesthésiques plus vives ou d'une représentation corporelle plus complète dans le rêve (Blumberg, 2010; Blumberg & Plumeau, 2016; Schönhammer, 2005; Windt, 2010, 2018). Ceci pourrait par ailleurs optimiser le sentiment d'immersion dans le rêve et l'intégration de différents aspects de la mémoire (tel que discuté dans la prochaine section 3.2.3.4). Ainsi, le maintien d'un certain niveau de conscience des sensations corporelles et environnementales durant le sommeil suggère l'opération d'un autre type de pression intégrative dans la construction des rêves, permettant de surveiller l'environnement de sommeil et de maintenir la représentation corporelle d'un individu pendant qu'il rêve.

Résumé 3.2.3.3 Nos résultats soulignent la présence de différentes pressions intégratives qui aideraient à la sélection et à l'organisation des fragments de mémoire en scénarios de rêves. Ces pressions ont d'abord été identifiées via une analyse phénoménologique des incorporations du laboratoire dans les rêves, mais semblent s'appliquer à une variété d'expériences oniriques telles que vu dans nos autres études. Les éléments de mémoire sont co-activés au sein de scénarios de rêve qui orchestrent, entre autres, la pratique d'habiletés, des interactions sociales, une

projection de soi dans le temps et dans l'espace, ainsi que la surveillance continue de son état actuel. Bien que très peu abordée dans cette thèse, la forte composante émotionnelle des rêves est également indéniable et pourrait en soi constituer une pression intégrative importante pour la construction de scénarios de rêve. La plupart de ces pressions intégratives semblent refléter des fonctions sous-jacentes et interdépendantes attribuées au rêve, telles que la consolidation des apprentissages, le raffinement des habiletés sociales, l'orientation et la construction de cartes spatiales, la préparation à la perception et à l'action dans le futur, ainsi que le maintien d'une conscience de soi, de son corps, et de l'environnement.

3.2.3.4 Rêves multisensoriels et incarnés : un rôle actif des rêves dans la mémoire

Nos études ont porté une attention particulière à la représentation corporelle et à la présence de sensations kinesthésiques dans les scénarios de rêve. Le rêveur fait souvent l'expérience du monde onirique à travers un « corps-rêvé » qui perçoit, ressent et interagit avec l'environnement, le plus souvent à la première personne (Mota-Rolim et al., 2013). En ce sens, le rêve peut être incarné (*embodied*) à différents niveaux et généralement de manière plus saillante en sommeil paradoxal. Il a été suggéré que cette incarnation dans le rêve était mieux représentée sur un continuum (Windt, 2015a), pouvant être saillante lors d'expériences oniriques intenses, telles que les rêves de vol, les rêves lucides, la paralysie du sommeil et les cauchemars (ex. : Cheyne, 2005; Nielsen, 1986), partiellement ou faiblement représentée, indéterminée (ni présente ni absente) ou parfois absente. La simulation d'une représentation corporelle dans les rêves semble être impliquée dans la manière dont le rêve, au-delà du sommeil, contribue à l'évolution de la mémoire procédurale et épisodique. La présence d'un corps-rêvé, même si faiblement représenté, pourrait servir de support, un ancrage corporel à partir duquel les activités sensorimotrices peuvent être rêvées à la première personne et être consolidées durant le sommeil. Nous discutons dans un autre article comment certains aspects corporels, et le système vestibulaire en particulier, seraient nécessaire pour générer un certain niveau de conscience de soi dans les rêves (Picard-Deland et al., 2022a). Plusieurs de ces caractéristiques corporelles ont été identifiées comme contribuant à un sens subjectif minimal de soi, y compris l'auto-identification avec son corps dans son ensemble, un sentiment de localisation, une perspective à la première personne (Blanke & Metzinger, 2009; Metzinger, 2013) ainsi qu'un sentiment de contrôle auprès de ses actions (*agency*) (Lenggenhager et al., 2015; Tsakiris et al., 2007), soit toutes des caractéristiques qui peuvent se retrouver dans les rêves également.

En effet, des mouvements du corps entier et les sensations kinesthésiques sont couramment ressentis dans les rêves en sommeil paradoxal (Occhionero et al., 2005; Occhionero & Cicogna,

2011; Porte & Hobson, 1996) et le sens vestibulaire est la deuxième modalité la plus importante dans les rêves après la vision et l'audition (Schredl, 2010). Les rêveurs lucides peuvent exercer différents niveaux de contrôle sur leur corps-rêvé, sur leurs émotions ou encore sur l'environnement du rêve (Lemyre et al., 2020). Certains aspects de contrôle sur ses propres pensées (*cognitive agency*) et sur son corps (*motor agency*) seraient présents dans 57% et 35% des rêves, respectivement (Speth & Speth, 2018). Notre étude montre pour la première fois que la simulation de certains aspects kinesthésiques ou corporels associés à une tâche prédit des améliorations de vitesse et de précision d'exécution des mouvements requis pour cette tâche (article I). D'autres éléments de preuves appuient l'idée que la création d'imagerie kinesthésique pourrait aider dans l'apprentissage, le maintien et le perfectionnement d'habiletés motrices. À l'éveil, des exercices de visualisation d'habiletés motrices (sans mouvement apparent) sont largement utilisés pour la rééducation motrice (ex. : Lopez et al., 2019; Nicholson et al., 2019) ainsi que pour le raffinement de mouvements complexes chez les athlètes et les musiciens (Morris et al., 2005). Durant le sommeil, la pratique volontaire d'habiletés motrices peut aussi s'effectuer au sein de rêves lucides et avoir des bénéfices sur la performance motrice (Schadlich et al., 2017; Stumbrys et al., 2016). Des études montrent que les structures corticales motrices impliquées dans l'exécution de mouvements apparents sont de nouveau recrutées et réorganisées lors de ces répétitions mentales, et ce, autant à l'éveil (Mizuguchi & Kanosue, 2017; Ruffino et al., 2017) que durant le rêve lucide (Dresler et al., 2011). Durant le rêve non lucide, la présence d'imageries kinesthésiques est associée à des différences spectrales dans les régions frontales en comparaison à des imageries visuelles (Germain & Nielsen, 2001) et le cortex sensorimoteur joue un rôle dans la présence de mouvements dans les rêves (Noreika et al., 2020). Il est ainsi possible que la simulation de sensations corporelles et de mouvements dans les rêves soit nécessaire pour engager et réactiver pleinement les traces de mémoire motrices pour mener à leur consolidation et à leur transformation durant le sommeil. Ce réalisme moteur est aussi à la base de la suggestion que les rêves auraient évolué pour simuler des comportements d'évitement adaptatifs face à des menaces (Revonsuo, 2000).

Au-delà d'un rôle pour la mémoire procédurale, des avancées récentes dans le domaine de la cognition incarnée (*embodied cognition*) ont également souligné l'importance du corps dans le développement de la mémoire épisodique, émotionnelle et spatiale. Notamment, des études en réalité virtuelle montrent que la mémoire épisodique est renforcée à long terme lorsque l'épisode original a été encodé dans un contexte incarné, c'est-à-dire d'un point de vue à la première personne avec un corps visible (Brechet et al., 2019). La possibilité d'interagir de manière active (plutôt que passive) avec un environnement en réalité virtuelle améliore la mémoire spatiale

(Plancher et al., 2013) et un plus grand niveau d'incarnation bonifie à la fois la mémoire spatiale (Jebara et al., 2014), la performance motrice (Burin et al., 2019) et le rappel de souvenirs épisodiques (Iani, 2019; Kisker et al., 2019; Repetto et al., 2016). Notre étude montrant un lien entre le sentiment d'immersion dans la réalité virtuelle et les incorporations tardives de la tâche dans les rêves suggère également que ces facteurs influencent à court terme le traitement de la mémoire durant le sommeil.

Le fait d'incarner, dans un rêve, un élément de mémoire qui est à la base désincarné ou abstrait pourrait aussi être avantageux pour l'intégration de cet élément dans la mémoire. Pour illustrer, une participante de l'étude 3 rapporte avoir eu récemment une conversation avec quelqu'un qui fait du ski très souvent. Malgré qu'elle-même n'avait pas skié depuis plusieurs années, la conversation l'a menée à rêver de « *skier dans une montagne* » où elle n'avait « *jamais été auparavant* » et de trouver cela « *amusant* ». Elle incarne ainsi dans son rêve le concept de ski auquel elle avait été exposée de manière purement cognitive à l'éveil, et ce, au sein d'un scénario nouveau et suffisamment immersif pour qu'elle réagisse émotionnellement à son activité. Cette capacité du rêve à nous mettre en scène physiquement dans des scénarios imaginaires (et parfois désirés) aurait été décrite comme « *fantaisie kinesthésique* » ou « *empathie corporelle* » par Rorschach – un aspect propre aux rêves qui serait basé sur la simulation de sensations corporelles et qui, comme le suggère Lerner (1967), permettrait de renforcer notre image corporelle à la base de notre identité. Certaines études utilisant la réalité virtuelle pour moduler les niveaux d'incarnation et de sentiment d'immersion durant l'expérience montrent que plus ces facteurs sont élevés, plus les réponses émotionnelles s'intensifient face à des stimuli virtuels (ex. : Gall et al., 2021) et les participants ont davantage tendance à adopter des comportements prosociaux et empathiques (Bertrand et al., 2018; van Loon et al., 2018). De manière similaire, les simulations réalistes des rêves pourraient permettre de maximiser l'impact des scénarios (et de l'exposition aux fragments de mémoire) sur la réactivité de l'amygdale, qui répond mieux aux stimuli perceptuels que ceux imaginés (Levin & Nielsen, 2009; Phan et al., 2002). Cette construction d'un soi incarné interagissant avec l'environnement onirique serait ainsi importante pour réagir émotionnellement aux différentes situations du rêve. Bien que nos analyses n'aient pas mis l'accent sur la composante émotionnelle des réactivations de mémoire, nous avons constaté que la sensation corporelle de voler dans les rêves est souvent accompagnée d'émotions fortes, le vol étant décrit par les participants comme étant « *vraiment agréable* », « *euphorique* », ou « *intense et positif* », ou encore comme déclenchant de « *l'anxiété* », « *la peur de s'écraser* », des « *vertiges* » ou des « *sensations très désagréables* » lors de la perte de contrôle du vol. À l'éveil, les émotions peuvent étiqueter certaines mémoires comme étant plus importantes et ainsi

les prioriser pour la consolidation (Goldstein & Walker, 2014; Richter-Levin & Akirav, 2003). Il est possible que ce processus puisse s'effectuer dans les rêves également, les réponses émotionnelles vécues dans les rêves marquant les fragments de mémoire, ou les nouvelles associations entre ces fragments, pour leur traitement ultérieur (Levin & Nielsen, 2007; Zadra & Stickgold, 2021).

Résumé 3.2.3.4 Dans l'ensemble, la nature immersive des rêves suggère que le traitement et l'intégration de la mémoire dans les rêves ne se feraient pas de manière purement abstraite ou cognitive, mais se déploieraient au sein d'un monde multisensoriel vécu à partir d'un soi-rêvé qui est, à différents degrés, incarné. Cette incarnation est mise en évidence dans nos différentes études, montrant entre autres de fortes sensations kinesthésique et vestibulaires qui accompagnent la réactivation de fragments d'expériences récentes. Cette projection consciente dans un « soi, ici et maintenant » aurait un impact sur la force de la consolidation et l'intégration de différents types de mémoire à long terme. Ainsi, l'expérience consciente du rêve ne serait pas un simple épiphénomène de processus de consolidation de la mémoire exercé par le sommeil, mais participerait de manière active à ces processus. Le réalisme du rêve permettrait, entre autres, d'incarner certains aspects d'apprentissage procéduraux et de mémoire épisodique pour optimiser leur consolidation, faciliter le recrutement de régions cérébrales impliquées dans l'apprentissage, et marquer les expériences devant être traitées de manière continue dans les prochains cycles et nuits de sommeil.

3.2.3.5 Rêves typiques : un rôle dans l'organisation de la mémoire?

Les résultats de nos analyses qualitatives ont suggéré l'existence de différents types de scénarios qui sont communs dans les rêves et qui semblent être modulés par différentes pressions structurantes. En ce sens, les pressions intégratives identifiées dans nos études reflètent l'organisation de nombreux thèmes oniriques typiques plus spécifiques (Griffith et al., 1958; Nielsen et al., 2003). Pour illustrer, les thèmes de pratique d'habiletés se reflètent dans les rêves typiques d'école, d'enseignants ou d'étudiants; d'essayer encore et encore de faire quelque chose; et d'échouer à un examen. Les thèmes d'interactions sociales sont vus dans les rêves typiques d'être poursuivi ou attaqué physiquement, d'être habillé de manière inappropriée ou de ressentir une forte présence près de soi. Les thèmes d'auto-projection dans l'espace et dans le temps sont observés dans les rêves typiques de découvrir une nouvelle pièce à la maison, d'arriver trop tard ou de redevenir un enfant. Les thèmes de surveillance de l'état ou de conscience corporelle sont courants dans les rêves typiques d'être paralysé au lit, d'être à la recherche de toilettes, de dents qui tombent, d'expériences sexuelles, d'être nu et, peut-être même, de tomber

ou de voler. Dans la mesure où les thématiques typiques se retrouvent dans la majorité des rêves, ces pressions intégratives pourraient expliquer la manière dont les fragments de mémoire sont assemblés dans les rêves de manière générale. Des travaux récents (Yu, 2016) montrent que 80% des rêves en sommeil paradoxal contiennent au moins un thème typique, allant jusqu'à 11 thèmes typiques au sein d'un seul rêve, et que chaque période de sommeil paradoxal en contenait au moins un. Ainsi, comme proposé par Yu (2016), la grande prévalence des thématiques typiques suggère que la formation de scénarios de rêves est régie par des mécanismes relativement stables et universels. La recherche sur les rêves typiques étant encore relativement jeune, plusieurs de ces thématiques restent toutefois à être décrites. De futures recherches pourraient identifier de telles thématiques en étudiant, par exemple, comment les rêves réagissent suite à différents événements ou différentes formes d'apprentissage.

L'existence de pressions intégratives et de thèmes typiques dans les rêves pourrait refléter la manière dont la mémoire est structurée de manière plus générale. La notion similaire de « script » a été introduite dans certains modèles influents de la mémoire (Anderson & Conway, 1997; Schank & Abelson, 1977). Un script est la représentation d'une séquence d'actions stéréotypées pour un contexte particulier qui serait créé avec le temps par l'accumulation et l'abstraction d'expériences épisodiques spécifiques. Par exemple, le script général « d'aller au cinéma » comporterait certains objets, actions, sensations, acteurs et buts qui sont typiques d'une expérience à l'autre. Ces scripts offriraient une structure organisationnelle pour représenter la mémoire d'expériences dans un ordre approprié, aidant non seulement au rappel de mémoire, mais aussi à guider le comportement de la personne et planifier des actions futures. Ces scripts, ou schémas, ne sont pas figés dans le temps, mais seraient régulièrement ajustés et mis à jour pour inclure de nouvelles expériences reliées. Un rôle du sommeil dans la construction et la mise à jour de tels schémas, autant sémantiques que procéduraux, a été suggéré par plusieurs (ex. : Pereira & Lewis, 2020). Les scénarios typiques des rêves pourraient représenter de telles tentatives d'organiser la mémoire à l'intérieur de schémas ainsi que de mettre à jour ces schémas de connaissance à partir de fragments de mémoire récents. Ces scripts de rêves seraient utilisés comme charpente, des scénarios « prêt-à-rêver » permettant de ficeler un ensemble de fragments d'expériences récentes au sein d'un récit cohérent et basé sur des souvenirs et apprentissages antérieurs. Un mécanisme similaire a été suggéré pour expliquer les rêves récurrents, qui mettent en scène non seulement une même thématique, mais aussi un récit particulier qui peut se répéter d'une nuit à l'autre chez un même individu. Selon Spoormaker (2008), les rêves récurrents reflèteraient de manière métaphorique les préoccupations émotionnelles des rêveurs et seraient basés sur des scripts qui offrent un espace pour digérer les émotions conflictuelles. Un même

scénario peut ainsi être réutilisé dans des situations différentes contenant des émotions similaires. De manière similaire, l'apprentissage d'une nouvelle tâche motrice complexe, tel qu'apprendre à voler en réalité virtuelle, pourrait faire appel au scénario plus familier de conduire une voiture, permettant d'utiliser des habiletés déjà maîtrisées pour faciliter un nouvel apprentissage. Le fait de dissocier et d'isoler certains éléments du nouvel apprentissage et de les intégrer dans de nouveaux contextes pourrait aussi permettre une plus grande flexibilité de leur utilisation dans le futur. Ceci pourrait expliquer pourquoi le contenu du rêve ne reflète pas toujours la tâche d'apprentissage en soi, mais peut refléter un modèle ou un thème typique associé à cet apprentissage.

En plus d'organiser la mémoire dans des réseaux de connaissance plus élargis, de tels scénarios typiques des rêves pourraient avoir un effet d'amorçage sur la mémoire. Plusieurs recherches empiriques ont montré que lorsqu'un contexte plus général (ex. : aller au cinéma) est présenté en premier aux participants, ceux-ci retrouvent plus rapidement en mémoire une action spécifique associée à ce contexte (ex. : trouver un siège), le contexte ayant amorcé la recherche de structures de connaissance au sein desquelles les mémoires sont encodées (Reiser et al., 1985; Schacter & Buckner, 1998). De manière similaire, il est possible que l'activation d'un script ou « *template* » dans les rêves puisse amorcer des schémas de connaissances et ainsi mieux préparer le rêveur à l'action et à la perception dans des contextes particuliers à l'éveil. Un effet d'amorçage similaire a aussi été retrouvé dans la littérature sur les réactivations de mémoire durant le sommeil. Des études récentes ont enregistré, durant un état de repos ou de sommeil, des préactivations (*preplays*) d'ensembles neuronaux qui sont à nouveau activés lors d'une expérience future à l'éveil (Pfeiffer & Foster, 2013). Selon Dragoi & Tonegawa (2011), ces préactivations suggèrent que la dynamique neuronale interne pendant le sommeil (ou le repos éveillé) organise des ensembles cellulaires de l'hippocampe en séquences temporelles qui contribueront à l'encodage d'une nouvelle expérience connexe se produisant dans le futur. Cette préactivation neuronale pourrait ainsi faciliter l'encodage d'expériences à venir et guider les comportements futurs (Dragoi & Tonegawa, 2011). En ce sens, les préactivations seraient analogues à l'activation d'un script ou « *template* » de rêve pour préparer à encadrer les futures expériences, en amorçant ou en créant un cadre, basé sur des connaissances préexistantes, pour recevoir de nouvelles informations.

Résumé 3.2.3.5 Dans l'ensemble, les pressions intégratives du rêve suggèrent que l'organisation des fragments de mémoire n'est pas aléatoire, mais guidée par des forces structurantes de différentes natures. Celles-ci montrent comment les rêves pourraient contribuer à la mémoire au-

delà d'un simple renforcement des épisodes ou apprentissages originaux, mais en les intégrant dans des contextes pertinents pour le monde réel. Ces pressions intégratives pourraient expliquer la présence de thématiques typiques dans les rêves, qui agiraient comme scripts pour organiser la co-activation de plusieurs fragments de mémoire et leur intégration dans les schémas préexistants de connaissances et d'habiletés. Une étude plus approfondie des manières typiques et atypiques d'intégrer les éléments de nos expériences pourrait ainsi contribuer à une meilleure compréhension des principales pressions cognitives et sensorielles organisant la formation des rêves.

3.2.4 Évolution de la mémoire : Les rêves comme processus itératif/cyclique

Les sections précédentes ont discuté la manière dont la mémoire était incorporée dans les rêves, décrivant des processus de fragmentation de la mémoire et de co-activation de ces fragments au sein de scénarios de rêves intégrateurs. Un autre aspect mis de l'avant par nos études est l'évolution de la mémoire via la répétition de ces processus dans le temps. Les pressions physiologiques et temporelles décrites dans la section 3.2.2 soulignent que le traitement de la mémoire ne se fait pas au sein d'un seul rêve. Plutôt, les incorporations d'une expérience se poursuivent et se répètent dans les différents stades, cycles et nuits de sommeil. Par conséquent, les différents processus cognitifs (fragmentation, co-activation, construction narrative sous des pressions intégratives) décrits dans les sections précédentes se feraient de manière cyclique pour mener à la transformation d'une trace de mémoire. La combinaison de nos études quantitatives et qualitatives des rapports de rêves appuie une telle évolution de la mémoire avec le temps.

La preuve la plus directe de cet aspect itératif du traitement de la mémoire provient de l'étude 3, montrant que les participants rêvaient à la même source de mémoire plusieurs fois au cours d'une même nuit. Une thématique pouvait se répéter dans jusqu'à 6 rêves au cours de la nuit, et ce, dans différents stades de sommeil. Cet aspect de répétition avait déjà été montré par des études empiriques il y a plus de 60 ans (Cipolli et al., 1988; William Dement & Edward A. Wolpert, 1958; Rechtschaffen et al., 1963), mais celles-ci ont été peu discutées dans le contexte de consolidation de la mémoire. En utilisant un protocole de réveils en série en sommeil paradoxal, Dement et Wolpert (1958) ont montré que le contenu de presque tous les rêves avait une relation évidente à un ou plusieurs autres rêves ayant lieu durant la même nuit. Leur étude montre toutefois que même s'ils sont liés par une même thématique, aucun rêve n'était un duplicata exact d'un autre rêve, ni en parfaite continuité l'un avec l'autre. Comme dans notre étude, les auteurs montrent que les éléments « connecteurs » entre les rêves peuvent varier grandement, pouvant être un

simple détail trivial qui se répète (ex. : des morceaux de glace), ou plusieurs actions et détails environnementaux qui sont similaires d'un rêve à l'autre (ex. : éviter un danger à bord d'un véhicule automobile). Un tel continuum de répétition avait été proposé par Domhoff (1993), allant de la simple récurrence d'éléments isolés dans les rêves jusqu'à la récurrence de scénarios de rêves dans leur intégralité, tels que certains cauchemars qui peuvent reproduire un souvenir traumatique (Phelps et al., 2008). Des thématiques typiques, telles que se faire poursuivre ou chasser par quelqu'un, peuvent par exemple se répéter dans les différentes périodes de sommeil paradoxal au sein d'une même nuit (Yu, 2016).

Non seulement les mêmes thématiques, ou sources de mémoire, sont répétées au cours des différents stades de sommeil, mais dans certains cas, la mémoire originale semble être incorporée dans les rêves de manière plus associative après quelques itérations. Par exemple, une de nos participantes a rêvé en début de nuit qu'elle faisait du patin à glace avec son partenaire, un rêve qu'elle associe au fait d'avoir regardé, la veille, des photos de la fois où elle a fait du patin avec son partenaire l'hiver précédent. Dans un deuxième rêve un peu plus tard dans la nuit, elle faisait maintenant du patin à roues alignées lors d'une réunion de famille; puis, dans un troisième rêve, elle faisait à nouveau du patin à glace, mais cette fois-ci dans une salle d'attente. Son premier rêve semble ainsi répliquer davantage l'expérience originale, alors que les rêves suivants créent de nouvelles permutations autour du même élément de mémoire, soit « patiner », dans des contextes différents et/ou inhabituels. Des changements similaires au fil du temps ont été observés concernant l'incorporation d'une tâche de simulation de ski dans les rêves; plus les participants dormaient longtemps, plus leurs rêves liés à la tâche étaient abstraits et vaguement associés au jeu (Wamsley et al., 2010a). Ces tendances correspondent également à celles trouvées par Malinowski & Horton (2021), montrant que les rêves de début de nuit sont plus en continuité avec la vie éveillée, alors que les rêves de fin de nuit sont plus émotionnels et hyperassociatifs (Malinowski & Horton, 2021).

Toutefois, si certaines sources de mémoire dans notre étude suivaient cette tendance à travers différents rêves, d'autres ne montraient pas de progression évidente dans leur contenu – il est possible que plusieurs nuits soient nécessaires pour que la mémoire évolue de manière significative. Par exemple, dans l'étude 1, les incorporations de la tâche de réalité virtuelle dans les rêves se sont produites jusqu'à 10 jours après l'expérience, parfois plusieurs fois pour un même participant, et montrent différents changements qualitatifs au cours du temps. D'une part, lorsqu'un rêve de vol se produisait peu de temps après l'exposition à la tâche, il avait tendance à se conformer plus fidèlement à l'expérience originale en réalité virtuelle, par exemple en incluant

à la fois des sensations corporelles et des éléments visuels de l'expérience (ex. : *En m'assoupissant hier soir, j'avais des expériences mentales clairement reliées à la réalité virtuelle. Je me sentais planer et je voyais des montagnes et parfois des lueurs vertes comme les cercles du jeu*). En revanche, les rêves ayant lieu plus d'une semaine après l'expérience de réalité virtuelle avaient tendance à dissocier davantage les composantes visuelles et kinesthésiques. Par exemple, des rêves de vol pouvaient clairement mettre en scène certaines techniques utilisées dans la réalité virtuelle, telles que l'utilisation des bras pour contrôler la direction et la vitesse de vol, mais dans un contexte complètement différent. Il semble ainsi y avoir une certaine trajectoire au cours de laquelle les incorporations d'un apprentissage sont progressivement décontextualisées de leurs expériences épisodiques originales. À l'instar de la mémoire sémantique qui se construit en perdant progressivement le contexte spatiotemporel des expériences épisodiques originales, la mémoire procédurale motrice requiert possiblement une décontextualisation similaire pour bien intégrer les habiletés motrices et pour pouvoir les utiliser dans des contextes nouveaux. Les rêves de vol dans les jours suivant la tâche de réalité virtuelle montraient également de plus hauts niveaux de contrôle, de sens de direction et d'émotions fortes, en comparaison à ceux ayant lieu avant l'expérience. L'ensemble de ces changements qualitatifs pourraient refléter une maîtrise progressive des tentatives de vol dans les rêves. Une telle courbe d'apprentissage pour maîtriser des habiletés de vol a été rapportée de manière anecdotique par certains rêveurs (Garfield, 1974; Green, 1968). Par exemple, Mary Arnold-Forster (1921), rêveuse lucide autodidacte, a progressivement amélioré et intensifié ses prouesses de vol dans ses rêves en observant et en pensant au vol des oiseaux, rapportant que « chaque rêve de vol rendait le prochain vol plus facile » (p.51). Ceci illustre comment la pratique d'habiletés au sein des rêves pourrait être conservée en mémoire et être utilisée pour peaufiner ces habiletés de manière graduelle dans les rêves subséquents.

D'autres changements qualitatifs non examinés dans nos études pourraient aussi avoir lieu et refléter le développement de certains aspects de la mémoire. Nielsen et al. (2004) a démontré que des différences qualitatives distinguaient des incorporations de mémoire immédiates (résidus diurnes) de celles plus tardives (*dream-lag*). Par exemple, les incorporations tardives d'un événement quelconque étaient plus susceptibles de faire référence à des situations d'interactions interpersonnelles, de résolution de problèmes, d'émotions positives et d'éléments spatiaux de la mémoire, ce qui est cohérent avec l'idée que les rêves puissent être impliqués dans la résolution progressive de difficultés interpersonnelles (ex. : Cartwright et al., 1998) ainsi que dans la consolidation de la mémoire spatiale à long terme (Jouvet, 1979a).

D'autres études se sont intéressées à des séquences de rêves au cours d'une même nuit de sommeil avec une perspective psychanalytique (Kramer et al., 1964; Offenkrantz & Rechtschaffen, 1963; Trosman et al., 1960; Wolpert & Trosman, 1958). Freud proposa que les rêves se produisant au cours de la même nuit formaient « ... des parties d'un même tout » et qu'ils étaient l'expression du même matériel sous différentes formes, le premier rêve d'une séquence étant plus « déformé et timide », alors que les suivants étaient plus « confiants et distincts » (Freud, 1900/1958, p. 334). Kramer (1964) soulevait également trois patrons d'évolution retrouvés dans les séries de rêves d'une même nuit, soit une relation séquentielle qui montre une certaine progression du contenu (dans 50% des cas); une répétition de contenu où un même conflit est reformulé, réitéré et répété dans chaque rêve sans progression apparente (dans 32% des cas); ou encore un patron intermédiaire contenant à la fois une progression et une stagnation de contenu. Selon lui, le niveau de progression dépendrait de la « capacité intégrative » des individus ou leur capacité à faire face à des facteurs de stress actuels. Cette idée de progression à travers différents rêves suggère que les événements ayant lieu dans un rêve peuvent influencer ceux des rêves suivants. Par exemple, il a été suggéré qu'une solution à un conflit trouvée dans un rêve précédent pourrait agir comme stimulus ou guide pour le prochain rêve, de sorte que le contenu d'un rêve peu agir en tant que « résidu nocturne » pour le rêve suivant (French, 1952; Kramer et al., 1964). Les rêves tisseraient ainsi leur narratif de manière plus ou moins indépendante, en utilisant parfois du matériel d'un rêve précédent pour faire évoluer le traitement de la mémoire. Au-delà de la résolution de conflits émotionnels au cours d'une nuit, cette interprétation pourrait s'étendre à une variété d'expériences cognitives, socioémotionnelles ou sensorimotrices. Ces séquences d'apprentissage dans les rêves pourraient également avoir lieu au cours de plusieurs nuits non consécutives, tel qu'illustré par Mary Arnold Forster (1921) qui apprenait de ses tentatives de vol d'une fois à l'autre.

Ainsi, au-delà d'un mécanisme purement physiologique – et inconscient – par lequel les mémoires sont traitées de manière séquentielle à travers une ou plusieurs nuits de sommeil, il est possible que l'expérience consciente du rêve soit essentielle à ce processus itératif. Le rêve en tant que simulation consciente et incarnée de la réalité permettrait d'évaluer différentes situations ayant lieu dans les rêves et de leur attribuer des « tags » émotionnels, cognitifs ou sensorimoteurs pour leur traitement dans les rêves subséquents. Le cycle des rêves permettrait ainsi de traiter en boucle les expériences récentes pour leur intégration et optimisation de leur utilisation future.

Certains fragments d'expériences saillantes de la vie éveillée seraient d'abord identifiés pour leur réactivation et leur renforcement dans le sommeil lent. En sommeil lent, il se produirait à la fois

une renormalisation des connexions synaptiques qui amenuiserait les détails mnésiques les moins importants et la réactivation de certains aspects de mémoire ou d'apprentissage jugés comme étant plus importants. Ces fragments peuvent alors être évalués et étiquetés pour une intégration plus hyperassociative dans les rêves en sommeil paradoxal. Les éléments d'expériences récentes seront ainsi mis à l'épreuve de différentes pressions intégratives qui les recontextualiseraient dans de nouveaux scénarios performatifs, socialement pertinents et qui anticipent le futur. Lors d'un deuxième cycle de sommeil lent et de sommeil paradoxal, certains des souvenirs plus éloignés ou de nouvelles associations qui ont été vécus dans les scénarios de rêve riches et immersifs du sommeil paradoxal peuvent à leur tour être étiquetés – par exemple, en éprouvant une émotion significative dans le rêve ou par un autre processus – pour prendre part à un traitement supplémentaire dans les rêves en sommeil lent. À la longue, ce cycle de rêves permettrait une réévaluation des souvenirs plus anciens à la lumière des expériences récentes vécues la veille ou au cours d'un rêve précédent. Au fur et à mesure que la nuit progresse dans ces cycles, des souvenirs relativement plus éloignés seraient ainsi réactivés et traités dans les rêves de tous les stades de sommeil, et de larges réseaux de mémoire autobiographique et sémantique seraient maintenus et mis à jour. Ceci s'appliquerait tout autant à la mémoire procédurale, où la réactivation et reconsolidation des traces motrices de manière cyclique permettrait à la fois l'intégration des nouveaux apprentissages, ainsi qu'une optimisation et mise à jour des habiletés déjà acquises. Ce processus se poursuivrait sur plusieurs jours avec des trajectoires temporelles variables selon le type de mémoire, intégrant à chaque fois de nouvelles expériences de la vie éveillée pour faire évoluer la mémoire de manière significative pour les individus.

4 Conclusion

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer si et comment le rêve est impliqué dans les processus de réactivation et de consolidation de la mémoire ayant lieu durant le sommeil. L'utilisation de différentes approches et technologies pour collecter et influencer les rêves nous a permis d'évaluer leurs relations avec la mémoire procédurale et la mémoire épisodique.

L'étude 1 a utilisé un protocole de TMR par stimulation auditive pour tenter d'influencer à la fois les processus de réactivation de mémoire durant le sommeil ainsi que le contenu des rêves. Nous avons également créé une tâche motrice en réalité virtuelle, qui consiste en une simulation de vol, pour optimiser les chances d'incorporation de l'expérience dans les rêves et offrir un environnement optimal pour l'apprentissage moteur complexe. Nous répliquons d'autres études montrant que la réactivation de mémoire par TMR durant le sommeil a le potentiel d'améliorer les performances à un apprentissage récent. Nous montrons dans l'article I qu'une réactivation par TMR en sommeil paradoxal lors d'une sieste matinale, et dans une moindre mesure, en sommeil lent, renforce davantage l'apprentissage moteur qu'une sieste sans stimulation, sans toutefois affecter directement le contenu des rêves. Néanmoins, nous montrons que le fait de rêver à des éléments de la tâche de réalité virtuelle est également associé à une plus grande amélioration à celle-ci. Cet effet est spécifique aux rêves en sommeil paradoxal et à ceux qui réactivent les aspects procéduraux et kinesthésiques de l'apprentissage (ex. : voler, conduire, éviter des obstacles), c'est-à-dire lorsque des éléments de l'apprentissage sont simulés de manière immersive et incarnée. Ces effets sont également associés, quoique faiblement, à des biomarqueurs connus de la consolidation de la mémoire. Entre autres, nous montrons qu'une fréquence plus basse des fuseaux de sommeil ainsi qu'une puissance plus élevée des ondes thêta en sommeil paradoxal sont toutes deux associées au fait de rêver à la tâche. Finalement, l'effet sur l'apprentissage était maximal lorsque les participants recevaient la TMR en sommeil paradoxal et rêvaient concurremment à la tâche, suggérant une certaine complémentarité ou interactivité entre les rêves et la réactivation de mémoire.

Si la TMR ne semble pas avoir eu d'effet direct sur les rêves, nous montrons dans l'article II qu'elle a le potentiel de moduler le décours temporel des incorporations de mémoire dans les rêves sur plusieurs jours. Spécifiquement, la TMR a amplifié l'occurrence des rêves en lien avec la tâche avec un certain délai, soit 1-2 jours plus tard lorsqu'appliquée en sommeil paradoxal, ou 5-6 jours plus tard lorsqu'appliquée en sommeil lent. Une explication possible est que les réactivations de mémoire durant le sommeil pourraient servir d'étiquetage (*tagging*) de souvenirs ou

d'apprentissages spécifiques, les marquant comme étant particulièrement saillants ou importants et menant à la poursuite de leur consolidation dans les nuits suivantes. Nos résultats suggèrent que ces traces de mémoire étiquetées se reflèteraient ensuite dans le contenu des rêves selon des trajectoires temporelles différentes dépendamment du stade de sommeil où l'étiquetage a précédemment eu lieu. Ces résultats pourraient expliquer pourquoi les incorporations tardives, telles que l'effet de *dream-lag*, ne sont pas observées de manière systématique à travers les études – ces effets dépendraient possiblement de la présence de plusieurs facteurs, incluant le marquage de traces de mémoire dans des périodes de sommeil précédentes, modulant la manière dont elles sont traitées dans les rêves à plus long terme. Globalement, les résultats appuient l'idée que les rêves soient impliqués dans des processus de consolidation de la mémoire durant le sommeil. Leur contenu riche en sensations kinesthésiques lors du sommeil paradoxal, sous-étudié dans le contexte d'études sur la mémoire, est possiblement central dans leur relation avec l'apprentissage procédural. Selon nos résultats, le lien avec les réactivations de mémoire, du moins avec les effets de la TMR, est plus complexe que d'abord suggéré : les rêves ne seraient pas directement (ou perceptiblement) influencés par des réactivations de mémoire, mais leur contenu peut tout de même être influencé par elles sur de plus longues périodes.

Finalement, nous montrons de manière plus générale qu'il est possible d'influencer le contenu des rêves en exposant les participants à une expérience engageante et immersive en réalité virtuelle avant leur sommeil. L'article III montre que notre simulation de vol en réalité virtuelle a mené à une augmentation des rêves contenant un épisode de vol dans les jours qui ont suivi l'expérience, particulièrement chez les participants qui avaient déjà fait un rêve de vol ou des rêves lucides dans le passé. Suite à l'exposition à la réalité virtuelle, ces rêves ont également été modifiés de manière qualitative, présentant des niveaux plus élevés de contrôle et d'intensité émotionnelle. Cette collection unique de rêves de vol nous a permis de faire une évaluation qualitative approfondie du phénomène et d'émettre de nouvelles hypothèses sur les mécanismes fondamentaux régissant la sensation de mouvement dans les rêves. Spécifiquement, nous proposons que les sensations de vol dans les rêves puissent être basées sur des mécanismes devection (sensation illusoire de mouvement) similaires à ceux de la réalité virtuelle, mais qui seraient générés de manière intrinsèque par le cerveau endormi. Mieux comprendre la manière dont les rêves sont formés pourrait en outre faciliter le développement de technologies pour mieux les influencer et les étudier.

Dans la première étude, nous nous sommes particulièrement intéressés à la mémoire procédurale; afin d'élargir notre compréhension des relations entre les rêves et la mémoire, les

études 2 et 3 se sont davantage centrées sur la mémoire épisodique ou autobiographique. La deuxième étude de cette dissertation a utilisé l'environnement de sommeil même comme source de mémoire pour étudier quand et comment l'expérience de « visiter le laboratoire de sommeil » est réactivé dans les rêves. Nous avons mis sur pied une large base de données contenant plus de 500 rêves, collectés en laboratoire lors de siestes ou de nuits entières avec polysomnographie, afin d'évaluer les facteurs individuels, physiologiques et temporels associés à la présence d'éléments du laboratoire dans les rêves. Les résultats répliquent les études antérieures en montrant que près du tiers des rêves incorporent des éléments du laboratoire. Nous précisons ici que ces rêves sont particulièrement fréquents en sommeil paradoxal lors d'une sieste matinale. Des rêves orientés vers le futur proche, par exemple dans le cas de faux éveils où les participants rêvent qu'ils se réveillent en laboratoire et que l'expérience est terminée, sont également plus fréquents en fin de nuit. Notre étude qualitative de ces rêves identifie ainsi les manières soit typiques, soit uniques, par lesquelles des éléments du laboratoire réapparaissent dans le rêve. Nos analyses mettent de l'avant la nature complexe, sociale et « performative » d'agir en tant que participant à une recherche en laboratoire; cette participation, incluant l'acte de dormir et de rêver, pouvant être considérée comme une « tâche » en soi, qui doit être consolidée et traitée durant le sommeil. Elles soulignent également la forte contribution des sensations corporelles du corps endormi au contenu des rêves, tels que des sensations tactiles, de soif ou de température. L'influence du laboratoire sur les rêves peut être vue comme un défi méthodologique pour la science des rêves, l'objet d'étude étant fortement influencé par le fait d'être examiné de manière scientifique. Nous montrons que cette influence du laboratoire peut également être un avantage, en ce qu'elle nous permet d'évaluer la manière dont une nouvelle expérience commune à tous les participants s'incorpore et se transforme au sein des rêves.

La troisième étude de cette dissertation visait à mieux comprendre comment les sources de mémoire des rêves fluctuent et s'agencent au cours d'une seule nuit de sommeil. Les études 1 et 2 ont mis en évidence que les expériences vécues durant la journée ne sont pas incorporées dans les rêves de manière homogène durant une période de sommeil, mais semblent plutôt être modulées à la fois par les stades de sommeil et le temps de la nuit. L'étude 3 avait donc comme objectif de clarifier la contribution des stades de sommeil et du temps de la nuit dans l'incorporation de différents types de mémoires (épisodique, sémantique, prospective) dans les rêves, ainsi que leur récence temporelle (passé récent ou lointain). Nous avons utilisé un protocole de réveils en série, où nous avons réveillé les participants dans tous les stades de sommeil (N1, N2, N3, REM) durant trois périodes de la nuit (début, milieu, fin) pour collecter leurs rêves. Nos résultats montrent que les rêves peuvent combiner plusieurs sources de mémoire à la fois, en particulier lorsqu'ils

se produisent en stade N1 ou en sommeil paradoxal, ce qui pourrait refléter leur plus grande capacité d'intégration de la mémoire. Nous montrons en outre que les souvenirs épisodiques récents sont préférentiellement réactivés en début de nuit, alors que les souvenirs plus distants sont relativement plus représentés en fin de nuit, et ce, peu importe le stade de sommeil. Les résultats confirment également que les éléments du laboratoire sont préférentiellement incorporés en sommeil paradoxal, tel que montré dans l'étude 2. Le protocole de réveils en série est une occasion unique d'étudier les interrelations des rêves se produisant en une seule nuit. De manière exploratoire, nous montrons que les rêves d'une même période de sommeil ont tendance à partager des thématiques similaires, celles-ci étant parfois associées à des sources de mémoire connues. Nous observons comment un seul élément de mémoire peut être incorporé à répétition dans différents scénarios de rêves, semblant parfois évoluer au sein de contextes de rêves plus hyperassociatifs.

La comparaison des incorporations de mémoire dans les rêves de différents stades de sommeil, ainsi que l'étude de leur décours temporel au cours d'une ou plusieurs nuits de sommeil, ont clarifié les pressions physiologiques et temporelles qui régissent le traitement de la mémoire. Nos résultats concordent partiellement avec les modèles à double-processus de la mémoire en montrant un rôle particulier du sommeil paradoxal dans la consolidation de la mémoire procédurale (tâche de réalité virtuelle) et dans le traitement d'expériences complexes et saillantes (laboratoire de sommeil). Nos résultats appuient également les théories séquentielles de la mémoire en montrant qu'une seule source de mémoire peut être traitée à travers différents stades de sommeil au cours d'une même nuit, et ce, à la fois pour la mémoire épisodique et procédurale. Nous montrons ainsi comment les processus mnésiques des rêves changent non seulement avec les stades du sommeil, mais aussi avec le temps de la nuit, les rêves de fin de nuit incorporant relativement plus de souvenirs distants et étant plus susceptibles d'être orientés vers le futur proche. Il demeure toutefois incertain si ces effets sont majoritairement dus à la succession des cycles de sommeil, ou encore à des influences circadiennes. Au-delà d'une nuit de sommeil, nos analyses longitudinales des rêves montrent comment une même expérience peut être réactivée à plusieurs reprises, ou encore avec un certain délai, au cours de plusieurs nuits. Ces observations appuient différents modèles de consolidation de la mémoire épisodique et procédurale qui suggèrent que le traitement et l'évolution de la mémoire sont des processus continus qui se développent avec le temps.

L'analyse phénoménologique détaillée des rêves au sein de nos trois études a clarifié la manière dont les rêves sont formés à partir de différentes expériences de la vie éveillée, et le rôle que

ceux-ci pourraient avoir dans la consolidation de ces expériences. La mémoire se retrouve dans les rêves de manière fragmentée, ce qui pourrait refléter une caractéristique fondamentale de comment la mémoire est représentée et organisée au niveau cérébral. Cette fragmentation pourrait également faciliter l'utilisation de nouveaux apprentissages dans des contextes nouveaux à l'éveil. Une co-activation de plusieurs fragments de mémoire durant le sommeil – et au sein des rêves – concorde avec les théories suggérant un rôle du sommeil dans l'assimilation et la généralisation d'apprentissages récents, ainsi que dans la construction de nouveaux schémas cognitifs et procéduraux. Bien que les mécanismes qui traduisent ces fragments de mémoire en nouvelles imageries de rêve restent largement inconnus, nos analyses démontrent l'existence de types de scénarios de rêve communs qui sont simulés autour de constellations de fragments de mémoire. Nous montrons que ces narratifs simulent souvent des répétitions d'habiletés diverses et impliquent une certaine pression de performance. Ces scénarios pourraient favoriser la consolidation des nouveaux apprentissages de la journée, ou encore permettre de maintenir et de raffiner des connaissances et habiletés déjà acquises à la lumière de nouvelles expériences. Ces narratifs incorporent souvent des situations, émotions ou comportements de nature sociale, ce qui pourrait refléter une autre fonction des rêves qui mise sur la pratique d'interactions interpersonnelles. Ces narratifs sociaux pourraient aussi favoriser la consolidation d'éléments de mémoire en les intégrant dans des contextes socialement pertinents pour l'individu. Une projection du rêveur dans l'espace du rêve pourrait permettre d'exercer des comportements d'exploration ou encore de consolider et réorganiser des cartes spatiales; alors qu'une projection dans des scénarios anticipés pourrait exercer la mémoire prospective ou préparer le rêveur à agir dans le monde au réveil. Finalement, les rêves maintiennent un certain contact avec l'état actuel du dormeur, incorporant des sensations corporelles ou des stimuli de l'environnement de sommeil. Ceci permettrait possiblement de surveiller l'environnement de sommeil tout en restant endormi, ou encore de faciliter la construction d'une représentation corporelle dans les rêves. Nous montrons comment la nature immersive et incarnée de certains rêves, notamment du sommeil paradoxal, pourrait favoriser la consolidation, l'évaluation et l'intégration de différents types de mémoire. En ce sens, le rêve participerait activement au traitement de la mémoire plutôt que d'être un simple épiphénomène des réactivations neuronales de la mémoire. Le rêve pourrait plutôt optimiser l'effet des réactivations de mémoire, en fournissant un contexte multisensoriel et conscient dans lequel ils deviennent mieux consolidés et intégrés avec d'autres expériences pertinentes pour l'individu.

Dans l'ensemble, l'évaluation neurophénoménologique des expériences subjectives durant le sommeil offre un moyen d'entrevoir quels éléments de mémoire sont traités durant le sommeil et

mène à une compréhension plus riche des mécanismes qui sous-tendent leur consolidation. Notre étude des facteurs physiologiques, temporels et cognitifs associés aux incorporations de mémoire dans les rêves souligne le rôle complémentaire des stades de sommeil ainsi que la nature itérative des cycles de rêve dans l'évolution et l'optimisation de la mémoire à long terme. L'arrivée de nouvelles technologies et paradigmes de recherche qui influencent ces mécanismes durant le sommeil, tels que la TMR, offre une nouvelle opportunité de tester si et comment les rêves sont impliqués dans ces processus. Nos études montrent comment l'utilisation de ces approches peut offrir de nouvelles pistes de réponses à ces questions, mais soulignent aussi les défis et limitations de leur utilisation. Le développement de nouvelles méthodes visant à mieux contrôler certains aspects ciblés des rêves, ainsi que le raffinement d'analyses qualitatives approfondies de leur contenu, aideront à faire avancer notre compréhension des relations complexes entre les rêves et la mémoire.

5 Références bibliographiques

- Ackermann, S., Hartmann, F., Papassotiropoulos, A., de Quervain, D. J. F., & Rasch, B. (2015). No associations between interindividual differences in sleep parameters and episodic memory consolidation. *Sleep*, 38(6), 951-959. <https://doi.org/10.5665/sleep.4748>
- Ackermann, S., & Rasch, B. (2014). Differential effects of non-REM and REM sleep on memory consolidation? *Current Neurology and Neuroscience Reports*, 14(2), 430. <https://doi.org/10.1007/s11910-013-0430-8>
- Agargun, M. Y., Boysan, M., & Hanoglu, L. (2004). Sleeping position, dream emotions, and subjective sleep quality. *Sleep and Hypnosis*, 6, 8-13.
- Agargun, M. Y., & Cartwright, R. D. (2003). REM sleep, dream variables and suicidality in depressed patients. *Psychiatry Research*, 119(1-2), 33-39. [https://doi.org/10.1016/S0165-1781\(03\)00111-2](https://doi.org/10.1016/S0165-1781(03)00111-2)
- Ai, S.-Z., Chen, J., Liu, J.-F., He, J., Xue, Y.-X., Bao, Y.-P., Han, F., Tang, X.-D., Lu, L., & Shi, J. (2015). Exposure to extinction-associated contextual tone during slow-wave sleep and wakefulness differentially modulates fear expression. *Neurobiology of Learning and Memory*, 123, 159-167. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.06.005>
- Albouy, G., King, B. R., Maquet, P., & Doyon, J. (2013a). Hippocampus and striatum: dynamics and interaction during acquisition and sleep-related motor sequence memory consolidation. *Hippocampus*, 23(11), 985-1004. <https://doi.org/10.1002/hipo.22183>

- Albouy, G., Ruby, P., Phillips, C., Luxen, A., Peigneux, P., & Maquet, P. (2006). Implicit oculomotor sequence learning in humans: Time course of offline processing. *Brain Research*, 1090(1), 163-171. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.03.076>
- Albouy, G., Sterpenich, V., Balteau, E., Vandewalle, G., Desseilles, M., Dang-Vu, T. T., Darsaud, A., Ruby, P., Luppi, P. H., Degueldre, C., Peigneux, P., Luxen, A., & Maquet, P. (2008). Both the hippocampus and striatum are involved in consolidation of motor sequence memory. *Neuron*, 58(2), 261-272. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.02.008>
- Albouy, G., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Darsaud, A., Gais, S., Rauchs, G., Desseilles, M., Boly, M., Dang-Vu, T., Balteau, E., Degueldre, C., Phillips, C., Luxen, A., & Maquet, P. (2012). Neural correlates of performance variability during motor sequence acquisition. *Neuroimage*, 60(1), 324-331. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.12.049>
- Albouy, G., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Darsaud, A., Gais, S., Rauchs, G., Desseilles, M., Boly, M., Dang-Vu, T., Balteau, E., Degueldre, C., Phillips, C., Luxen, A., & Maquet, P. (2013b). Interaction between hippocampal and striatal systems predicts subsequent consolidation of motor sequence memory. *PLoS One*, 8(3), e59490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059490>
- Albouy, G., Vandewalle, G., Sterpenich, V., Rauchs, G., Desseilles, M., Balteau, E., Degueldre, C., Phillips, C., Luxen, A., & Maquet, P. (2013c). Sleep stabilizes visuomotor adaptation memory: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Sleep Research*, 22(2), 144-154. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2012.01059.x>
- Alger, S. E., Chambers, A. M., Cunningham, T., & Payne, J. D. (2014). The role of sleep in human declarative memory consolidation. *Sleep, neuronal plasticity and brain function*, 269-306. https://doi.org/10.1007/7854_2014_341
- Allsop, D. J., Norberg, M. M., Copeland, J., Fu, S., & Budney, A. J. (2011). The Cannabis Withdrawal Scale development: Patterns and predictors of cannabis withdrawal and distress. *Drug and Alcohol Dependence*, 119(1), 123-129. <https://doi.org/10.1016/j.drugalcdep.2011.06.003>
- Alm, K. H., Ngo, C. T., & Olson, I. R. (2018). Hippocampal signatures of awake targeted memory reactivation. *Brain Structure & Function*. <https://doi.org/10.1007/s00429-018-1790-2>
- Almeida-Filho, D. G., Queiroz, C. M., & Ribeiro, S. (2018). Memory corticalization triggered by REM sleep: mechanisms of cellular and systems consolidation. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 75(20), 3715-3740. <https://doi.org/10.1007/s00018-018-2886-9>

- Aly, M. H., Abdou, K., Okubo-Suzuki, R., Nomoto, M., & Inokuchi, K. (2022). Selective engram coreactivation in idling brain inspires implicit learning. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *119*(32), e2201578119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201578119>
- Anderson, S. J., & Conway, M. A. (1997). Representations of autobiographical memories. In C. M. A. (Ed.), *Cognitive models of memory* (pp. 217-246). MIT Press.
- Andrillon, T., & Kouider, S. (2020). The vigilant sleeper: neural mechanisms of sensory (de)coupling during sleep. *Current Opinion in Physiology*, *15*, 47-59. <https://doi.org/10.1016/j.cophys.2019.12.002>
- Andrillon, T., Nir, Y., Staba, R. J., Ferrarelli, F., Cirelli, C., Tononi, G., & Fried, I. (2011). Sleep spindles in humans: insights from intracranial EEG and unit recordings. *Journal of Neuroscience*, *31*(49), 17821-17834. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2604-11.2011>
- Andrillon, T., Poulsen, A. T., Hansen, L. K., Léger, D., & Kouider, S. (2016). Neural markers of responsiveness to the environment in human sleep. *Journal of Neuroscience*, *36*(24), 6583-6596. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0902-16.2016>
- Andrillon, T., Windt, J. M., Silk, T., Drummond, S. P. A., Bellgrove, M. A., & Tsuchiya, N. (2019). Does the mind wander when the brain takes a break? Local sleep in wakefulness, attentional lapses and mind-wandering. *Frontiers in Neuroscience*, *13*(949). <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00949>
- Antony, J. W., Gobel, E. W., O'Hare, J. K., Reber, P. J., & Paller, K. A. (2012). Cued memory reactivation during sleep influences skill learning. *Nature Neuroscience*, *15*(8), 1114-1116. <https://doi.org/10.1038/nn.3152>
- Antrobus, J. (1983). REM and NREM sleep reports: Comparison of word frequencies by cognitive classes. *Psychophysiology*, *20*(5), 562-568. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1983.tb03015.x>
- Antrobus, J., Kondo, T., Reinsel, R., & Fein, G. (1995). Dreaming in the late morning: summation of REM and diurnal cortical activation. *Consciousness and Cognition*, *4*(3), 275-299. <https://doi.org/10.1006/ccog.1995.1039>
- Arnold-Forster, M. L. S. M. (1921). *Studies in Dreams*. Macmillan.
- Arnulf, I. (2011). The 'scanning hypothesis' of rapid eye movements during REM sleep: a review of the evidence. *Archives Italiennes de Biologie*, *149*(4), 367-382. <https://doi.org/10.4449/aib.v149i4.1246>
- Arnulf, I. (2019). RBD: A window into the dreaming process. In C. H. Schenck, B. Högl, & A. Videnovic (Eds.), *Rapid-Eye-Movement Sleep Behavior Disorder* (pp. 223-242). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90152-7_17

- Aserinsky, E., & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility, and concomitant phenomena, during sleep. *Science*, 118(3062), 273-274. <https://doi.org/10.1126/science.118.3062.273>
- Axmacher, N., Elger, C. E., & Fell, J. (2008). Ripples in the medial temporal lobe are relevant for human memory consolidation. *Brain*, 131(7), 1806-1817. <https://doi.org/10.1093/brain/awn103>
- Baars, B. J. (2005). Global workspace theory of consciousness: toward a cognitive neuroscience of human experience. In S. Laureys (Ed.), *Progress in Brain Research* (Vol. 150, pp. 45-53). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)50004-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50004-9)
- Backhaus, J., Hoeckesfeld, R., Born, J., Hohagen, F., & Junghanns, K. (2008). Immediate as well as delayed post learning sleep but not wakefulness enhances declarative memory consolidation in children. *Neurobiology of Learning and Memory*, 89(1), 76-80. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2007.08.010>
- Backhaus, J., & Junghanns, K. (2006). Daytime naps improve procedural motor memory. *Sleep Medicine*, 7(6), 508-512. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2006.04.002>
- Backhaus, W., Braaß, H., Renné, T., Krüger, C., Gerloff, C., & Hummel, F. C. (2016). Daytime sleep has no effect on the time course of motor sequence and visuomotor adaptation learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 131, 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2016.03.017>
- Baird, B., Mota-Rolim, S. A., & Dresler, M. (2019). The cognitive neuroscience of lucid dreaming. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 100, 305-323. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.03.008>
- Baldrige, B. J. (1966). Physical concomitants of dreaming and the effect of stimulation on dreams. *Ohio State Medical Journal*, 62(12), 1273-1275.
- Barakat, M., Doyon, J., Debas, K., Vandewalle, G., Morin, A., Poirier, G., Martin, N., Lafortune, M., Karni, A., & Ungerleider, L. (2011). Fast and slow spindle involvement in the consolidation of a new motor sequence. *Behavioural Brain Research*, 217(1), 117-121. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.10.019>
- Barnes, D. C., & Wilson, D. A. (2014). Slow-wave sleep-imposed replay modulates both strength and precision of memory. *Journal of Neuroscience*, 34(15), 5134-5142. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5274-13.2014>
- Barrett, D. (1991). Flying dreams and lucidity: An empirical study of their relationship. *Dreaming*, 1(2), 129-134. <https://doi.org/10.1037/h0094325>

- Barrett, D. (1993). The "Committee of Sleep": A study of dream incubation for problem solving. *Dreaming*, 3(2), 115-122. <https://doi.org/10.1037/h0094375>
- Bartsch, T., Döhring, J., Rohr, A., Jansen, O., & Deuschl, G. (2011). CA1 neurons in the human hippocampus are critical for autobiographical memory, mental time travel, and auto-noetic consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(42), 17562-17567. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110266108>
- Battaglia, C., D'Artibale, E., Fiorilli, G., Piazza, M., Tsopani, D., Giombini, A., Calcagno, G., & di Cagno, A. (2014). Use of video observation and motor imagery on jumping performance in national rhythmic gymnastics athletes. *Human Movement Science*, 38, 225-234. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2014.10.001>
- Battaglia, D., Cavallero, C., & Cicogna, P. (1987). Temporal reference of the mnemonic sources of dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 64(3, Pt 1), 979-983. <https://doi.org/10.2466/pms.1987.64.3.979>
- Batterink, L. J., & Paller, K. A. (2017). Sleep-based memory processing facilitates grammatical generalization: Evidence from targeted memory reactivation. *Brain and Language*, 167, 83-93. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2015.09.003>
- Batterink, L. J., Westerberg, C. E., & Paller, K. A. (2017). Vocabulary learning benefits from REM after slow-wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, 144, 102-113. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.07.001>
- Bayer, L., Constantinescu, I., Perrig, S., Vienne, J., Vidal, P.-P., Mühlethaler, M., & Schwartz, S. (2011). Rocking synchronizes brain waves during a short nap. *Current Biology*, 21(12), R461-R462. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.05.012>
- Baylor, G. W., & Cavallero, C. (2001). Memory sources associated with REM and NREM dream reports throughout the night: a new look at the data. *Sleep*, 24(2), 165-170. <https://doi.org/10.1093/sleep/24.2.165>
- Belal, S., Cousins, J., El-Deredy, W., Parkes, L., Schneider, J., Tsujimura, H., Zoumpoulaki, A., Perapoch, M., Santamaria, L., & Lewis, P. A. (2018). Identification of memory reactivation during sleep by EEG classification. *Neuroimage*, 176, 203-214. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.04.029>
- Bendor, D., & Wilson, M. A. (2012). Biasing the content of hippocampal replay during sleep. *Nature Neuroscience*, 15(10), 1439-1444. <https://doi.org/10.1038/nn.3203>
- Berger, R. J. (1963). Experimental modification of dream content by meaningful verbal stimuli. *British Journal of Psychiatry*, 109, 722-740. <https://doi.org/10.1192/bjp.109.463.722>

- Berger, R. J., & Oswald, I. (1962). Eye movements during active and passive dreams. *Science*, 137(3530), 601-601. <https://doi.org/10.1126/science.137.3530.601.a>
- Bergmann, T. O., Molle, M., Diedrichs, J., Born, J., & Siebner, H. R. (2012). Sleep spindle-related reactivation of category-specific cortical regions after learning face-scene associations. *Neuroimage*, 59(3), 2733-2742. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.10.036>
- Bernardi, G., Betta, M., Ricciardi, E., Pietrini, P., Tononi, G., & Siclari, F. (2019). Regional delta waves in human rapid-eye movement sleep. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2298-18.2019>
- Berry, R. B., Brooks, R., Gamaldo, C. E., Harding, S. M., Marcus, C., & Vaughn, B. V. (2012). *The AASM manual for the scoring of sleep and associated events: Rules, terminology and technical specifications* (Vol. 176). American Academy of Sleep Medicine.
- Bertrand, P., Guegan, J., Robieux, L., McCall, C. A., & Zenasni, F. (2018). Learning empathy through virtual reality: Multiple strategies for training empathy-related abilities using body ownership illusions in embodied virtual reality. *Frontiers in Robotics and AI*, 5. <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00026>
- Besedovsky, L., Lange, T., & Born, J. (2012). Sleep and immune function. *Pflügers Archiv. European Journal of Physiology*, 463(1), 121-137. <https://doi.org/10.1007/s00424-011-1044-0>
- Blagrove, M., Fouquet, N. C., Henley-Einion, J. A., Pace-Schott, E. F., Davies, A. C., Neuschaffer, J. L., & Turnbull, O. H. (2011). Assessing the dream-lag effect for REM and NREM stage 2 dreams. *PLoS One*, 6(10), e26708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026708>
- Blanke, O., & Metzinger, T. (2009). Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(1), 7-13. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.10.003>
- Blichke, K., Erlacher, D., Kresin, H., Brueckner, S., & Malangré, A. (2008). Benefits of sleep in motor learning – prospects and limitations. *Journal of Human Kinetics*, 20, 23-35. <https://doi.org/10.2478/v10078-008-0015-9>
- Blumberg, M. S. (2010). Beyond dreams: do sleep-related movements contribute to brain development? *Frontiers in Neurology*, 1, 140. <https://doi.org/10.3389/fneur.2010.00140>
- Blumberg, M. S., Marques, Hugo G., & Lida, F. (2013). Twitching in sensorimotor development from sleeping rats to robots. *Current Biology*, 23(12), R532-R537. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.075>
- Blumberg, M. S., & Plumeau, A. M. (2016). A new view of "dream enactment" in REM sleep behavior disorder. *Sleep Medicine Reviews*, 30, 34-42. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2015.12.002>

- Blume, C., Del Giudice, R., Wislowska, M., Heib, D. P. J., & Schabus, M. (2018). Standing sentinel during human sleep: Continued evaluation of environmental stimuli in the absence of consciousness. *Neuroimage*, *178*, 638-648. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.05.056>
- Bódizs, R., Horváth, C. G., Szalárdy, O., Ujma, P. P., Simor, P., Gombos, F., Kovács, I., Genzel, L., & Dresler, M. (2022). Sleep-spindle frequency: Overnight dynamics, afternoon nap effects, and possible circadian modulation. *Journal of Sleep Research*, *31*(3), e13514. <https://doi.org/10.1111/jsr.13514>
- Bódizs, R., Kis, T., Lázár, A. S., Havrán, L., Rigó, P., Clemens, Z., & Halász, P. (2005). Prediction of general mental ability based on neural oscillation measures of sleep. *Journal of Sleep Research*, *14*(3), 285-292. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2005.00472.x>
- Bódizs, R., Sverteczki, M., & Mészáros, E. (2008). Wakefulness–sleep transition: Emerging electroencephalographic similarities with the rapid eye movement phase. *Brain Research Bulletin*, *76*(1), 85-89. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.11.013>
- Bokert, E. G. (1967). *The effects of thirst and a related verbal stimulus on dream reports* (Publication Number 6806041) [Doctoral dissertation, New York University ProQuest Dissertations Publishing].
- Bolinger, E., Cunningham, T. J., Payne, J. D., Bowman, M. A., Bulca, E., Born, J., & Zinke, K. (2019). Sleep's benefits to emotional processing emerge in the long term. *Cortex*, *120*, 457-470. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.07.008>
- Bonnet, M. H., & Arand, D. L. (1997). Heart rate variability: sleep stage, time of night, and arousal influences. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *102*(5), 390-396. [https://doi.org/10.1016/s0921-884x\(96\)96070-1](https://doi.org/10.1016/s0921-884x(96)96070-1)
- Bontempi, B., Laurent-Demir, C., Destrade, C., & Jaffard, R. (1999). Time-dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage. *Nature*, *400*(6745), 671-675. <https://doi.org/10.1038/23270>
- Borbély, A. A. (1982). A two process model of sleep regulation. *Human Neurobiology*, *1*(3), 195-204.
- Born, J., & Wilhelm, I. (2012). System consolidation of memory during sleep. *Psychological Research*, *76*(2), 192-203. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0335-6>
- Bosinelli, M., Cicogna, P., & Molinari, S. (1974). The tonic-phasic model and the feeling of self-participation in different stages of sleep. *Giornale Italiano di Psicologia*, *1*(1), 35-65.

- Bothe, K., Hirschauer, F., Wiesinger, H. P., Edfelder, J., Gruber, G., Birklbauer, J., & Hoedlmoser, K. (2018). The impact of sleep on complex gross-motor adaptation in adolescents. *Journal of Sleep Research*, e12797. <https://doi.org/10.1111/jsr.12797>
- Bothe, K., Hirschauer, F., Wiesinger, H. P., Edfelder, J. M., Gruber, G., Hoedlmoser, K., & Birklbauer, J. (2019). Gross motor adaptation benefits from sleep after training. *Journal of Sleep Research*, e12961. <https://doi.org/10.1111/jsr.12961>
- Boyce, R., Glasgow, S. D., Williams, S., & Adamantidis, A. (2016). Causal evidence for the role of REM sleep theta rhythm in contextual memory consolidation. *Science*, 352(6287), 812-816. <https://doi.org/10.1126/science.aad5252>
- Braun, A. R., Balkin, T. J., Wesenten, N. J., Carson, R. E., Varga, M., Baldwin, P., Selbie, S., Belenky, G., & Herscovitch, P. (1997). Regional cerebral blood flow throughout the sleep-wake cycle. An H₂(15)O PET study. *Brain*, 120 (Pt 7), 1173-1197. <https://doi.org/10.1093/brain/120.7.1173>
- Brechet, L., Mange, R., Herbelin, B., Theillaud, Q., Gauthier, B., Serino, A., & Blanke, O. (2019). First-person view of one's body in immersive virtual reality: Influence on episodic memory. *PLoS One*, 14(3), e0197763. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197763>
- Buchegger, J., Fritsch, R., Meier-Koll, A., & Riehle, H. (1991). Does trampolining and anaerobic physical fitness affect sleep? *Perceptual and Motor Skills*, 73(1), 243-252. <https://doi.org/10.2466/pms.1991.73.1.243>
- Buckner, R., & Carroll, D. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 49-57. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.11.004>
- Bulkeley, K. (2009). Seeking patterns in dream content: A systematic approach to word searches. *Consciousness and Cognition*, 18(4), 905-916. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2009.08.005>
- Burdea, G. C., & Coiffet, P. (2003). *Virtual reality technology* (2 ed.). John Wiley & Sons.
- Burin, D., Kilteni, K., Rabuffetti, M., Slater, M., & Pia, L. (2019). Body ownership increases the interference between observed and executed movements. *PLoS One*, 14(1), e0209899. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209899>
- Burton, S. A., Harsh, J. R., & Badia, P. (1988). Cognitive activity in sleep and responsiveness to external stimuli. *Sleep*, 11(1), 61-68. <https://doi.org/10.1093/sleep/11.1.61>
- Buzsáki, G. (2002). Theta oscillations in the hippocampus. *Neuron*, 33(3), 325-340. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)00586-x](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)00586-x)
- Buzsáki, G. (2015). Hippocampal sharp wave-ripple: A cognitive biomarker for episodic memory and planning. *Hippocampus*, 25(10), 1073-1188. <https://doi.org/10.1002/hipo.22488>

- Cai, D. J., Mednick, S. A., Harrison, E. M., Kanady, J. C., & Mednick, S. C. (2009). REM, not incubation, improves creativity by priming associative networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10130-10134. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900271106>
- Cai, D. J., & Rickard, T. C. (2009). Reconsidering the role of sleep for motor memory. *Behavioral Neuroscience*, 123(6), 1153-1157. <https://doi.org/10.1037/a0017672>
- Cairney, S. A., Durrant, S. J., Hulleman, J., & Lewis, P. A. (2014). Targeted memory reactivation during slow wave sleep facilitates emotional memory consolidation. *Sleep*, 37(4), 701-707, 707a. <https://doi.org/10.5665/sleep.3572>
- Cairney, S. A., Guttesen, A. A. V., El Marj, N., & Staresina, B. P. (2018). Memory Consolidation Is Linked to Spindle-Mediated Information Processing during Sleep. *Current Biology*, 28(6), 948-954 e944. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.087>
- Cajochen, C., Altanay-Ekici, S., Münch, M., Frey, S., Knoblauch, V., & Wirz-Justice, A. (2013). Evidence that the lunar cycle influences human sleep. *Current Biology*, 23(15), 1485-1488. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.029>
- Cano Porras, D., Sharon, H., Inzelberg, R., Ziv-Ner, Y., Zeilig, G., & Plotnik, M. (2019). Advanced virtual reality-based rehabilitation of balance and gait in clinical practice. *The Adv Chronic Dis*, 10, 2040622319868379. <https://doi.org/10.1177/2040622319868379>
- Canto, C. B., Onuki, Y., Bruinsma, B., van der Werf, Y. D., & De Zeeuw, C. I. (2017). The sleeping cerebellum. *Trends in Neurosciences*, 40(5), 309-323. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2017.03.001>
- Carr, M., Haar, A., Amores, J., Lopes, P., Bernal, G., Vega, T., Rosello, O., Jain, A., & Maes, P. (2020a). Dream engineering: Simulating worlds through sensory stimulation. *Consciousness and Cognition*, 83, 102955. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.102955>
- Carr, M., Konkoly, K., Mallett, R., Edwards, C., Appel, K., & Blagrove, M. (2020b). Combining presleep cognitive training and REM-sleep stimulation in a laboratory morning nap for lucid dream induction. *Psychology of Consciousness: Theory, Research, and Practice*. <https://doi.org/10.1037/cns0000227>
- Carr, M., & Nielsen, T. (2015). Morning rapid eye movement sleep naps facilitate broad access to emotional semantic networks. *Sleep*, 38(3), 433-443. <https://doi.org/10.5665/sleep.4504>
- Carr, M., & Solomonova, E. (2019). Dream recall and content in different sleep stages. In K. Valli & R. J. Hoss (Eds.), *Dreams: Understanding biology, psychology, and culture* (pp. 188-195). Greenwood Press/ABC-CLIO.

- Carr, M., Wary, M., Grewal, A., Stafford, S., Raider, R., Youngren, W., & Pigeon, W. (2022). *Dreaming of the sleep lab associated with improved performance on a sign language learning task*. International Association for the Study of Dreams Annual Conference 2022, Tucson, AZ.
- Cartwright, R. D. (1991). Dreams that work: The relation of dream incorporation to adaptation to stressful events. *Dreaming*, 1(1), 3-9. <https://doi.org/10.1037/h0094312>
- Cartwright, R. D., Luten, A., Young, M., Mercer, P., & Bears, M. (1998). Role of REM sleep and dream affect in overnight mood regulation: a study of normal volunteers. *Psychiatry Research*, 81(1), 1-8. [https://doi.org/10.1016/s0165-1781\(98\)00089-4](https://doi.org/10.1016/s0165-1781(98)00089-4)
- Casagrande, M., Violani, C., Lucidi, F., Buttinelli, E., & Bertini, M. (1996). Variations in sleep mentation as a function of time of night. *International Journal of Neuroscience*, 85(1-2), 19-30. <https://doi.org/10.3109/00207459608986348>
- Castelnovo, A., Riedner, B. A., Smith, R. F., Tononi, G., Boly, M., & Benca, R. M. (2016). Scalp and source power topography in sleepwalking and sleep terrors: A high-density EEG study. *Sleep*, 39(10), 1815-1825. <https://doi.org/10.5665/sleep.6162>
- Cavallero, C., Cicogna, P., Natale, V., Occhionero, M., & et al. (1992). Slow wave sleep dreaming. *Sleep*, 15(6), 562-566. <https://doi.org/10.1093/sleep/15.6.562>
- Cavallero, C., Foulkes, D., Hollifield, M., & Terry, R. (1990). Memory sources of REM and NREM dreams. *Sleep*, 13(5), 449-455. <https://doi.org/10.1093/sleep/13.5.449>
- Caze, R., Khamassi, M., Aubin, L., & Girard, B. (2018). Hippocampal replays under the scrutiny of reinforcement learning models. *Journal of Neurophysiology*. <https://doi.org/10.1152/jn.00145.2018>
- Cellini, N., & Capuozzo, A. (2018). Shaping memory consolidation via targeted memory reactivation during sleep. *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1111/nyas.13855>
- Chellappa, S. L., Münch, M., Blatter, K., Knoblauch, V., & Cajochen, C. (2009). Does the circadian modulation of dream recall modify with age? *Sleep*, 32(9), 1201-1209. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.9.1201>
- Cheyne, J. A. (2005). Sleep paralysis episode frequency and number, types, and structure of associated hallucinations. *Journal of Sleep Research*, 14(3), 319-324. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2005.00477.x>
- Cicogna, P., Cavallero, C., & Bosinelli, M. (1991). Cognitive aspects of mental activity during sleep. *The American Journal of Psychology*, 104(3), 413-425. <https://doi.org/10.2307/1423247>

- Cipolli, C., Fagioli, I., Baroncini, P., Fumai, A., Marchió, B., & Sancini, M. (1988). The thematic continuity of mental experiences in REM and NREM sleep. *International Journal of Psychophysiology*, 6(4), 307-313. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(88\)90018-9](https://doi.org/10.1016/0167-8760(88)90018-9)
- Cipolli, C., Fagioli, I., Mazzetti, M., & Tuozi, G. (2004). Incorporation of presleep stimuli into dream contents: evidence for a consolidation effect on declarative knowledge during REM sleep? *Journal of Sleep Research*, 13(4), 317-326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2004.00420.x>
- Clemens, Z., Fabó, D., & Halász, P. (2005). Overnight verbal memory retention correlates with the number of sleep spindles. *Neuroscience*, 132(2), 529-535. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.01.011>
- Clemens, Z., Fabó, D., & Halász, P. (2006). Twenty-four hours retention of visuospatial memory correlates with the number of parietal sleep spindles. *Neuroscience Letters*, 403(1-2), 52-56. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.04.035>
- Cohen, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, 210(4466), 207-210. <https://doi.org/10.1126/science.7414331>
- Conte, R., & Paolucci, M. (2001). Intelligent social learning. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 4(1), U61-U82.
- Cordi, M. J. (2021). Updated review of the acoustic modulation of sleep: Current perspectives and emerging concepts. *Nature and Science of Sleep*, 13, 1319. <https://doi.org/10.2147/NSS.S284805>
- Cordi, M. J., Diekelmann, S., Born, J., & Rasch, B. (2014). No effect of odor-induced memory reactivation during REM sleep on declarative memory stability. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 8, 157. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00157>
- Corsi-Cabrera, M., Becker, J., Garcia, L., Ibarra, R., Morales, M., & Souza, M. (1986). Dream content after using visual inverting prisms. *Perceptual and Motor Skills*, 63(2 Pt 1), 415-423. <https://doi.org/10.2466/pms.1986.63.2.415>
- Cousins, J. N., El-Deredy, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2014). Cued memory reactivation during slow-wave sleep promotes explicit knowledge of a motor sequence. *Journal of Neuroscience*, 34(48), 15870-15876. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1011-14.2014>
- Cousins, J. N., El-Deredy, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2016). Cued reactivation of motor learning during sleep leads to overnight changes in functional brain activity and connectivity. *PLoS Biology*, 14(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002451>

- Cox, R., Hofman, W. F., de Boer, M., & Talamini, L. M. (2014). Local sleep spindle modulations in relation to specific memory cues. *Neuroimage*, 99, 103-110. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.05.028>
- Creery, J. D., Oudiette, D., Antony, J. W., & Paller, K. A. (2015). Targeted memory reactivation during sleep depends on prior learning. *Sleep*, 38(5), 755-763. <https://doi.org/10.5665/sleep.4670>
- Crick, F., & Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. *Nature*, 304(5922), 111-114. <https://doi.org/10.1038/304111a0>
- Cubberley, A. J. (1923). The effects of tensions of the body surface upon the normal dream. *British Journal of Psychology*, 13, 243-267.
- Czeisler, C. A., & Buxton, O. M. (2011). The human circadian timing system and sleep-wake regulation. In M. H. Kryger, T. Roth, & W. C. Dement (Eds.), *Principles and practice of sleep medicine* (5 ed., pp. 402-419). W.B. Saunders. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4160-6645-3.00035-9>
- Czeisler, C. A., & Buxton, O. M. (2017). The human circadian timing system and sleep-wake regulation. In M. Kryger & T. Roth (Eds.), *Principles and practice of sleep medicine* (6 ed., pp. 362-376). Elsevier.
- Czeisler, C. A., Weitzman, E. D., Moore-Ede, M. C., Zimmerman, J. C., & Knauer, R. S. (1980a). Human sleep: Its duration and organization depend on its circadian phase. *Science*, 210(4475), 1264-1267. <https://doi.org/10.1126/science.7434029>
- Czeisler, C. A., Zimmerman, J. C., Ronda, J. M., Moore-Ede, M. C., & Weitzman, E. D. (1980b). Timing of REM sleep is coupled to the circadian rhythm of body temperature in man. *Sleep*, 2(3), 329-346. <https://doi.org/10.1093/sleep/2.3.329>
- D'Argembeau, A., Renaud, O., & Van Der Linden, M. (2011). Frequency, characteristics and functions of future-oriented thoughts in daily life. *Applied Cognitive Psychology*, 25(1), 96-103. <https://doi.org/10.1002/acp.1647>
- D'Hervey de Saint-Denis, J., & Leon, M. (1867). *Les rêves et les moyens de les diriger*. Amyot.
- Daan, S., Beersma, D. G., & Borbély, A. A. (1984). Timing of human sleep: recovery process gated by a circadian pacemaker. *American Journal of Physiology*, 246(2), 161-183. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1984.246.2.R161>
- Dag, U., Lei, Z., Le, J. Q., Wong, A., Bushey, D., & Keleman, K. (2019). Neuronal reactivation during post-learning sleep consolidates long-term memory in *Drosophila*. *Elife*, 8. <https://doi.org/10.7554/eLife.42786>
- Dali, S. (1992). *50 secrets of magic craftsmanship* (H. Chevalier, Trans.). Courier Corporation.

- Dana, A., & Gozalzadeh, E. (2017). Internal and external imagery effects on tennis skills among novices. *Perceptual and Motor Skills*, 124(5), 1022-1043. <https://doi.org/10.1177/0031512517719611>
- Dang-Vu, T. T., Bonjean, M., Schabus, M., Boly, M., Darsaud, A., Desseilles, M., Degueldre, C., Balteau, E., Phillips, C., Luxen, A., Sejnowski, T. J., & Maquet, P. (2011). Interplay between spontaneous and induced brain activity during human non-rapid eye movement sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(37), 15438-15443. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112503108>
- Dang-Vu, T. T., Desseilles, M., Peigneux, P., & Maquet, P. (2006). A role for sleep in brain plasticity. *Pediatric Rehabilitation*, 9(2), 98-118. <https://doi.org/10.1080/13638490500138702>
- Datta, S. (2000). Avoidance task training potentiates phasic pontine-wave density in the rat: A mechanism for sleep-dependent plasticity. *The Journal of Neuroscience*, 20(22), 8607-8613. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.20-22-08607.2000>
- Datta, S., Li, G., & Auerbach, S. (2008). Activation of phasic pontine-wave generator in the rat: a mechanism for expression of plasticity-related genes and proteins in the dorsal hippocampus and amygdala. *European Journal of Neuroscience*, 27(7), 1876-1892. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06166.x>
- Daurat, A., Terrier, P., Foret, J., & Tiberge, M. (2007). Slow wave sleep and recollection in recognition memory. *Consciousness and Cognition*, 16(2), 445-455. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2006.06.011>
- Dave, A. S., & Margoliash, D. (2000). Song replay during sleep and computational rules for sensorimotor vocal learning. *Science*, 290(5492), 812-816. <https://doi.org/10.1126/science.290.5492.812>
- Davidson, T. J., Kloosterman, F., & Wilson, M. A. (2009). Hippocampal replay of extended experience. *Neuron*, 63(4), 497-507. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.07.027>
- de Amorim, J. S. C., Leite, R. C., Brizola, R., & Yonamine, C. Y. (2018). Virtual reality therapy for rehabilitation of balance in the elderly: a systematic review and META-analysis. *Advances in Rheumatology*, 58(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s42358-018-0013-0>
- de Araujo, A. V. L., Neiva, J. F. O., Monteiro, C. B. M., & Magalhaes, F. H. (2019). Efficacy of virtual reality rehabilitation after spinal cord injury: a systematic review. *BioMed Research International*, 2019, 7106951. <https://doi.org/10.1155/2019/7106951>

- De Carli, F., Proserpio, P., Morrone, E., Sartori, I., Ferrara, M., Gibbs, S. A., De Gennaro, L., Lo Russo, G., & Nobili, L. (2016). Activation of the motor cortex during phasic rapid eye movement sleep. *Annals of Neurology*, 79(2), 326-330. <https://doi.org/10.1002/ana.24556>
- De Gennaro, L., Cipolli, C., Cherubini, A., Assogna, F., Cacciari, C., Marzano, C., Curcio, G., Ferrara, M., Caltagirone, C., & Spalletta, G. (2011). Amygdala and hippocampus volumetry and diffusivity in relation to dreaming. *Human Brain Mapping*, 32(9), 1458-1470. <https://doi.org/10.1002/hbm.21120>
- De Gennaro, L., & Ferrara, M. (2003). Sleep spindles: an overview. *Sleep Medicine Reviews*, 7(5), 423-440. <https://doi.org/10.1053/smr.2002.0252>
- De Koninck, J., Christ, G., Hebert, G., & Rinfret, N. (1990). Language learning efficiency, dreams and REM sleep. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15(2), 91-92.
- De Koninck, J., Christ, G., Rinfret, N., & Proulx, G. (1988). Dreams during language learning: when and how is the new language integrated. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 13(2), 72-74.
- De Koninck, J., & Koulack, D. (1975). Dream content and adaptation to a stressful situation. *Journal of Abnormal Psychology*, 84(3), 250-260. <https://doi.org/10.1037/h0076648>
- De Koninck, J., Lorrain, D., Christ, G., Proulx, G., & Coulombe, D. (1989). Intensive language learning and increases in rapid eye movement sleep: evidence of a performance factor. *International Journal of Psychophysiology*, 8(1), 43-47. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(89\)90018-4](https://doi.org/10.1016/0167-8760(89)90018-4)
- De Koninck, J., Prevost, F., & Lortie-Lussier, M. (1996). Vertical inversion of the visual field and REM sleep mentation. *Journal of Sleep Research*, 5(1), 16-20. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2869.1996.00001.x>
- Debas, K., Carrier, J., Orban, P., Barakat, M., Lungu, O., Vandewalle, G., Hadj Tahar, A., Bellec, P., Karni, A., Ungerleider, L. G., Benali, H., & Doyon, J. (2010). Brain plasticity related to the consolidation of motor sequence learning and motor adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(41), 17839-17844. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013176107>
- Dement, W., & Kleitman, N. (1957). The relation of eye movements during sleep to dream activity: An objective method for the study of dreaming. *Journal of Experimental Psychology*, 53(5), 339-346. <https://doi.org/10.1037/h0048189>
- Dement, W., & Wolpert, E. A. (1958). The relation of eye movements, body motility, and external stimuli to dream content. *Journal of Experimental Psychology*, 55(6), 543. <https://doi.org/10.1037/h0040031>

- Dement, W., & Wolpert, E. A. (1958). Relationships in the manifest content of dreams occurring on the same night. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 126, 568-578. <https://doi.org/10.1097/00005053-195806000-00009>
- Desjardins, M.-È., Carrier, J., Lina, J.-M., Fortin, M., Gosselin, N., Montplaisir, J., & Zadra, A. (2017). EEG functional connectivity prior to sleepwalking: evidence of interplay between sleep and wakefulness. *Sleep*, 40(4). <https://doi.org/10.1093/sleep/zsx024>
- Deuker, L., Olligs, J., Fell, J., Kranz, T. A., Mormann, F., Montag, C., Reuter, M., Elger, C. E., & Axmacher, N. (2013). Memory consolidation by replay of stimulus-specific neural activity. *The Journal of Neuroscience*, 33(49), 19373-19383. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0414-13.2013>
- Diekelmann, S., Biggel, S., Rasch, B., & Born, J. (2012). Offline consolidation of memory varies with time in slow wave sleep and can be accelerated by cuing memory reactivations. *Neurobiology of Learning and Memory*, 98(2), 103-111. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.07.002>
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(2), 114-126. <https://doi.org/10.1038/nrn2762>
- Diekelmann, S., Born, J., & Rasch, B. (2016). Increasing explicit sequence knowledge by odor cueing during sleep in men but not women. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10, 74. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2016.00074>
- Diekelmann, S., Buchel, C., Born, J., & Rasch, B. (2011). Labile or stable: opposing consequences for memory when reactivated during waking and sleep. *Nature Neuroscience*, 14(3), 381-386. <https://doi.org/10.1038/nn.2744>
- Dijk, D. J., Beersma, D. G., Daan, S., Bloem, G. M., & Van den Hoofdakker, R. H. (1987). Quantitative analysis of the effects of slow wave sleep deprivation during the first 3 h of sleep on subsequent EEG power density. *European Archives of Psychiatry and Neurological Sciences*, 236(6), 323-328. <https://doi.org/10.1007/bf00377420>
- Dijk, D. J., Brunner, D. P., Beersma, D. G., & Borbély, A. A. (1990). Electroencephalogram power density and slow wave sleep as a function of prior waking and circadian phase. *Sleep*, 13(5), 430-440. <https://doi.org/10.1093/sleep/13.5.430>
- Domhoff, G. W. (1993). The repetition of dreams and dream elements: A possible clue to a function of dreams. In *The functions of dreaming*. (pp. 293-320). State University of New York Press.
- Domhoff, G. W. (2017). The invasion of the concept snatchers: The origins, distortions, and future of the continuity hypothesis. *Dreaming*, 27(1), 14-39. <https://doi.org/10.1037/drm0000047>

- Donchin, O., Sawaki, L., Madupu, G., Cohen, L. G., & Shadmehr, R. (2002). Mechanisms influencing acquisition and recall of motor memories. *Journal of Neurophysiology*, 88(4), 2114-2123.
- Doyon, J., Bellec, P., Amsel, R., Penhune, V., Monchi, O., Carrier, J., Lehericy, S., & Benali, H. (2009a). Contributions of the basal ganglia and functionally related brain structures to motor learning. *Behavioural Brain Research*, 199(1), 61-75. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.11.012>
- Doyon, J., & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 161-167. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004>
- Doyon, J., Korman, M., Morin, A., Dostie, V., Hadj Tahar, A., Benali, H., Karni, A., Ungerleider, L. G., & Carrier, J. (2009b). Contribution of night and day sleep vs. simple passage of time to the consolidation of motor sequence and visuomotor adaptation learning. *Experimental Brain Research*, 195(1), 15-26. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1748-y>
- Dragoi, G., & Tonegawa, S. (2011). Preplay of future place cell sequences by hippocampal cellular assemblies. *Nature*, 469(7330), 397-401. <https://doi.org/10.1038/nature09633>
- Dresler, M., Koch, S. P., Wehrle, R., Spoormaker, V. I., Holsboer, F., Steiger, A., Samann, P. G., Obrig, H., & Czeisler, M. (2011). Dreamed movement elicits activation in the sensorimotor cortex. *Current Biology*, 21(21), 1833-1837. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.029>
- Dudai, Y. (2012). The restless engram: consolidations never end. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 227-247. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150500>
- Dumay, N., & Gaskell, M. G. (2007). Sleep-associated changes in the mental representation of spoken words. *Psychological Science*, 18(1), 35-39. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.01845.x>
- Dumel, G., Carr, M., Marquis, L. P., Blanchette-Carriere, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Infrequent dream recall associated with low performance but high overnight improvement on mirror-tracing. *Journal of Sleep Research*, 24(4), 372-382. <https://doi.org/10.1111/jsr.12286>
- Dupret, D., O'Neill, J., Pleydell-Bouverie, B., & Csicsvari, J. (2010). The reorganization and reactivation of hippocampal maps predict spatial memory performance. *Nature Neuroscience*, 13(8), 995-1002. <https://doi.org/10.1038/nn.2599>
- Eckert, M. J., McNaughton, B. L., & Tatsuno, M. (2020). Neural ensemble reactivation in rapid eye movement and slow-wave sleep coordinate with muscle activity to promote rapid motor

- skill learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 375(1799), 20190655. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0655>
- Edwards, C. L., Ruby, P. M., Malinowski, J. E., Bennett, P. D., & Blagrove, M. T. (2013). Dreaming and insight. *Frontiers in Psychology*, 4, 979. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00979>
- Ego-Stengel, V., & Wilson, M. A. (2010). Disruption of ripple-associated hippocampal activity during rest impairs spatial learning in the rat. *Hippocampus*, 20(1), 1-10. <https://doi.org/10.1002/hipo.20707>
- Eichenlaub, J. B., Cash, S. S., & Blagrove, M. (2017). Daily life experiences in dreams and sleep-dependent memory consolidation. In *Cognitive Neuroscience of Memory Consolidation* (pp. 161-172). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45066-7_10
- Eichenlaub, J. B., Jarosiewicz, B., Saab, J., Franco, B., Kelemen, J., Halgren, E., Hochberg, L. R., & Cash, S. S. (2020). Replay of learned neural firing sequences during rest in human motor cortex. *Cell Rep*, 31(5), 107581. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.107581>
- Eichenlaub, J. B., van Rijn, E., Gaskell, M. G., Lewis, P. A., Maby, E., Malinowski, J. E., Walker, M. P., Boy, F., & Blagrove, M. (2018). Incorporation of recent waking-life experiences in dreams correlates with frontal theta activity in REM sleep. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 13(6), 637-647. <https://doi.org/10.1093/scan/nsy041>
- Eichenlaub, J. B., van Rijn, E., Phelan, M., Ryder, L., Gaskell, M. G., Lewis, P. A., M, P. W., & Blagrove, M. (2019). The nature of delayed dream incorporation ('dream-lag effect'): Personally significant events persist, but not major daily activities or concerns. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12697. <https://doi.org/10.1111/jsr.12697>
- Ekstrand, B. R. (1967). Effect of sleep on memory. *Journal of Experimental Psychology*, 75(1), 64-72. <https://doi.org/10.1037/h0024907>
- Epstein, R. A., Patai, E. Z., Julian, J. B., & Spiers, H. J. (2017). The cognitive map in humans: spatial navigation and beyond. *Nature Neuroscience*, 20(11), 1504-1513. <https://doi.org/10.1038/nn.4656>
- Erlacher, D., Schädlich, M., Stumbrys, T., & Schredl, M. (2014). Time for actions in lucid dreams: effects of task modality, length, and complexity. *Frontiers in Psychology*, 4(1013). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.01013>
- Erlacher, D., & Schredl, M. (2004). Time required for motor activity in lucid dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 99(3 Pt 2), 1239-1242. <https://doi.org/10.2466/pms.99.3f.1239-1242>
- Erlacher, D., & Schredl, M. (2006). Effect of a motor learning task on REM sleep parameters. *Sleep and Hypnosis*, 8(2), 41-46.

- Erlacher, D., & Schredl, M. (2010). Practicing a motor task in a lucid dream enhances subsequent performance: a pilot study. *Sport Psychologist*, 24, 157-167. <https://doi.org/10.1123/tsp.24.2.157>
- Ertelt, D., Witt, K., Reetz, K., Frank, W., Junghanns, K., Backhaus, J., Tadic, V., Pellicano, A., Born, J., & Binkofski, F. (2012). Skill memory escaping from distraction by sleep—evidence from dual-task performance. *PLoS One*, 7(12), e50983. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050983>
- Eschenko, O., Ramadan, W., Mölle, M., Born, J., & Sara, S. J. (2008). Sustained increase in hippocampal sharp-wave ripple activity during slow-wave sleep after learning. *Learning and Memory*, 15(4), 222-228. <https://doi.org/10.1101/lm.726008>
- Euston, D. R., Tatsuno, M., & McNaughton, B. L. (2007). Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep. *Science*, 318(5853), 1147-1150. <https://doi.org/10.1126/science.1148979>
- Farthouat, J., Gilson, M., & Peigneux, P. (2017). New evidence for the necessity of a silent plastic period during sleep for a memory benefit of targeted memory reactivation. *Sleep Spindles & Cortical Up States*, 1(1), 14-26. <https://doi.org/10.1556/2053.1.2016.002>
- Feige, B., Nanovska, S., Baglioni, C., Bier, B., Cabrera, L., Diemers, S., Quellmalz, M., Siegel, M., Xeni, I., & Szentkiralyi, A. (2018). Insomnia—perchance a dream? Results from a NREM/REM sleep awakening study in good sleepers and patients with insomnia. *Sleep*, 41(5), zsy032. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsy032>
- Feld, G. B., & Born, J. (2017). Sculpting memory during sleep: concurrent consolidation and forgetting. *Current Opinion in Neurobiology*, 44, 20-27. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.02.012>
- Feld, G. B., & Born, J. (2019). Neurochemical mechanisms for memory processing during sleep: basic findings in humans and neuropsychiatric implications. *Neuropsychopharmacology*. <https://doi.org/10.1038/s41386-019-0490-9>
- Fernández-Mendoza, J., Lozano, B., Seijo, F., Santamarta-Liévana, E., Ramos-Platón, M. J., Vela-Bueno, A., & Fernández-González, F. (2009). Evidence of subthalamic PGO-like waves during REM sleep in humans: a deep brain polysomnographic study. *Sleep*, 32(9), 1117-1126. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.9.1117>
- Fernandez, L. M. J., & Luthi, A. (2020). Sleep spindles: mechanisms and functions. *Physiological Reviews*, 100(2), 805-868. <https://doi.org/10.1152/physrev.00042.2018>

- Ficca, G., Lombardo, P., Rossi, L., & Salzarulo, P. (2000). Morning recall of verbal material depends on prior sleep organization. *Behavioural Brain Research*, 112(1), 159-163. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(00\)00177-7](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(00)00177-7)
- Ficca, G., & Salzarulo, P. (2004). What in sleep is for memory. *Sleep Medicine*, 5(3), 225-230. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2004.01.018>
- Filgueiras, A., Quintas Conde, E. F., & Hall, C. R. (2018). The neural basis of kinesthetic and visual imagery in sports: an ALE meta - analysis. *Brain Imaging and Behavior*, 12(5), 1513-1523. <https://doi.org/10.1007/s11682-017-9813-9>
- Firth, H., & Oswald, I. (1975). Eye movements and visually active dreams. *Psychophysiology*, 12(5), 602-606. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1975.tb00054.x>
- Fischer, S., & Born, J. (2009). Anticipated reward enhances offline learning during sleep. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 35(6), 1586-1593. <https://doi.org/10.1037/a0017256>
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., & Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(18), 11987-11991. <https://doi.org/10.1073/pnas.182178199>
- Fischer, S., Nitschke, M. F., Melchert, U. H., Erdmann, C., & Born, J. (2005). Motor memory consolidation in sleep shapes more effective neuronal representations. *Journal of Neuroscience*, 25(49), 11248-11255. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1743-05.2005>
- Fisher, C., Kahn, E., Edwards, A., & Davis, D. (1974a). A psychophysiological study of nightmares and night terrors: I. Physiological aspects of the Stage 4 night terror. *Psychoanalysis & Contemporary Science*, 157(2), 75-98. <https://doi.org/10.1097/00005053-197308000-00001>
- Fisher, C., Kahn, E., Edwards, A., Davis, D. M., & Fine, J. (1974b). A psychophysiological study of nightmares and night terrors: III. Mental content and recall of stage 4 night terrors. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, 158(3), 174-188. <https://doi.org/10.1097/00005053-197403000-00002>
- Fiss, H., Kremer, E., & Litchman, J. (1977). The mnemonic function of dreaming. *Sleep Research*, 6, 122.
- Fogel, S. M., Albouy, G., King, B. R., Lungu, O., Vien, C., Bore, A., Pinsard, B., Benali, H., Carrier, J., & Doyon, J. (2017). Reactivation or transformation? Motor memory consolidation associated with cerebral activation time-locked to sleep spindles. *PLoS One*, 12(4), e0174755. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174755>

- Fogel, S. M., Albouy, G., Vien, C., Popovicci, R., King, B. R., Hoge, R., Jbabdi, S., Benali, H., Karni, A., Maquet, P., Carrier, J., & Doyon, J. (2014). fMRI and sleep correlates of the age-related impairment in motor memory consolidation. *Human Brain Mapping*, 35(8), 3625-3645. <https://doi.org/10.1002/hbm.22426>
- Fogel, S. M., Ray, L. B., Sergeeva, V., De Koninck, J., & Owen, A. M. (2018). A novel approach to dream content analysis reveals links between learning-related dream incorporation and cognitive abilities. *Frontiers in Psychology*, 9, 1398. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01398>
- Fogel, S. M., & Smith, C. (2006). Learning-dependent changes in sleep spindles and Stage 2 sleep. *Journal of Sleep Research*, 15(3), 250-255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2006.00522.x>
- Fogel, S. M., Smith, C., & Cote, K. A. (2007). Dissociable learning-dependent changes in REM and non-REM sleep in declarative and procedural memory systems. *Behavioural Brain Research*, 180(1), 48-61. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.02.037>
- Fogel, S. M., & Smith, C. T. (2011). The function of the sleep spindle: A physiological index of intelligence and a mechanism for sleep-dependent memory consolidation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(5), 1154-1165. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.12.003>
- Fogel, S. M., Smith, C. T., & Beninger, R. J. (2009). Evidence for 2-stage models of sleep and memory: learning-dependent changes in spindles and theta in rats. *Brain Research Bulletin*, 79(6), 445-451. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.03.002>
- Fosse, M. J., Fosse, R., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dreaming and episodic memory: a functional dissociation? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(1), 1-9. <https://doi.org/10.1162/089892903321107774>
- Fosse, R. (2000). REM mentation in narcoleptics and normals: An empirical test of two neurocognitive theories. *Consciousness and Cognition*, 9(4), 488-509. <https://doi.org/10.1006/ccog.2000.0466>
- Fosse, R., Stickgold, R., & Hobson, J. A. (2004). Thinking and hallucinating: reciprocal changes in sleep. *Psychophysiology*, 41(2), 298-305. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2003.00146.x>
- Foulkes, D. (1962). Dream reports from different stages of sleep. *The Journal of Abnormal and Social Psychology*, 65(1), 14-25. <https://doi.org/10.1037/h0040431>
- Foulkes, D. (1966). *The psychology of sleep*. Charles Scribner's Sons.

- Foulkes, D., Bradley, L., Cavallero, C., & Hollifield, M. (1989). Processing of memories and knowledge in REM and NREM dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 68(2), 365-366. <https://doi.org/10.2466/pms.1989.68.2.365>
- Foulkes, D., & Rechtschaffen, A. (1964). Presleep determinants of dream content: Effects of two films. *Perceptual and Motor Skills*, 19(3), 983-1005. <https://doi.org/10.2466/pms.1964.19.3.983>
- Foulkes, D., & Schmidt, M. (1983). Temporal Sequence and Unit Composition in Dream Reports from Different Stages of Sleep. *Sleep*, 6(3), 265-280. <https://doi.org/10.1093/sleep/6.3.265>
- Fox, K. C. R., Nijeboer, S., Solomonova, E., Domhoff, G. W., & Christoff, K. (2013). Dreaming as mind wandering: evidence from functional neuroimaging and first-person content reports. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 412. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00412>
- Frankland, P. W., & Bontempi, B. (2005). The organization of recent and remote memories. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 119-130. <https://doi.org/10.1038/nrn1607>
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., & Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*. <https://doi.org/10.1111/sms.13799>
- French, T. M. (1952). *The integration of behavior: Vol. 1. Basic postulates*. University of Chicago Press.
- Freud, S. (1900/1958). *The interpretation of dreams* (J. Strachey, Ed. & Trans. Vol. IV-V). The Hogarth Press Limited (Original work published 1900).
- Fuentemilla, L., Miro, J., Ripolles, P., Vila-Ballo, A., Juncadella, M., Castaner, S., Salord, N., Monasterio, C., Falip, M., & Rodriguez-Fornells, A. (2013). Hippocampus-dependent strengthening of targeted memories via reactivation during sleep in humans. *Current Biology*, 23(18), 1769-1775. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.006>
- Funk, C. M., Honjoh, S., Rodriguez, A. V., Cirelli, C., & Tononi, G. (2016). Local slow waves in superficial layers of primary cortical areas during REM sleep. *Current Biology*, 26(3), 396-403. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.11.062>
- Gackenbach, J. (2006). Video game play and lucid dreams: Implications for the development of consciousness. *Dreaming*, 16, 96-110. <https://doi.org/10.1037/1053-0797.16.2.96>
- Gackenbach, J., Rosie, M., Bown, J., & Sample, T. (2011). Dream incorporation of video-game play as a function of interactivity and fidelity. *Dreaming*, 21(1), 32-50. <https://doi.org/10.1037/a0022868>
- Gais, S., Albouy, G., Boly, M., Dang-Vu, T. T., Darsaud, A., Desseilles, M., Rauchs, G., Schabus, M., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Maquet, P., & Peigneux, P. (2007). Sleep transforms

- the cerebral trace of declarative memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(47), 18778-18783. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705454104>
- Gais, S., & Born, J. (2004). Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(7), 2140-2144. <https://doi.org/10.1073/pnas.0305404101>
- Gais, S., Lucas, B., & Born, J. (2006). Sleep after learning aids memory recall. *Learning and Memory*, 13(3), 259-262. <https://doi.org/10.1101/lm.132106>
- Gais, S., Mölle, M., Helms, K., & Born, J. (2002). Learning-dependent increases in sleep spindle density. *Journal of Neuroscience*, 22(15), 6830-6834. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.22-15-06830.2002>
- Gais, S., Plihal, W., Wagner, U., & Born, J. (2000). Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1335-1339. <https://doi.org/10.1038/81881>
- Gall, D., Roth, D., Stauffert, J. P., Zarges, J., & Latoschik, M. E. (2021). Embodiment in virtual reality intensifies emotional responses to virtual stimuli. *Frontiers in Psychology*, 12, 674179. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.674179>
- Garfield, P. (1974). *Creative dreaming: Plan and control your dreams to develop creativity, overcome fears, solve problems, and create a better self*. Fireside
- Gaskell, M. G., & Dumay, N. (2003). Lexical competition and the acquisition of novel words. *Cognition*, 89(2), 105-132. [https://doi.org/10.1016/s0010-0277\(03\)00070-2](https://doi.org/10.1016/s0010-0277(03)00070-2)
- Genzel, L., Kiefer, T., Renner, L., Wehrle, R., Kluge, M., Grözing, M., Steiger, A., & Dresler, M. (2012a). Sex and modulatory menstrual cycle effects on sleep related memory consolidation. *Psychoneuroendocrinology*, 37(7), 987-998. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2011.11.006>
- Genzel, L., Quack, A., Jäger, E., Konrad, B., Steiger, A., & Dresler, M. (2012b). Complex motor sequence skills profit from sleep. *Neuropsychobiology*, 66(4), 237-243. <https://doi.org/10.1159/000341878>
- Germain, A., & Nielsen, T. A. (2001). EEG power associated with early sleep onset images differing in sensory content. *Sleep Research Online*, 4(3), 83-90.
- Geva-Sagiv, M., & Nir, Y. (2019). Local sleep oscillations: Implications for memory consolidation. *Frontiers in Neuroscience*, 13, 813. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00813>
- Ghandour, K., Ohkawa, N., Fung, C. C. A., Asai, H., Saitoh, Y., Takekawa, T., Okubo-Suzuki, R., Soya, S., Nishizono, H., Matsuo, M., Osanai, M., Sato, M., Ohkura, M., Nakai, J., Hayashi, Y., Sakurai, T., Kitamura, T., Fukai, T., & Inokuchi, K. (2019). Orchestrated ensemble

- activities constitute a hippocampal memory engram. *Nature Communications*, 10(1), 2637. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10683-2>
- Gilboa, A., Winocur, G., Grady, C. L., Hevenor, S. J., & Moscovitch, M. (2004). Remembering our past: functional neuroanatomy of recollection of recent and very remote personal events. *Cerebral Cortex*, 14(11), 1214-1225. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh082>
- Girardeau, G., Benchenane, K., Wiener, S. I., Buzsáki, G., & Zugaro, M. B. (2009). Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory. *Nature Neuroscience*, 12(10), 1222-1223. <https://doi.org/10.1038/nn.2384>
- Girardeau, G., Inema, I., & Buzsaki, G. (2017). Reactivations of emotional memory in the hippocampus-amygdala system during sleep. *Nature Neuroscience*, 20(11), 1634-1642. <https://doi.org/10.1038/nn.4637>
- Giri, B., Miyawaki, H., Mizuseki, K., Cheng, S., & Diba, K. (2019). Hippocampal reactivation extends for several hours following novel experience. *Journal of Neuroscience*, 39(5), 866-875. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1950-18.2018>
- Giuditta, A., Ambrosini, M. V., Montagnese, P., Mandile, P., Cotugno, M., Grassi Zucconi, G., & Vescia, S. (1995). The sequential hypothesis of the function of sleep. *Behavioural Brain Research*, 69(1-2), 157-166. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(95\)00012-i](https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00012-i)
- Glaubman, H., & Lewin, I. (1977). REM and dreaming. *Perceptual and Motor Skills*, 44(3), 929-930. <https://doi.org/10.2466/pms.1977.44.3.929>
- Goblot, E. (1897). Le souvenir du rêve. *Revue Philosophique de la France et de l'Étranger*, 42, 288-290.
- Goffredina, S., Pizzamiglio, G., McCormick, C., Clark, I. A., De, F. S., Miller, T. D., Edgin, J. O., Rosenthal, C. R., & Maguire, E. A. (2020). Dreaming with hippocampal damage. *Elife*, 9. <https://doi.org/10.7554/eLife.56211>
- Goldstein, A. N., & Walker, M. P. (2014). The role of sleep in emotional brain function. *Annual Review of Clinical Psychology*, 10, 679-708. <https://doi.org/10.1146/annurev-clinpsy-032813-153716>
- Gomperts, S. N., Kloosterman, F., & Wilson, M. A. (2015). VTA neurons coordinate with the hippocampal reactivation of spatial experience. *Elife*, 4, e05360. <https://doi.org/10.7554/eLife.05360>
- Goodenough, D. R., Witkin, H. A., Koulack, D., & Cohen, H. (1975). The effects of stress films on dream affect and on respiration and eye-movement activity during rapid-eye-movement sleep. *Psychophysiology*, 12(3), 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1975.tb01298.x>

- Gott, J. A., Liley, D. T. J., & Hobson, J. A. (2017). Towards a functional understanding of PGO waves. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00089>
- Green, C. (1968). *Lucid dreams* (1 ed., Vol. 1). Institute of Psychophysical Research.
- Grenier, J., Cappeliez, P., St-Onge, M., Vachon, J., Vinette, S., Roussy, F., Mercier, P., Lortie-Lussier, M., & De Koninck, J. (2005). Temporal references in dreams and autobiographical memory. *Memory and Cognition*, 33(2), 280-288. <https://doi.org/10.3758/BF03195317>
- Griffith, R. M., Miyagi, O., & Tago, A. (1958). The universality of typical dreams: Japanese vs. Americans. *American Anthropologist*, 60(6), 1173-1179. <https://doi.org/10.1525/aa.1958.60.6.02a00110>
- Grimaldi, D., Papalambros, N. A., Zee, P. C., & Malkani, R. G. (2020). Neurostimulation techniques to enhance sleep and improve cognition in aging. *Neurobiology of Disease*, 141, 104865. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2020.104865>
- Groch, S., Schreiner, T., Rasch, B., Huber, R., & Wilhelm, I. (2017). Prior knowledge is essential for the beneficial effect of targeted memory reactivation during sleep. *Scientific Reports*, 7, 39763. <https://doi.org/10.1038/srep39763>
- Groch, S., Wilhelm, I., Diekelmann, S., & Born, J. (2013). The role of REM sleep in the processing of emotional memories: evidence from behavior and event-related potentials. *Neurobiology of Learning and Memory*, 99, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.10.006>
- Groch, S., Zinke, K., Wilhelm, I., & Born, J. (2015). Dissociating the contributions of slow-wave sleep and rapid eye movement sleep to emotional item and source memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 122-130. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.08.013>
- Grosmark, A. D., Mizuseki, K., Pastalkova, E., Diba, K., & Buzsáki, G. (2012). REM sleep reorganizes hippocampal excitability. *Neuron*, 75(6), 1001-1007. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.015>
- Gross, M. E., Smith, A. P., Graveline, Y. M., Beaty, R. E., Schooler, J. W., & Seli, P. (2021). Comparing the phenomenological qualities of stimulus-independent thought, stimulus-dependent thought and dreams using experience sampling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 376(1817), 20190694. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0694>
- Guérolé, F., & Nicolas, A. (2010). Le rêve est un état hypnique de la conscience : pour en finir avec l'hypothèse de Goblots et ses avatars contemporains. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, 40(4), 193-199. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2010.04.001>

- Guerrien, A., Dujardin, K., Mandal, O., Sockeel, P., & Leconte, P. (1989). Enhancement of memory by auditory stimulation during postlearning REM sleep in humans. *Physiology and Behavior*, 45(5), 947-950. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90219-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90219-9)
- Gulati, T., Ramanathan, D. S., Wong, C. C., & Ganguly, K. (2014). Reactivation of emergent task-related ensembles during slow-wave sleep after neuroprosthetic learning. *Nature Neuroscience*, 17(8), 1107-1113. <https://doi.org/10.1038/nn.3759>
- Gupta, A. S., van der Meer, M. A. A., Touretzky, D. S., & Redish, A. D. (2010). Hippocampal replay is not a simple function of experience. *Neuron*, 65(5), 695-705. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.01.034>
- Haar Horowitz, A., Cunningham, T. J., Maes, P., & Stickgold, R. (2020). Dormio: A targeted dream incubation device. *Consciousness and Cognition*, 83, 102938. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.102938>
- Halász, P. (2005). K-complex, a reactive EEG graphoelement of NREM sleep: an old chap in a new garment. *Sleep Medicine Reviews*, 9(5), 391-412. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2005.04.003>
- Hall, C. S., & Nordby, V. J. (1972). *The individual and his dreams*. New American Library.
- Hall, C. S., & Van de Castle, R. L. (1966). *The content analysis of dreams*. Appleton-Century-Crofts.
- Harding, E. C., Franks, N. P., & Wisden, W. (2020). Sleep and thermoregulation. *Current Opinion in Physiology*, 15, 7-13. <https://doi.org/10.1016/j.cophys.2019.11.008>
- Harrison, Y., & Horne, J. A. (2000). The impact of sleep deprivation on decision making: a review. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 6(3), 236. <https://doi.org/10.1037//1076-898x.6.3.236>.
- Hars, B., & Hennevin, E. (1987). Impairment of learning by cueing during postlearning slow-wave sleep in rats. *Neuroscience Letters*, 79(3), 290-294. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(87\)90446-0](https://doi.org/10.1016/0304-3940(87)90446-0)
- Hars, B., Hennevin, E., & Pasques, P. (1985). Improvement of learning by cueing during postlearning paradoxical sleep. *Behavioural Brain Research*, 18(3), 241-250. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(85\)90032-4](https://doi.org/10.1016/0166-4328(85)90032-4)
- Hartmann, E. (2000). We do not dream of the 3 R's: Implications for the nature of dreaming mentation. *Dreaming*, 10(2), 103-110. <https://doi.org/10.1023/A:1009400805830>
- Hartmann, E. (2007). The nature and functions of dreaming. In D. Barrett & P. McNamara (Eds.), *The new science of dreaming: Content, recall and personality correlates* (pp. 171-192). Praeger Publishers/Greenwood Publishing Group.

- Hartmann, E. (2010). The dream always makes new connections: the dream is a creation, not a replay. *Sleep Medicine Clinics*, 5(2), 241-248. <https://doi.org/10.1016/j.jsmc.2010.01.009>
- Hasselmo, M. E. (1999). Neuromodulation: acetylcholine and memory consolidation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(9), 351-359. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(99\)01365-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01365-0)
- Hauner, K. K., Howard, J. D., Zelano, C., & Gottfried, J. A. (2013). Stimulus-specific enhancement of fear extinction during slow-wave sleep. *Nature Neuroscience*, 16(11), 1553-1555. <https://doi.org/10.1038/nn.3527>
- He, J., Sun, H. Q., Li, S. X., Zhang, W. H., Shi, J., Ai, S. Z., Li, Y., Li, X. J., Tang, X. D., & Lu, L. (2015). Effect of conditioned stimulus exposure during slow wave sleep on fear memory extinction in humans. *Sleep*, 38(3), 423-431. <https://doi.org/10.5665/sleep.4502>
- Helfrich, R. F., Lendner, J. D., Mander, B. A., Guillen, H., Paff, M., Mnatsakanyan, L., Vadera, S., Walker, M. P., Lin, J. J., & Knight, R. T. (2019). Bidirectional prefrontal-hippocampal dynamics organize information transfer during sleep in humans. *Nature Communications*, 10(1), 3572. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11444-x>
- Hobson, J. A., & McCarley, R. W. (1977). The brain as a dream state generator: an activation-synthesis hypothesis of the dream process. *American Journal of Psychiatry*, 134(12), 1335-1348. <https://doi.org/10.1176/ajp.134.12.1335>
- Hobson, J. A., Pace-Schott, E. F., & Stickgold, R. (2000). Dreaming and the brain: toward a cognitive neuroscience of conscious states. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 793-842; 904-1121. <https://doi.org/10.1017/s0140525x00003976>.
- Hoedlmoser, K., Birklbauer, J., Schabus, M., Eibenberger, P., Rigler, S., & Mueller, E. (2015). The impact of diurnal sleep on the consolidation of a complex gross motor adaptation task. *Journal of Sleep Research*, 24(1), 100-109. <https://doi.org/10.1111/jsr.12207>
- Hoel, E. (2021). The overfitted brain: Dreams evolved to assist generalization. *Patterns*, 2(5), 100244. <https://doi.org/10.1016/j.patter.2021.100244>
- Hoelscher, T. J., Klinger, E., & G. Barta, S. (1981). Incorporation of concern and nonconcern-related stimuli into dream content. *Journal of Abnormal Psychology*, 90(1), 88-91. <https://doi.org/10.1037/0021-843X.90.1.88>
- Hoffman, K. L., & McNaughton, B. L. (2002). Coordinated reactivation of distributed memory traces in primate neocortex. *Science*, 297(5589), 2070-2073. <https://doi.org/10.1126/science.1073538>
- Horowitz, A. H., Esfahany, K., Gálvez, T. V., Maes, P., & Stickgold, R. (2022). Targeted dreaming increases waking creativity. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4088893>

- Horton, C. L., & Malinowski, J. E. (2015). Autobiographical memory and hyperassociativity in the dreaming brain: implications for memory consolidation in sleep. *Frontiers in Psychology*, 6, 874. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00874>
- Hu, X., Antony, J. W., Creery, J. D., Vargas, I. M., Bodenhausen, G. V., & Paller, K. A. (2015). Cognitive neuroscience. Unlearning implicit social biases during sleep. *Science*, 348(6238), 1013-1015. <https://doi.org/10.1126/science.aaa3841>
- Hu, X., Cheng, L. Y., Chiu, M. H., & Paller, K. A. (2020). Promoting memory consolidation during sleep: A meta-analysis of targeted memory reactivation. *Psychological Bulletin*, 146(3), 218-244. <https://doi.org/10.1037/bul0000223>
- Huber, R., Esser, S. K., Ferrarelli, F., Massimini, M., Peterson, M. J., & Tononi, G. (2007). TMS-induced cortical potentiation during wakefulness locally increases slow wave activity during sleep. *PLoS One*, 2(3), e276. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000276>
- Huber, R., Felice Ghilardi, M., Massimini, M., & Tononi, G. (2004). Local sleep and learning. *Nature*, 430(6995), 78-81. <https://doi.org/10.1038/nature02663>
- Hutchison, I. C., Pezzoli, S., Tsimpanouli, M. E., Abdellahi, M. E. A., & Lewis, P. A. (2021). Targeted memory reactivation in REM but not SWS selectively reduces arousal responses. *Communications Biology*, 4(1), 404. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01854-3>
- Hutchison, I. C., & Rathore, S. (2015). The role of REM sleep theta activity in emotional memory. *Frontiers in Psychology*, 6, 1439. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01439>
- Hwaun, E., & Colgin, L. L. (2019). CA3 place cells that represent a novel waking experience are preferentially reactivated during sharp wave-ripples in subsequent sleep. *Hippocampus*. <https://doi.org/10.1002/hipo.23090>
- Iani, F. (2019). Embodied memories: Reviewing the role of the body in memory processes. *Psychonomic Bulletin & Review*, 26(6), 1747-1766. <https://doi.org/10.3758/s13423-019-01674-x>
- Ilias, I., Economou, N.-T., Lekkou, A., Romigi, A., & Koukkou, E. (2019). Dream recall and content versus the menstrual cycle: A cross-sectional study in healthy women. *Medical Sciences*, 7(7), 81. <https://doi.org/10.3390/medsci7070081>
- Inayat, S., Nazariahangarkolae, M., Singh, S., McNaughton, B. L., Whishaw, I. Q., & Mohajerani, M. H. (2019). Low acetylcholine during early sleep is important for motor memory consolidation. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsz297>
- Jacobs, L., Feldman, M., & Bender, M. B. (1972). Are the eye movements of dreaming sleep related to the visual images of the dreams? *Psychophysiology*, 9(4), 393-401. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1972.tb01786.x>

- Jadhav, S. P., & Frank, L. M. (2009). Reactivating memories for consolidation. *Neuron*, 62(6), 745-746. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.06.002>
- Javadi, A. H., Walsh, V., & Lewis, P. A. (2011). Offline consolidation of procedural skill learning is enhanced by negative emotional content. *Experimental Brain Research*, 208(4), 507-517. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2497-7>
- Jebara, N., Orriols, E., Zaoui, M., Berthoz, A., & Piolino, P. (2014). Effects of enactment in episodic memory: a pilot virtual reality study with young and elderly adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 6, 338. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00338>
- Jegou, A., Schabus, M., Gosseries, O., Dahmen, B., Albouy, G., Desseilles, M., Sterpenich, V., Phillips, C., Maquet, P., Grova, C., & Dang-Vu, T. T. (2019). Cortical reactivations during sleep spindles following declarative learning. *Neuroimage*. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.03.051>
- Jenkins, J. G., & Dallenbach, K. M. (1924). Obliviscence during sleep and waking. *The American Journal of Psychology*, 35(4), 605-612. <https://doi.org/10.2307/1414040>
- Ji, D., & Wilson, M. A. (2007). Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep. *Nature Neuroscience*, 10(1), 100-107. <https://doi.org/10.1038/nn1825>
- Jiang, X., Shamie, I., K. Doyle, W., Friedman, D., Dugan, P., Devinsky, O., Eskandar, E., Cash, S. S., Thesen, T., & Halgren, E. (2017). Replay of large-scale spatio-temporal patterns from waking during subsequent NREM sleep in human cortex. *Scientific Reports*, 7(1), 17380. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17469-w>
- Jiaxi, W., Xiaoling, F., & Shen, H. (2021). Evidence for preferentially dreaming of waking-life experiences that are relevant to one's life story. *Dreaming*, 31, 262-271. <https://doi.org/10.1037/drm0000181>
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., Verceles, A. C., & Westlake, K. P. (2019). Use of targeted memory reactivation enhances skill performance during a nap and enhances declarative memory during wake in healthy young adults. *Journal of Sleep Research*. <https://doi.org/10.1111/jsr.12832>
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., Verceles, A. C., & Westlake, K. P. (2020). Sensorimotor performance is improved by targeted memory reactivation during a daytime nap in healthy older adults. *Neuroscience Letters*, 134973. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.neulet.2020.134973>
- Johnson, B. P., Scharf, S. M., Verceles, A. C., & Westlake, K. P. (2021). Enhancing motor learning in people with stroke via memory reactivation during sleep. *Rehabilitation Psychology*. <https://doi.org/10.1037/rep0000401>

- Johnson, B. P., Scharf, S. M., & Westlake, K. P. (2018). Targeted memory reactivation during sleep, but not wake, enhances sensorimotor skill performance: A pilot study. *Journal of Motor Behavior*, 50(2), 202-209. <https://doi.org/10.1080/00222895.2017.1327411>
- Josselyn, S. A., Köhler, S., & Frankland, P. W. (2015). Finding the engram. *Nature Reviews Neuroscience*, 16(9), 521-534. <https://doi.org/10.1038/nrn4000>
- Jouvet, M. (1962). Recherches sur les structures nerveuses et les mecanismes responsables des differentes phases du sommeil physiologique. *Archives Italiennes de Biologie*, 100, 125-206. <https://doi.org/10.4449/aib.v100i2.1761>
- Jouvet, M. (1979a). Memories and "split brain" during dream. 2525 memories of dream. *La Revue du praticien*, 29(1), 27-32.
- Jouvet, M. (1979b). What does a cat dream about? *Trends in Neurosciences*, 2, 280-282. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(79\)90110-3](https://doi.org/10.1016/0166-2236(79)90110-3)
- Kaestner, E. J., Wixted, J. T., & Mednick, S. C. (2013). Pharmacologically increasing sleep spindles enhances recognition for negative and high-arousal memories. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(10), 1597-1610. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00433
- Karamians, R., Proffitt, R., Kline, D., & Gauthier, L. V. (2019). Effectiveness of virtual reality- and gaming-based interventions for upper extremity rehabilitation poststroke: a meta-analysis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2019.10.195>
- Karashima, A., Nakamura, K., Horiuchi, M., Nakao, M., Katayama, N., & Yamamoto, M. (2002). Elicited ponto-geniculo-occipital waves by auditory stimuli are synchronized with hippocampal theta-waves. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, 56(3), 343-344. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1819.2002.01019.x>
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1998). The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 861-868. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.861>
- Karni, A., Tanne, D., Rubenstein, B. S., Askenasy, J. J., & Sagi, D. (1994). Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, 265(5172), 679-682. <https://doi.org/10.1126/science.8036518>
- Kempler, L., & Richmond, J. L. (2012). Effect of sleep on gross motor memory. *Memory*, 20(8), 907-914. <https://doi.org/10.1080/09658211.2012.711837>

- Khalsa, S. B. S., Conroy, D. A., Duffy, J. F., Czeisler, C. A., & Dijk, D. J. (2002). Sleep-and circadian-dependent modulation of REM density. *Journal of Sleep Research*, 11(1), 53-59. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2869.2002.00276.x>
- King, B. R., Hoedlmoser, K., Hirschauer, F., Dolfen, N., & Albouy, G. (2017). Sleeping on the motor engram: The multifaceted nature of sleep-related motor memory consolidation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 80, 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.04.026>
- Kisker, J., Gruber, T., & Schöne, B. (2019). Experiences in virtual reality entail different processes of retrieval as opposed to conventional laboratory settings: A study on human memory. *Current Psychology*, 40, 3190–3197. <https://doi.org/10.1007/s12144-019-00257-2>
- Klein, S. B. (2016). Autonoetic consciousness: Reconsidering the role of episodic memory in future-oriented self-projection. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 69(2), 381-401. <https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1007150>
- Klepel, F., & Schredl, M. (2019). Correlation of task-related dream content with memory performance of a film task – A pilot study. *International Journal of Dream Research*, 12(1), 112-118. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2019.1.59320>
- Klinzing, J. G., Molle, M., Weber, F., Supp, G., Hipp, J. F., Engel, A. K., & Born, J. (2016). Spindle activity phase-locked to sleep slow oscillations. *Neuroimage*, 134, 607-616. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.04.031>
- Klinzing, J. G., Niethard, N., & Born, J. (2019). Mechanisms of systems memory consolidation during sleep. *Nature Neuroscience*. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0467-3>
- Knoblauch, V., Martens, W., Wirz-Justice, A., Kräuchi, K., & Cajochen, C. (2003). Regional differences in the circadian modulation of human sleep spindle characteristics. *European Journal of Neuroscience*, 18(1), 155-163. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02729.x>
- Knutson, K. L., Spiegel, K., Penev, P., & Van Cauter, E. (2007). The metabolic consequences of sleep deprivation. *Sleep Medicine Reviews*, 11(3), 163-178. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.01.002>
- Kohsaka, M., Fukuda, N., Honma, K., Honma, S., & Morita, N. (1992). Seasonality in human sleep. *Experientia*, 48(3), 231-233. <https://doi.org/10.1007/BF01930461>
- Koopman, A. C. M., Abdellahi, M. E. A., Belal, S., Rakowska, M., Metcalf, A., Sledziowska, M., Hunter, T., & Lewis, P. (2020). Targeted memory reactivation of a serial reaction time task in SWS, but not REM, preferentially benefits the non-dominant hand. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.11.17.381913>

- Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y., & Karni, A. (2007). Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation. *Nature Neuroscience*, *10*(9), 1206-1213. <https://doi.org/10.1038/nn1959>
- Koroma, M., Lacaux, C., Andrillon, T., Legendre, G., Léger, D., & Kouider, S. (2020). Sleepers selectively suppress informative inputs during rapid eye movements. *Current Biology*, *30*(12), 2411-2417.e2413. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.04.047>
- Köyağasıoğlu, O., Özgürbüz, C., Bediz, C., Güdücü, Ç., Aydınöğlu, R., & Akşit, T. (2022). The effects of virtual reality nonphysical mental training on balance skills and functional near-infrared spectroscopy activity in healthy adults. *Journal of Sport Rehabilitation*, 1-14. <https://doi.org/10.1123/jsr.2021-0197>
- Krakov, B., Tandberg, D., Barey, M., & Scriggins, L. (1995). Nightmares and sleep disturbance in sexually assaulted women. *Dreaming*, *5*(3), 199. <https://doi.org/10.1037/h0094435>
- Krakov, B., & Zadra, A. (2006). Clinical management of chronic nightmares: imagery rehearsal therapy. *Behavioral Sleep Medicine*, *4*(1), 45-70. https://doi.org/10.1207/s15402010bsm0401_4
- Kramer, M., Whitman, R. M., Baldrige, B. J., & Lansky, L. M. (1964). Patterns of dreaming: The interrelationship of the dreams of a night. *Journal of Nervous and Mental Disease*, *139*(5), 426-439. <https://doi.org/10.1097/00005053-196411000-00003>
- Kudrimoti, H. S., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1999). Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics. *Journal of Neuroscience*, *19*(10), 4090-4101. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-10-04090.1999>
- Kurby, C. A., & Zacks, J. M. (2008). Segmentation in the perception and memory of events. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(2), 72-79. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.11.004>
- Kuriyama, K., Stickgold, R., & Walker, M. P. (2004). Sleep-dependent learning and motor-skill complexity. *Learning and Memory*, *11*(6), 705-713. <https://doi.org/10.1101/lm.76304>
- Kussé, C., Shaffii-Le Bourdieu, A., Schrouff, J., Matarazzo, L., & Maquet, P. (2012). Experience-dependent induction of hypnagogic images during daytime naps: a combined behavioural and EEG study. *Journal of Sleep Research*, *21*(1), 10-20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2011.00939.x>
- Kvint, S., Bassiri, B., Pruski, A., Nia, J., Nemet, I., Lopresti, M., Perfetti, B., Moissello, C., Tononi, G., & Ghilardi, M. F. (2011). Acquisition and retention of motor sequences: the effects of time of the day and sleep. *Archives Italiennes de Biologie*, *149*(3), 303-312. <https://doi.org/10.4449/aib.v149i3.1244>

- LaBerge, S. (1990). Lucid dreaming: Psychophysiological studies of consciousness during REM sleep. In *Sleep and cognition*. (pp. 109-126). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/10499-008>
- LaBerge, S. (2015). Lucid dreaming: Metaconsciousness during paradoxical sleep. In *Dream research: Contributions to clinical practice*. (pp. 198-214). Routledge/Taylor & Francis Group.
- LaBerge, S., LaMarca, K., & Baird, B. (2018). Pre-sleep treatment with galantamine stimulates lucid dreaming: A double-blind, placebo-controlled, crossover study. *PLoS One*, 13(8), e0201246. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201246>
- Lacaux, C., Andrillon, T., Bastoul, C., Idir, Y., Fonteix-Galet, A., Arnulf, I., & Oudiette, D. (2021). Sleep onset is a creative sweet spot. *Science Advances*, 7(50), eabj5866. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj5866>
- Lahl, O., Wispel, C., Willigens, B., & Pietrowsky, R. (2008). An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance. *Journal of Sleep Research*, 17(1), 3-10. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2008.00622.x>
- Landmann, N., Kuhn, M., Piosczyk, H., Feige, B., Baglioni, C., Spiegelhalder, K., Frase, L., Riemann, D., Sterr, A., & Nissen, C. (2014). The reorganisation of memory during sleep. *Sleep Medicine Reviews*, 18(6), 531-541. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2014.03.005>
- Landry, S., Anderson, C., & Conduit, R. (2016). The effects of sleep, wake activity and time-on-task on offline motor sequence learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 127, 56-63. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.11.009>
- Lansink, C. S., Goltstein, P. M., Lankelma, J. V., McNaughton, B. L., & Pennartz, C. M. A. (2009). Hippocampus leads ventral striatum in replay of place-reward information. *PLoS Biology*, 7(8), e1000173. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000173>
- Latchoumane, C. V., Ngo, H. V., Born, J., & Shin, H. S. (2017). Thalamic spindles promote memory formation during sleep through triple phase-locking of cortical, thalamic, and hippocampal rhythms. *Neuron*, 95(2), 424-435.e426. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.06.025>
- Lauer, C., Riemann, D., Lund, R., & Berger, M. (1987). Shortened REM latency: consequence of psychological strain? *Psychophysiology*, 24(3), 263-271. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1987.tb00293.x>
- Laureys, S., Peigneux, P., Phillips, C., Fuchs, S., Degueldre, C., Aerts, J., Del Fiore, G., Petiau, C., Luxen, A., van der Linden, M., Cleeremans, A., Smith, C., & Maquet, P. (2001). Experience-dependent changes in cerebral functional connectivity during human rapid eye

- movement sleep. *Neuroscience*, 105(3), 521-525. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(01\)00269-x](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(01)00269-x)
- Laventure, S., Fogel, S. M., Lungu, O., Albouy, G., Sevigny-Dupont, P., Vien, C., Sayour, C., Carrier, J., Benali, H., & Doyon, J. (2016). NREM2 and sleep spindles are instrumental to the consolidation of motor sequence memories. *PLoS Biology*, 14(3), e1002429. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002429>
- Laventure, S., Pinsard, B., Lungu, O., Carrier, J., Fogel, S. M., Benali, H., Lina, J. M., Boutin, A., & Doyon, J. (2018). Beyond spindles: interactions between sleep spindles and boundary frequencies during cued reactivation of motor memory representations. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsy142>
- Leblanc, H., & Ramirez, S. (2020). Linking social cognition to learning and memory. *The Journal of Neuroscience*, 40(46), 8782-8798. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1280-20.2020>
- Lee, A. K., & Wilson, M. A. (2002). Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. *Neuron*, 36(6), 1183-1194. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)01096-6](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)01096-6)
- Lee, M. L., Swanson, B. E., & de la Iglesia, H. O. (2009). Circadian timing of REM sleep is coupled to an oscillator within the dorsomedial suprachiasmatic nucleus. *Current Biology*, 19(10), 848-852. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.051>
- Lemyre, A., Bastien, C., & Vallières, A. (2022). The feeling priming theory (FPT) of dreaming. *Dreaming*. <https://doi.org/10.1037/drm0000202>
- Lemyre, A., Légaré-Bergeron, L., Landry, R. B., Garon, D., & Vallières, A. (2020). High-level control in lucid dreams. *Imagination, Cognition and Personality*, 40(1), 20-42. <https://doi.org/10.1177/027623662090954>
- Lenggenhager, B., Lopez, C., Metzinger, T., & Windt, J. M. (2015). Vestibular contributions to the sense of body, self, and others. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8, 31. <https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00031>
- Lerner, B. (1967). Dream function reconsidered. *Journal of Abnormal Psychology*, 72, 85-100. <https://doi.org/10.1037/h0024328>
- Leslie, K., & Ogilvie, R. (1996). Vestibular dreams: The effect of rocking on dream mentation. *Dreaming*, 6(1), 1-16. <https://doi.org/10.1037/h0094442>
- Levin, R., & Nielsen, T. (2009). Nightmares, bad dreams, and emotion dysregulation: A review and new neurocognitive model of dreaming. *Current Directions in Psychological Science*, 18(2), 84-88. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8721.2009.01614.x>

- Levin, R., & Nielsen, T. A. (2007). Disturbed dreaming, posttraumatic stress disorder, and affect distress: A review and neurocognitive model. *Psychological Bulletin*, 133, 482-528. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.133.3.482>
- Lewis, P. A., Couch, T. J., & Walker, M. P. (2011). Keeping time in your sleep: Overnight consolidation of temporal rhythm. *Neuropsychologia*, 49(1), 115-123. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.10.025>
- Lewis, P. A., & Durrant, S. J. (2011). Overlapping memory replay during sleep builds cognitive schemata. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(8), 343-351. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.06.004>
- Lewis, P. A., Knoblich, G., & Poe, G. R. (2018). How memory replay in sleep boosts creative problem-solving. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(6), 491-503. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.03.009>
- Li, W., Ma, L., Yang, G., & Gan, W. B. (2017). REM sleep selectively prunes and maintains new synapses in development and learning. *Nature Neuroscience*, 20(3), 427-437. <https://doi.org/10.1038/nn.4479>
- Lim, A. S., Lozano, A. M., Moro, E., Hamani, C., Hutchison, W. D., Dostrovsky, J. O., Lang, A. E., Wennberg, R. A., & Murray, B. J. (2007). Characterization of REM-sleep associated ponto-geniculo-occipital waves in the human pons. *Sleep*, 30(7), 823-827. <https://doi.org/10.1093/sleep/30.7.823>
- Lim, J. A., & Dinges, D. F. (2008). Sleep deprivation and vigilant attention. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129(1), 305-322. <https://doi.org/10.1196/annals.1417.002>
- Llewellyn, S. (2013). Such stuff as dreams are made on? Elaborative encoding, the ancient art of memory, and the hippocampus. *Behavioral and Brain Sciences*, 36(6), 589-607. <https://doi.org/10.1017/s0140525x12003135>
- Lopez, N. D., Monge Pereira, E., Centeno, E. J., & Miangolarra Page, J. C. (2019). Motor imagery as a complementary technique for functional recovery after stroke: a systematic review. *Topics in Stroke Rehabilitation*, 26(8), 576-587. <https://doi.org/10.1080/10749357.2019.1640000>
- Louie, K., & Wilson, M. A. (2001). Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep. *Neuron*, 29(1), 145-156. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(01\)00186-6](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(01)00186-6)
- Lustenberger, C., Boyle, M. R., Alagapan, S., Mellin, J. M., Vaughn, B. V., & Fröhlich, F. (2016). Feedback-controlled transcranial alternating current stimulation reveals a functional role of

- sleep spindles in motor memory consolidation. *Current Biology*, 26(16), 2127-2136. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.044>
- Luthi, A. (2014). Sleep spindles: where they come from, what they do. *Neuroscientist*, 20(3), 243-256. <https://doi.org/10.1177/1073858413500854>
- Lutz, N. D., Wolf, I., Hubner, S., Born, J., & Rauss, K. (2018). Sleep strengthens predictive sequence coding. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1352-18.2018>
- Maggiolini, A., Persico, A., & Crippa, F. (2007). Gravity content in dreams. *Dreaming*, 17(2), 87-97. <https://doi.org/10.1037/1053-0797.17.2.87>
- Mahoney, J. M., Titiz, A., Hernan, A., & Scott, R. (2016). Short-range temporal interactions in sleep; hippocampal spike avalanches support a large milieu of sequential activity including replay. *PLoS One*, 11(2), e0147708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147708>
- Mahowald, M. W., & Schenck, C. H. (2005). Insights from studying human sleep disorders. *Nature*, 437(7063), 1279-1285. <https://doi.org/10.1038/nature04287>
- Maingret, N., Girardeau, G., Todorova, R., Goutier, M., & Zugaro, M. (2016). Hippocampocortical coupling mediates memory consolidation during sleep. *Nature Neuroscience*, 19(7), 959-964. <https://doi.org/10.1038/nn.4304>
- Mainieri, G., Maranci, J. B., Cousyn, L., & Arnulf, I. (2019). Overt replay during REM sleep of the UPDRS finger taps sequence in a patient with REM sleep behavior disorder. *Sleep Medicine*, 63, 38-40. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2019.05.018>
- Malangré, A., & Blischke, K. (2016). Sleep-related offline improvements in gross motor task performance occur under free recall requirements. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00134>
- Malinowski, J. E., Fylan, F., & Horton, C. L. (2014). Experiencing "continuity": A qualitative investigation of waking life in dreams. *Dreaming*, 24(3), 161. <https://doi.org/10.1037/a0037305>
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014a). Evidence for the preferential incorporation of emotional waking-life experiences into dreams. *Dreaming*, 24(1), 18-31. <https://doi.org/10.1037/a0036017>
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2014b). Memory sources of dreams: the incorporation of autobiographical rather than episodic experiences. *Journal of Sleep Research*, 23(4), 441-447. <https://doi.org/10.1111/jsr.12134>

- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2015). Metaphor and hyperassociativity: the imagination mechanisms behind emotion assimilation in sleep and dreaming. *Frontiers in Psychology*, 6, 1132. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01132>
- Malinowski, J. E., & Horton, C. L. (2021). Dreams reflect nocturnal cognitive processes: Early-night dreams are more continuous with waking life, and late-night dreams are more emotional and hyperassociative. *Consciousness and Cognition*, 88, 103071. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.103071>
- Mandai, O., Guerrien, A., Sockeel, P., Dujardin, K., & Leconte, P. (1989). REM sleep modifications following a Morse code learning session in humans. *Physiology and Behavior*, 46(4), 639-642. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90344-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90344-2)
- Mantua, J., Baran, B., & Spencer, R. M. C. (2016). Sleep benefits consolidation of visuo-motor adaptation learning in older adults. *Experimental Brain Research*, 234(2), 587-595. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4490-7>
- 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. (2000). Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep. *Nature Neuroscience*, 3(8), 831-836. <https://doi.org/10.1038/77744>
- Maquet, P., Péters, J.-M., Aerts, J., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., & Franck, G. (1996). Functional neuroanatomy of human rapid-eye-movement sleep and dreaming. *Nature*, 383(6596), 163-166. <https://doi.org/10.1038/383163a0>
- Maquet, P., Ruby, P., Maudoux, A., Albouy, G., Sterpenich, V., Dang-Vu, T., Deseilles, M., Boly, M., Perrin, F., Peigneux, P., & Laureys, S. (2005). Human cognition during REM sleep and the activity profile within frontal and parietal cortices: a reappraisal of functional neuroimaging data. In S. Laureys (Ed.), *Progress in Brain Research* (Vol. 150, pp. 219-595). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)50016-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50016-5)
- Marks, G. A., Shaffery, J. P., Oksenberg, A., Speciale, S. G., & Roffwarg, H. P. (1995). A functional role for REM sleep in brain maturation. *Behavioural Brain Research*, 69(1), 1-11. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(95\)00018-O](https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00018-O)
- Marr, D. (1971). Simple memory: a theory for archicortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(841), 23-81. <https://doi.org/10.1098/rstb.1971.0078>
- Marr, D., & Brindley, G. S. (1970). A theory for cerebral neocortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 176(1043), 161-234. <https://doi.org/10.1098/rspb.1970.0040>

- Marrou, L., & Arnulf, I. (2018). Dreams of a geographer: A long dream and waking life series of geographic locations. *International Journal of Dream Research*, 11(1), 13-20. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2018.1.40949>
- Marshall, L., & Born, J. (2007). The contribution of sleep to hippocampus-dependent memory consolidation. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(10), 442-450. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.09.001>
- Marshall, L., Helgadóttir, H., Mölle, M., & Born, J. (2006). Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. *Nature*, 444(7119), 610-613. <https://doi.org/10.1038/nature05278>
- Marzano, C., De Simoni, E., Tempesta, D., Ferrara, M., & De Gennaro, L. (2011). Sleep deprivation suppresses the increase of rapid eye movement density across sleep cycles. *Journal of Sleep Research*, 20(3), 386-394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2010.00886.x>
- Mason, M. F., Bar, M., & Macrae, C. N. (2009). Exploring the past and impending future in the here and now: Mind-wandering in the default state. In M.-K. Sun (Ed.), *Cognitive Science Compendium* (Vol. 2, pp. 109-123). Nova Publishers.
- Mattingly, S. M., Grover, T., Martinez, G. J., Aledavood, T., Robles-Granda, P., Nies, K., Striegel, A., & Mark, G. (2021). The effects of seasons and weather on sleep patterns measured through longitudinal multimodal sensing. *npj Digital Medicine*, 4(1), 76. <https://doi.org/10.1038/s41746-021-00435-2>
- Maury, A. (1865). *Le Sommeil et les rêves: études psychologiques sur ces phénomènes et les divers états qui s'y rattachent, suivies de recherches sur le développement de l'instinct et de l'intelligence dans leurs rapports avec le phénomène du sommeil*. 1861. Paris: Didier, 1865. *Alfred Maury, érudit et rêveur: Les sciences de l'homme au milieu du XIXe siècle*, 105-130.
- McCarley, R. W., Nelson, J. P., & Hobson, J. A. (1978). Ponto-geniculo-occipital (PGO) burst neurons: correlative evidence for neuronal generators of PGO waves. *Science*, 201(4352), 269-272. <https://doi.org/10.1126/science.663656>
- McClelland, J. L., & Cleeremans, A. (2009). Connectionist models. In T. Byrne, A. Cleeremans, & P. Wilken (Eds.), *Oxford Companion Conscious* (Vol. 5, pp. 180-181). Oxford University Press.
- McClelland, J. L., Rumelhart, D. E., & Group, P. R. (1987). *Explorations in the microstructure of cognition: Psychological and biological models* (Vol. 2). MIT press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/5237.001.0001>

- McGeoch, J. A. (1932). Forgetting and the law of disuse. *Psychological Review*, 39, 352-370. <https://doi.org/10.1037/h0069819>
- McGuire, S., Müller, U., Elmenhorst, E.-M., & Basner, M. (2016). Inter-individual differences in the effects of aircraft noise on sleep fragmentation. *Sleep*, 39(5), 1107-1110. <https://doi.org/10.5665/sleep.5764>
- McNamara, P. (1996). REM sleep: A social bonding mechanism. *New Ideas in Psychology*, 14(1), 35-46. [https://doi.org/10.1016/0732-118X\(95\)00023-A](https://doi.org/10.1016/0732-118X(95)00023-A)
- McNamara, P., McLaren, D., Smith, D., Brown, A., & Stickgold, R. (2005). A "Jekyll and Hyde" within: aggressive versus friendly interactions in REM and non-REM dreams. *Psychological Science*, 16(2), 130-136. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2005.00793.x>
- Mednick, S., Nakayama, K., & Stickgold, R. (2003). Sleep-dependent learning: a nap is as good as a night. *Nature Neuroscience*, 6(7), 697-698. <https://doi.org/10.1038/nn1078>
- Meier, B., & Cock, J. (2014). Offline consolidation in implicit sequence learning. *Cortex*, 57, 156-166. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.03.009>
- Mensen, A., Poryazova, R., Huber, R., & Bassetti, C. L. (2018). Individual spindle detection and analysis in high-density recordings across the night and in thalamic stroke. *Scientific Reports*, 8(1), 17885. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36327-x>
- Metzinger, T. (2013). Why are dreams interesting for philosophers? The example of minimal phenomenal selfhood, plus an agenda for future research. *Frontiers in Psychology*, 4, 746. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00746>
- Mikutta, C., Feige, B., Maier, J. G., Hertenstein, E., Holz, J., Riemann, D., & Nissen, C. (2019). Phase-amplitude coupling of sleep slow oscillatory and spindle activity correlates with overnight memory consolidation. *Journal of Sleep Research*, 28(6), e12835. <https://doi.org/10.1111/jsr.12835>
- Milner, C. E., Fogel, S. M., & Cote, K. A. (2006). Habitual napping moderates motor performance improvements following a short daytime nap. *Biological Psychology*, 73(2), 141-156. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.01.015>
- Misanin, J. R., Miller, R. R., & Lewis, D. J. (1968). Retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock after reactivation of a consolidated memory trace. *Science*, 160(3827), 554-555. <https://doi.org/10.1126/science.160.3827.554>
- Miyamoto, D., Marshall, W., Tononi, G., & Cirelli, C. (2021). Net decrease in spine-surface GluA1-containing AMPA receptors after post-learning sleep in the adult mouse cortex. *Nature Communications*, 12(1), 2881. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23156-2>

- Miyawaki, H., & Diba, K. (2016). Regulation of hippocampal firing by network oscillations during sleep. *Current Biology*, 26(7), 893-902. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.024>
- Mizuguchi, N., & Kanosue, K. (2017). Changes in brain activity during action observation and motor imagery: Their relationship with motor learning. *Progress in Brain Research*, 234, 189-204. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2017.08.008>
- Moiseeva, N. I. (1975). The characteristics of EEG activity and the subjective estimation of time during dreams of different structure. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38(6), 569-577. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(75\)90157-1](https://doi.org/10.1016/0013-4694(75)90157-1)
- Molinari, S., & Foulkes, D. (1969). Tonic and phasic events during sleep: psychological correlates and implications. *Perceptual and Motor Skills*, 29(2), 343-368. <https://doi.org/10.2466/pms.1969.29.2.343>
- Mölle, M., Eschenko, O., Gais, S., Sara, S. J., & Born, J. (2009). The influence of learning on sleep slow oscillations and associated spindles and ripples in humans and rats. *European Journal of Neuroscience*, 29(5), 1071-1081. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2009.06654.x>
- Mölle, M., Marshall, L., Gais, S., & Born, J. (2004). Learning increases human electroencephalographic coherence during subsequent slow sleep oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(38), 13963-13968. <https://doi.org/10.1073/pnas.0402820101>
- Monroe, L. J., Rechtschaffen, A., Foulkes, D., & Jensen, J. (1965). Discriminability of REM and NREM reports. *Journal of Personality and Social Psychology*, 2(3), 456-460. <https://doi.org/10.1037/h0022218>
- Morin, A., Doyon, J., Dostie, V., Barakat, M., Hadj Tahar, A., Korman, M., Benali, H., Karni, A., Ungerleider, L. G., & Carrier, J. (2008). Motor sequence learning increases sleep spindles and fast frequencies in post-training sleep. *Sleep*, 31(8), 1149-1156. <https://doi.org/10.5665/sleep/31.8.1149>
- Morita, Y., Ogawa, K., & Uchida, S. (2012). The effect of a daytime 2-hour nap on complex motor skill learning. *Sleep and Biological Rhythms*, 10(4), 302-309. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8425.2012.00576.x>
- Morris, T., Spittle, M., & Watt, A. P. (2005). *Imagery in sport*. Human Kinetics.
- Moskowitz, E., & Berger, R. J. (1969). Rapid eye movements and dream imagery: are they related? *Nature*, 224(5219), 613-614. <https://doi.org/10.1038/224613a0>

- Mota-Rolim, S. A., Targino, Z. H., Souza, B. C., Blanco, W., Araujo, J. F., & Ribeiro, S. (2013). Dream characteristics in a Brazilian sample: an online survey focusing on lucid dreaming. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 836.
- Müller, G. E., & Pilzecker, A. (1900). *Experimentelle beiträge zur lehre vom gedächtniss* (Vol. 1). JA Barth.
- Murphy, M., Riedner, B. A., Huber, R., Massimini, M., Ferrarelli, F., & Tononi, G. (2009). Source modeling sleep slow waves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(5), 1608-1613. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807933106>
- Murphy, M., Stickgold, R., Parr, M. E., Callahan, C., & Wamsley, E. J. (2018). Recurrence of task-related electroencephalographic activity during post-training quiet rest and sleep. *Scientific Reports*, 8(1), 5398. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23590-1>
- Nadasdy, Z., Hirase, H., Czurko, A., Csicsvari, J., & Buzsaki, G. (1999). Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, 19(21), 9497-9507. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-21-09497.1999>
- Nadel, L., & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current Opinion in Neurobiology*, 7(2), 217-227. [https://doi.org/10.1016/s0959-4388\(97\)80010-4](https://doi.org/10.1016/s0959-4388(97)80010-4)
- Nader, K., Schafe, G. E., & Le Doux, J. E. (2000). Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval. *Nature*, 406(6797), 722-726. <https://doi.org/10.1038/35021052>
- Nakashiba, T., Buhl, D. L., McHugh, T. J., & Tonegawa, S. (2009). Hippocampal CA3 output is crucial for ripple-associated reactivation and consolidation of memory. *Neuron*, 62(6), 781-787. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.05.013>
- Nefjodov, I., Winkler, A., & Erlacher, D. (2016). Balancing in dreams: Effects of playing games on the Wii balance board on dream content. *International Journal of Dream Research*, 9(1), 89-92.
- Neisser, U. (1986). Nested structure in autobiographical memory. In D. B. Rubin (Ed.), *Autobiographical memory* (pp. 71-81). Cambridge University Press.
- Nemeth, D., Janacsek, K., Londe, Z., Ullman, M. T., Howard, D. V., & Howard, J. H. (2010). Sleep has no critical role in implicit motor sequence learning in young and old adults. *Experimental Brain Research*, 201(2), 351-358. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-2024-x>

- Nettersheim, A., Hallschmid, M., Born, J., & Diekelmann, S. (2015). The role of sleep in motor sequence consolidation: stabilization rather than enhancement. *Journal of Neuroscience*, 35(17), 6696-6702. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1236-14.2015>
- Ngo, H. V., Martinetz, T., Born, J., & Molle, M. (2013). Auditory closed-loop stimulation of the sleep slow oscillation enhances memory. *Neuron*, 78(3), 545-553. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.03.006>
- Nguyen, N. D., Tucker, M. A., Stickgold, R., & Wamsley, E. J. (2013). Overnight sleep enhances hippocampus-dependent aspects of spatial memory. *Sleep*, 36(7), 1051-1057. <https://doi.org/10.5665/sleep.2808>
- Nicholson, V., Watts, N., Chani, Y., & Keogh, J. W. (2019). Motor imagery training improves balance and mobility outcomes in older adults: a systematic review. *Journal of Physiotherapy*, 65(4), 200-207. <https://doi.org/10.1016/j.jphys.2019.08.007>
- Nielsen, T. (1986). Kinesthetic imagery as a duality of lucid awareness: Descriptive and experimental case studies. *Lucidity Letter*, 5(1).
- Nielsen, T. (1992). A self-observational study of spontaneous hypnagogic imagery using the upright napping procedure. *Imagination, Cognition and Personality*, 11(4), 353-366. <https://doi.org/10.2190/3LVV-L5GY-UR5V-N0TG>
- Nielsen, T. (1993). Changes in the kinesthetic content of dreams following somatosensory stimulation of leg muscles during REM sleep. 3, 99-113. <https://doi.org/10.1037/h0094374>
- Nielsen, T. (1995). Describing and modeling hypnagogic imagery using a systematic self-observation procedure. *Dreaming*, 5(2), 75-94. <https://doi.org/10.1037/h0094426>
- Nielsen, T. (2000). A review of mentation in REM and NREM sleep: "covert" REM sleep as a possible reconciliation of two opposing models. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 793-1121. <https://doi.org/10.1017/s0140525x0000399x>.
- Nielsen, T. (2004). Chronobiological features of dream production. *Sleep Medicine Reviews*, 8(5), 403-424. <https://doi.org/10.1016/j.smr.2004.06.005>
- Nielsen, T. (2010). Ultradian, circadian, and sleep-dependent features of dreaming. In T. R. M. Kryger, W. C. Dement (Ed.), *Principles and practice of sleep medicine* (5th ed., pp. 576-584). Elsevier.
- Nielsen, T. (2017). Microdream neurophenomenology. *Neuroscience of Consciousness*, 2017(1), nix001-nix001. <https://doi.org/10.1093/nc/nix001>
- Nielsen, T., Carr, M., Blanchette-Carrière, C., Marquis, L.-P., Dumel, G., Solomonova, E., Julien, S.-H., Picard-Deland, C., & Paquette, T. (2017). NREM sleep spindles are associated with

- dream recall. *Sleep Spindles & Cortical Up States*, 1(1), 27-41.
<https://doi.org/10.1556/2053.1.2016.003>
- Nielsen, T., Kuiken, D., Alain, G., Stenstrom, P., & Powell, R. A. (2004). Immediate and delayed incorporations of events into dreams: further replication and implications for dream function. *Journal of Sleep Research*, 13(4), 327-336. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2004.00421.x>
- Nielsen, T., Kuiken, D., Hoffmann, R., & Moffitt, A. (2001). REM and NREM sleep mentation differences: A question of story structure? *Sleep and Hypnosis*, 3(1), 9-17.
- Nielsen, T., & Levin, R. (2007). Nightmares: a new neurocognitive model. *Sleep Medicine Reviews*, 11(4), 295-310. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.03.004>
- Nielsen, T., McGregor, D. L., Zadra, A., Ilnicki, D., & Ouellet, L. (1993). Pain in Dreams. *Sleep*, 16(5), 490-498. <https://doi.org/10.1093/sleep/16.5.490>
- Nielsen, T., Powell, R., & Cervenka, T. (1995). Asleep in cyberspace? Investigation of the dreamlike nature of virtual reality. The Fourth International Conference on Cyberspace, Banff, Alberta, Canada.
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1989). The 'dream-lag' effect: a 6-day temporal delay in dream content incorporation. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 14(4), 561-565.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2813638>
- Nielsen, T., & Powell, R. A. (1992). The day-residue and dream-lag effects: A literature review and limited replication of two temporal effects in dream formation. *Dreaming*, 2(2), 67-77.
<https://doi.org/10.1037/h0094348>
- Nielsen, T., Saucier, S., Stenstrom, P., Lara-Carrasco, J., & Solomonova, E. (2007). *Interactivity in a virtual maze task enhances delayed incorporations of maze features into dream content* [Conference presentation]. 21st Annual Meeting of the Associated Professional Sleep Societies, Minneapolis.
- Nielsen, T., Stenstrom, P., Takeuchi, T., Saucier, S., Lara-Carrasco, J., Solomonova, E., & Martel, E. (2005). Partial REM-sleep deprivation increases the dream-like quality of mentation from REM sleep and sleep onset. *Sleep*, 28(9), 1083-1089.
<https://doi.org/10.1093/sleep/28.9.1083>
- Nielsen, T., Zadra, A., Simard, V., Saucier, S., Stenstrom, P., Smith, C., & Kuiken, D. (2003). The typical Dreams of Canadian university students [journal article]. *Dreaming*, 13(4), 211-235.
<https://doi.org/10.1023/B:DREM.0000003144.40929.0b>

- Nishida, M., Pearsall, J., Buckner, R. L., & Walker, M. P. (2009). REM sleep, prefrontal theta, and the consolidation of human emotional memory. *Cerebral Cortex*, *19*(5), 1158-1166. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn155>
- Nishida, M., & Walker, M. P. (2007). Daytime naps, motor memory consolidation and regionally specific sleep spindles. *PLoS One*, *2*(4), e341-e341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000341>
- Nissen, C., Kloepper, C., Feige, B., Piosczyk, H., Spiegelhalter, K., Voderholzer, U., & Riemann, D. (2011). Sleep-related memory consolidation in primary insomnia. *Journal of Sleep Research*, *20*(1pt2), 129-136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2010.00872.x>
- Nitsche, M. A., Jakoubkova, M., Thirugnanasambandam, N., Schmalfluss, L., Hulleman, S., Sonka, K., Paulus, W., Trenkwalder, C., & Happe, S. (2010). Contribution of the premotor cortex to consolidation of motor sequence learning in humans during sleep. *Journal of Neurophysiology*, *104*(5), 2603-2614. <https://doi.org/10.1152/jn.00611.2010>
- Nofzinger, E. A. (2005). Functional neuroimaging of sleep. *Seminars in Neurology*, *25*(1), 9-18. <https://doi.org/10.1055/s-2005-867070>
- Noreika, V., Valli, K., Lahtela, H., & Revonsuo, A. (2009). Early-night serial awakenings as a new paradigm for studies on NREM dreaming. *International Journal of Psychophysiology*, *74*(1), 14-18. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2009.06.002>
- Noreika, V., Windt, J. M., Kern, M., Valli, K., Salonen, T., Parkkola, R., Revonsuo, A., Karim, A. A., Ball, T., & Lenggenhager, B. (2020). Modulating dream experience: Noninvasive brain stimulation over the sensorimotor cortex reduces dream movement. *Scientific Reports*, *10*(1), 6735. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63479-6>
- O'Neill, J., Senior, T. J., Allen, K., Huxter, J. R., & Csicsvari, J. (2008). Reactivation of experience-dependent cell assembly patterns in the hippocampus. *Nature Neuroscience*, *11*(2), 209-215. <https://doi.org/10.1038/nn2037>
- O'Neill, J., Boccara, C. N., Stella, F., Schöenberger, P., & Csicsvari, J. (2017). Superficial layers of the medial entorhinal cortex replay independently of the hippocampus. *Science*, *355*(6321), 184-188. <https://doi.org/10.1126/science.aag2787>
- Ocampo-Garcés, A., Molina, E., Rodríguez, A., & Vivaldi, E. A. (2000). Homeostasis of REM sleep after total and selective sleep deprivation in the rat. *Journal of Neurophysiology*, *84*(5), 2699-2702. <https://doi.org/10.1152/jn.2000.84.5.2699>
- Occhionero, M., Cicogna, P., Natale, V., Esposito, M. J., & Bosinelli, M. (2005). Representation of self in SWS and REM dreams. *Sleep and Hypnosis*, *7*(2), 77-83.

- Occhionero, M., & Cicogna, P. C. (2011). Autoscopic phenomena and one's own body representation in dreams. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1009-1015. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2011.01.004>
- Offenkrantz, W., & Rechtschaffen, A. (1963). Clinical studies of sequential dreams. I. A patient in psychotherapy. *Archives of General Psychiatry*, 8, 497-508. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.1963.01720110073009>
- Ohayon, M. M., Guilleminault, C., & Priest, R. G. (1999). Night terrors, sleepwalking, and confusional arousals in the general population: their frequency and relationship to other sleep and mental disorders. *Journal of Clinical Psychiatry*, 60(4), 268-276; quiz 277. <https://doi.org/10.4088/jcp.v60n0413>
- Okabe, S., Fukuda, K., Mochizuki-Kawai, H., & Yamada, K. (2018). Favorite odor induces negative dream emotion during rapid eye movement sleep. *Sleep Medicine*, 47, 72-76. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2018.03.026>
- Orban, P., Rauchs, G., Balteau, E., Degueldre, C., Luxen, A., Maquet, P., & Peigneux, P. (2006). Sleep after spatial learning promotes covert reorganization of brain activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(18), 7124-7129. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510198103>
- Oswald, I., Taylor, A. M., & Treisman, M. (1960). Discriminative responses to stimulation during human sleep. *Brain: a journal of neurology*, 83, 440-453. <https://doi.org/10.1093/brain/83.3.440>
- Oudiette, D., Antony, J. W., Creery, J. D., & Paller, K. A. (2013). The role of memory reactivation during wakefulness and sleep in determining which memories endure. *Journal of Neuroscience*, 33(15), 6672-6678. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5497-12.2013>
- Oudiette, D., Constantinescu, I., Leclair-Visonneau, L., Vidailhet, M., Schwartz, S., & Arnulf, I. (2011). Evidence for the re-enactment of a recently learned behavior during sleepwalking. *PLoS One*, 6(3), e18056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018056>
- Oudiette, D., Leu, S., Pottier, M., Buzare, M.-A., Brion, A., & Arnulf, I. (2009). Dreamlike mentations during sleepwalking and sleep terrors in adults. *Sleep*, 32(12), 1621-1627. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.12.1621>
- Oyarzun, J. P., Moris, J., Luque, D., de Diego-Balaguer, R., & Fuentemilla, L. (2017). Targeted memory reactivation during sleep adaptively promotes the strengthening or weakening of overlapping memories. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3537-16.2017>

- Pace-Schott, E. F. (2013). Dreaming as a story-telling instinct. *Frontiers in Psychology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00159>
- Pace-Schott, E. F., Milad, M. R., Orr, S. P., Rauch, S. L., Stickgold, R., & Pitman, R. K. (2009). Sleep promotes generalization of extinction of conditioned fear. *Sleep*, 32(1), 19-26.
- Paller, K. A., & Voss, J. L. (2004). Memory reactivation and consolidation during sleep. *Learning and Memory*, 11(6), 664-670. <https://doi.org/10.1101/lm.75704>
- Palombo, S., R. (1976). The dream and the memory cycle. *International Review of Psycho-Analysis*, 3(1), 65-83.
- Pantoja, A., Faber, J., Rocha, L., Ferro, D., Silvestre-Souza, R., Dias, G., Araujo, J., Nicolelis, M., & Ribeiro, S. (2009). *Assessment of the adaptive value of dreams* [Conference presentation]. Sleep, Seattle, Washington.
- Park, S.-H., & Weber, F. (2020). Neural and homeostatic regulation of REM sleep. *Frontiers in Psychology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01662>
- Payne, J. D. (2010). Memory consolidation, the diurnal rhythm of cortisol, and the nature of dreams: a new hypothesis. *International Review of Neurobiology*, 92, 101-134. [https://doi.org/10.1016/S0074-7742\(10\)92006-0](https://doi.org/10.1016/S0074-7742(10)92006-0)
- Payne, J. D., & Kensinger, E. A. (2010). Sleep's role in the consolidation of emotional episodic memories. *Current Directions in Psychological Science*, 19(5), 290-295. <https://doi.org/10.1177/0963721410383978>
- Payne, J. D., & Nadel, L. (2004). Sleep, dreams, and memory consolidation: the role of the stress hormone cortisol. *Learning and Memory*, 11(6), 671-678. <https://doi.org/10.1101/lm.77104>
- Payne, J. D., Schacter, D. L., Propper, R. E., Huang, L. W., Wamsley, E. J., Tucker, M. A., Walker, M. P., & Stickgold, R. (2009). The role of sleep in false memory formation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(3), 327-334. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2009.03.007>
- Payne, J. D., Stickgold, R., Swanberg, K., & Kensinger, E. A. (2008). Sleep preferentially enhances memory for emotional components of scenes. *Psychological Science*, 19(8), 781-788. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2008.02157.x>
- Peever, J., Luppi, P.-H., & Montplaisir, J. (2014). Breakdown in REM sleep circuitry underlies REM sleep behavior disorder. *Trends in Neurosciences*, 37(5), 279-288. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2014.02.009>
- 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. (2004). Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? *Neuron*, 44(3), 535-545. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.10.007>

- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Delbeuck, X., Degueldre, C., Aerts, J., Delfiore, G., Luxen, A., & Maquet, P. (2001). Generation of rapid eye movements during paradoxical sleep in humans. *Neuroimage*, *14*(3), 701-708. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0874>
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Destrebecqz, A., Collette, F., Delbeuck, X., Phillips, C., Aerts, J., Del Fiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., Cleeremans, A., & Maquet, P. (2003). Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep. *Neuroimage*, *20*(1), 125-134. [https://doi.org/10.1016/s1053-8119\(03\)00278-7](https://doi.org/10.1016/s1053-8119(03)00278-7)
- Penfield, W., & Milner, B. (1958). Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone. *A.M.A. Archives of Neurology and Psychiatry*, *79*(5), 475-497. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1958.02340050003001>
- Pereira, S. I. R., & Lewis, P. A. (2020). The differing roles of NREM and REM sleep in the slow enhancement of skills and schemas. *Current Opinion in Physiology*, *15*, 82-88. <https://doi.org/10.1016/j.cophys.2019.12.005>
- Perrault, A. A., Khani, A., Quairiaux, C., Kompotis, K., Franken, P., Muhlethaler, M., Schwartz, S., & Bayer, L. (2019). Whole-night continuous rocking entrains spontaneous neural oscillations with benefits for sleep and memory. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.12.028>
- Perrin, F., García-Larrea, L., Mauguière, F., & Bastuji, H. (1999). A differential brain response to the subject's own name persists during sleep. *Clinical Neurophysiology*, *110*(12), 2153-2164. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(99\)00177-7](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(99)00177-7)
- Peters, K. R., Smith, V., & Smith, C. (2007). Changes in sleep architecture following motor learning depend on initial skill level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *19*(5), 817-829. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.5.817>
- Peyrache, A., Khamassi, M., Benchenane, K., Wiener, S. I., & Battaglia, F. P. (2009). Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. *Nature Neuroscience*, *12*(7), 919-926. <https://doi.org/10.1038/nn.2337>
- Pfeiffer, B., & Foster, D. J. (2013). Hippocampal place-cell sequences depict future paths to remembered goals. *Nature*, *497*(7447), 74-79. <https://doi.org/10.1038/nature12112>
- Phan, K. L., Wager, T., Taylor, S. F., & Liberzon, I. (2002). Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *Neuroimage*, *16*(2), 331-348. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1087>

- Phelps, A. J., Forbes, D., & Creamer, M. (2008). Understanding posttraumatic nightmares: An empirical and conceptual review. *Clinical Psychology Review, 28*(2), 338-355. <https://doi.org/10.1016/j.cpr.2007.06.001>
- Piantoni, G., Van Der Werf, Y. D., Jensen, O., & Van Someren, E. J. (2015). Memory traces of long-range coordinated oscillations in the sleeping human brain. *Human Brain Mapping, 36*(1), 67-84. <https://doi.org/10.1002/hbm.22613>
- Picard-Deland, C., Allaire, M.-A., & Nielsen, T. (2022a). Postural balance in frequent lucid dreamers: a replication attempt. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsac105>
- Picard-Deland, C., Aumont, T., Samson-Richer, A., Paquette, T., & Nielsen, T. (2021a). Whole-body procedural learning benefits from targeted memory reactivation in REM sleep and task-related dreaming. *Neurobiology of Learning and Memory, 183*, 107460. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2021.107460>
- Picard-Deland, C., Carr, M., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018a). Sleep spindles are altered in early- but not late-onset nightmare recallers. *Sleep Medicine, 52*, 34-42. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2018.07.015>
- Picard-Deland, C., Carr, M., Paquette, T., Saint-Onge, K., & Nielsen, T. (2018b). Sleep spindle and psychopathology characteristics of frequent nightmare recallers. *Sleep Medicine, 50*, 113-131. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2017.10.003>
- Picard-Deland, C., Konkoly, K., Raider, R., Paller, K. A., Nielsen, T., Pigeon, W. R., & Carr, M. (2022b). The memory sources of dreams: Serial awakenings across sleep stages and time of night. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsac292>
- Picard-Deland, C., & Nielsen, T. (2021). Targeted memory reactivation has a sleep stage-specific delayed effect on dream content. *Journal of Sleep Research, 31*(1), e13391. <https://doi.org/10.1111/jsr.13391>
- Picard-Deland, C., Nielsen, T., & Carr, M. (2021b). Dreaming of the sleep lab. *PLoS One, 16*(10), e0257738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257738>
- Picard-Deland, C., Pastor, M., Solomonova, E., Paquette, T., & Nielsen, T. (2020). Flying dreams stimulated by an immersive virtual reality task. *Consciousness and Cognition, 83*, 102958. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.102958>
- Pivik, T. (1991). Tonic states and phasic events in relation to sleep mentation. In *The mind in sleep: Psychology and psychophysiology, 2nd ed.* (pp. 214-247). John Wiley & Sons.
- Pivik, T., & Foulkes, D. (1968). NREM mentation: Relation to personality, orientation time, and time of night. *Journal of Consulting and Clinical Psychology, 32*(2), 144-151. <https://doi.org/10.1037/h0025489>

- Pizza, F., Fabbri, M., Magosso, E., Ursino, M., Provini, F., Ferri, R., & Montagna, P. (2011). Slow eye movements distribution during nocturnal sleep. *Clin Neurophysiol*, 122(8), 1556-1561. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2010.11.022>
- Plailly, J., Villalba, M., Vallat, R., Nicolas, A., & Ruby, P. (2019). Incorporation of fragmented visuo-olfactory episodic memory into dreams and its association with memory performance. *Scientific Reports*, 9(1), 15687. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51497-y>
- Plancher, G., Barra, J., Orriols, E., & Piolino, P. (2013). The influence of action on episodic memory: a virtual reality study. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 66(5), 895-909. <https://doi.org/10.1080/17470218.2012.722657>
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(4), 534-547. <https://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.4.534>
- Plihal, W., & Born, J. (1999a). Effects of early and late nocturnal sleep on priming and spatial memory. *Psychophysiology*, 36(5), 571-582. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3650571>
- Plihal, W., & Born, J. (1999b). Memory consolidation in human sleep depends on inhibition of glucocorticoid release. *Neuroreport*, 10(13), 2741-2747. <https://doi.org/10.1097/00001756-199909090-00009>
- Poe, G. R., Nitz, D. A., McNaughton, B. L., & Barnes, C. A. (2000). Experience-dependent phase-reversal of hippocampal neuron firing during REM sleep. *Brain Research*, 855(1), 176-180. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(99\)02310-0](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(99)02310-0)
- Poh, J.-H., & Cousins, J. N. (2018). Is there a role for pattern separation during sleep? *The Journal of Neuroscience*, 38(17), 4062-4064. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0167-18.2018>
- Porras, D. C., Zeilig, G., Doniger, G. M., Bahat, Y., Inzelberg, R., & Plotnik, M. (2020). Seeing gravity: gait adaptations to visual and physical inclines – a virtual reality study. *Frontiers in Neuroscience*, 13(1308). <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01308>
- Portas, C. M., Krakow, K., Allen, P., Josephs, O., Armony, J. L., & Frith, C. D. (2000). Auditory processing across the sleep-wake cycle: Simultaneous EEG and fMRI monitoring in humans. *Neuron*, 28(3), 991-999. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)00169-0](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)00169-0)
- Porte, H. S., & Hobson, J. A. (1996). Physical motion in dreams: One measure of three theories. *Journal of Abnormal Psychology*, 105(3), 329. <https://doi.org/10.1037//0021-843x.105.3.329>
- Powell, R. A., Cheung, J. S., Nielsen, T., & Cervenka, T. M. (1995). Temporal delays in incorporation of events into dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 81(1), 95-104. <https://doi.org/10.2466/pms.1995.81.1.95>

- Prehn-Kristensen, A., Ngo, H. V., Lentfer, L., Berghauer, J., Brandes, L., Schulze, L., Goder, R., Molle, M., & Baving, L. (2020). Acoustic closed-loop stimulation during sleep improves consolidation of reward-related memory information in healthy children but not in children with ADHD. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsaa017>
- Purcell, S. M., Manoach, D. S., Demanuele, C., Cade, B. E., Mariani, S., Cox, R., Panagiotaropoulou, G., Saxena, R., Pan, J. Q., Smoller, J. W., Redline, S., & Stickgold, R. (2017). Characterizing sleep spindles in 11,630 individuals from the National Sleep Research Resource. *Nature Communications*, 8(1), 15930. <https://doi.org/10.1038/ncomms15930>
- Qin, Y. L., McNaughton, B. L., Skaggs, W. E., & Barnes, C. A. (1997). Memory reprocessing in corticocortical and hippocampocortical neuronal ensembles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352(1360), 1525-1533. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0139>
- Rakowska, M., Abdellahi, M. E. A., Bagrowska, P., Navarrete, M., & Lewis, P. A. (2021). Long term effects of cueing procedural memory reactivation during NREM sleep. *Neuroimage*, 244, 118573. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118573>
- Rakowska, M., Bagrowska, P., Lazari, A., Navarrete, M., Abdellahi, M. E. A., Johansen-Berg, H., & Lewis, P. A. (2022). Cueing motor memory reactivation during NREM sleep engenders learning-related changes in precuneus and sensorimotor structures. *bioRxiv*, 2022.2001.2027.477838. <https://doi.org/10.1101/2022.01.27.477838>
- Rasch, B., & Born, J. (2007). Maintaining memories by reactivation. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(6), 698-703. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2007.11.007>
- Rasch, B., & Born, J. (2013). About sleep's role in memory. *Physiological Reviews*, 93(2), 681-766. <https://doi.org/10.1152/physrev.00032.2012>
- Rasch, B., Buchel, C., Gais, S., & Born, J. (2007a). Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. *Science*, 315(5817), 1426-1429. <https://doi.org/10.1126/science.1138581>
- Rasch, B., Dodt, C., Mölle, M., & Born, J. (2007b). Sleep-stage-specific regulation of plasma catecholamine concentration. *Psychoneuroendocrinology*, 32(8-10), 884-891. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2007.06.007>
- Rasch, B., Gais, S., & Born, J. (2009a). Impaired off-line consolidation of motor memories after combined blockade of cholinergic receptors during REM sleep-rich sleep. *Neuropsychopharmacology*, 34(7), 1843-1853. <https://doi.org/10.1038/npp.2009.6>

- Rasch, B., Pommer, J., Diekelmann, S., & Born, J. (2009b). Pharmacological REM sleep suppression paradoxically improves rather than impairs skill memory. *Nature Neuroscience*, 12(4), 396-397. <https://doi.org/10.1038/nn.2206>
- Rauchs, G., Bertran, F., Guillery-Girard, B., Desgranges, B., Kerrouche, N., Denise, P., Foret, J., & Eustache, F. (2004). Consolidation of strictly episodic memories mainly requires rapid eye movement sleep. *Sleep*, 27(3), 395-401. <https://doi.org/10.1093/sleep/27.3.395>
- Rechtschaffen, A., & Foulkes, D. (1965). Effect of visual stimuli on dream content. *Perceptual and Motor Skills*, 20(3), 1149-1160. <https://doi.org/10.2466/pms.1965.20.3c.1149>
- Rechtschaffen, A., Vogel, G., & Shaikun, G. (1963). Interrelatedness of mental activity during sleep. *Archives of General Psychiatry*, 9(6), 536-547. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.1963.01720180008002>
- Reiser, B. J., Black, J. B., & Abelson, R. P. (1985). Knowledge structures in the organization and retrieval of autobiographical memories. *Cognitive Psychology*, 17(1), 89-137. [https://doi.org/10.1016/0010-0285\(85\)90005-2](https://doi.org/10.1016/0010-0285(85)90005-2)
- Repetto, C., Serino, S., Macedonia, M., & Riva, G. (2016). Virtual reality as an embodied tool to enhance episodic memory in elderly. *Frontiers in Psychology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01839>
- Revonsuo, A. (2000). The reinterpretation of dreams: An evolutionary hypothesis of the function of dreaming. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 877-901. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00004015>
- Revonsuo, A., & Tuominen, J. (2015). Avatars in the machine: Dreaming as a simulation of social reality. *Open MIND*, 1–28. <https://doi.org/10.15502/9783958570375>
- Ribeiro, S., Gervasoni, D., Soares, E. S., Zhou, Y., Lin, S. C., Pantoja, J., Lavine, M., & Nicolelis, M. A. (2004). Long-lasting novelty-induced neuronal reverberation during slow-wave sleep in multiple forebrain areas. *PLoS Biology*, 2(1), E24. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020024>
- Ribeiro, S., & Nicolelis, M. A. L. (2004). Reverberation, storage, and postsynaptic propagation of memories during sleep. *Learning and Memory*, 11(6), 686-696. <https://doi.org/10.1101/lm.75604>
- Ribeiro, S., Shi, X., Engelhard, M., Zhou, Y., Zhang, H., Gervasoni, D., Lin, S. C., Wada, K., Lemos, N. A., & Nicolelis, M. A. (2007). Novel experience induces persistent sleep-dependent plasticity in the cortex but not in the hippocampus. *Frontiers in Neuroscience*, 1(1), 43-55. <https://doi.org/10.3389/neuro.01.1.1.003.2007>

- Richter-Levin, G., & Akirav, I. (2003). Emotional tagging of memory formation—in the search for neural mechanisms. *Brain Research Reviews*, 43(3), 247-256. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2003.08.005>
- Rickard, T. C., Pan, S. C., & Gupta, M. W. (2022). Severe publication bias contributes to illusory sleep consolidation in the motor sequence learning literature. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. <https://doi.org/10.1037/xlm0001090>
- Rihm, J. S., Diekelmann, S., Born, J., & Rasch, B. (2014). Reactivating memories during sleep by odors: odor specificity and associated changes in sleep oscillations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(8), 1806-1818. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00579
- Rihm, J. S., & Rasch, B. (2015). Replay of conditioned stimuli during late REM and stage N2 sleep influences affective tone rather than emotional memory strength. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 142-151. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.04.008>
- Robert, G., & Zadra, A. (2008). Measuring nightmare and bad dream frequency: impact of retrospective and prospective instruments. *Journal of Sleep Research*, 17(2), 132-139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2008.00649.x>
- Robertson, E. M., Pascual-Leone, A., & Press, D. Z. (2004). Awareness modifies the skill-learning benefits of sleep. *Current Biology*, 14(3), 208-212. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.01.027>
- Robinson, J. A. (1988). Temporal reference systems and autobiographical memory. In D. C. Rubin (Ed.), *Autobiographical memory* (pp. 159). Cambridge University Press.
- Roffwarg, H. P., Herman, J. H., Bowe-Anders, C., & Tauber, E. S. (1978). The effects of sustained alterations of waking visual input on dream content. In A. M. Arkin, J. S. Antrobus, & S. J. Ellman (Eds.), *The mind in sleep: Psychology and Psychophysiology* (pp. 295-349). Lawrence Erlbaum.
- Roll, S., & Millen, L. (1979). The friend as represented in the dreams of late adolescents: Friendship without rose-colored glasses. *Adolescence*, 14(54), 255.
- Rolls, A., Makam, M., Kroeger, D., Colas, D., de Lecea, L., & Heller, H. C. (2013). Sleep to forget: interference of fear memories during sleep. *Molecular Psychiatry*, 18(11), 1166-1170. <https://doi.org/10.1038/mp.2013.121>
- Rolls, E. T. (2013). The mechanisms for pattern completion and pattern separation in the hippocampus. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 7, 74. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2013.00074>

- Rosanova, M., & Ulrich, D. (2005). Pattern-specific associative long-term potentiation induced by a sleep spindle-related spike train. *Journal of Neuroscience*, 25(41), 9398-9405. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2149-05.2005>
- Rubin, D. B., Hosman, T., Kelemen, J. N., Kapitonava, A., Willett, F. R., Coughlin, B. F., Halgren, E., Kimchi, E. Y., Williams, Z. M., Simeral, J. D., Hochberg, L. R., & Cash, S. S. (2022). Learned motor patterns are replayed in human motor cortex during sleep. *The Journal of Neuroscience*, 42(25), 5007-5020. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2074-21.2022>
- Ruby, P. (2020). The neural correlates of dreaming have not been identified yet. Commentary on “The neural correlates of dreaming. Nat Neurosci. 2017”. *Frontiers in Neuroscience*, 14. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.585470>
- Rudoy, J. D., Voss, J. L., Westerberg, C. E., & Paller, K. A. (2009). Strengthening individual memories by reactivating them during sleep. *Science*, 326(5956), 1079. <https://doi.org/10.1126/science.1179013>
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience*, 341, 61-78. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.023>
- Ryan, L., Nadel, L., Keil, K., Putnam, K., Schnyer, D., Trouard, T., & Moscovitch, M. (2001). Hippocampal complex and retrieval of recent and very remote autobiographical memories: evidence from functional magnetic resonance imaging in neurologically intact people. *Hippocampus*, 11(6), 707-714. <https://doi.org/10.1002/hipo.1086>
- Salfi, F., Tempesta, D., De Gennaro, L., & Ferrara, M. (2019). Cued memory reactivation during motor imagery practice influences early improvement of procedural skill learning. *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.08.047>
- Sanders, K. E. G., Osburn, S., Paller, K. A., & Beeman, M. (2019). Targeted memory reactivation during sleep improves next-day problem solving. *Psychological Science*, 30(11), 1616-1624. <https://doi.org/10.1177/0956797619873344>
- Sawangjit, A., Oyanedel, C. N., Niethard, N., Salazar, C., Born, J., & Inostroza, M. (2018). The hippocampus is crucial for forming non-hippocampal long-term memory during sleep. *Nature*, 564(7734), 109-113. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0716-8>
- Schabus, M., Gruber, G., Parapatics, S., Sauter, C., Klösch, G., Anderer, P., Klimesch, W., Saletu, B., & Zeitlhofer, J. (2004). Sleep spindles and their significance for declarative memory consolidation. *Sleep*, 27(8), 1479-1485. <https://doi.org/10.1093/sleep/27.7.1479>
- Schabus, M., Hödlmoser, K., Gruber, G., Sauter, C., Anderer, P., Klösch, G., Parapatics, S., Saletu, B., Klimesch, W., & Zeitlhofer, J. (2006). Sleep spindle-related activity in the human

- EEG and its relation to general cognitive and learning abilities. *European Journal of Neuroscience*, 23(7), 1738-1746. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04694.x>
- Schacter, D., Addis, D., & Buckner, R. (2007). Remembering the past to imagine the future: The prospective brain. *Nature Reviews: Neuroscience*, 8, 657-661. <https://doi.org/10.1038/nrn2213>
- Schacter, D., & Buckner, R. L. (1998). Priming and the brain. *Neuron*, 20(2), 185-195. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80448-1](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80448-1)
- Schadlich, M., Erlacher, D., & Schredl, M. (2017). Improvement of darts performance following lucid dream practice depends on the number of distractions while rehearsing within the dream - a sleep laboratory pilot study. *Journal of Sports Sciences*, 35(23), 2365-2372. <https://doi.org/10.1080/02640414.2016.1267387>
- Schank, R., & Abelson, R. (1977). *Scripts, goals, plans and understanding: An inquiry into human knowledge structures*. New York: Wiley.
- Schapiro, A. C., McDevitt, E. A., Rogers, T. T., Mednick, S. C., & Norman, K. A. (2018). Human hippocampal replay during rest prioritizes weakly learned information and predicts memory performance. *Nature Communications*, 9(1), 3920. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06213-1>
- Schechtman, E., Antony, J. W., Lampe, A., Wilson, B. J., Norman, K. A., & Paller, K. A. (2021). Multiple memories can be simultaneously reactivated during sleep as effectively as a single memory. *Communications Biology*, 4(1), 25. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01512-0>
- Schechtman, E., Stickgold, R., & Paller, K. A. (2022). Sleep and Memory. In M. J. Kahana & A. D. Wagner (Eds.), *Oxford Handbook of Human Memory*. Oxford University Press.
- Schierenbeck, T., Riemann, D., Berger, M., & Hornyak, M. (2008). Effect of illicit recreational drugs upon sleep: cocaine, ecstasy and marijuana. *Sleep Medicine Reviews*, 12(5), 381-389. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.12.004>
- Schmidt, C., Peigneux, P., Muto, V., Schenkel, M., Knoblauch, V., Münch, M., de Quervain, D. J.-F., Wirz-Justice, A., & Cajochen, C. (2006). Encoding difficulty promotes postlearning changes in sleep spindle activity during napping. *The Journal of Neuroscience*, 26(35), 8976-8982. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2464-06.2006>
- Schoch, S. F., Cordi, M. J., Schredl, M., & Rasch, B. (2019). The effect of dream report collection and dream incorporation on memory consolidation during sleep. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12754. <https://doi.org/10.1111/jsr.12754>

- Schönauer, M., Alizadeh, S., Jamalabadi, H., Abraham, A., Pawlizki, A., & Gais, S. (2017). Decoding material-specific memory reprocessing during sleep in humans. *Nature Communications*, 8(1), 15404. <https://doi.org/10.1038/ncomms15404>
- Schonauer, M., Geisler, T., & Gais, S. (2014). Strengthening procedural memories by reactivation in sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(1), 143-153. <https://doi.org/10.1162/jocn.a.00471>
- Schönauer, M., Grätsch, M., & Gais, S. (2015). Evidence for two distinct sleep-related long-term memory consolidation processes. *Cortex*, 63, 68-78. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.08.005>
- Schönhammer, R. (2005). 'Typical dreams': Reflections of Arousal. *Journal of Consciousness Studies*, 12(4-5), 18-37.
- Schredl, M. (2000). Continuity between waking life and dreaming: are all waking activities reflected equally often in dreams? *Perceptual and Motor Skills*, 90(3), 844-846. <https://doi.org/10.2466/pms.2000.90.3.844>
- Schredl, M. (2004). Seasons in dreams. *Perceptual and Motor Skills*, 98(3), 1438-1440. <https://doi.org/10.2466/pms.98.3c.1438-1440>
- Schredl, M. (2006). Factors affecting the continuity between waking and dreaming: emotional intensity and emotional tone of the waking-life event. *Sleep and Hypnosis*, 8(1), 1.
- Schredl, M. (2008). Laboratory references in dreams: Methodological problem and/or evidence for the continuity hypothesis of dreaming? *International Journal of Dream Research*, 1(1), 3-6. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2008.1.19>
- Schredl, M. (2010). Characteristics and contents of dreams. *International Review of Neurobiology*, 92, 135-154. [https://doi.org/10.1016/s0074-7742\(10\)92007-2](https://doi.org/10.1016/s0074-7742(10)92007-2)
- Schredl, M. (2011). Frequency and nature of flying dreams in a long dream series. *International Journal of Dream Research*, 4(1), 31-35. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2011.1.9077>
- Schredl, M. (2013). Dreams of core family members in a long dream series. *International Journal of Dream Research*, 6(2), 114-118. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2013.2.11055>
- Schredl, M., Atanasova, D., Hormann, K., Maurer, J. T., Hummel, T., & Stuck, B. A. (2009). Information processing during sleep: the effect of olfactory stimuli on dream content and dream emotions. *Journal of Sleep Research*, 18(3), 285-290. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2009.00737.x>
- Schredl, M., Ciric, P., Gotz, S., & Wittmann, L. (2004). Typical dreams: stability and gender differences. *Journal of Psychology*, 138(6), 485-494. <https://doi.org/10.3200/jrlp.138.6.485-494>

- Schredl, M., & Erlacher, D. (2007a). REM sleep and visuo-motor skill learning: A correlational study. *Sleep and Hypnosis*, 9(2), 52-59.
- Schredl, M., & Erlacher, D. (2007b). Self-reported effects of dreams on waking-life creativity: an empirical study. *The Journal of Psychology*, 141(1), 35-46. <https://doi.org/10.3200/JRLP.141.1.35-46>.
- Schredl, M., & Erlacher, D. (2010). Is sleep-dependent memory consolidation of a visuo-motor task related to dream content? *International Journal of Dream Research*, 3(1), 74-79. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2010.1.486>
- Schredl, M., Hoffmann, L., Sommer, J. U., & Stuck, B. A. (2014). Olfactory stimulation during sleep can reactivate odor-associated images. *Chemosensory Perception*, 7(3-4), 140-146. <https://doi.org/10.1007/s12078-014-9173-4>
- Schredl, M., & Hofmann, F. (2003). Continuity between waking activities and dream activities. *Consciousness and Cognition*, 12(2), 298-308. [https://doi.org/10.1016/S1053-8100\(02\)00072-7](https://doi.org/10.1016/S1053-8100(02)00072-7)
- Schredl, M., & Piel, E. (2006). War-related dream themes in Germany from 1956 to 2000. *Political Psychology*, 27(2), 299-307. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9221.2006.00008.x>
- Schredl, M., & Reinhard, I. (2012). Frequency of a romantic partner in a dream series. *Dreaming*, 22(4), 223-229. <https://doi.org/10.1037/a0030252>
- Schreiner, T., Goldi, M., & Rasch, B. (2015a). Cueing vocabulary during sleep increases theta activity during later recognition testing. *Psychophysiology*, 52(11), 1538-1543. <https://doi.org/10.1111/psyp.12505>
- Schreiner, T., Lehmann, M., & Rasch, B. (2015b). Auditory feedback blocks memory benefits of cueing during sleep. *Nature Communications*, 6, 8729. <https://doi.org/10.1038/ncomms9729>
- Schreiner, T., & Rasch, B. (2015). Boosting vocabulary learning by verbal cueing during sleep. *Cerebral Cortex*, 25(11), 4169-4179. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu139>
- Schreiner, T., & Rasch, B. (2017). The beneficial role of memory reactivation for language learning during sleep: A review. *Brain and Language*, 167, 94-105. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2016.02.005>
- Schuck, N. W., & Niv, Y. (2019). Sequential replay of nonspatial task states in the human hippocampus. *Science*, 364(6447), eaaw5181. <https://doi.org/10.1126/science.aaw5181>
- Schwartz, S. (2003). Are life episodes replayed during dreaming? *Trends in Cognitive Sciences*, 7(8), 325-327. [https://doi.org/10.1016/s1364-6613\(03\)00162-1](https://doi.org/10.1016/s1364-6613(03)00162-1)

- Schwartz, S., & Maquet, P. (2002). Sleep imaging and the neuro-psychological assessment of dreams. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(1), 23-30. [https://doi.org/10.1016/s1364-6613\(00\)01818-0](https://doi.org/10.1016/s1364-6613(00)01818-0)
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 20(1), 11-21. <https://doi.org/10.1136/jnnp.20.1.11>
- Scrima, L. (1984). Dream sleep and memory: New findings with diverse implications. *Integrative Psychiatry*, 2(6), 211-216.
- Sei, H., Saitoh, D., Yamamoto, K., Morita, K., & Morita, Y. (2000). Differential effect of short-term REM sleep deprivation on NGF and BDNF protein levels in the rat brain. *Brain Research*, 877(2), 387-390. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(00\)02708-6](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(00)02708-6)
- Seibt, J., & Frank, M. G. (2019). Primed to sleep: The dynamics of synaptic plasticity across brain states. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 13, 2. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2019.00002>
- Senzai, Y., & Scanziani, M. (2022). A cognitive process occurring during sleep is revealed by rapid eye movements. *Science*, 377(6609), 999-1004. <https://doi.org/10.1126/science.abp8852>
- Sestir, M., Tai, M., & Peszka, J. (2019). Relationships between video game play factors and frequency of lucid and control dreaming experiences. *Dreaming*, 29(2), 127-143. <https://doi.org/10.1037/drm0000102>
- Shanahan, L. K., Gjorgieva, E., Paller, K. A., Kahnt, T., & Gottfried, J. A. (2018). Odor-evoked category reactivation in human ventromedial prefrontal cortex during sleep promotes memory consolidation. *Elife*, 7. <https://doi.org/10.7554/eLife.39681>
- Sharma, V. K., & Chandrashekar, M. K. (2005). Zeitgebers (time cues) for biological clocks. *Current Science*, 89(7), 1136-1146. <http://www.jstor.org/stable/24110966>
- Shimizu, R. E., Connolly, P. M., Cellini, N., Armstrong, D. M., Hernandez, L. T., Estrada, R., Aguilar, M., Weisend, M. P., Mednick, S. C., & Simons, S. B. (2018). Closed-loop targeted memory reactivation during sleep improves spatial navigation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12, 28. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00028>
- Siapas, A. G., & Wilson, M. A. (1998). Coordinated interactions between hippocampal ripples and cortical spindles during slow-wave sleep. *Neuron*, 21(5), 1123-1128. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80629-7](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80629-7)
- Siclari, F., Baird, B., Perogamvros, L., Bernardi, G., LaRocque, J. J., Riedner, B., Boly, M., Postle, B. R., & Tononi, G. (2017). The neural correlates of dreaming. *Nature Neuroscience*, 20(6), 872-878. <https://doi.org/10.1038/nn.4545>

- Siclari, F., Bernardi, G., Cataldi, J., & Tononi, G. (2018). Dreaming in NREM sleep: a high-density EEG study of slow waves and spindles *The Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0855-18.2018>
- Siclari, F., Larocque, J. J., Postle, B. R., & Tononi, G. (2013). Assessing sleep consciousness within subjects using a serial awakening paradigm. *Frontiers in Psychology*, 4, 542. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00542>
- Siengsukon, C. F., & Boyd, L. A. (2008). Sleep enhances implicit motor skill learning in individuals poststroke. *Topics in Stroke Rehabilitation*, 15(1), 1-12. <https://doi.org/10.1310/tsr1501-1>
- Sierra-Siebert, M., Jay, E.-L., Florez, C., & Garcia, A. E. (2019). Minding the dreamer within: An experimental study on the effects of enhanced dream recall on creative thinking. *The Journal of Creative Behavior*, 53(1), 83-96. <https://doi.org/10.1002/jocb.168>
- Sikka, P., Feilhauer, D., Valli, K., & Revonsuo, A. (2017). How you measure is what you get: Differences in self- and external ratings of emotional experiences in home dreams. *The American Journal of Psychology*, 130(3), 367-384. <https://doi.org/10.5406/amerjpsyc.130.3.0367>
- Sikka, P., Valli, K., Virta, T., & Revonsuo, A. (2014). I know how you felt last night, or do I? Self- and external ratings of emotions in REM sleep dreams. *Consciousness and Cognition*, 25, 51-66. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2014.01.011>
- Simon, K., Gomez, R. L., & Nadel, L. (2018). Losing memories during sleep after targeted memory reactivation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 151, 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2018.03.003>
- Simor, P., Szalárdy, O., Gombos, F., Ujma, P. P., Jordán, Z., Halász, L., Erőss, L., Fabó, D., & Bódizs, R. (2021). REM sleep microstates in the human anterior thalamus. *The Journal of Neuroscience*, 41(26), 5677-5686. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1899-20.2021>
- Simor, P., van der Wijk, G., Nobili, L., & Peigneux, P. (2020). The microstructure of REM sleep: why phasic and tonic? *Sleep Medicine Reviews*, 101305. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2020.101305>
- Singer, A. C., & Frank, L. M. (2009). Rewarded outcomes enhance reactivation of experience in the hippocampus. *Neuron*, 64(6), 910-921. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.11.016>
- Singh, D., Norman, K. A., & Schapiro, A. C. (2022). A model of autonomous interactions between hippocampus and neocortex driving sleep-dependent memory consolidation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(44), e2123432119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2123432119>

- Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996). Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. *Science*, 271(5257), 1870-1873.
- Smallwood, J., Schooler, J. W., Turk, D. J., Cunningham, S. J., Burns, P., & Macrae, C. N. (2011). Self-reflection and the temporal focus of the wandering mind. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1120-1126. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.12.017>
- Smith, C. (2001). Sleep states and memory processes in humans: procedural versus declarative memory systems. *Sleep Medicine Reviews*, 5(6), 491-506. <https://doi.org/10.1053/smr.2001.0164>
- Smith, C. (2010). Sleep states, memory processing, and dreams. *Sleep Medicine Clinics*, 5(2), 217-228. <https://doi.org/10.1016/j.jsmc.2010.01.002>
- Smith, C., Aubrey, J. B., & Peters, K. R. (2004a). Different roles for REM and stage 2 sleep in motor learning: A proposed model. *Psychologica Belgica*, 44(1-2), 81-104. <https://doi.org/10.5334/pb.1018>
- Smith, C., & Butler, S. (1982). Paradoxical sleep at selective times following training is necessary for learning. *Physiology and Behavior*, 29(3), 469-473. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(82\)90268-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(82)90268-2)
- Smith, C., & Hanke, J. (2004). *Memory processing reflected in dreams from rapid eye movement sleep* [Conference presentation]. Sleep, Philadelphia.
- Smith, C., & Lapp, L. (1986). Prolonged increases in both PS and number of REMS following a shuttle avoidance task. *Physiology and Behavior*, 36(6), 1053-1057. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(86\)90479-8](https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90479-8)
- Smith, C., & Lapp, L. (1991). Increases in number of REMS and REM density in humans following an intensive learning period. *Sleep*, 14(4), 325-330. <https://doi.org/10.1093/sleep/14.4.325>
- Smith, C., Nixon, M. R., & Nader, R. S. (2004b). Posttraining increases in REM sleep intensity implicate REM sleep in memory processing and provide a biological marker of learning potential. *Learning and Memory*, 11(6), 714-719. <https://doi.org/10.1101/lm.74904>
- Smith, C., & Weeden, K. (1990). Post training REMs coincident auditory stimulation enhances memory in humans. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15(2), 85-90.
- Solms, M. (2000). Dreaming and REM sleep are controlled by different brain mechanisms. *Behavioral and Brain Sciences*, 23(6), 843-850. <https://doi.org/10.1017/s0140525x00003988>.
- Solomonova, E. (2018). Sleep paralysis: Phenomenology, neurophysiology, and treatment. In K. C. Fox & K. Christoff (Eds.), *The Oxford Handbook of Spontaneous Thought: Mind-Wandering, Creativity, and Dreaming* (pp. 435-456). Oxford University Press.

- Solomonova, E., & Carr, M. (2018). Incorporation of external stimuli into dream content. In *Dreams: Biology, Psychology and Culture* (pp. 213-218). Greenwood Publishing Group/ABC-CLIO.
- Solomonova, E., Dubé, S., Samson-Richer, A., Blanchette-Carrière, C., Paquette, T., & Nielsen, T. (2018). Dream content and procedural learning in Vipassana meditators and controls. *Dreaming*, 28(2), 99-121. <https://doi.org/10.1037/drm0000081>
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Paquette, T., & Nielsen, T. (2015). Different temporal patterns of memory incorporations into dreams for laboratory and virtual reality experiences: Relation to dreamed locus of control. *International Journal of Dream Research*, 8(1), 10-26.
- Solomonova, E., Stenstrom, P., Schon, E., Duquette, A., Dubé, S., O'Reilly, C., & Nielsen, T. (2017). Sleep-dependent consolidation of face recognition and its relationship to REM sleep duration, REM density and Stage 2 sleep spindles. *Journal of Sleep Research*, 26(3), 318-321. <https://doi.org/10.1111/jsr.12520>
- Song, S., Howard, J. H., & Howard, D. V. (2007). Sleep does not benefit probabilistic motor sequence learning. *The Journal of Neuroscience*, 27(46), 12475-12483. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2062-07.2007>
- Sopp, M. R., Brueckner, A. H., Schafer, S. K., Lass-Hennemann, J., & Michael, T. (2018). REM theta activity predicts re-experiencing symptoms after exposure to a traumatic film. *Sleep Medicine*, 54, 142-152. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2018.10.030>
- Sopp, M. R., Michael, T., Weeß, H. G., & Mecklinger, A. (2017). Remembering specific features of emotional events across time: The role of REM sleep and prefrontal theta oscillations. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 17(6), 1186-1209. <https://doi.org/10.3758/s13415-017-0542-8>
- Spencer, R. M. C., Sunm, M., & Ivry, R. B. (2006). Sleep-dependent consolidation of contextual learning. *Current Biology*, 16(10), 1001-1005. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.094>
- Speth, C., & Speth, J. (2018). A new measure of hallucinatory states and a discussion of REM sleep dreaming as a virtual laboratory for the rehearsal of embodied cognition. *Cognitive Science*, 42(1), 311-333. <https://doi.org/10.1111/cogs.12491>
- Spoormaker, V. I. (2008). A cognitive model of recurrent nightmares. *International Journal of Dream Research*, 1(1), 15-22. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2008.1.21>
- Squire, L. R. (1986). Mechanisms of memory. *Science*, 232(4758), 1612-1619. <https://doi.org/10.1126/science.3086978>

- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1998). Episodic memory, semantic memory, and amnesia. *Hippocampus*, 8(3), 205-211. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1063\(1998\)8:3<205::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1063(1998)8:3<205::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I)
- Stamm, A. W., Nguyen, N. D., Seicol, B. J., Fagan, A., Oh, A., Drumm, M., Lundt, M., Stickgold, R., & Wamsley, E. J. (2014). Negative reinforcement impairs overnight memory consolidation. *Learning and Memory*, 21(11), 591-596. <https://doi.org/10.1101/lm.035196.114>
- Staresina, B. P., Alink, A., Kriegeskorte, N., & Henson, R. N. (2013). Awake reactivation predicts memory in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(52), 21159-21164. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311989110>
- Stawarczyk, D., Cassol, H., & D'Argembeau, A. (2013). Phenomenology of future-oriented mind-wandering episodes. *Frontiers in Psychology*, 4, 425. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00425>
- Stella, F., Baracska, P., O'Neill, J., & Csicsvari, J. (2019). Hippocampal reactivation of random trajectories resembling brownian diffusion. *Neuron*. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.01.052>
- Stenstrom, P., Fox, K. C., Solomonova, E., & Nielsen, T. (2012). Mentation during sleep onset theta bursts in a trained participant: A role for NREM stage 1 sleep in memory processing? *International Journal of Dream Research*, 5(1), 37-46. <https://doi.org/10.11588/ijodr.2012.1.9135>
- Stephan, A. M., Lecci, S., Cataldi, J., & Siclari, F. (2021). Conscious experiences and high-density EEG patterns predicting subjective sleep depth. *Current Biology*, 31(24), 5487-5500.e5483. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.012>
- Steriade, M. (2006). Grouping of brain rhythms in corticothalamic systems. *Neuroscience*, 137(4), 1087-1106. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.10.029>
- Sterpenich, V., Albouy, G., Darsaud, A., Schmidt, C., Vandewalle, G., Dang Vu, T. T., Deseilles, M., Phillips, C., Degueldre, C., Balteau, E., Collette, F., Luxen, A., & Maquet, P. (2009). Sleep promotes the neural reorganization of remote emotional memory. *The Journal of Neuroscience*, 29(16), 5143-5152. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0561-09.2009>
- Sterpenich, V., Schmidt, C., Albouy, G., Matarazzo, L., Vanhaudenhuyse, A., Boveroux, P., Degueldre, C., Leclercq, Y., Balteau, E., Collette, F., Luxen, A., Phillips, C., & Maquet, P. (2014). Memory reactivation during rapid eye movement sleep promotes its generalization and integration in cortical stores. *Sleep*, 37(6), 1061-1075. <https://doi.org/10.5665/sleep.3762>

- Stickgold, R. (1998). Sleep: off-line memory reprocessing. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(12), 484-492. [https://doi.org/10.1016/s1364-6613\(98\)01258-3](https://doi.org/10.1016/s1364-6613(98)01258-3)
- Stickgold, R. (2005). Sleep-dependent memory consolidation. *Nature*, 437(7063), 1272-1278. <https://doi.org/10.1038/nature04286>
- Stickgold, R., Hobson, J. A., Fosse, R., & Fosse, M. (2001). Sleep, learning, and dreams: off-line memory reprocessing. *Science*, 294(5544), 1052-1057. <https://doi.org/10.1126/science.1063530>
- Stickgold, R., James, L., & Hobson, J. A. (2000a). Visual discrimination learning requires sleep after training. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1237-1238. <https://doi.org/10.1038/81756>
- Stickgold, R., Malia, A., Maguire, D., Roddenberry, D., & O'Connor, M. (2000b). Replaying the game: hypnagogic images in normals and amnesics. *Science*, 290(5490), 350-353. <https://doi.org/10.1126/science.290.5490.350>
- Stickgold, R., Pace-Schott, E. F., & Hobson, J. A. (1994). A new paradigm for dream research: Mentation reports following spontaneous arousal from REM and NREM sleep recorded in a home setting. *Consciousness and Cognition*, 3(1), 16-29. <https://doi.org/10.1006/ccog.1994.1002>
- Stickgold, R., Scott, L., Rittenhouse, C., & Hobson, J. A. (1999). Sleep-induced changes in associative memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(2), 182-193. <https://doi.org/10.1162/089892999563319>
- Stickgold, R., & Walker, M. (2004). To sleep, perchance to gain creative insight? *Trends in Cognitive Sciences*, 8(5), 191-192. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.03.003>
- Stickgold, R., & Walker, M. P. (2005). Sleep and memory: the ongoing debate. *Sleep*, 28(10), 1225-1227. <https://doi.org/10.1093/sleep/28.10.1225>
- Stickgold, R., & Walker, M. P. (2013). Sleep-dependent memory triage: evolving generalization through selective processing. *Nature Neuroscience*, 16(2), 139-145. <https://doi.org/10.1038/nn.3303>
- Stickgold, R., Whidbee, D., Schirmer, B., Patel, V., & Hobson, J. A. (2000c). Visual discrimination task improvement: A multi-step process occurring during sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2), 246-254. <https://doi.org/10.1162/089892900562075>
- Strauss, M., Griffon, L., Van Beers, P., Elbaz, M., Bouziotis, J., Sauvet, F., Chenaoui, M., Léger, D., & Peigneux, P. (2022). Order matters: sleep spindles contribute to memory consolidation only when followed by rapid-eye-movement sleep. *Sleep*. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsac022>

- Stumbrys, T., Erlacher, D., & Schredl, M. (2016). Effectiveness of motor practice in lucid dreams: a comparison with physical and mental practice. *Journal of Sports Sciences*, 34(1), 27-34. <https://doi.org/10.1080/02640414.2015.1030342>
- Sutherland, G. R., & McNaughton, B. (2000). Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles. *Current Opinion in Neurobiology*, 10(2), 180-186. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00079-9](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00079-9)
- Suzuki, H., Uchiyama, M., Tagaya, H., Ozaki, A., Kuriyama, K., Aritake, S., Shibui, K., Tan, X., Kamei, Y., & Kuga, R. (2004). Dreaming during non-rapid eye movement sleep in the absence of prior rapid eye movement sleep. *Sleep*, 27(8), 1486-1490. <https://doi.org/10.1093/sleep/27.8.1486>
- Tai, K.-H., Hong, J.-C., Tsai, C.-R., Lin, C.-Z., & Hung, Y.-H. (2022). Virtual reality for car-detailing skill development: Learning outcomes of procedural accuracy and performance quality predicted by VR self-efficacy, VR using anxiety, VR learning interest and flow experience. *Computers & Education*, 104458. <https://doi.org/10.1016/j.compedu.2022.104458>
- Takahashi, K., & Atsumi, Y. (1997). Precise measurement of individual rapid eye movements in REM sleep of humans. *Sleep*, 20(9), 743-752. <https://doi.org/10.1093/sleep/20.9.743>
- Takashima, A., Petersson, K. M., Rutter, F., Tendolkar, I., Jensen, O., Zwarts, M. J., McNaughton, B. L., & Fernández, G. (2006). Declarative memory consolidation in humans: a prospective functional magnetic resonance imaging study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(3), 756-761. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507774103>
- Takehara, K., Kawahara, S., & Kirino, Y. (2003). Time-dependent reorganization of the brain components underlying memory retention in trace eyeblink conditioning. *The Journal of Neuroscience*, 23(30), 9897-9905. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.23-30-09897.2003>
- Takeuchi, T., Miyasita, A., Sasaki, Y., Inugami, M., & Fukuda, K. (1992). Isolated sleep paralysis elicited by sleep interruption. *Sleep*, 15(3), 217-225. <https://doi.org/10.1093/sleep/15.3.217>
- Tamaki, M., Bang, Ji W., Watanabe, T., & Sasaki, Y. (2016). Night watch in one brain hemisphere during sleep associated with the first-night effect in humans. *Current Biology*, 26(9), 1190-1194. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.063>
- Tambini, A., & Davachi, L. (2013). Persistence of hippocampal multivoxel patterns into postencoding rest is related to memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(48), 19591-19596. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308499110>
- Tamminen, J., Lambon Ralph, M. A., & Lewis, P. A. (2017). Targeted memory reactivation of newly learned words during sleep triggers REM-mediated integration of new memories

- and existing knowledge. *Neurobiology of Learning and Memory*, 137, 77-82. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2016.11.012>
- Tamminen, J., Payne, J. D., Stickgold, R., Wamsley, E. J., & Gaskell, M. G. (2010). Sleep spindle activity is associated with the integration of new memories and existing knowledge. *Journal of Neuroscience*, 30(43), 14356-14360. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3028-10.2010>
- Thompson, E., & Windt, J. M. (2015). Dreamless sleep, the embodied mind, and consciousness: The relevance of a classical indian debate to cognitive science. In T. Metzinger & J. M. Windt (Eds.), *Open MIND* (Vol. 37). Frankfurt am Main: MIND Group. <https://doi.org/10.31231/osf.io/d9gqa>
- Thompson, K., Gibbings, A., Shaw, J., Ray, L., Hébert, G., De Koninck, J., & Fogel, S. M. (2021). Sleep and second-language acquisition revisited: The role of sleep spindles and rapid eye movements. *Nature and Science of Sleep*, 13, 1887-1902. <https://doi.org/10.2147/nss.S326151>
- Thompson, L. T., Moyer, J. R., Jr., & Disterhoft, J. F. (1996). Transient changes in excitability of rabbit CA3 neurons with a time course appropriate to support memory consolidation. *Journal of Neurophysiology*, 76(3), 1836-1849. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.76.3.1836>
- Tilley, A. J. (1979). Sleep learning during stage 2 and REM sleep. *Biological Psychology*, 9(3), 155-161. [https://doi.org/10.1016/0301-0511\(79\)90035-8](https://doi.org/10.1016/0301-0511(79)90035-8)
- Tiriac, A., & Blumberg, M. S. (2016). The case of the disappearing spindle burst. *Neural Plasticity*, 2016, 8037321. <https://doi.org/10.1155/2016/8037321>
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2006). Sleep function and synaptic homeostasis. *Sleep Medicine Reviews*, 10(1), 49-62. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2005.05.002>
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2014). Sleep and the price of plasticity: from synaptic and cellular homeostasis to memory consolidation and integration. *Neuron*, 81(1), 12-34. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.12.025>
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2020). Sleep and synaptic down-selection. *European Journal of Neuroscience*, 51(1), 413-421. <https://doi.org/10.1111/ejn.14335>
- Trosman, H., Rechtschaffen, A., Offenkrantz, W., & Wolpert, E. (1960). Studies in psychophysiology of dreams: IV. Relations among dreams in sequence. *Archives of General Psychiatry*, 3(6), 602-607. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.1960.01710060034006>
- Trotter, K., Dallas, K., & Verdone, P. (1988). Olfactory stimuli and their effects on REM dreams. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 13(2), 94-96.

- Tsakiris, M., Schütz-Bosbach, S., & Gallagher, S. (2007). On agency and body-ownership: Phenomenological and neurocognitive reflections. *Consciousness and Cognition*, 16(3), 645-660. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2007.05.012>
- Tucker, M. A., Hirota, Y., Wamsley, E. J., Lau, H., Chaklader, A., & Fishbein, W. (2006). A daytime nap containing solely non-REM sleep enhances declarative but not procedural memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 86(2), 241-247. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2006.03.005>
- Tucker, M. A., Nguyen, N., & Stickgold, R. (2016). Experience playing a musical instrument and overnight sleep enhance performance on a sequential typing task. *PLoS One*, 11(7), e0159608. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159608>
- Tulving, E. (1983). *Elements of episodic memory*. Oxford University Press.
- Tulving, E., Markowitsch, H. J., Craik, F. E., Habib, R., & Houle, S. (1996). Novelty and familiarity activations in PET studies of memory encoding and retrieval. *Cerebral Cortex*, 6(1), 71-79. <https://doi.org/10.1093/cercor/6.1.71>
- Tuominen, J., Stenberg, T., Revonsuo, A., & Valli, K. (2019). Social contents in dreams: An empirical test of the social simulation theory. *Consciousness and Cognition*, 69, 133-145. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.01.017>
- Tweed, S., Aubrey, J., Nader, R., & Smith, C. (1999). *Deprivation of REM sleep or stage 2 sleep differentially affects cognitive procedural and motor procedural memory* [Conference presentation]. Sleep, Orlando.
- Uguccioni, G., Golmard, J.-L., de Fontréaux, A. N., Leu-Semenescu, S., Brion, A., & Arnulf, I. (2013). Fight or flight? Dream content during sleepwalking/sleep terrors vs rapid eye movement sleep behavior disorder. *Sleep Medicine*, 14(5), 391-398. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2013.01.014>
- Valdés, J. L., McNaughton, B. L., & Fellous, J.-M. (2015). Offline reactivation of experience-dependent neuronal firing patterns in the rat ventral tegmental area. *Journal of Neurophysiology*, 114(2), 1183-1195. <https://doi.org/10.1152/jn.00758.2014>
- Vallat, R., Chatard, B., Blagrove, M., & Ruby, P. (2017). Characteristics of the memory sources of dreams: A new version of the content-matching paradigm to take mundane and remote memories into account. *PLoS One*, 12(10), e0185262. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185262>
- Valli, K., & Revonsuo, A. (2009). The threat simulation theory in light of recent empirical evidence: a review. *The American Journal of Psychology*, 122(1), 17-38. <https://doi.org/10.2307/27784372>

- Van Cauter, E., & Plat, L. (1996). Physiology of growth hormone secretion during sleep. *Journal of Pediatrics*, 128(5 Pt 2), S32-37. [https://doi.org/10.1016/s0022-3476\(96\)70008-2](https://doi.org/10.1016/s0022-3476(96)70008-2)
- Van Der Werf, Y. D., Van Der Helm, E., Schoonheim, M. M., Ridderikhoff, A., & Van Someren, E. J. W. (2009). Learning by observation requires an early sleep window. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(45), 18926-18930. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901320106>
- van Dongen, E. V., Thielen, J.-W., Takashima, A., Barth, M., & Fernández, G. (2012). Sleep supports selective retention of associative memories based on relevance for future utilization. *PLoS One*, 7(8), e43426. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043426>
- van Loon, A., Bailenson, J., Zaki, J., Bostick, J., & Willer, R. (2018). Virtual reality perspective-taking increases cognitive empathy for specific others. *PLoS One*, 13(8), e0202442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202442>
- van Rijn, E., Eichenlaub, J. B., Lewis, P. A., Walker, M. P., Gaskell, M. G., Malinowski, J. E., & Blagrove, M. (2015). The dream-lag effect: Selective processing of personally significant events during rapid eye movement sleep, but not during slow wave sleep. *Neurobiology of Learning and Memory*, 122, 98-109. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.01.009>
- Vargas, I. M., Schechtman, E., & Paller, K. A. (2018). Targeted memory reactivation during sleep to strengthen memory for arbitrary pairings. *Neuropsychologia*. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.12.017>
- Veldman, M. P., Dolfen, N., Gann, M. A., Van Roy, A., Peeters, R., King, B. R., & Albouy, G. (2022). Somatosensory targeted memory reactivation enhances motor performance via hippocampal-mediated plasticity. *Cerebral Cortex*. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac304>
- Verdone, P. (1965). Temporal reference of manifest dream content. *Perceptual and Motor Skills*, 20, 1253-1268. <https://doi.org/10.2466/pms.1965.20.3c.1253>
- Vertes, R. P. (2005). Hippocampal theta rhythm: a tag for short-term memory. *Hippocampus*, 15(7), 923-935. <https://doi.org/10.1002/hipo.20118>
- Viczko, J., Sergeeva, V., Ray, L. B., Owen, A. M., & Fogel, S. M. (2018). Does sleep facilitate the consolidation of allocentric or egocentric representations of implicitly learned visual-motor sequence learning? *Learning and Memory*, 25(2), 67-77. <https://doi.org/10.1101/lm.044719.116>
- Voss, U., Holzmann, R., Tuin, I., & Hobson, J. A. (2009). Lucid dreaming: a state of consciousness with features of both waking and non-lucid dreaming. *Sleep*, 32(9), 1191-1200. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.9.1191>

- Voss, U., & Klimke, A. (2018). Dreaming during REM sleep: autobiographically meaningful or a simple reflection of a Hebbian-based memory consolidation process? *Archives Italiennes de Biologie*, 156(3), 99-111. <https://doi.org/10.12871/00039829201832>
- Vyazovskiy, V. V., Cirelli, C., Pfister-Genskow, M., Faraguna, U., & Tononi, G. (2008). Molecular and electrophysiological evidence for net synaptic potentiation in wake and depression in sleep. *Nature Neuroscience*, 11(2), 200-208. <https://doi.org/10.1038/nn2035>
- Vyazovskiy, V. V., Olcese, U., Hanlon, E. C., Nir, Y., Cirelli, C., & Tononi, G. (2011). Local sleep in awake rats. *Nature*, 472(7344), 443-447. <https://doi.org/10.1038/nature10009>
- Wagner, U., Gais, S., & Born, J. (2001). Emotional memory formation is enhanced across sleep intervals with high amounts of rapid eye movement sleep. *Learning and Memory*, 8(2), 112-119. <https://doi.org/10.1101/lm.36801>
- Wagner, U., Gais, S., Haider, H., Verleger, R., & Born, J. (2004). Sleep inspires insight. *Nature*, 427(6972), 352-355. <https://doi.org/10.1038/nature02223>
- Wagner, U., Hallschmid, M., Rasch, B., & Born, J. (2006). Brief sleep after learning keeps emotional memories alive for years. *Biological Psychiatry*, 60(7), 788-790. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2006.03.061>
- Walker, M. P. (2005). A refined model of sleep and the time course of memory formation. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(1), 51-64; discussion 64-104. <https://doi.org/10.1017/s0140525x05000026>
- Walker, M. P., Brakefield, T., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*, 425(6958), 616-620. <https://doi.org/10.1038/nature01930>
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*, 35(1), 205-211. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)00746-8](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)00746-8)
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2010). Overnight alchemy: sleep-dependent memory evolution. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(3), 218; author reply 218. <https://doi.org/10.1038/nrn2762-c1>
- Walker, M. P., & van der Helm, E. (2009). Overnight therapy? The role of sleep in emotional brain processing. *Psychological Bulletin*, 135(5), 731-748. <https://doi.org/10.1037/a0016570>
- Wamsley, E. J. (2014). Dreaming and offline memory consolidation. *Current Neurology and Neuroscience Reports*, 14(3), 433. <https://doi.org/10.1007/s11910-013-0433-5>
- Wamsley, E. J. (2020). How the brain constructs dreams. *Elife*, 9. <https://doi.org/10.7554/eLife.58874>

- Wamsley, E. J. (2022a). Constructive episodic simulation in dreams. *PLoS One*, *17*(3), e0264574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0264574>
- Wamsley, E. J. (2022b). Offline memory consolidation during waking rest. *Nature Reviews Psychology*. <https://doi.org/10.1038/s44159-022-00072-w>
- Wamsley, E. J., Hamilton, K., Graveline, Y., Manceor, S., & Parr, E. (2016). Test expectation enhances memory consolidation across both sleep and wake. *PLoS One*, *11*(10), e0165141-e0165141. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165141>
- Wamsley, E. J., Hirota, Y., Tucker, M. A., Smith, M. R., & Antrobus, J. S. (2007). Circadian and ultradian influences on dreaming: A dual rhythm model. *Brain Research Bulletin*, *71*(4), 347-354. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2006.09.021>
- Wamsley, E. J., Perry, K., Djonlagic, I., Reaven, L. B., & Stickgold, R. (2010a). Cognitive replay of visuomotor learning at sleep onset: temporal dynamics and relationship to task performance. *Sleep*, *33*(1), 59-68. <https://doi.org/10.1093/sleep/33.1.59>
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2010). Dreaming and offline memory processing. *Current Biology*, *20*(23), R1010-1013. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.045>
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2011). Memory, sleep and dreaming: experiencing consolidation. *Sleep Medicine Clinics*, *6*(1), 97-108. <https://doi.org/10.1016/j.jsmc.2010.12.008>
- Wamsley, E. J., & Stickgold, R. (2019). Dreaming of a learning task is associated with enhanced memory consolidation: Replication in an overnight sleep study. *Journal of Sleep Research*, e12749. <https://doi.org/10.1111/jsr.12749>
- Wamsley, E. J., Tucker, M., Payne, J. D., Benavides, J., & Stickgold, R. (2010b). Dreaming of a learning task is associated with enhanced sleep-dependent memory consolidation. *Current Biology*, *20*(9), 850-855. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.03.027>
- Wassing, R., Lakbila-Kamal, O., Ramautar, J. R., Stoffers, D., Schalkwijk, F., & Van Someren, E. J. W. (2019). Restless REM sleep impedes overnight amygdala adaptation. *Current Biology*, *29*(14), 2351-2358.e2354. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.034>
- Waterman, D., Elton, M., & Kenemans, J. L. (1993). Methodological issues affecting the collection of dreams. *Journal of Sleep Research*, *2*(1), 8-12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1993.tb00053.x>
- Watts, A., Gritton, H. J., Sweigart, J., & Poe, G. R. (2012). Antidepressant suppression of non-REM sleep spindles and REM sleep impairs hippocampus-dependent learning while augmenting striatum-dependent learning. *The Journal of Neuroscience*, *32*(39), 13411-13420. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0170-12.2012>

- Weech, S., Kenny, S., & Barnett-Cowan, M. (2019). Presence and cybersickness in virtual reality are negatively related: A review. *10*(158). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.00158>
- Wei, H. G., Riel, E., Czeisler, C. A., & Dijk, D.-J. (1999). Attenuated amplitude of circadian and sleep-dependent modulation of electroencephalographic sleep spindle characteristics in elderly human subjects. *Neuroscience Letters*, *260*(1), 29-32. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(98\)00851-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(98)00851-9)
- Wei, Y., Krishnan, G. P., Marshall, L., Martinetz, T., & Bazhenov, M. (2019). Stimulation augments spike sequence replay and memory consolidation during slow-wave sleep. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1427-19.2019>
- Whitmore, N. W., Bassard, A. M., & Paller, K. A. (2022). Targeted memory reactivation of face-name learning depends on ample and undisturbed slow-wave sleep. *npj Science of Learning*, *7*(1), 1. <https://doi.org/10.1038/s41539-021-00119-2>
- Wikenheiser, A. M., & Redish, A. D. (2013). The balance of forward and backward hippocampal sequences shifts across behavioral states. *Hippocampus*, *23*(1), 22-29. <https://doi.org/10.1002/hipo.22049>
- Wilhelm, I., Diekelmann, S., Molzow, I., Ayoub, A., Mölle, M., & Born, J. (2011). Sleep selectively enhances memory expected to be of future relevance. *The Journal of Neuroscience*, *31*(5), 1563-1569. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3575-10.2011>
- Willuhn, I., & Steiner, H. (2009). Skill-memory consolidation in the striatum: critical for late but not early long-term memory and stabilized by cocaine. *Behavioural Brain Research*, *199*(1), 103-107. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.07.010>
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, *265*(5172), 676-679. <https://doi.org/10.1126/science.8036517>
- Windt, J. M. (2010). The immersive spatiotemporal hallucination model of dreaming. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *9*, 295-316. <https://doi.org/10.1007/s11097-010-9163-1>
- Windt, J. M. (2013). Reporting dream experience: Why (not) to be skeptical about dream reports. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 708. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00708>
- Windt, J. M. (2015a). *Dreaming : A conceptual framework for philosophy of mind and empirical research*. MIT Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt17kk7qt>
- Windt, J. M. (2015b). Just in time—dreamless sleep experience as pure subjective temporality: a commentary on Evan Thompson. In T. Metzinger & J. Windt (Eds.), *Open MIND*. MIND Group. <https://doi.org/10.15502/9783958571174>

- Windt, J. M. (2018). Predictive brains, dreaming selves, sleeping bodies: how the analysis of dream movement can inform a theory of self-and world-simulation in dreams. *Synthese*, 195(6), 2577-2625. <https://doi.org/10.1007/s11229-017-1525-6>
- Windt, J. M. (2019). Can a microdynamic approach to sleep-onset imagery solve the overabundance problem of dreaming? Commentary on Tore Nielsen's "Microdream neurophenomenology". *Neuroscience of Consciousness*, 2019(1), niz005. <https://doi.org/10.1093/nc/niz005>
- Windt, J. M., Nielsen, T., & Thompson, E. (2016). Does consciousness disappear in dreamless sleep? *Trends in Cognitive Sciences*, 20(12), 871-882. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.09.006>
- Witkin, H. A., & Lewis, H. B. (1965). The relation of experimentally induced presleep experiences to dreams: A report on method and preliminary findings. *Journal of the American Psychoanalytic Association*, 13(4), 819-849. <https://doi.org/10.1177/000306516501300406>
- Witzenhausen, C., Bes, F. W., & Schulz, H. (2001). Evidence for a circadian distribution of eye movement density during REM sleep in humans. *Sleep Research Online*, 4(2), 59-66.
- Wolpert, E. A., & Trosman, H. (1958). Studies in psychophysiology of dreams: i. Experimental evocation of sequential dream episodes. *A.M.A. Archives of Neurology and Psychiatry*, 79(5), 603-606. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1958.02340050131018>
- Wurts, S. W., & Edgar, D. M. (2000). Circadian and homeostatic control of rapid eye movement (REM) sleep: Promotion of REM tendency by the suprachiasmatic nucleus. *The Journal of Neuroscience*, 20(11), 4300-4310. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.20-11-04300.2000>
- Xu, W., de Carvalho, F., & Jackson, A. (2019). Sequential neural activity in primary motor cortex during sleep. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1408-18.2019>
- Yamadori, A. (1971). Role of the spindles in the onset of sleep. *Kobe Journal of Medical Sciences*, 17(3), 97-111.
- Yaroush, R., Sullivan, M. J., & Ekstrand, B. R. (1971). Effect of sleep on memory: II. Differential effect of the first and second half of the night. *Journal of Experimental Psychology*, 88(3), 361. <https://doi.org/10.1037/h0030914>
- Yordanova, J., Kirov, R., Verleger, R., & Kolev, V. (2017). Dynamic coupling between slow waves and sleep spindles during slow wave sleep in humans is modulated by functional pre-sleep activation. *Scientific Reports*, 7(1), 14496. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15195-x>
- Yu, C. K.-C. (2012). The effect of sleep position on dream experiences. *Dreaming*, 22(3), 212. <https://doi.org/10.1037/a0029255>

- Yu, C. K.-C. (2016). We dream typical themes every single night. *Dreaming*, 26(4), 319. <https://doi.org/10.1037/drm0000037>
- Zadra, A., Nielsen, T., Germain, A., Lavigne, G., & Donderi, D. C. (1998). The nature and prevalence of pain in dreams. *Pain Research and Management*, 3, 946171. <https://doi.org/10.1155/1998/946171>
- Zadra, A., Pilon, M., & Donderi, D. C. (2006). Variety and intensity of emotions in nightmares and bad dreams. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, 194(4). <https://doi.org/10.1097/01.nmd.0000207359.46223.dc>
- Zadra, A., & Stickgold, R. (2021). *When brains dream: Exploring the science and mystery of sleep*. WW Norton & Company.
- Zhang, H., Fell, J., & Axmacher, N. (2018). Electrophysiological mechanisms of human memory consolidation. *Nature Communications*, 9(1), 4103. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06553-y>
- Zhang, Y., & Gruber, R. (2019). Can slow-wave sleep enhancement improve memory? A review of current approaches and cognitive outcomes. *Yale Journal of Biology and Medicine*, 92(1), 63-80.
- Zhou, W., & King, W. M. (1997). Binocular eye movements not coordinated during REM sleep. *Experimental Brain Research*, 117(1), 153-160. <https://doi.org/10.1007/s002210050209>
- Zielinski, M. R., McKenna, J. T., & McCarley, R. W. (2016). Functions and mechanisms of sleep. *AIMS neuroscience*, 3(1), 67-104. <https://doi.org/10.3934/Neuroscience.2016.1.67>
- Zimmerman, W. B. (1970). Sleep mentation and auditory awakening thresholds. *Psychophysiology*, 6(5), 540-549. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1970.tb02243.x>

6 Annexes

6.1 Matériel supplémentaire des articles

6.1.1 Article I

Supplementary Methods

Procedures. Participants were scheduled to arrive at the laboratory at 8:00 am and asked to refrain from eating or drinking foods containing caffeine or alcohol for the 12 hours prior to that time. On arrival, they completed a consent form and a series of questionnaires (see the *Questionnaires* section below). Before completing the VR task, they completed a short balance task on an AMTI Optima force plate (OPT464508-1000) during which they were asked to remain as stable as possible while standing in various conditions (e.g., both feet, on dominant foot, eyes open, eyes closed, etc.) (results not reported here).

Virtual reality tutorials. Participants were first instructed to fly around a small mountain for ~3 min in the absence of green or red circles. This tutorial allowed them to learn to control the speed and direction of their movements and to ensure that they did not experience cybersickness symptoms. Second, they underwent three increasingly difficult short sequences (~30 sec each) to learn how to pass through green circles and avoid red ones. If too many green circles were missed (>20%), the level would restart automatically until successful completion.

Virtual reality task. The virtual circuit contained 203 green circles (Hits) and 93 red circles (Mistakes) that varied in diameter and appeared sequentially on the horizon of a serpentine trajectory in locations varying from near to the ground to high in the air. Six green circles were always visible in one vista to ensure that the circuit could be anticipated and followed unidirectionally. Some circles remained fixed while others moved at different speeds to increase difficulty. The procedure could be paused briefly for technical or security reasons, e.g., if the headset wire was pulled too tightly, if a wrong button was pressed, or if the participant strayed outside of the motion perimeter. In such cases the paused time was subtracted from total time required to complete the circuit (mean paused time: trial 1: 52.95 ± 67.78 sec, $N = 56$ participants; trial 2: 23.64 ± 14.86 sec, $N = 25$ participants). Total paused time was not different between the different conditions for either trial 1 ($p = .364$) or trial 2 ($p = .843$).

Questionnaires. Prior to undergoing laboratory tasks, participants completed the following questionnaires: State Trait Anxiety Inventory (STAI)(Bergeron, 1980), Beck Depression Index–version II (BDI-2)(Bourque & Beaudette, 1982), Lucid Dream Frequency (LDF)(Schredl, 2004), Symptom Checklist-90-Revised (SCL-90-R)(Derogatis, 1994), Sleep Disorders Questionnaire-A(Douglass et al., 1994), Pittsburgh Sleep Quality Index (PSQI)(Buysse, Reynolds, Monk, Berman, & Kupfer, 1989) and Immersive Tendencies Questionnaire (ITQ v3.01– French version revised and validated by the UQO Cyberpsychology Lab in 2004)(B. G. Witmer & Singer, 1998). Other sleep- and dream-related questionnaires were completed but are not reported here. After the VR task, participants completed the Presence Questionnaire (PQ v3.0 – French version revised and validated by the UQO Cyberpsychology Lab in 2004)(Bob G Witmer, Jerome, & Singer, 2005; B. G. Witmer & Singer, 1998) and the Simulator Sickness Questionnaire (SSQ)(Kennedy, Lane, Berbaum, & Lilienthal, 1993).

Spectral analysis windows in REM sleep. Sham windows started after ~4.3 min of REM sleep (i.e., after the average time after REM onset when the STIM-REM group received the cues), lasted for a maximum of 310 seconds (52 tones), was paused upon observation of sleep arousal and was restarted if REM sleep re-emerged (see Figure 2B). There were no differences in the duration of pre-stim/sham windows and the stim/sham windows, for the No-STIM-REM group ($t(35) = -0.77$, $p = .939$; mean duration for pre-sham: 3.77 ± 0.92 min; sham: 3.79 ± 1.17 min) and the STIM-REM group ($t(19) = 0.699$, $p = .493$; mean duration for pre-stim: 4.65 ± 2.22 min; stim: 4.13 ± 1.80 min). There were also no group differences between the onset times ($F(55) = 0.965$, $p = .330$) or durations ($t(54) = -1.687$, $p = .105$) of pre-stim/sham windows and durations of stim/sham windows ($t(54) = -0.859$, $p = .394$).

Spindle detection. Spindle detection was performed on 6 artifact-free derivations (F3, F4, C3, C4, O1, O2; re-referenced to A1+A2 offline, except for one participant who was referenced only to A1 due to an artifactual A2 channel). Raw digitized signals were bandpass-filtered from 11 to 16 Hz using a linear phase finite impulse response (FIR) filter (-3 dB at 11.1 and 15.9 Hz). Forward and reverse filtering were performed to obtain zero phase distortion and double the filter order. The root mean square (RMS) of the filtered signal was then calculated with a 0.25-s time window and thresholded at the 95th percentile (Martin et al., 2013). A spindle was identified when at least two consecutive RMS time-points exceeded this threshold and the spindle duration met the criterion of 0.5 s. Spindle frequency was calculated as the number of zero-crossings divided by time in seconds. The distribution of spindle frequencies averaged by derivation for all participants (N = 105) showed a clear division in the 12.70-12.80 Hz bin; a cut-off of 12.8 Hz was therefore

used to distinguish slow (10.0-12.79 Hz) from fast (12.8-16.0 Hz) spindles (for similar sleep spindle distribution and choice of cut-off, see Picard-Deland, Carr, Paquette, Saint-Onge, & Nielsen, 2018). Spindle densities were computed for each channel as the count of total (10.0-16.0 Hz), slow and fast spindles detected in N2+SWS, divided by the number of minutes of time passed in artifact-free N2+SWS in the corresponding channel.

Spindle analysis windows in NREM sleep. Sham windows started after ~4.1 min of SWS (i.e., the average time after SWS onset when the STIM-NREM group received the cues, lasted for a maximum of 310 seconds (52 tones), was paused upon observation of sleep arousal and was restarted if SWS sleep re-emerged (see Figure 2B). There were no differences in the duration of pre-stim/sham windows and the stim/sham windows in all channels, for the No-STIM-NREM group (all $p > .150$; mean duration across channel for pre-sham: 4.14 ± 0.03 min; sham: 4.36 ± 1.42 min) and the STIM-NREM group (all $p > .936$; mean duration for pre-stim: 4.70 ± 1.87 min; stim: 4.69 ± 1.15 min).

Auditory stimulation. In the STIM-NREM condition, stimulation was paused an average of 0.05 ± 0.22 times per participant, with an average of 48.55 ± 10.30 tones per participant (Min: 13, Max: 52). In the STIM-REM condition, stimulation was paused an average of 0.85 ± 0.99 times, with an average of 39.95 ± 18.99 tones (Min: 5, Max: 52). On average, about half of the stimulation time ($48.9\% \pm 15.2\%$; Min: 10.0%, Max: 73.3%) occurred during phasic REM periods, i.e., during periods of REM sleep with transient rapid eye movements. The auditory stimulation had to be paused more often in the STIM-REM group (mean times/participant: 0.85 ± 0.99) than in the STIM-NREM group (0.05 ± 0.22 ; $p = .004$) and the STIM-wake group (0.00 ± 0.00 ; $p = .006$) because of the greater instability of the REM sleep stage in our morning naps. Accordingly, the total number of tones played during the nap was lower for the STIM-REM group (39.95 ± 18.99) than for the STIM-wake group (52.00 ± 0.00) ($p = .033$). While the STIM-NREM group had a higher total number of tones (48.55 ± 10.30) than the STIM-REM group, the difference was not significant ($p = .861$). Four participants in the STIM-NREM group were also partly stimulated in stage 2 of sleep (N2), with 67%, 58%, 48% and 92% of the tones being played in N2 and the remaining tones in SWS. One participant in the STIM-REM group was also partly stimulated in N1 (6% of the tones).

Supplementary Results

Objective 1: Effect of TMR on task performance

TMR in REM was associated with greater improvement

When considering the score components separately, all groups improved on the number of Hits (CTL-nap ($t(24) = -5.314, p < .001$); STIM-NREM ($t(19) = -4.631, p < .001$); STIM-REM ($t(19) = -5.023, p < .001$); CTL-wake ($t(18) = -4.366, p < .001$); STIM-wake ($t(12) = -3.143, p = .008$)) and on Task-Time (STIM-NREM ($t(19) = 4.124, p = .001$); STIM-REM ($t(19) = 4.321, p < .001$); CTL-wake ($t(18) = 4.455, p < .001$); STIM-wake ($t(12) = 3.434, p = .005$)), except for the CTL-nap group which only improved marginally on Task-Time ($t(24) = 1.738, p = .095$). The three experimental groups with stimulation did not improve—or did so only marginally—in the number of Mistakes (STIM-NREM ($t(19) = 1.993, p = .061$); STIM-REM ($t(19) = 1.000, p = .330$); STIM-wake ($t(12) = 0.928, p = .372$)), while the two CTL groups did (CTL-nap ($t(24) = 3.416, p = .002$); CTL-wake ($t(18) = 3.520, p = .002$)).

We also tested whether explicit knowledge that the stimulation cues were presented during the nap had any impact on task performance or task-dream reactivations. When including the participants who had been excluded because they were aware of the stimulation cues (N = 1 from the STIM-NREM group; N = 7 from the STIM-REM group), the main effect of groups on overall improvement did not persist ($F(4,92) = 1.372, p = .249, \eta p^2 = 0.052$). The STIM-REM group still had greater improvement (0.825 ± 0.061) than did the CTL-nap group (0.051 ± 0.044), but not significantly so ($p = .238$, Bonferroni-corrected). Group differences on task-dream reactivations remained non-significant (VR-Tot, $p = .127$; VR-Visual, $p = .353$; VR-Kines, $p = .056$).

Table S1. VR task performance and related factors for all conditions

	CTL-nap	STIM-NREM	STIM-REM	CTL-wake	STIM-wake	p	Post-hoc tests
	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)		
<i>Subjective factors related to VR</i>							
Pre – Sleepiness ^a	4.28 (1.65)	5.40 (1.43)	4.80 (1.85)	5.05 (1.31)	4.46 (1.61)	.167	
Post – Sleepiness ^a	3.56 (1.61)	3.65 (1.57)	3.80 (1.32)	4.79 (1.47)	4.31 (1.79)	.075†	
Pre – Pre-VR SSQ ^b	19.64 (2.80)	21.35 (4.02)	20.40 (3.05)	19.63 (1.98)	19.54 (2.40)	.533	
Pre – Post-VR SSQ ^b	20.28 (3.67)	21.55 (4.03)	19.45 (2.54)	20.58 (4.13)	20.62 (3.50)	.570	

Post – Pre-VR SSQ^b	18.04 (2.92)	18.35 (1.84)	17.75 (2.61)	19.11 (2.26)	19.23 (3.17)	.069 †	
Proneness to immersion^a	74.52 (13.25)	73.60 (12.33)	69.45 (12.04)	72.47 (11.50)	75.46 (16.37)	.666	
Sense of Presence^b	108.32 (10.40)	115.76 (8.42)	109.80 (12.15)	107.37 (10.54)	105.23 (9.76)	.049	S-NREM>S-Wake †
Motivation VR^a	6.13 (1.08)	6.35 (1.06)	6.14 (0.94)	5.79 (1.51)	6.77 (0.44)	.171	
VR Performance							
Pre – Hits^b	165.00 (14.72)	169.30 (12.54)	163.45 (15.67)	166.79 (9.13)	167.46 (12.34)	.823	
Post – Hits^a	174.60 (10.59)	177.30 (10.90)	176.80 (9.74)	173.58 (10.01)	174.46 (12.67)	.777	
Δ Hits^a	9.60 (9.03)	8.00 (7.73)	13.35 (11.89)	6.79 (6.78)	7.00 (8.03)	.153	
Pre – Mistakes^a	14.80 (4.44)	14.85 (3.63)	13.90 (3.80)	15.21 (2.51)	16.00 (2.92)	.583	
Post – Mistakes^a	12.32 (3.47)	12.75 (3.43)	13.00 (4.72)	13.05 (2.86)	14.77 (4.85)	.467	
Δ Mistakes^a	-2.48 (3.63)	-2.10 (4.71)	-0.90 (4.025)	-2.16 (2.67)	-1.23 (4.78)	.684	
Pre – Time (sec)^a	350.84 (54.28)	380.77 (67.48)	350.56 (51.01)	370.96 (75.38)	340.60 (62.81)	.288	
Post – Time (sec)^a	339.43 (54.96)	343.38 (54.76)	311.75 (36.23)	338.42 (69.13)	314.97 (55.10)	.246	
Δ Time (sec)^a	-11.41 (32.83)	-37.39 (40.54)	-38.81 (40.17)	-32.54 (31.84)	-25.63 (26.91)	.065 †	
Pre – Overall Score^a	0.44 (0.08)	0.42 (0.06)	0.43 (0.07)	0.43 (0.09)	0.46 (0.08)	.645	
Post – Overall Score^a	0.49 (0.08)	0.49 (0.05)	0.53 (0.07)	0.49 (0.10)	0.52 (0.09)	.273	
Overall improvement^a	0.05 (0.04)	0.07 (0.05)	0.10 (0.06)	0.07 (0.04)	0.06 (0.03)	.028	CTL-nap<S-REM*
%Overall improvement^a	12.56 (11.86)	18.56 (12.94)	24.04 (15.78)	16.56 (11.50)	14.04 (7.63)	.039	CTL-nap<S-REM*

S: STIM; ^aANOVA; ^bKruskal-Wallis test. Sleepiness: Pre: Pre-nap (Baseline test); Post: Post-nap (Retest); Δ: Post-Pre; Karolinska Sleepiness Scale (1-9 scale). Motivation: Motivation to perform the VR task (1-7 scale); Hits: Number of green circles attained during the VR task; Mistakes: Number of red circles touched in error; Time: Total time needed to complete the task circuit; Overall Score: (Hits-Mistakes)/Time; %Overall improvement: Percentage of improvement from baseline total score. Post-hoc tests (^aStudent T-tests or ^bDunn tests) are adjusted with Bonferroni correction. Significant differences at $\alpha=.05$ are in **bold**. † $p < .10$, * $p < .05$

Sleep architecture is not related to VR task improvement

When considering each group individually, overall improvement was not related to sleep duration (CTL-nap: $r_s(25) = 0.074$, $p = .724$; STIM-NREM: $r_s(20) = -0.199$, $p = .401$; STIM-REM: $r_s(20) = -0.076$, $p = .750$); to NREM sleep duration (CTL-nap: $r_s(25) = 0.164$, $p = .435$; STIM-NREM:

$r_s(20) = -0.161, p = .498$; STIM-REM: $r_s(20) = -0.16, p = .947$); or to REM sleep duration (CTL-nap: $r_s(25) = -0.213, p = .306$; STIM-NREM: $r_s(20) = 0.160, p = .499$; STIM-REM: $r_s(20) = 0.065, p = .786$).

Relationships between TMR, spindles and performance

General decreases in total spindle densities were observed in all channels for both the stimulation and sham windows compared to pre-stim/sham windows. These decreases were mostly due to decreases in fast spindle densities (see Table S2). Decreases in spindle amplitude were also found in some channels from pre-stim to stim/sham windows. This suggests general decreases in spindle density and amplitude with increasing time spent in SWS, but an absence of effects of the auditory stimulation on these spindle attributes.

Theta power decreased during stimulation in REM but was not associated with improvement

Theta (4-8 Hz) power averaged over the REM stimulation (STIM-REM) or sham (No-STIM-REM) windows were compared with scores for pre-stimulation or pre-sham windows, respectively. An interaction between groups and time was revealed in central and occipital derivations, but not in frontal derivations (see Table S3 and Figure S1).

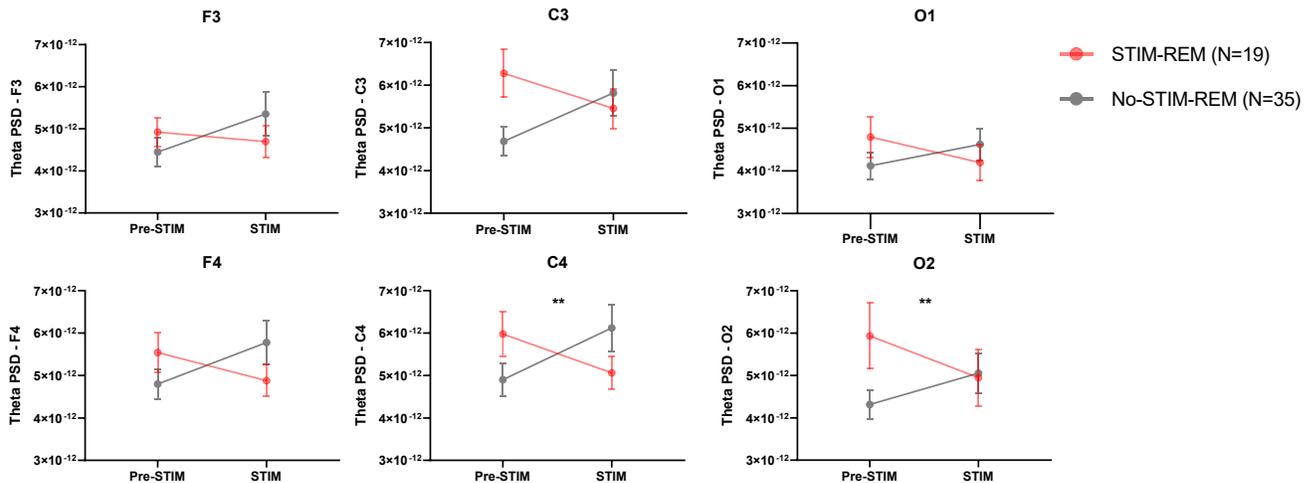


Figure S1. Changes in REM theta (4-8 Hz) power from the baseline, pre-stimulation window to the stimulation window in the STIM-REM group.

Changes are compared with the No-STIM-REM group (both CTL-nap and STIM-NREM) using equivalent pre-sham and sham windows in REM sleep. Interactions between group and time were found for central and occipital derivations. ****** $p < .01$ after Bonferroni correction.

Table S2. Changes in NREM spindle characteristics during the stimulation or sham windows compared with a pre-stimulation window

	STIM-NREM			No-STIM-NREM			F(1,52)	p	η_p^2
	$\Delta\%$	t(19)	p	$\Delta\%$	t(42)	p			
Tot Density									
F3	-40.658 (28.674)	5.772	<.001	-22.081 (38.598)	5.002	<.001	1.023	.317	.019
F4	-41.795 (26.503)	5.834	<.001	-22.384 (45.626)	4.746	<.001	2.220	.142	.041
C3	-44.960 (35.625)	4.912	<.001	-34.743 (44.217)	6.270	<.001	0.131	.719	.003
C4	-54.840 (28.219)	5.992	<.001	-21.223 (84.798)	4.974	<.001	4.030	.050	.072
O1	-37.517 (36.890)	4.106	.001	-17.837 (70.330)	4.948	<.001	0.756	.389	.014
O2	-30.833 (39.232)	3.700	.002	-18.282 (59.699)	5.508	<.001	0.601	.442	.011
Slow Density									
F3	-36.02 (41.936)	3.243	.004	-4.280 (81.687)	1.908	.063	1.011	.319	.019
F4	-44.002 (36.405)	4.348	<.001	-4.303 (72.300)	1.648	.107	1.796	.186	.033
C3	-52.435 (73.586)	2.046	.056	-14.166 (95.573)	2.854	.007	0.056	.815	.001
C4	-52.261 (52.354)	2.710	.014	-3.770 (114.876)	1.078	.287	1.048	.311	.020
O1	-30.848 (60.851)	1.657	.114	-34.923 (75.387)	0.894	.392	0.347	.559	.007
O2	-55.180 (59.746)	1.767	.093	-34.744 (44.217)	1.337	.189	1.196	.279	.022
Fast Density									
F3	-47.774 (36.293)	4.456	<.001	-28.629 (79.096)	5.426	<.001	0.285	.596	.005
F4	-42.811 (33.137)	3.841	.001	-32.292 (48.668)	6.111	<.001	0.501	.482	.007
C3	-44.092 (39.221)	3.951	.001	-32.844 (51.674)	5.747	<.001	0.086	.771	.002
C4	-53.351 (30.766)	5.179	<.001	-22.857 (89.270)	5.541	<.001	3.063	.086	.056
O1	-38.558 (44.366)	3.613	.002	-16.077 (74.506)	5.383	<.001	0.501	.482	.010
O2	-36.180 (34.513)	3.262	.004	-16.116 (65.378)	5.398	<.001	0.099	.755	.002
Frequency									
F3	-0.259 (3.066)	0.339	.738	-1.030 (1.538)	4.420	<.001	0.891	.350	.017
F4	-0.333 (2.101)	0.720	.480	-0.400 (2.006)	1.346	.186	0.017	.897	.000
C3	-0.651 (3.832)	0.750	.464	-0.166 (2.270)	0.494	.624	0.380	.540	.007
C4	-0.131 (2.171)	0.308	.762	-0.307 (3.011)	0.727	.472	0.075	.785	.001
O1	0.1778 (2.89)	-0.309	.761	0.3789 (2.133)	-1.085	.284	0.003	.954	.000
O2	-0.413 (2.177)	0.845	.409	-0.0181 (2.002)	0.644	.523	0.341	.562	.007
Amplitude									
F3	-4.225 (8.219)	2.596	.018	-4.553 (7.273)	4.473	<.001	0.001	.970	.000
F4	-2.707 (7.890)	1.410	.175	-1.782 (9.267)	1.814	.077	0.000	.994	.000
C3	-3.198 (8.969)	1.635	.120	-3.349 (10.754)	2.314	.026	0.330	.568	.006
C4	-0.823 (9.779)	.367	.718	-2.245 (8.076)	2.282	.028	1.277	.264	.024
O1	-5.799 (7.377)	3.656	.002	-1.928 (6.989)	2.291	.027	1.308	.258	.025
O2	-5.094 (7.324)	2.895	.010	-1.104 (10.684)	1.545	.130	0.314	.578	.006

$\Delta\%$: Percentage of change from pre-stimulation/sham to stimulation/sham windows. When spindles were detected in the stimulation/sham window but not in the pre-stimulation/sham window for a given channel, the $\Delta\%$ value could not be computed and was replaced by the highest $\Delta\%$ value observed in participants from the same group for the corresponding channel – this affected the $\Delta\%$ average displayed in the table but not the repeated measure statistical tests. The CTL-nap and STIM-REM groups were pooled as neither received stimulation in SWS and are referred to

as the No-STIM-NREM group. Paired t-tests comparing pre-stimulation/sham with stimulation/sham windows were computed for each group. Mixed ANOVAs were used to compare STIM-NREM and No-STIM-NREM groups. Statistical significance after Bonferroni correction for multiple comparisons ($\alpha = 0.05/(6*5) = 0.0016$) is indicated in **bold**.

Table S3. Changes in theta (4-8 Hz) power spectral density during stimulation or sham windows compared with pre-stimulation window

	STIM-REM			No-STIM-REM			F(1,44)	p	η_p^2
	$\Delta\%$	t(18)	p	$\Delta\%$	t(35)	p			
Theta PSD									
F3	-1.905 (28.474)	0.876	.392	+20.560 (38.049)	-2.894	.007	0.884	.352	.020
F4	-7.8511 (23.58)	1.895	.074	+19.821 (34.569)	-3.012	.005	3.852	.056	.081
C3	-10.799 (22.580)	2.282	.036	+23.538 (32.825)	-4.171	.0002	11.142	.002	.202
C4	-12.398 (20.411)	2.867	.011	+24.413 (31.418)	-4.175	.0002	14.166	.0005	.244
O1	-12.556 (12.432)	4.304	.0004	+13.889 (27.323)	-2.672	.011	11.553	.001	.208
O2	-15.436 (18.910)	3.380	.004	+17.131 (28.837)	-3.436	.002	16.574	.0002	.274

$\Delta\%$: Percentage of change from pre-stimulation/sham to stimulation/sham windows. The CTL-nap and STIM-NREM groups were pooled as neither received stimulation in REM and are referred to as the No-STIM-REM group. Paired t-tests comparing pre-stimulation/sham with stimulation/sham windows were computed on the log values of theta power spectral densities for each group. Mixed ANOVAs were used to compare STIM-REM and No-STIM-REM groups. Statistical significance after Bonferroni correction for multiple comparisons ($\alpha = 0.05/6 = 0.008$) is indicated in **bold**.

Objective 2: Task-dream reactivations in dreams and performance

The VR task was reactivated in some dreams

Table S4. Examples of task-dream reactivation in dreams and waking thoughts.

#Subject	Group	Stage	Dream excerpts	V,K,To t	WC
<i>Visual</i>					
1 (F, 19)	(STIM-NREM)	REM	[...] where I was on this road trip inside this van, but the outside was almost like a simulated environment vaguely similar to the VR environment with the flying simulation I did earlier.	3,0,3	618 †
2 (F, 20)	(STIM-NREM)	W-N2	I remember dreaming about bobby pins, the same as the one I use to attach my hair. They are silvery made of a quite robust material. I could see [the hairpins] positioning themselves in a circle, then turning. They were like on the ground. [...] I remember seeing a lake, but it was very brief, I only remember the dark blue, grey, black and white colors.	4,0,4	98
3 (F, 28)	CTL	REM	A box of small M&M chocolates that gets distorted and shaped into a mountain.	1,0,1	16
<i>Kinesthetic</i>					
4 (M, 29)	CTL-nap	W-REM	[...] I remember putting on the flashing light to turn right and here again I could feel the vehicle being so big. I had some difficulty driving straight ahead. [...] her husband was watching me leave and it made me feel nervous and I drove into the branches out of stress. [...] The SUV is hard to drive	0, 5, 5	274

			as if it was a simulator. [...] The feeling I had while driving the vehicle is a similar feeling I had when I was trying to control my flight in the experiment.		
5 (M, 22)	STIM-REM	REM	[...] On two clear occasions I flew in a clumsy way. The first time it was at the end of the road ending with a car. The second, when I was going to meet the man who pushed someone in a wheelchair over a bridge. [...] we were all hovering. Sometimes we were walking but otherwise we were hovering over the sidewalk.	0,2,2	355
6 (M, 22)	(CTL)	W-N2	I then took control of my movements and started playing a videogame that I've never seen before, before embodying the character. After a short moment of immersion, I had the impression of falling and it brought me back, fully conscious, to where I was. [...] Other similar moments included skating but upside down (on the waterside, with my feet above my head).	0,2,2	202
Visual + Kinesthetic					
7 (M, 23)	(CTL)	W-N2	I first saw some colored patterns. They expanded and shrunk constantly. I startled when the patterns got too close to me. There were the colors, and me trying to avoid the red circles.	4,5,7	132
8 (F, 25)	(CTL)	W-N2	The first [dream] I was in front of a computer and I had to choose between a green or a red circle. The second [dream] was more a visualization over which I had no control, the images appeared by themselves. I was small and semi-flying around a kitchen pot with a wooden lid, I go up inside the wooden lid and I explored the wood. After that I had bodily sensations just like in the game.	3,6,7	138
9 (F, 27)	CTL	N2	In a car for a long time, along the slopes of a mountain, it's a colleague of mine that was driving. I don't know where we were going. Outside, water (that reflected in the window, I don't think I saw it directly). The sensation of the car that takes some steep turns, like exaggerated, as in a cartoon.	4,3,6	56
10 (F, 19)	CTL	REM	[...] I think I was in the virtual universe in one of the scenes with black and white lines [...] I was flying, I think I was a trapeze artist, or I was seeing one, but I was only seeing the movement of the trapeze. We were at the circus. [...] I saw a lot of colors, a big multicolored tent and some kind of balls just like the ones in VR.	4,6,6	48
11 (M, 23)	CTL	N2	[...] Some moments when I had sensations of hovering, going down and falling through openings. From one opening to the other. Big wide spaces. [...] Later I was in the laboratory, I am sitting on the ground in the VR room. Inside the rectangle.	3,8,8	597
12 (F, 22)	(CTL)	N2	[...] I was in the process of flying, with a paraglider, over a mountain and a body of water. There was no one other than me in this image.	6,7,8	100
13 (M, 23)	(CTL)	W-N2	[...] I had the impression of falling freely. During the fall, I saw green circles just like in the VR experience. However, there were no red circles, only green circles. After falling, I started rising back up. During the ascent, I saw other green circles appearing and some red circles as well. The landscape was really similar to the landscape at the beginning of the test (a blue mountain in a starry sky).	6,7,7	119
Laboratory					
14 (F, 22)	STIM-NREM	REM	[...] I was with 3 friends in the laboratory filling in questionnaires. Also, in the preceding dream, I was told that it was over and the two [experimenters] came to take off the electrodes in the room. I thought I had finished the nap because of my dream [...], but I was confused because I was still in bed when I woke up.	-	95
15 (F, 21)	STIM-REM	REM	My dream was happening in the laboratory, in the hospital more precisely. I came here with a particular goal in mind. Everything was going well, I felt confident. When it was time to leave, I realized I forgot my shoes in the [Sleep] Center. So, I asked the two people who did the experiment, and who were now closing the door, if it was possible to go back to get my shoes.	-	115
16 (F, 29)	(CTL)	REM	I dreamed about doing the sleep experiments but actually my parents were in my dreams doing the same experiments with me. But I did not have any electrodes and while they were in my bed, I was on an inflatable mattress near them. This was very clear because I had to pump air two times during the dream. I was explaining about this sleep experiment to my parents and that they needed to behave because we were being recorded.	-	79†
Waking thoughts					
17 (F, 22)	CTL-wake	W	<i>My mind slipped a couple of times to the virtual reality task. About the green circles and especially the part where you go downwards.</i>	-	115 †

18 (F, 24)	CTL-wake	W	<i>I think back on my sensation of vertigo that I had, I still feel the dizziness a little bit in my body. I think back on the mountain, the feeling of vertigo and losing my balance that I had when I was climbing the mountain very close to it. I think back on the feeling of losing my balance and losing my bearings. I think of trying to better understand this technology that is very strange, extraordinary.</i>	-	224
19 (M, 20)	STIM-wake	W	<i>I thought a little bit about the experience and the game. I had multiple periods of boredom during which I wished it ended soon [...]. When the sounds similar to the ones associated with the green circles started playing I thought about the game quite a lot and that positive sound put me in a good mood. [...] I was seeing myself again in the setting, going through the circles.</i>	-	151

Text referring to reactivation in bold. Participant group is shown between parentheses () if they were excluded from the final group comparison analyses (see Methods for exclusion criteria). V: Visual; K: Kinesthetic; Tot: Total task-dream reactivations are reported on a 0-9 scale (0=absent, 9=very clear reactivation of the task); Stage: Stage upon awakening and collection of dream report; WC: Total Word Count of the original report before translation. Excerpts were selected and translated from French by the authors and key passages showing references to the VR task are in **bold**. Details added by participants about whether and how their dreams or thoughts related to the VR task are in *italics*. Word Count of the original report was calculated before translation. †Original report in English.

Baseline performance was not related to task-dream reactivation

Baseline task performance was not correlated with the degree of task-dream reactivation in dreams (REM dreams: $r_s(64) = -0.105$, $p = .410$; NREM dreams: $r_s(21) = 0.054$, $p = .816$; all dreams: $r_s(85) = 0.008$, $p = .940$). Furthermore, low and high baseline performers (baseline task performance split at median value) did not differ on the occurrence of task-dream reactivation (Low: 16/43 (37.2%); High: 15/42 (35.7%); $X^2 = 0.020$, $p = .886$, 2-tailed, Yates corrected) or on the degree of VR-Total reactivation (Low: 4.00 ± 2.39 ; High: 3.80 ± 1.97 ; $t(29) = 0.253$, $p = .802$), VR-Kines reactivation (Low: 4.60 ± 3.33 ; High: 3.33 ± 2.18 ; $t(17) = 1.237$, $p = .233$) or VR-Visual reactivation (Low: 3.08 ± 1.68 ; High: 3.00 ± 1.29 ; $t(23) = 0.140$, $p = .890$).

Waking thoughts about the task were not related to improvement

Signs of drowsiness were monitored during the reading period for the wake-group participants. Seven CTL-wake group participants and 3 from the STIM-wake group participants briefly reached stage 1 (N1) while reading (Mean time: CTL-wake: 3.28 ± 3.43 min; STIM-wake: 2.33 ± 1.04 min) but were retained for analysis. Nine of 19 participants (47.4%) in the CTL-wake group and 6 of 13 (46.15%) in the STIM-wake group reported having thoughts about the VR task during the reading period (Table S4). CTL-wake and STIM-wake groups did not differ on the degree to which VR was present in waking thoughts (CTL-wake: 0.842 ± 1.14 ; STIM-wake: 1.46 ± 1.79 ; $U = 106.50$, $Z = -0.709$, $p = .478$). However, four STIM-wake participants indicated explicitly that the auditory stimulation triggered thoughts about the task (circles specifically or the task more generally). In the CTL-wake group, the degree to which thoughts were related to the VR task was not correlated with overall task improvement ($r_s(19) = -0.227$, $p = .350$), but was positively related to both pre-rest ($r_s(19) = 0.605$, $p = .006$) and post-rest overall task score ($r_s(19) = 0.485$, $p = .035$). In the

STIM-wake group, none of these relationships was significant (improvement: $r_s(13) = 0.018$, $p = .954$; pre-rest: $r_s(13) = -0.233$, $p = .444$; post-rest: $r_s(13) = -0.215$, $p = .480$). Thus, participants who generally performed better had more spontaneous thoughts about the task during the reading period, but only in the group with no auditory reminder of that task.

The Dream-React group had lower spindle frequencies and higher phasic REM theta power

Spindles

Table S5. NREM sleep spindle characteristics for the Dream-React and Dream-NoReact groups (for both REM or NREM dreams)

	Dream-React N=30	Dream-NoReact N=55	T / U	p
Slow spindle density				
F3	1.555 (1.000)	1.228 (0.644)	U(85)=958.0	.221
F4	1.528 (0.734)	1.389 (1.148)	U(85)=987.0	.136
C3	0.467 (0.358)	0.390 (0.349)	U(85)=936.0	.307
C4	0.562 (0.396)	0.387 (0.303)	U(85)=1043.0	.045
O1	0.565 (0.468)	0.363 (0.468)	U(85)=1022.0	.048
O2	0.568 (0.446)	0.388 (0.282)	U(85)=1010.0	.089 †
Fast spindle density				
F3	1.656 (0.667)	1.960 (0.766)	U(85)=628.0	.070 †
F4	1.676 (0.782)	2.376 (2.256)	U(85)=624.0	.065 †
C3	2.466 (0.662)	2.680 (0.441)	U(85)=677.0	.174
C4	2.404 (0.520)	2.584 (0.632)	U(85)=614.0	.052 †
O1	2.057 (0.647)	2.319 (0.484)	t(82)=-2.107	.038
O2	2.074 (0.622)	2.265 (0.481)	t(83)=-1.573	.119
Total Frequency (Hz)				
F3	12.875 (0.374)	13.041 (0.388)	t(83)=-1.915	.059 †
F4	12.874 (0.377)	13.043 (0.383)	t(83)=-1.958	.054 †
C3	13.497 (0.399)	13.674 (0.413)	t(83)=-1.909	.060 †
C4	13.479 (0.376)	13.639 (0.399)	t(83)=-1.801	.075 †
O1	13.391 (0.442)	13.606 (0.346)	t(82)=-2.429	.017
O2	13.390 (0.424)	13.567 (0.344)	t(83)=-2.085	.040

Statistical significance at $\alpha = .05$ is indicated in **bold**. † $p < .10$. These effects did not persist after adjusting for multiple comparisons with a Bonferroni correction $\alpha = .05/(6*3) = .0028$.

The Dream-React group tended to have higher slow spindle densities, lower fast spindle densities and lower spindle frequencies globally than did the Dream-NoReact group (Figure 5A, Table S5).

Differences in spindle frequencies were only true for REM dreams in frontal regions (F3, $p = .056$; F4, $p = .055$), but not NREM dreams (all $p > .433$).

Theta power spectral densities

Absolute theta power

Table S6. Theta power spectral densities in REM, tonic REM and phasic REM sleep for the Dream-React and Dream-NoReact groups (for REM dreams only)

	Dream-React N=19	Dream-NoReact N=52	<i>U</i>	<i>p</i>
Total REM (x10⁻¹²)				
F3	5.839 (2.642)	4.506 (1.895)	<i>U</i> (71)=638.5	.061 †
F4	5.967 (2.670)	4.884 (2.670)	<i>U</i> (71)=617.5	.109
C3	6.374 (3.495)	5.234 (2.059)	<i>U</i> (71)=584.0	.240
C4	6.403 (3.883)	4.917 (2.716)	<i>U</i> (71)=592.0	.203
O1	3.962 (2.259)	4.140 (1.920)	<i>U</i> (71)=477.0	.825
O2	4.847 (2.296)	4.657 (2.296)	<i>U</i> (71)=521.0	.726
Tonic REM (x10⁻¹²)				
F3	6.836 (3.111)	5.774 (2.968)	<i>U</i> (71)=600.0	.169
F4	7.268(3.991)	6.206 (3.058)	<i>U</i> (71)=564.5	.360
C3	7.716 (4.623)	6.708 (3.096)	<i>U</i> (70)=500.0	.667
C4	7.794 (5.173)	6.743 (3.700)	<i>U</i> (67)=511.5	.440
O1	4.292 (1.830)	4.473 (2.134)	<i>U</i> (68)=420.5	.854
O2	4.765 (2.844)	5.093 (2.904)	<i>U</i> (70)=433.5	.501
Phasic REM (x10⁻¹²)				
F3	5.426 (2.632)	4.114 (1.671)	<i>U</i> (69)=633.5	.049
F4	5.495 (2.276)	4.497 (1.999)	<i>U</i> (70)=635.0	.046
C3	6.552 (3.473)	4.828 (1.829)	<i>U</i> (69)=593.0	.067 †
C4	6.670 (3.791)	4.860 (2.269)	<i>U</i> (67)=577.0	.092 †
O1	4.451 (2.023)	4.306 (1.898)	<i>U</i> (67)=447.5	.746
O2	4.882 (2.222)	4.741 (2.344)	<i>U</i> (69)=491.0	.830

Statistical significance at $\alpha = .05$ is indicated in **bold**. These effects did not persist after adjusting for multiple comparisons with a Bonferroni correction $\alpha = .05/(6*3) = .0028$.

No differences for other frequency bands in REM sleep (all $p > .153$) or phasic REM sleep (all $p > .104$).

Relative theta power

When considering relative theta (divided by 1-50 Hz power), the phasic REM theta differences disappeared, but were instead present in tonic REM (increased theta power for Dream-React group in F3 ($U(71) = 308.0$, $p = .016$) and F4 ($U(71) = 349.0$, $p = .060$) and in total REM in F3 ($U(71) = 329.0$, $p = .032$) and F4 ($U(71) = 346.5$, $p = .055$). The Dream-React group had marginally higher total power (1-50Hz) in phasic REM than did the Dream-NoReact group (F3: $p = .085$; F4: $p = .071$; C3: $p = .057$; C4: $p = .058$), but the groups did not differ on tonic REM. This increase in phasic REM total power was mostly driven by theta changes as no other frequency bands differed between the groups (all $p > .104$).

Objective 3: Effect of TMR on dream content

Auditory stimulation was directly incorporated into some nap dreams

There were three instances of possible incorporation of the TMR stimulus sounds into REM dream content; the participants were either certain the sounds originated within their dreams or could not say with certainty whether they were. One participant from the STIM-REM group dreamed of a novel laboratory task where they had to play “a series of notes on a transverse flute”, but were told by the experimenter that they were “really off”, and also reported that there was a “vibraphone melody still playing” in their head at the end of their dream. A second participant heard two “soft beeps” inside their dream with an “unknown time interval” that were like “an alert to remind passengers [on a flight] that the turbulence zone was over”. A final participant heard “some melodies here and there in one of my dreams that were similar to the virtual reality game”, but thought it came from within their dream. These three participants did not differ from the other STIM-REM participants in overall improvement on the VR task ($t(18) = -0.316$, $p = .756$).

TMR did not influence dream content attributes

Dreams from the 3 sleep groups did not differ on other dream attributes such as levels of flying sensations ($F(2,58) = 0.746$, $p = .479$), falling sensations ($F(2,58) = 2.040$, $p = .139$), lucid-control ($F(2,58) = 0.064$, $p = .938$) or perspective ($F(2,58) = 1.644$, $p = .202$). Lucid-awareness was marginally higher for the CTL group (CTL: 3.40 ± 2.47) than for the STIM-NREM (1.94 ± 1.71) and STIM-REM (2.21 ± 12.00) groups ($F(2,58) = 2.880$, $p = .064$) but post-hoc tests did not reveal specific differences (all $p > .101$). Dream length also did not differ between the groups (mean word count for CTL-nap: 150.40 ± 135.02 ; STIM-NREM: 161.10 ± 154.87 ; STIM-REM: 135.05 ± 96.88 ; $F(2,62) = 0.199$, $p = .862$).

References

- Bergeron, J. (1980). Validation, études de normalisation et exemples d'utilisation du questionnaire d'anxiété ASTA. Rapport de recherche non publié. Université de Montréal.
- Bourque, P., & Beaudette, D. (1982). Étude psychométrique du questionnaire de dépression de Beck auprès d'un échantillon d'étudiants universitaires francophones. *Revue Canadienne des Sciences du Comportement*, 14, 211-218.
- Buysse, D. J., Reynolds, C. F., 3rd, Monk, T. H., Berman, S. R., & Kupfer, D. J. (1989). The Pittsburgh Sleep Quality Index: a new instrument for psychiatric practice and research. *Psychiatry Res*, 28(2), 193-213.
- Derogatis, L. R. (1994). *Symptom Checklist-90-Revised: Administration, scoring and procedures manual* (3rd ed.). Minneapolis, Minn: National Computer Systems, Inc.
- Douglass, A. B., Bornstein, R., Nino-Murcia, G., Keenan, S., Miles, L., Zarcone, V. P., Jr., . . . Dement, W. C. (1994). The Sleep Disorders Questionnaire. I: Creation and multivariate structure of SDQ. *Sleep*, 17(2), 160-167. doi:10.1093/sleep/17.2.160
- Kennedy, R. S., Lane, N. E., Berbaum, K. S., & Lilienthal, M. G. (1993). Simulator Sickness Questionnaire: An enhanced method for quantifying simulator sickness. *International Journal of Aviation Psychology*, 3(3), 203-220.
- Martin, N., Lafortune, M., Godbout, J., Barakat, M., Robillard, R., Poirier, G., . . . Carrier, J. (2013). Topography of age-related changes in sleep spindles. *Neurobiology of Aging*, 34(2), 468-476. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2012.05.020
- Picard-Deland, C., Carr, M., Paquette, T., Saint-Onge, K., & Nielsen, T. (2018). Sleep spindle and psychopathology characteristics of frequent nightmare recallers. *Sleep Med*, 50, 113-131. doi:10.1016/j.sleep.2017.10.003
- Schredl, M. (2004). Reliability and stability of a dream recall frequency scale. *Perceptual and Motor Skills*, 98(3 Pt 2), 1422-1426. doi:10.2466/pms.98.3c.1422-1426
- Witmer, B. G., Jerome, C. J., & Singer, M. J. (2005). The factor structure of the presence questionnaire. *Presence: Teleoperators Virtual Environments*, 14(3), 298-312.
- Witmer, B. G., & Singer, M. J. (1998). Measuring presence in virtual environments: A presence questionnaire. *Presence : Teleoperators and Virtual Environments*, 7(3), 225-240.

6.1.1 Article II

Table S1. Daily count of dream recall for lab and home dreams in each group

Day	CTL-nap N=25			STIM-NREM N=20			STIM-REM N=20			All groups N=65			χ^2
	# Recall	# Entries	% Recall	# Recall	# Entries	% Recall	# Recall	# Entries	% Recall	# Recall	# Entries	% Recall	<i>p-value</i>
Pre -5	20	24	83.3	14	19	73.7	18	20	90.0	52	63	82.5	0.403
Pre -4	19	25	76.0	13	19	68.4	16	19	84.2	48	63	76.2	0.520
Pre -3	16	24	66.7	16	20	80.0	14	20	70.0	46	64	71.9	0.604
Pre -2	16	25	64.0	14	19	73.7	11	19	57.9	41	63	65.1	0.588
Pre -1	14	23	60.8	10	19	52.6	9	19	47.4	33	61	54.1	0.674
Lab-nap	23	25	92.0	17	20	85.0	18	20	90.0	58	65	89.2	0.747
Post +1	14	24	58.3	12	19	63.2	9	19	47.4	35	62	56.5	0.601
Post +2	16	24	66.7	12	20	60.0	9	18	50.0	37	62	59.7	0.552
Post +3	13	24	54.1	7	19	36.8	10	17	58.8	30	60	50.0	0.366
Post +4	14	24	58.3	15	19	78.9	13	18	72.2	42	61	68.9	0.327
Post +5	16	21	76.2	8	18	44.4	8	17	47.1	32	56	57.1	0.082
Post +6	16	23	69.6	12	18	66.7	7	17	41.2	35	58	60.3	0.155
Post +7	14	23	60.9	10	17	58.8	15	18	83.3	39	58	67.2	0.214
Post +8	14	23	60.9	5	14	35.7	11	18	61.1	30	55	54.5	0.261
Post +9	14	25	56.0	10	16	62.5	9	15	60.0	33	56	58.9	0.914
Post +10	9	21	42.9	7	13	53.0	7	15	46.7	23	49	46.9	0.823

#Recall: Number of dream reports for each day. #Entries: Number of available journal entries on each day (both dream recall and no recall).
% Recall: Percentage of dream recall (#Recall / #Entries * 100),

6.1.2 Article IV

Appendix I: Scoring of Laboratory Incorporation Dreams (SoLID) Criteria

Table S1. Demographic measures and sleep characteristics

	Mean		SD	Min	Max
Age	24.10	±	5.71	18	40
Usual sleep duration	7.30	±	0.66	6	8
Dream recall/week	4.18	±	1.14	3	7
Number of Awakenings for dream collection	11.40	±	0.88	9	12
Number of Awakenings with dream recall	8.20	±	2.02	4	12
Lights off	21:48:11	±	5:01:01	21:33:51	12:39:05
Lights on	8:00:59	±	0:56:00	5:31:59	9:58:19
Time In Bed (h)	9.01	±	0.87	7.26	10.31
Sleep Period Time (h)	8.80	±	0.86	7.18	10.02
Total Sleep Time (h)	7.33	±	1.08	5.17	8.93
Sleep Efficiency (%)	81.69	±	11.40	50.70	92.80
Sleep Onset (min)	10.31	±	8.45	1.10	37.10
WASO (min)	90.82	±	67.44	30.30	289.70
Number of Arousals	153.05	±	51.78	60	248
Arousal Index (per hour)	21.35	±	7.85	7.30	38.90
Number of Arousals in NREM	102.95	±	42.18	25	181
Number of Arousals in REM	39.90	±	18.41	13	76
N1 duration (min)	55.63	±	29.94	24.00	152.50
N2 duration (min)	189.53	±	39.24	123.00	276.50
N3 duration (min)	105.70	±	36.32	60.00	198.00
REM duration (min)	88.83	±	29.42	33.00	148.50
N1 %	12.87	±	6.92	4.60	35.50
N2 %	43.36	±	7.59	30.90	56.10
N3 %	23.88	±	6.70	12.80	40.90
REM %	19.88	±	5.42	10.10	34.40
N1 latency^a	10.31	±	8.45	1.10	37.10
N2 latency^a	25.19	±	16.00	3.30	63.60
N3 latency^a	36.99	±	16.54	14.20	67.60
REM latency^a	145.69	±	48.17	63.30	246.80

^aLatencies calculated from Lights off.

Instructions:

The SoLID Criteria were designed to assess the multiple ways that participants report dreaming about the sleep lab. They are intended to be comprehensive criteria, including both direct and indirect references to the lab as evaluated in previous studies, but steering clear of purely metaphorical references. They also include subjective sensory impressions and feelings of self-consciousness and performance anxiety that are commonly reported by laboratory participants. However, the criteria are not designed to assess the complete range of emotional reactions possible in a sleep lab experiment.

Step 1 of the procedure is for a judge very familiar with the sleep lab and its procedures to screen all candidate dream reports for whether or not there is any trace of the laboratory in the report. Such traces include lab-related people, places, objects, tasks and sleep activities (categories 1-5). If any are identified, the dream is coded as '1'. If not, the dream is coded as '0' on all categories and it is given no further consideration.

Step 2 involves scoring the dream report on the 14 specific and 1 global categories.

- The 14 specific categories all use a binary 0/1 score where 0 means the feature is absent and 1 means the feature is present.
- The global category scale is scored on a 1-7 scale where 1=mild indirect reference to the lab experience, and 7=very clear and extensive incorporation of multiple aspects of the lab experience.

Scoring criteria and examples are provided in the Table below.

Table S2. Criteria and examples for the scoring of Laboratory Incorporation Dreams

Category	Criteria	Examples
Lab elements		
1. People	Experimenter (or someone in E role), hospital personnel, other participants	<i>The assistant woke me up; My mom was in a lab coat; A nurse was taking my blood pressure</i>
2. Places	Lab, hospital, bedroom, adjacent hallways, lab bathroom, 'here'. 'Places' is not scored if the report only mentions 'in this study'.	<i>An assistant came into the bedroom; I was in a hospital</i>
3. Objects	Any objects related to lab or experiment: electrodes, gel, pillow, cameras in bedroom, computers and other equipment	<i>I still had electrodes on my head; I was looking at my brain waves on the computer screen</i>
4. Task	Any reference to being part of a study, including being evaluated by tasks, questionnaires, sleep recordings, dream reporting and other experimental procedures	<i>I was in this study; I was being examined on a new task; I had to report my dreams</i>
5. Sleep Activities	Any reference to sleep, sleep activities, or sleep-related states (fainting, fatigue), including bedroom, bed, pajamas—in self or others—happening outside the lab	<i>I woke from a nap at home; My brother was wearing pajamas; I suddenly felt very tired and tried to find a place to sleep</i>
Lab themes		
6. Sleep Performance	Any concern that their sleep in the lab is inadequate or in question	<i>I was worried I would fail the dream test; My sleep was too short; I was afraid I couldn't fall asleep</i>
7. Wayfinding	Participant actively ambulates in, around, into or out of the lab or hospital. Passive movement is not scored.	<i>I was trying to find my way back to the lab; I got lost in the hospital hallways</i>
8. Sensory	Real sensations occurring during sleep in the lab, including muscle atonia, interoception (e.g., hunger, thirst, having an urge to urinate), somatosensory perception (touch, pain, temperature), and	<i>I felt electrode paste in my hair; I needed to pee very badly; I couldn't use my right arm; My feet were cold</i>

auditory/visual/tactile related to specific stimuli that are part of the experiment; excluding emotions.

9. Meta-dreaming	Any alteration of consciousness: lucid, pre-lucid, questioning sleep, false awakening/false waking, sleep paralysis, out of body experience	<i>I wondered if I was really sleeping; I realized I was dreaming; The dream in my dream...</i>
10. Object of observation	Lab-related act or feeling of being observed, evaluated, criticized or praised by others about one's sleep/dreams or measures thereof; feelings of intimacy or breach of it, loss of control, including aggressive or violent acts toward the self	<i>There was a big window between the control room and bedroom; Some person was assigned to sleep in the bed with me; My dreams were being transcribed directly on paper</i>
11. Friends/Family in lab	Family member, friend or acquaintance participating in the experiment or simply being present in the lab.	<i>My parents were doing the experiment with me; My friend was sleeping in one of the lab bedrooms</i>

Temporal orientation

12. Past	Lab-related events taking place in the past	<i>I was being hooked up to electrodes; I was heading to the lab</i>
13. Immediate Future	Lab-related events taking place just after the sleep period is over or after last awakening, including awakening in, or being awoken in, the lab	<i>You woke me for a dream report; It was already noon and the study went on for too long</i>
14. Future	Any post-lab activities if continuous from (related to) the lab	<i>We took the metro home after the study; I was telling my friends about the experiment I just did</i>
15. Global	Overall impression that the dream was influenced by the lab; overall richness of lab incorporations (1-7 scale)	<i>See Table 2 for example of dream with maximum Global score</i>

Appendix II: Exemplary lab incorporation dreams

The following exemplary dream reports are all from REM sleep nap awakenings. Time of awakening, age and sex of participants, and original language of the dream report are shown in brackets for each example.

Dream example #1

[11:23 am, 22 yrs old, F, Original report in English]

I was dreaming that I was undergoing the study, actually. I dreamed that **it was already noon**, and this very **study had gone on longer than anticipated** because **I wasn't able to fall asleep**. Two male researchers were at a disagreement about whether allowing me to continue would be worth the time. So I was **trying to fall asleep and not doing very well**, notwithstanding because **there was no real barrier** between **this bed and the researchers, no door**, just a closet for coats and then the TVs around the corner, because there was music playing in the background one of the student researchers was mock-offended that I didn't share her taste in music and - at one point - that my bed was in fact outside, supposedly for the ambience but was surrounded by the bike path [near the hospital], with cyclists occasionally **weaving in circles around my bed**. The researchers had **referred to my brain patterns** during my attempted-nap as a "Dante pattern", which is either indicative of multiple personalities while awake or weaving in and out of sleep while attempting to sleep. Just before actually waking up, **I was trying to fall asleep in my dream** by holding onto an office chair and rocking it back and forth, **aware of the cameras** but **desperate enough to fall asleep** that I didn't really care. I was also dreaming of the **mental exercises** that would usually help me slow down my thoughts enough to fall asleep except they **kept being corrupted**, so instead of fields and beaches it was buildings and people. So this part of my dream was layered **between my dream-self and the mental experiences of my dream-self**.

//

Dream example #2

[11:09 am, 23 yrs old, F, Original report in English]

I dreamt about this very room, **like my dream had been hijacked**. I heard a strange voice say something death, died, dream something in this, something to the extent of that. I thought maybe you were playing a spooky soundtrack **in order to influence my dreams**. **I got lost wandering** through the hospital, and found myself outside with all the **gear still stuck to my face**. Wandering

through all the corridors **trying to remember my way back**. The sun was excessively bright. I dreamt about **seeing myself in this room**. It was hard to tell if I was dreaming or not.

//

Dream example #3

[12:43 pm, 22 yrs old, M, Original report in French]

I'm in the bedroom in the lab, where I was actually sleeping. The TV which is to my left in reality is found on my right in my dream. I use it to listen to soundtracks to **help me fall asleep**. [...dreamer then watches an episode of The Office in the dream...]. I turn off the TV, and I tell myself that I **have to fall asleep to have a dream for the study in which I am participating**. I am not moving, and I start to feel **vibrations in my whole body**. I also feel like I'm **starting to levitate in the air**. I'm excited, as this is what usually happens to me when I consciously fall asleep, so I'm glad I could **lucid dream** while participating in the study. Because of my anticipation, I couldn't go into a dream (in my dream). A few moments later, [the experimenter] **comes into the bedroom** and tells me that I can get up, that **the time for sleeping is over**. I'm not sure if it's a good idea to move, because I might still be able to lucidly fall asleep. [The experimenter] leaves the room, and I see in front of me, **where there should be a wall, a door**. The door is opened by Jim, another character from The Office. I see on the other side of the door **a small corridor**, and less than a yard in front of the open door, there is **another open door** which gives the view on a small dining room with a fridge. Jim tells me I can get up. I ask him if it's possible for me to **go and eat**, and he tells me yes (I **hadn't eaten all day**).

//

Dream example #4

[11:12 am, 26 yrs old, M, Original report in French]

I thought I had no dream, because I **dreamed of the laboratory** and specifically of the bedroom, **and the procedure to follow if the dream is lucid** (moving my eyes from left to right). The first memory of my dream starts with this procedure, after doing it the **researcher came slowly into the room**, turned on the light and **gave me directions** then another person came to talk to me, she cared for **conscious people in dreams**. From that moment I realized that the room had **another door with a small corridor** where there were two people in **white uniforms** who were cleaning medical instruments at the end of this corridor in a room with the door closed. When **the door opens** a gentleman met my gaze but I had the impression that he shouldn't have, as if he

had something to hide. I could see from my bed, some details, a desk and a computer. This man was tall, broad like Bruce Willis, dressed in a sky blue shirt and an FBI colored jacket. Then **I thought I was awake and waiting for the end of the experiment, I glued one of my electrodes back on.**

//

Dream example #5

[11:10 am, 22 yrs old, F, Original report in French]

I dreamed of **waking up here in the lab**. I woke up and [the experimenter] explained to me that **it was over and I could go home**. Eventually, I'm not sure why, but you were going to **drive me to a bus** and we would even take the bus all 3 together and at the same time you would start **removing the electrodes** from me. Then, at one point I point out that we did not redo the second virtual reality session and then we realize that we did nothing of all the rest that had to be done after the nap. So we go back. There are other people this time, another participant. And then I really want to **go to the bathroom** so I go to the small room next door and I can't quite close the blinds, **there is a window** that overlooks the small room where the toilet is. It's a room with a bed too. Anyway, it's complicated but I ended up succeeding and then I think I also **woke up halfway in my room** because I found myself in bed but it's hard to say if I was dreaming about this too or not. I also remember a scene where **I tell [the experimenter] that I haven't slept so much and hope it's not too bad** but she tells me that I actually slept well all along and then we **look a little at my data**. But again I think I woke up often so my dreams are interrupted.

//

Dream example #6

[12:38 pm, 30 yrs old, M, Original report in English]

I woke up due to **pain in my arm**, which I thought was **coming from the electrodes**. I left the room to find [the experimenter] or someone else, but no one I recognized was around. I **walked into the hallway** and found many children with disabilities playing there, supervised by adults. They looked at me kind of funny and I remembered that I had **wires attached to my face**. I asked a girl if she knew where the people conducting the dream study might have gone, but she didn't know. She seemed interested in the study, explaining that **she had participated in several studies**, including one where **they made incisions on her back and took grafts of skin**. A 17-year-old (I'm guessing age) with some sort of disability laid down on the floor in front of me and

grabbed me by the ankles. [...]. Upon returning to the room, I found all these other people in there, but none of the people who were working with me. Everyone was **crowded around the computer screens**. They looked like supervisors or **interested researchers**. I went back in the room that I was sleeping in and **found another doorway** off the far wall that lead to **another room the size of my bed**. A couple **people from my yoga class** walk in there and **go lie on the bed**. I came back into the room where I was sleeping and there were maybe two people sleeping the bed I was supposed to be in, plus two cots set up with people in them. I told the people that maybe **they should not fall asleep in this room because I hadn't finished my study**. They didn't listen or respond. I was slightly annoyed, but mostly because **I still felt sleepy and wanted to nap some more**. I walked back into the lab and looked at the time on a digital clock with red numbers. **It was 3:30pm**.

//

Dream example #7

[12:04 pm, 23 yrs old, F, Original report in English]

I was in a place sort of **like this room**, but it had **large windows**. In my dream, I was in a **semi-conscious state**, and there was a male character, who seemed to be like a research nurse or something. While I was still lying in a bed, someone took me out on **a ride through the town** in the back of a vehicle like an ambulance, but **with windows**. I was very confused in the dream, as the scenes and setting kept on changing, between the room and the vehicle. I also heard people talking and was **not sure if they were trying to trick me as to where I actually was**. My left foot **felt cold**, but I think that is because this room is quite cold.

//

Dream example #8

[11:10 am, 26 yrs old, F, Original report in French]

I dreamed that the **experiment was going on too long**, that **I didn't sleep enough**, that **it was too long**. I felt like maybe you **([the experimenter]) were disappointed in me** or that I **wasn't 'performing' well enough** on the sleep side. I think it's the feeling I had not long before waking up, or the beeps waking me up: I was also confused and I wasn't sure what woke me up. [...] I remember thinking several times, in my dreams, of you too, of wondering if you could possibly **see my dreams through the electrodes** and **if you were going to find me weird**.

//

Dream example #9

[11:18 am, 33 yrs old, F, Original report in French]

I was in the lab doing the dream tests. **My mother was with me**, we walked together **in a corridor** that brought us into the testing room. There were **several busy people**. My mom called the person who was going to do the test, I told her, wait, because she's busy. After that I did a test where she put **electrolytes in my head** and it was supposed to **write the dreams directly on the paper**. I finished the test and **forgot to write the dream** on paper. I went to **another corridor** to do the second test. My mother had a loaf in her hand, the size of a baguette. When we arrived in the room, the person asked me if I gave my CV as well. I told them no, I don't understand what's the point of leaving my CV with the dream. **My sister was also with me and my mother** at the time. We were laughing, we were happy and we wanted to finish the test to **get out of the laboratory**. The person said we could start and I remember **knowing that I was dreaming** and **worrying about waking up and forgetting the dream**.

6.1.3 Article V

Supplementary Tables

Table S1. Demographic measures and sleep characteristics

	Mean	SD	Min	Max
Age	24.10	± 5.71	18	40
Usual sleep duration	7.30	± 0.66	6	8
Dream recall/week	4.18	± 1.14	3	7
Number of Awakenings for dream collection	11.40	± 0.88	9	12
Number of Awakenings with dream recall	8.20	± 2.02	4	12
Lights off	21:48:11	± 5:01:01	21:33:51	12:39:05
Lights on	8:00:59	± 0:56:00	5:31:59	9:58:19
Time In Bed (h)	9.01	± 0.87	7.26	10.31
Sleep Period Time (h)	8.80	± 0.86	7.18	10.02
Total Sleep Time (h)	7.33	± 1.08	5.17	8.93
Sleep Efficiency (%)	81.69	± 11.40	50.70	92.80
Sleep Onset (min)	10.31	± 8.45	1.10	37.10
WASO (min)	90.82	± 67.44	30.30	289.70
Number of Arousals	153.05	± 51.78	60	248
Arousal Index (per hour)	21.35	± 7.85	7.30	38.90
Number of Arousals in NREM	102.95	± 42.18	25	181
Number of Arousals in REM	39.90	± 18.41	13	76
N1 duration (min)	55.63	± 29.94	24.00	152.50
N2 duration (min)	189.53	± 39.24	123.00	276.50
N3 duration (min)	105.70	± 36.32	60.00	198.00
REM duration (min)	88.83	± 29.42	33.00	148.50
N1 %	12.87	± 6.92	4.60	35.50
N2 %	43.36	± 7.59	30.90	56.10
N3 %	23.88	± 6.70	12.80	40.90
REM %	19.88	± 5.42	10.10	34.40
N1 latency^a	10.31	± 8.45	1.10	37.10
N2 latency^a	25.19	± 16.00	3.30	63.60
N3 latency^a	36.99	± 16.54	14.20	67.60
REM latency^a	145.69	± 48.17	63.30	246.80

^aLatencies calculated from Lights off.

Table S2. Examples of memory sources identified by participants

Sleep stage	Time of night	Dream Excerpt	Memory source^a	Date
N1	early	I was driving, to taco bell; I wasn't really asleep yet; thinking myself to go to sleep	As a reward for the summer workers, we got pizza and taco bell to show for our hard work this summer	2 days ago
N2	early	something to do with flames, fire.	I was considering doing flames as one of my nail designs for vacation, but I decided against it.	Yesterday
N3	early	I think it was 4-wheel roller blading. I was with my family, it was a family reunion, and we were roller blading.	This is something my family and I would all do when I was younger.	Childhood
REM	early	I was hiking with my family and friends; it was an overnight and the trail was really rocks but it had ipads on them; I remember my parents came and there were seals too.	My parents and I did a camping trip with hiking out west over the summer.	Within the past 6 months
N1	mid	I think I was dreaming about watching the Olympic games... I think I was swimming and that's it.	I watched Olympic games last week.	3-4 days ago
N2	mid	I was talking to someone about, I don't know. About something. And they had this lunch tray that had different compartments in it, and he was like showing it off to me. The lunch tray was blue.	My friend just found a blue container yesterday when we went to the store and she was asking me if she should buy it or not.	Yesterday
N3	mid	We were getting ready to go somewhere, we were getting dressed up, I was wearing a dress, a really beautiful long dress [...]. We were going some place for a dinner party I guess.	There is a dinner that I'm doing on Friday with my host family.	Tomorrow
REM	mid	I was getting sushi, with some random person and we were, we were just freaking out about the really good deals that the sushi place had.	I think the only association is that I love sushi and crave it frequently.	Semantic
N1	late	I was by a mall, with some of my friends, and we were about to go outside, and we were at the top of the stairs. The stairs were like a stone gray. There was a big parking lot behind us.	While driving to Rochester the other day from long island, I drove through Syracuse and I had a whole conversation with everyone in the car about the huge mall there.	5-6 days ago
N2	late	I went skiing and that was fun and then it was not a mountain I'd ever been to before [...].	I have not gone skiing for several years, but last Thursday I talked to someone who skied often in the Rochester area.	7-8 days ago

N3	late	I dreamt that I was here and I kept waking up, and my friend was also here and I kept waking up with her, and I took this medication every day for it.	This is where my location currently was/where I was sleeping	Yesterday
REM	late	I was finished with the study and I had to clean up, and it was interesting because instead of having these things kind of stuck to my head, I had them taped onto my back, and the parts on my back were in square shapes like 2x2 inches and they were all over my back and my lower stomach [...].	When I was younger, I was in a car crash and I would get physical therapy. I think they put sticky squares like this on my back [...].	5+ years ago

^aOnly one identified memory source is shown here.

Table S3. Characteristics of dream recall and memory sources in dreams across sleep stages and time of night

	Total	N1	N2	N3	REM	Sleep Stage ^a	Time of night ^a
Dreams, # (%)	164 (72.2%)	44 (75.8%)	41 (68.3%)	30 (56.6%)	49 (87.5%)	REM > N3, N2	-
Dream report length, mean (SD)^b	48.30 (63.63)	44.88 (34.61)	34.03 (29.50)	26.77 (26.08)	98.43 (104.92)	REM > N1, N2, N3	L > E
Clarity of recall (1-5), mean (SD)	2.96 (1.51)	3.39 (1.52)	2.29 (1.38)	2.30 (1.42)	3.55 (1.31)	REM, N1 > N2, N3	L > E†
#Memory sources, mean (SD)	1.77 (1.39)	2.02 (1.36)	1.39 (1.20)	1.16 (0.99)	2.22 (1.57)	REM > N2, N3; N1>N3	-
Recent-past, # (%)	91 (55.5%)	29 (65.9%)	20 (48.8%)	11 (36.7%)	31 (63.3%)	REM, N1 > N3	-
Distant-past, # (%)	49 (29.9%)	16 (36.7%)	9 (22.0%)	6 (20.0%)	18 (36.7%)	-	-
Semantic, # (%)	51 (31.1%)	13 (29.6%)	13 (31.7%)	6 (20.0%)	19 (38.8%)	-	-
Future, # (%)	11 (6.7%)	5 (11.4%)	2 (4.9%)	2 (6.7%)	2 (4.1%)	-	-
Recent & Distant, # (%)	21 (12.8%)	6 (13.6%)	4 (9.8%)	3 (10.0%)	8 (16.3%)	-	-
Recent – Distant, mean (SD)	0.25 (0.69)	0.28 (0.72)	0.27 (0.68)	0.20 (0.70)	0.23 (0.68)	-	E > L
Semantic – Episodic, mean (SD)	-0.49 (0.69)	-0.62 (0.54)	-0.39 (0.78)	-0.36 (0.90)	-0.50 (0.63)	-	-

Recent & Distant: Coexistence of both recent- and distant-past memory sources within the same dream.

Recent – Distant: Relative difference between the number of recent- and distant-past memory sources.

Semantic – Episodic: Relative difference between the number of semantic and episodic memory sources.

E: Early awakenings

L: Late awakenings

^aSleep stage and Time of night as fixed effects predictors in generalized linear mixed models and linear mixed models. Shown effects are significant at $\alpha=0.05$ or at $\alpha=0.10$ (†), Tukey-corrected.

^bTotal number of words.

Home Dream Journal

Participants completed an online dream journal at home each morning immediately after awakening for 5 days prior and 10 days following their laboratory participation. Participants completed their dream journal each morning via the secured online platform REDCap (Harris et al., 2019; Harris et al., 2009) accessible through a single link sent to them at the beginning of the study (average response rate = 95.36%). They answered questions about their sleep schedule (time in and out of bed) and reported whether they recalled a dream or mental experience, had no dream or had a white dream (remembered having dreamt but not any specific content). If they recalled something, they were asked to report the dream or mental experience they had prior to their last awakening, and to rate on 1-5 scales the clarity of dream recall (1 = not at all; 3 = vague recall; 5 = clear memory) and their immersion level in the experience (i.e., how involved and physically present they felt in the experience; 1 = not at all; 5 = fully immersed). All participants also reported their perceived sleep depth before awakening (1 = very light sleep; 5 = very deeply asleep). If they recalled a dream or mental experience, they were then asked to complete the Dream-Memory Association task for this experience (see next section).

Questionnaires

Participants filled out 4 questionnaires online (REDCap) prior to their visit to the laboratory to assess their general quality of sleep (Pittsburgh Sleep Quality Index; Buysse, Reynolds, Monk, Berman, & Kupfer, 1989), dream history (Mannheim Dream Questionnaire; Schredl, Berres, Klingauf, Schellhaas, & Göritz, 2014), capacity to recall autobiographical memories (The Survey of Autobiographical Memory; Palombo, Williams, Abdi, & Levine, 2013), and an in-house questionnaire on childhood memories (assessing participants' earliest memories and their ability to recall memories from different time periods).

In-lab script for dream collection

DREAM
<ul style="list-style-type: none"><i>Can you tell me what was going through your mind before I called you?</i>
IMMERSION (if dream)
<ul style="list-style-type: none"><i>How immersed and physically present were you in this experience on a 1-5 scale?</i>
WHITE DREAM (if no dream)
<ul style="list-style-type: none"><i>Do you still have a strong impression that you were dreaming but forgot the content, or you feel like you were not experiencing anything?</i>
SLEEP PERCEPTION
<ul style="list-style-type: none"><i>Did you feel awake or asleep just before I called you?</i>
SLEEP DEPTH (if felt asleep)
<ul style="list-style-type: none"><i>How deeply asleep were you on a 1-5 scale?</i>

Dream-Memory Association Task

Memory Sources

1. Please rate on a 1-5 scale how clearly you remember experiencing this dream

(1=not at all; 3=vague recall; 5=clear memory of the experience)

INSTRUCTIONS

Consider the different elements of your dream (e.g., characters, places, objects, feelings) and think of any events from your life or memories associated with these elements.

First you will specify an element from your dream then identify the past or future event that you feel may have triggered this dream element and/or other prominent memories associated with this dream element. Date these events as precisely as possible, by checking the appropriate button.

If the waking life element is an ongoing event or concern, please specify it in the text box and select the date that best apply. Selecting 'Other' will allow you to specify a date or time period that was not listed in the choices. If the waking life element cannot be traced back to a single event or specific time period, select '0'.

Example Dream Report:

"I dreamt of taking an exam in my old high school while eating skittles. An owl flew in and snatched a skittle."

Dream element 1: Taking an exam

*Associated event: Test coming up tomorrow
Date(s): In 1-2 days*

Dream element 2: My old high school

*Associated event #1: Visited a local high school last week
Date: 7-8 days ago*

*Associated memory #2: the hallways in the dream looked like the ones at the high school I attended as a teen.
Date: Teenage*

Dream element 3: Skittles

*Associated event: Ate skittles yesterday
Date(s): Yesterday*

Dream element 4: Owl

*Associated memory: Owls are my favorite animal
Date(s): Related to waking life but not traceable to single event(s)*

*You can add more than one event/memory to a single dream element, but please don't reuse the same event/memory for different elements.

**You can add up to 8 elements. Click Submit at the bottom of the page when you do not have any more elements to add.

Dream element #1: _____
Event/Memory associated with element #1: _____
<p>Date of event/memory:</p> <ol style="list-style-type: none"> 0. Related to waking life but not traceable to single event(s) 1. Yesterday 2. 2 days ago 3. 3-4 days ago 4. 5-6 days ago 5. 7-8 days ago 6. within the past month 7. within the past 6 months 8. 6-12 months ago 9. 1-2 yrs ago 10. 2-5 yrs ago 11. 5+ years ago (but later than teenage) 12. Teenage 13. Childhood 14. [FUTURE] Later today 15. [FUTURE] Tomorrow 16. [FUTURE] in 2-3 days 17. [FUTURE] in 4-5 days 18. [FUTURE] in 6-7 days 19. [FUTURE] in more than a week 20. Other (please <u>specify</u>) <p>If applicable, participant had the choice to add a second and third Event/Memory associated with element #1, and to date them.</p>
Dream element #2:
Events/Memories associated with element #2:
Dates:
Dream element #3:
Event(s)/Memories associated with element #3:
Dates:
Dream element #4 ...etc. (up to 8 Dream elements for one dream report)
Further comments?
If you have any further information you'd like to specify, you can leave a comment here: _____

References

- Buysse, D. J., Reynolds, C. F., 3rd, Monk, T. H., Berman, S. R., & Kupfer, D. J. (1989). The Pittsburgh Sleep Quality Index: a new instrument for psychiatric practice and research. *Psychiatry Research, 28*(2), 193-213. doi:10.1016/0165-1781(89)90047-4
- Harris, P. A., Taylor, R., Minor, B. L., Elliott, V., Fernandez, M., O'Neal, L., . . . Kirby, J. (2019). The REDCap consortium: Building an international community of software platform partners. *Journal of Biomedical Informatics, 95*, 103208.
- Harris, P. A., Taylor, R., Thielke, R., Payne, J., Gonzalez, N., & Conde, J. G. (2009). A metadata-driven methodology and workflow process for providing translational research informatics support. *Journal of Biomedical Informatics, 42*(2), 377-381.
- Palombo, D. J., Williams, L. J., Abdi, H., & Levine, B. (2013). The survey of autobiographical memory (SAM): a novel measure of trait mnemonics in everyday life. *Cortex, 49*(6), 1526-1540. doi:10.1016/j.cortex.2012.08.023
- Schredl, M., Berres, S., Klingauf, A., Schellhaas, S., & Göritz, A. S. (2014). The Mannheim Dream questionnaire (MADRE): Retest reliability, age and gender effects. *International Journal of Dream Research, 7*(2), 141-147. doi:10.11588/ijodr.2014.2.16675