ARTICLES

nature neuroscience

The neural correlates of dreaming

Francesca Siclari[1,2,9], Benjamin Baird[1,9], Lampros Perogamvros[1,3,4,9], Giulio Bernardi[1,2,5], Joshua J LaRocque[6], Brady Riedner[1], Melanie Boly[1,7], Bradley R Postle[1,8] & Giulio Tononi[1]

Consciousness never fades during waking. However, when awakened from sleep, we sometimes recall dreams and sometimes recall no experiences. Traditionally, dreaming has been identified with rapid eye-movement (REM) sleep, characterized by wake-like, globally 'activated', high-frequency electroencephalographic activity. However, dreaming also occurs in non-REM (NREM) sleep, characterized by prominent low-frequency activity. This challenges our understanding of the neural correlates of conscious experiences in sleep. Using high-density electroencephalography, we contrasted the presence and absence of dreaming in NREM and REM sleep. In both NREM and REM sleep, reports of dream experience were associated with local decreases in low-frequency activity in posterior cortical regions. High-frequency activity in these regions correlated with specific dream contents. Monitoring this posterior 'hot zone' in real time predicted whether an individual reported dreaming or the absence of dream experiences during NREM sleep, suggesting that it may constitute a core correlate of conscious experiences in sleep.

[1]Department of Psychiatry, University of Wisconsin–Madison, Madison, Wisconsin, USA. [2]Center for Research and Investigation in Sleep (CIRS), Lausanne University Hospital (CHUV) and University of Lausanne, Lausanne, Switzerland. [3]Sleep Laboratory, Division of Pneumology, Geneva University Hospitals (HUG), Geneva, Switzerland. [4]Department of Neuroscience, University of Geneva, Geneva, Switzerland. [5]IMT School for Advanced Studies, Lucca, Italy. [6]Medical Scientist Training Program and Neuroscience Training Program, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA. [7]Department of Neurology, University of Wisconsin–Madison, Madison, Wisconsin, USA. [8]Department of Psychology, University of Wisconsin–Madison, Madison, Wisconsin, USA. [9]These authors contributed equally to this work. Correspondence should be addressed to G.T. (gtononi@wisc.edu).

Received 22 November 2016; accepted 15 March 2017; published online 10 April 2017; doi:10.1038/nn.4545

【背景】

・REM 睡眠は当初、夢と直接関係していると考えられていた (Aserinsky E, et al. Science. 1953)。

・脳波では、覚醒時のような REM 睡眠期の高周波数活動が夢の存在と関連しており、
Non-REM 睡眠期の低周波数活動が夢を見ていないことと関連していると考えられてきた。

・しかし近年、Non-REM 睡眠期に起こされて夢を見ていたと答えたり、
REM 睡眠期に起こされて夢を見ていない答える被験者の存在も
報告されるようになってきた。

・そこで著者らは、256 チャンネルの高密度脳波を用いて、
夜間に被験者を繰り返し覚醒させる実験を行った。

被験者は繰り返し夜間に起こされ、直前に夢を見ていたかを聞かれた。
夢を見ていた→ “dreaming experience; DE”
夢を見ていたが内容は思い出せない→ “dreaming experience without recall of content; DEWR”
何も夢を見ていない→ “no experience; NE”
DE に対しては、直近の夢の内容について、また観念的な内容 (考え事のような内容) なのか
知覚的な内容 (生き生きとした感覚的な) なのか、スケールで答えて貰った。
そして最後に、直近の夢の持続時間を推測し、夢の内容が特定のカテゴリー (顔、空間セッティング、運動、発話) を含むかを答えて貰った。

今回、2 種類の異なった被験者に別々の実験を行った。
実験 1：覚醒回数の少ない大きなグループを対象 (32 名に計 233 回の覚醒)。
実験 2：覚醒回数の多い、少数の訓練されたグループを対象 (7 名に 815 回の覚醒)。
実験 3：実験 1, 2 の結果に基いて夢の有無をリアルタイムに予想できるか実験 (7 名に 84 回の覚醒)。

Dreaming experience versus no experience: low-frequency power

睡眠中、意識の体験の有無で低周波数 (1~4 Hz) 活動が変化するかどうかを調べた。
脳波での低周波数活動は、神経の down-state (過分極状態) や
双安定性 (bistability, 脱分極状態と過分極状態のどちらでも安定であること) と関連し、
皮質間の相互作用の安定化を妨げ、意識の消失と関連があるとされている。
この実験では、数の多い実験 1 の被験者を用いて、睡眠のステージ 2 (N2) を調べた。
N2 とした理由は、DE と NE の数のバランスがよくとれているからである。
1-4Hz 帯のパワースペクトル密度を演算した結果、DE と申告した被験者は、
NE と申告した被験者と比べて低周波数パワーが減少していることがわかった。
この減少は、両側頭頂後頭領域に限局していたが、内側および外側後頭葉を完全に含み、
上方には楔前部から後方帯状回に進展していた (figure 1a)。
実験 2 の被験者では、睡眠のステージ 2 と 3 両方で行われ、この結果を裏付けるものであった。

次に、夢は見たけれど内容は思い出せない DWER の被験者を調べた。
その結果、NE と対照的に、やはり頭頂後頭領域の低周波数パワーが減少していた (figure 1b)。
DE と DWER では有意差はなかった (p>0.09)。このため、後頭皮質領域の低周波数パワーの減少が、
内容を思い出せるかどうかとは無関係に夢の体験と関係しているといえる。

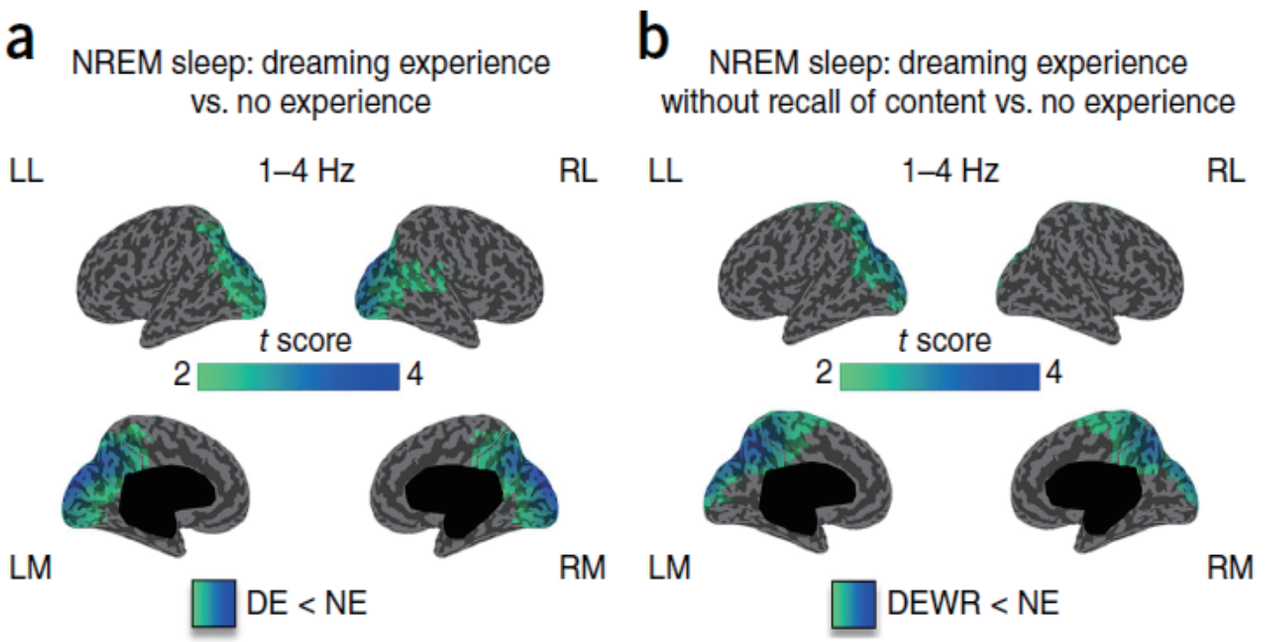

Figure 1 Dreaming experience vs. no experience in NREM sleep (low-frequency power). (**a**) Cortical distribution of *t* values for the contrast between DEs and NEs at the source level for low-frequency power (1–4 Hz) in NREM sleep (20 s before the awakening). $P < 0.05$, after correction for multiple comparisons (two-tailed paired *t*-tests, $n = 32$ subjects, $t_{31} > 2.04$. (**b**) Same as **a** but for the contrast between NE and DEWR (two-tailed paired *t*-tests, $n = 20$ subjects, $t_{19} > 2.09$). LL, left lateral view; RL, right lateral view; LM, left medial view; RM, right medial view.

更に、DE と NE の間のコントラストが、REM 睡眠期にも見られるかを調べた。
REM 睡眠期は、夢体験をしなかったという被験者 (NE) が少なかったため、
実験 1 と実験 2 の被験者を合わせて評価した (N=10)。

REM 睡眠期と Non-REM 睡眠期の顕著な生理学的違いにも関わらず、REM 睡眠期においても、
DE は NE と比べて頭頂後頭領域で 1-4Hz 帯のパワーが減少していた (Figure. 2a)。
これは、Non-REM 睡眠での分布とオーバーラップしていた (Figure. 2b)。

そのため、夢体験の内容を思い出せるかどうかや睡眠のステージは別として、
夢を体験していると被験者が答えた時は、夢を体験していないと答えた時と比べて、
後頭皮質ホットゾーンの低周波数パワーが低下していることが浮き彫りとなった。

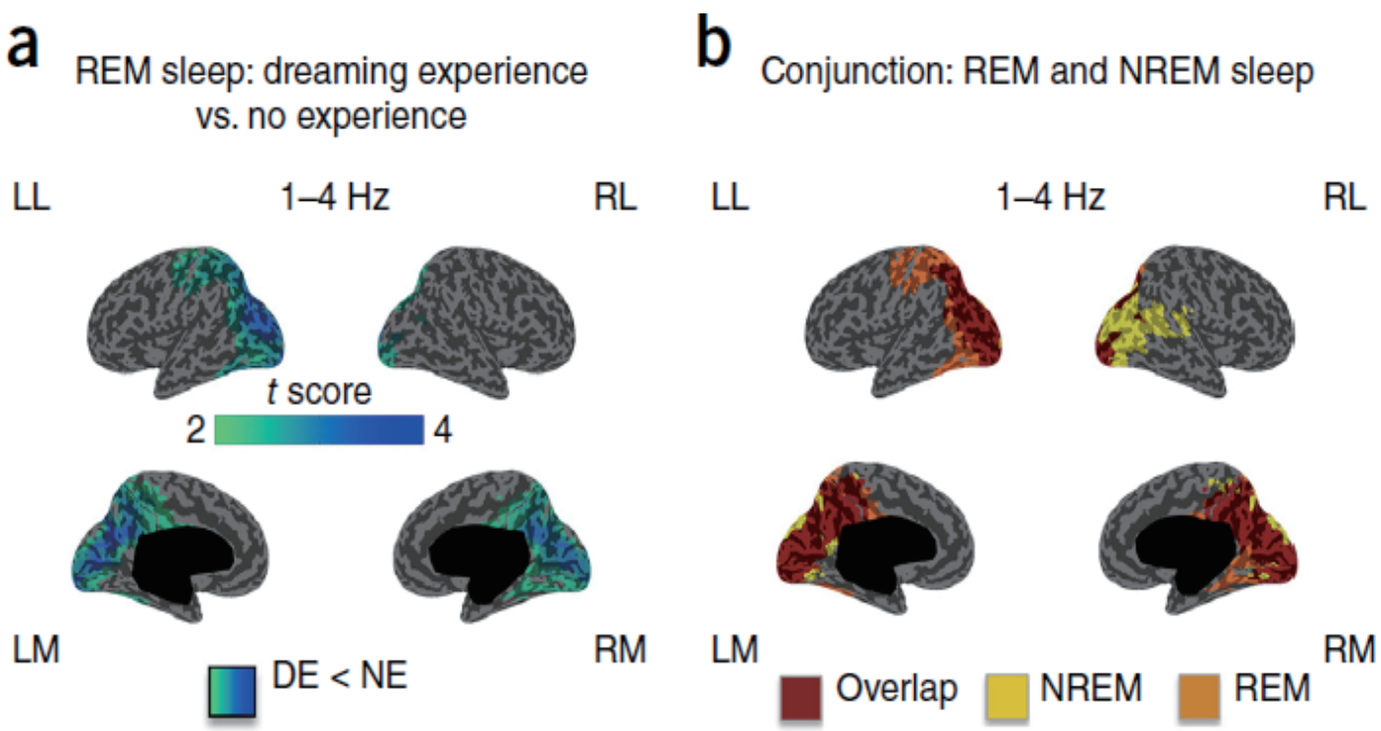

Figure 2 Dreaming experience vs. no experience in REM sleep (low-frequency power). (**a**) Cortical distribution of *t* values for the contrast between DEs and NEs at the source level for low-frequency (1–4-Hz) power in REM sleep (20 s before the awakening). $P < 0.05$ after correction for multiple comparisons (two-tailed paired *t*-tests, $n = 10$ subjects, $t_9 > 2.26$). (**b**) Conjunction maps: differences and overlaps compared to the same contrast performed in NREM sleep.

Dreaming experience versus no experience: high-frequency power

脳波での高周波数はしばしば神経の高い発火頻度を反映し、その領域の活動性が高まっているかもしれないため、高周波数パワー (20~50 Hz) を調べることにした。

Non-REM 睡眠期では、NE と比較して DE は、
低周波数パワーが低下しているのと同じ頭頂後頭領域で、高周波数パワーが増加していた。
しかし、高周波数パワーの違いは、前頭部皮質と側頭葉の上方および前方部に広がっていた (figure 3a)。
夢の内容を思い出せる DE では、夢の内容を思い出せない DEWR と比較して、
内側及び外側の前頭頭頂部の高周波数パワーが高かった (figure 3b)。
DEWR と NE を比較したとき、高周波数パワーに有意差はなかった。

REM 期では、DE は NE と比較して前頭部及び側頭部の高周波数パワー (25~50 Hz) 増加に
より強い関連があった (figure 3c)。これらには、年齢の影響はみられなかった。

左右差についても解析した。REM 期の高周波数パワーにおいて、DE と NE の間のコントラストで、
辛うじて右が優位であった (p=0.046) ことを除けば、
夢体験をしたかどうかと脳半球に、有意な相関はなかった (左右差はなかった)。

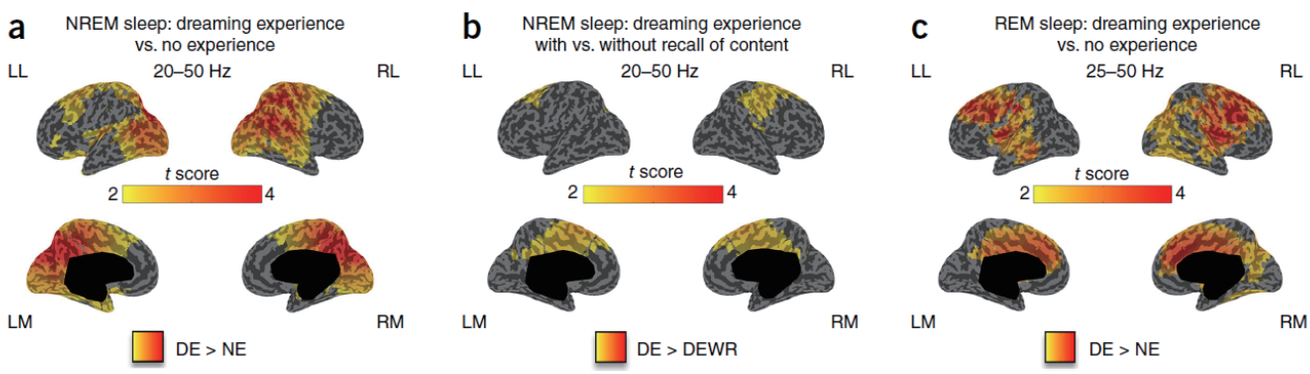

Figure 3 Dreaming experience vs. no experience in NREM and REM sleep (high-frequency power). (**a**) Cortical distribution of *t* values for the contrast between DEs and NEs at the source level for high-frequency power (20–50 Hz) in NREM sleep (20 s before the awakening). $P < 0.05$ after correction for multiple comparisons (two-tailed paired *t*-tests, $n = 32$ subjects, $t_{31} > 2.04$). (**b**) Same as **a** but for the contrast between DE and DEWR in NREM sleep (two-tailed paired *t*-tests, $n = 20$ subjects, $t_{19} > 2.09$). (**c**) Same as **a** but for high-frequency power (25–50 Hz) in REM sleep (two-tailed paired *t*-tests, $n = 10$ subjects, $t_9 > 2.26$).

Dream content in REM sleep

高周波数パワーの違いで、夢体験の特異的な内容を区別できるかを調べた。
この解析には、訓練された被験者 (実験 2) を用いた。
その結果、高周波活動は、観念的な内容では前頭領域と相関し、
知覚的な内容は頭頂、後頭、側頭領域と相関していることがわかった (figure 4a)。

さらに、特定の知覚カテゴリーについて調べた (figure 4b)。
顔を含む夢体験は、顔を含まない夢体験と比べて、紡錘状回顔領域に一致した側頭頭頂領域周辺の
高周波活動の増加と関連があった。さらに ROI の解析では、右側の紡錘状回顔領域の高周波活動は、
顔を含む夢体験をした方が、顔を含まない夢体験をした被験者より有意に高かった (P=0.023)。

被験者は、また直近の夢体験の場面が室内か、室外か、あるいは特定できないかを尋ねられた。
明確な空間セッティングが答えられた被験者は、空間知覚や視空間的注意に関連があるとされる
右後頭頭頂皮質で高周波数活動が増加していた (figure 4c)。これは ROI 解析でも確認された (p=0.023)。

さらに、夢の中で動いていると答えた被験者は、生体活動の認知や身体活動を評価する
右上側頭溝周辺領域の高周波活動増加と関連があった (figure 4c)。
ROI 解析でも、このことは確認された (p=0.029)。

言語を含む夢体験をした被験者では、Wernicke 野のある左後頭側頭領域の高周波数活動の増加と
関連があり、ROI 解析でも確認された (p=0.048) (figure 4c)。

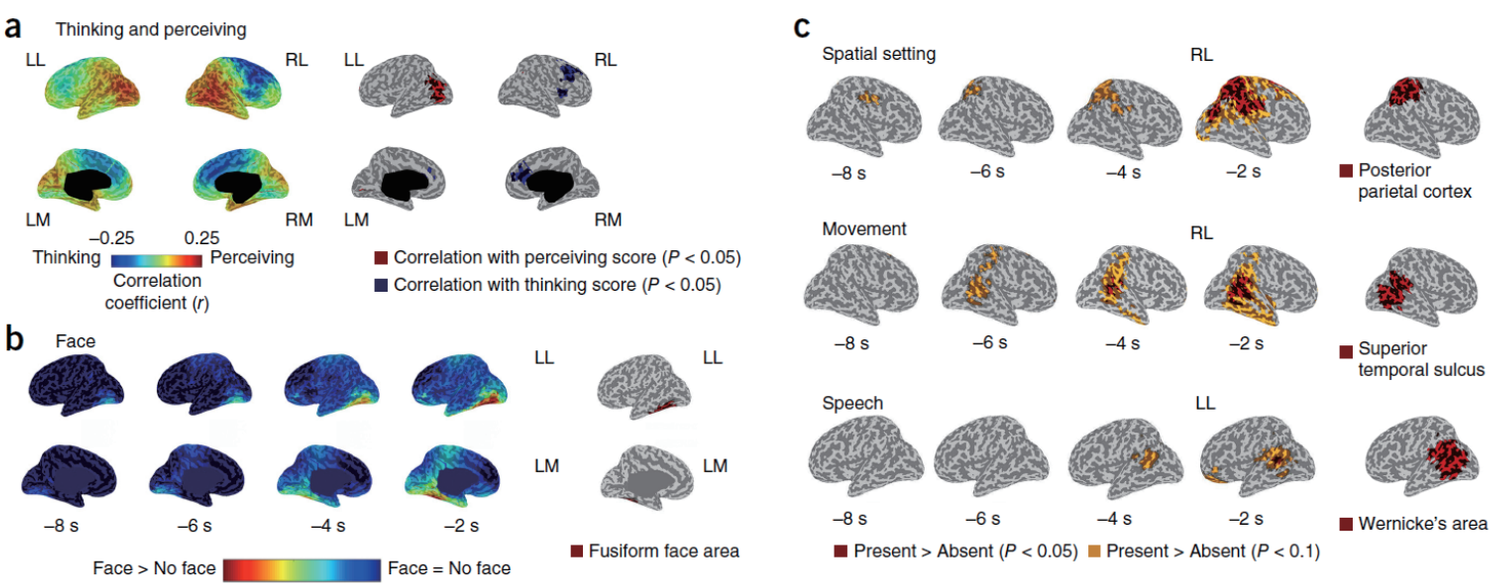

Figure 4 The content of dream experiences in REM sleep. (**a**) Correlation between the thinking–perceiving score and 25–50-Hz power (last 8 s, $n = 7$ subjects). Left: mean Spearman rank correlation coefficients ($n = 7$ subjects). Right: significant voxels ($P < 0.05$, one-tailed permutation test, $r > 0.14$). (**b**) Left: 25–50-Hz power differences (DE with face minus DE without face). ROI contrast in the fusiform face area (FFA) ($P = 0.023$; one-tailed paired t-test, $n = 7$ subjects, $t_6 = 2.52$). Right: FFA (red). (**c**) Upper row: 25–50 Hz average power differences between DEs with and without a spatial setting ($n = 6$ subjects, $t_5 > 2.57$). Right: right posterior parietal cortex. Middle row: movement vs. no movement ($n = 7$ subjects, $t_6 > 2.45$). Right: superior temporal sulcus. Bottom row: speech vs. no speech ($n = 7$ subjects, $t_6 > 2.45$). Right: Wernicke's area. Two-tailed paired t-tests; $P < 0.05$ (red) and $P < 0.1$ (yellow).

Real-time prediction of dream experience in NREM sleep

もし後頭のホットゾーンで、脳波の低周波数パワーが低下し、高周波パワーが増加していることが信頼できる夢の神経相関だとすれば、脳波活動で夢を見ているかどうかリアルタイムで予測することができるはずである。

この予測を検査するため、7 名の追加被験者が睡眠検査室で 3 夜連続で高密度脳波検査を受けた。
実験 1 と 2 の結果に基づき、後頭ホットゾーンからの低周波数 (0.5~4.5 Hz) と
高周波数帯パワー (18~25 Hz, ※アーチファクトを避けるための周波数設定) が
バイスペクタクル閾値を上回った時に、被験者は Non-REM 期から起こされた (figure 5a)。
被験者は全部合わせて 84 回起こされた (平均 12.0±3.4 回)。

アーチファクトの混入のあった検査を除いた後、
36 回の覚醒で夢体験をしていることが予測され、33 回 (91.6%, P=0.00001) が正解だった。
また、夢体験をしていないと予想した 26 回 の覚醒のうち、21 回 (80.7%, p=0.0003) が正しかった。
全体の精度は、87% だった (figure 5c)。夢体験の予測と夜の時間帯に相関はなかった。

後頭 (ホットゾーン) の予測 ROI における脳波パワーは、
低周波数活動では NE (103.47±38.16 μV^2/Hz) と比較して
DE (10.17±2.5 μV^2/Hz) で低く、高周波数では NE (0.07±0.02 μV^2/Hz) と比較して
DE (0.14±0.03 μV^2/Hz) で高かった (figure 5b)。

DE は NE と比較して、高周波数帯 - 低周波数帯パワー比が高く、
特に両側後頭皮質、楔前部、右上頭頂小葉、右中心前回、
左上及び側頭溝、右舌状回、左下前頭回を含む皮質に顕著であった (figure 5d)。

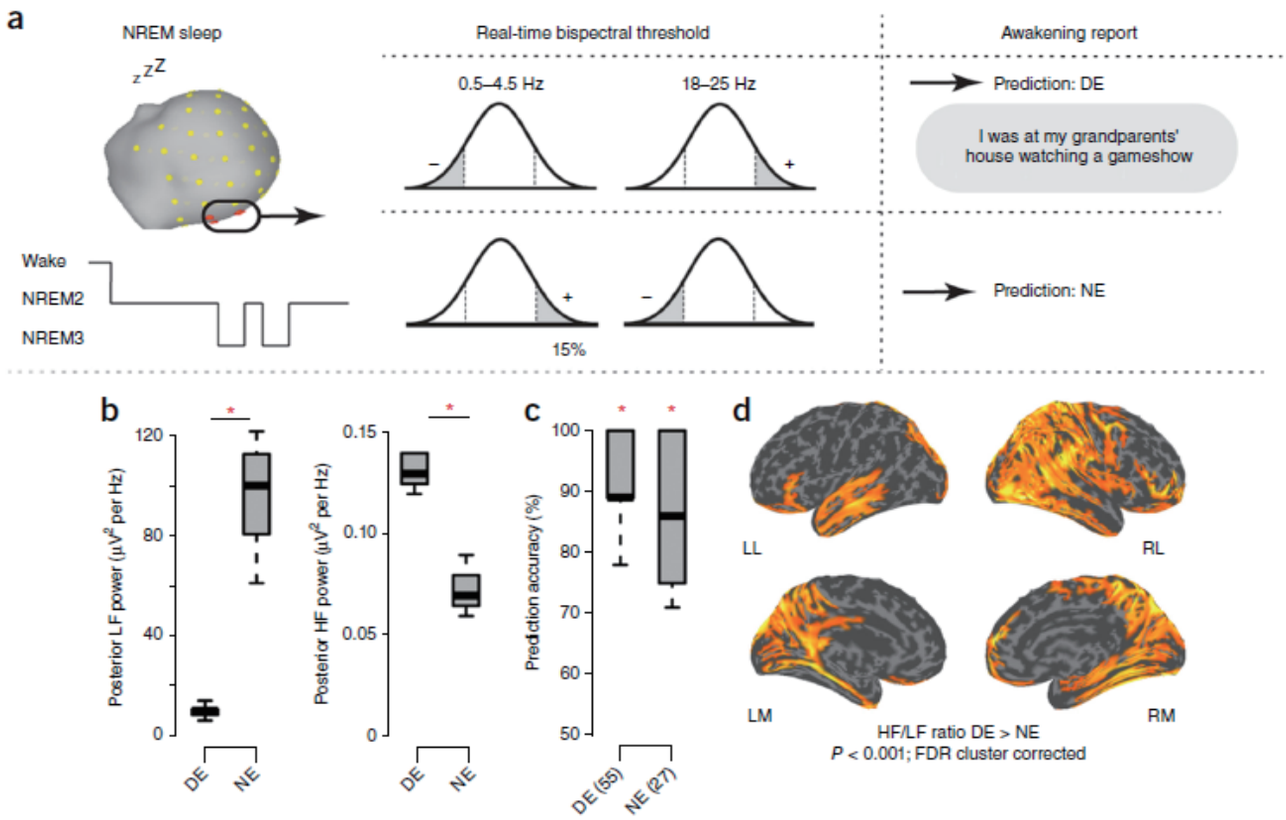

Figure 5 Real-time prediction of dream experience. (**a**) Left top: a model head with high-density EEG electrode positions (yellow dots) with electrodes used in the prediction algorithm marked in red (circled). Trace illustrates the transition from wake to NREM sleep (comprising stages N2 and N3). Middle: awakenings were performed in NREM when neural activity surpassed a bispectral threshold in low-frequency (LF; 0.5–4.5-Hz) and high-frequency (HF; 18–25-Hz) power. Right: reports of dream experience (DE) or no experience (NE) were acquired on awakening and compared with the algorithm prediction. (**b**) DE trials had significantly lower LF activity and significantly higher HF activity in DE compared to NE prediction trials. The bottoms and tops of the boxes show the 25th and 75th percentiles (the lower and upper quartiles), respectively; the inner band shows the median; and the whiskers show the upper and lower quartiles ±1.5 × the interquartile range (IQR). Asterisks indicate significant differences (* $P = 0.001$; two-tailed *t*-test) between DE and NE trials. (**c**) Prediction accuracy for DE (55) and NE (27) trials. Asterisks indicate significant differences (* $P < 0.001$; one sample *t*-test two-tailed) between DE and NE prediction accuracy and chance (50%). (**d**) DE had a higher HF/LF power ratio compared to NE in cortical regions including bilateral occipital, medial and lateral parietal, medial temporal and inferior frontal cortex ($P < 0.001$; two-tailed paired *t*-test, FDR cluster corrected).

【まとめ】

・REM 期でも Non-REM 期でも夢をみている。

・夢をみているときは、後頭ホットゾーンの低周波数活動が低下している。

・夢を思い出せるときは、ホットゾーンを中心に高周波数活動が増加している。

・夢の内容によって、高周波数活動の増加する部位が異なる。