



les et qu'ils apparaissent quand les régions corticales où on les enregistre sont activées. Mais il fallut encore une cinquantaine d'années pour comprendre les mécanismes de leur formation.

Le premier à avoir proposé un modèle neuronal pour expliquer l'origine des ondes cérébrales fut l'Anglais Edgar Douglas Adrian (1889-1977). Il reçut le prix Nobel de médecine et de physiologie en 1932 pour avoir découvert que l'information sensorielle, par exemple la tension musculaire, est directement liée à l'activité électrique des fibres nerveuses qui connectent les muscles. Après avoir étudié l'activité des fibres nerveuses, il explora les propriétés des rythmes électroencéphalographiques dans le cortex de l'homme, mais les mécanismes qu'il proposa pour les expliquer étaient faux.

Après avoir examiné le modèle permettant d'expliquer la présence d'un courant électrique, de différences de potentiel et d'ondes dans le cerveau, nous verrons quelles informations on peut extraire d'un EEG, et comment ces enregistrements sont une façon d'aborder l'étude de la conscience. Commençons par la première question : comment les neurobiologistes

expliquent-ils aujourd'hui la présence de courants électriques dans le cerveau ? Ils assimilent les neurones pyramidaux, qui représentent l'essentiel (80 pour cent environ) des neurones du cortex, à des dipôles électriques produisant des courants extracellulaires à l'origine des ondes cérébrales.

L'hypothèse du dipôle

Les corps cellulaires des neurones pyramidaux, qui ont une forme triangulaire, sont répartis dans diverses couches du cortex (on en distingue six). Les neurones pyramidaux ont la particularité de présenter une grande dendrite dite apicale d'où partent de nombreux prolongements. Les dendrites apicales parcourent de longues distances et se projettent jusqu'à la surface du cortex. Elles sont connectées aux axones issus d'autres neurones par des synapses ; les axones assurent une transmission rapide des signaux nerveux.

Comment applique-t-on le modèle du dipôle aux neurones pyramidaux ? Un dipôle électrique « idéal » est un élément conducteur portant sur des sites adjacents des charges électriques, égales en

L'ESSENTIEL

✓ Les courants électriques dus à des déplacements d'ions à travers la membrane des neurones donnent naissance à des différences de potentiel électrique, signal détecté dans les électroencéphalogrammes.

✓ Le traitement par transformation de Fourier permet de faire apparaître dans un EEG toutes les fréquences qui le composent.

✓ L'enregistrement, lors d'une crise d'épilepsie de type absence, d'un EEG, reflet de l'activité cérébrale globale, et de l'activité de neurones isolés, permet de préciser les mécanismes du passage de la conscience à l'état inconscient.

© Shutterstock/Andrea Danti

L'AUTEUR



Stéphane CHARPIER, professeur de neurosciences à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), est directeur de recherche à l'Institut du cerveau et de la moelle épinière, ICM, à Paris.

✓ À ÉCOUTER

Jeudi 10 novembre 2011, Stéphane Charpier évoquera les recherches menées sur les ondes cérébrales dans la partie Actualités de l'émission **La marche des sciences**, sur France Culture de 14h à 15h.

www.franceculture.fr

nombre et de signes opposés. Ainsi, les neurones pyramidaux du cortex cérébral peuvent être considérés comme des dipôles électriques canalisant les microcourants électriques induits par l'activation des synapses. Voyons comment naissent ces courants élémentaires.

Les neurones pyramidaux établissent des connexions – des synapses – entre eux et avec des neurones des structures sous-corticales, notamment du thalamus qui traite les informations sensorielles et leur sert de relais ; le thalamus participe à la régulation de la veille, du sommeil et de la conscience. Les neurones du thalamus établissent des contacts synaptiques avec les neurones pyramidaux et libèrent du glutamate, le principal neurotransmetteur excitateur, dans les synapses, ce qui stimule le neurone pyramidal postsynaptique (voir l'encadré page ci-contre).

La fixation du glutamate sur ses récepteurs synaptiques déclenche l'ouverture de canaux situés dans la membrane des neurones pyramidaux permettant à un flux d'ions positifs de pénétrer dans la dendrite. Ce flux de charges positives entrant dans la dendrite entraîne une redistribution des charges positives selon l'axe de la dendrite, laquelle canalise le courant vers des régions intracellulaires moins

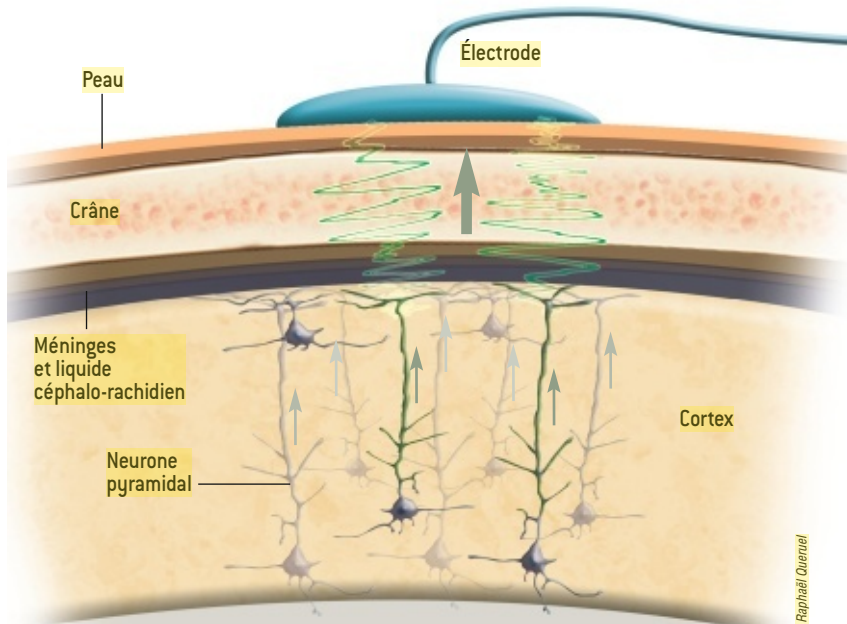
« positives ». La ligne de courant traverse les canaux membranaires où diffusent les ions, se propage dans le milieu extracellulaire et revient à l'endroit de la synapse qui a perdu des charges positives.

Nous avons évoqué ici le cas des synapses excitatrices. Le même raisonnement peut être appliqué aux synapses inhibitrices, où le neurotransmetteur n'est plus le glutamate, mais l'acide gamma-aminobutyrique (GABA), le principal neurotransmetteur inhibiteur. Ces synapses inhibitrices, situées sur les neurones pyramidaux, sont issues d'un autre type de neurones, les interneurons (ou neurones intermédiaires). Ces derniers peuvent être activés par les neurones thalamiques et les neurones pyramidaux eux-mêmes. Les interneurons provoquent dans le neurone pyramidal un courant local sortant, par entrée d'anions (ions chlore) ou sortie de cations (ions potassium). Si l'on considère les lignes de courant entre l'intérieur et l'extérieur du neurone, une ligne de courant due à une synapse inhibitrice est l'inverse de celle correspondant à une synapse excitatrice.

Une somme de courants élémentaires

Par conséquent, le neurone se comporte comme un dipôle présentant des « sources » et des « puits » de courants synaptiques : les fuites de charges électriques de l'intérieur vers l'extérieur du neurone constituent les sources, tandis que les régions synaptiques d'origine, appauvries en charges électriques, se comportent comme des puits vers lesquels convergent les lignes de courant. Le modèle du dipôle est très efficace, mais se heurte à deux difficultés : d'une part, l'amplitude des ondes cérébrales enregistrées à la surface du crâne ou du cerveau dépend, selon la loi d'Ohm, du produit de l'intensité des courants synaptiques et de la résistance électrique du tissu cérébral, deux paramètres de faible valeur rendant les potentiels électriques cérébraux « unitaires » (issus de chaque synapse) extrêmement faibles. D'autre part, le potentiel électrique décroît en fonction du carré de la distance à sa source.

Dans ces conditions, comment peut-on enregistrer aussi aisément des ondes électriques sur un cerveau ? C'est rendu



1. LES ONDES ÉLECTRIQUES DE SURFACE, qui sont détectées par les électrodes placées à la surface du crâne, représentent la somme des courants synaptiques extracellulaires engendrés par les neurones pyramidaux. Ces derniers se comportent comme des dipôles électriques et leurs dendrites apicales quasi parallèles favorisent cette somme des courants individuels. Le courant global résultant est assez intense pour être détecté, malgré les différentes structures qui recouvrent le cortex.

possible par l'arrangement géométrique des dendrites apicales, parallèles entre elles et perpendiculaires à la surface incurvée du cerveau (voir la figure 1). Un tel arrangement permet aux courants synaptiques de chaque neurone naissant dans le tissu cérébral de s'additionner dans l'espace et dans le temps. Ainsi, la sommation spatio-temporelle de chaque courant élémentaire produit un courant macroscopique détectable par des électrodes placées sur le crâne.

Parce que des courants parallèles s'ajoutent, la survenue synchrone de courants synaptiques dans un grand nombre de neurones se traduit par des ondes électroencéphalographiques dont l'amplitude est d'autant plus grande que le nombre de synapses impliquées est grand ; sa polarité (négative et positive) dépend du sens des courants synaptiques (excitateurs ou inhibiteurs). On sait par ailleurs que la durée d'ondes cérébrales dites très corrélées est d'autant plus brève et leur amplitude d'autant plus grande que le nombre de synapses impliquées est important et que ces synapses sont activées quasi simultanément. Au contraire, de multiples activités synaptiques dites faiblement corrélées dans le temps sont reflétées sur un EEG de surface par des ondes rapides et de faible amplitude.

Ainsi, on comprend l'origine des courants électriques détectés sur le scalp. Encore faut-il pouvoir enregistrer ces courants, et savoir interpréter les tracés obtenus. Jusqu'au début du XX^e siècle, les méthodes utilisées pour décrire les ondes électriques cérébrales ne permettaient pas de détecter les fluctuations les plus rapides, ce qui rendait impossibles des mesures précises de la fréquence des ondes. Le physiologiste polonais Napoléon Nicodemus Cybulski (1854-1919) fut le premier à comprendre l'importance d'une représentation graphique des ondes électriques cérébrales, et réalisa en 1914 les premiers clichés photographiques des potentiels électroencéphalographiques du chien et du singe. Il découvrit ainsi des ondes rapides (de l'ordre de 25 hertz) sur le cortex, connues aujourd'hui pour être associées à l'état cérébral conscient.

Durant la seconde moitié du XX^e siècle, de nouvelles méthodes d'enregistrement électroencéphalographique et la numérisation des signaux obtenus marquèrent le début du traitement informatique des ondes électriques cérébrales. On a ainsi pu préciser la structure temporelle et

L'ORIGINE DU COURANT ÉLECTRIQUE CÉRÉBRAL

Dans le cortex, les neurones sont essentiellement des neurones pyramidaux. Les corps cellulaires de ces neurones, en forme de pyramide, sont localisés dans les couches corticales II, III, V et VI. Ces neurones utilisent comme médiateur chimique le glutamate, le principal neurotransmetteur excitateur (en orange).

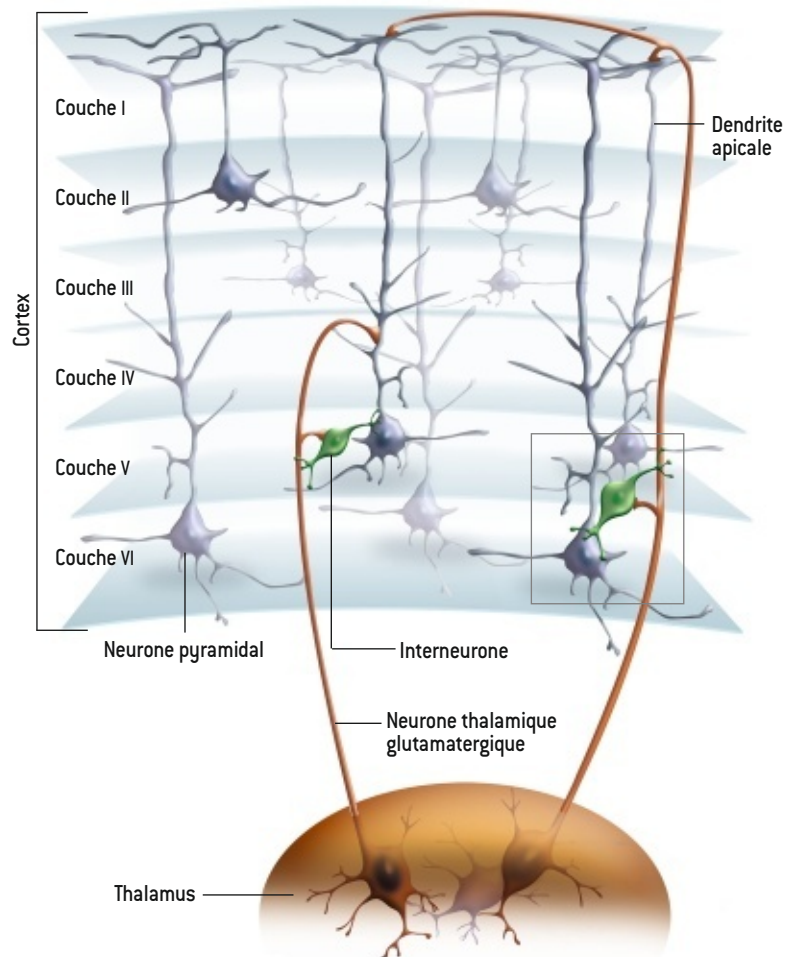
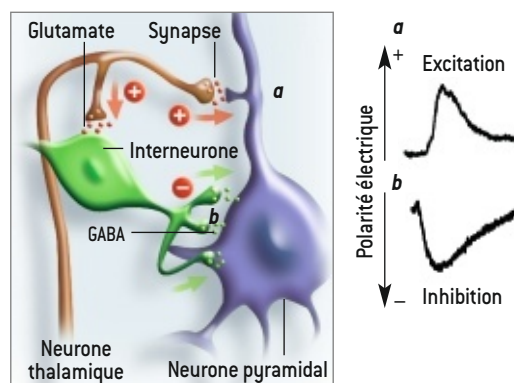
Les neurones des couches superficielles (II et III) se projettent vers des neurones corticaux du même hémisphère ou de l'hémisphère opposé. Au contraire, les neurones des couches profondes (V et VI) sont plutôt connectés avec des structures sous-corticales, notamment le thalamus.

Les neurones thalamiques se projettent en retour dans

les couches I et IV du cortex où ils établissent des contacts synaptiques avec les neurones pyramidaux et avec les interneurones. Ces interneurones sont connectés aux neurones thalamiques par des synapses glutamatergiques excitatrices, et aux neurones pyramidaux par des synapses GABAergiques inhibitrices. Le GABA (en vert)

est le principal neurotransmetteur inhibiteur.

Ainsi, une microélectrode peut enregistrer dans le neurone pyramidal un signal excitateur (a), ou un signal inhibiteur, de polarités électriques inverses (b). Ces potentiels synaptiques, excitateurs ou inhibiteurs, sont à l'origine des ondes électriques cérébrales.



Raphaël Quenel