

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 exciteur (en orange).

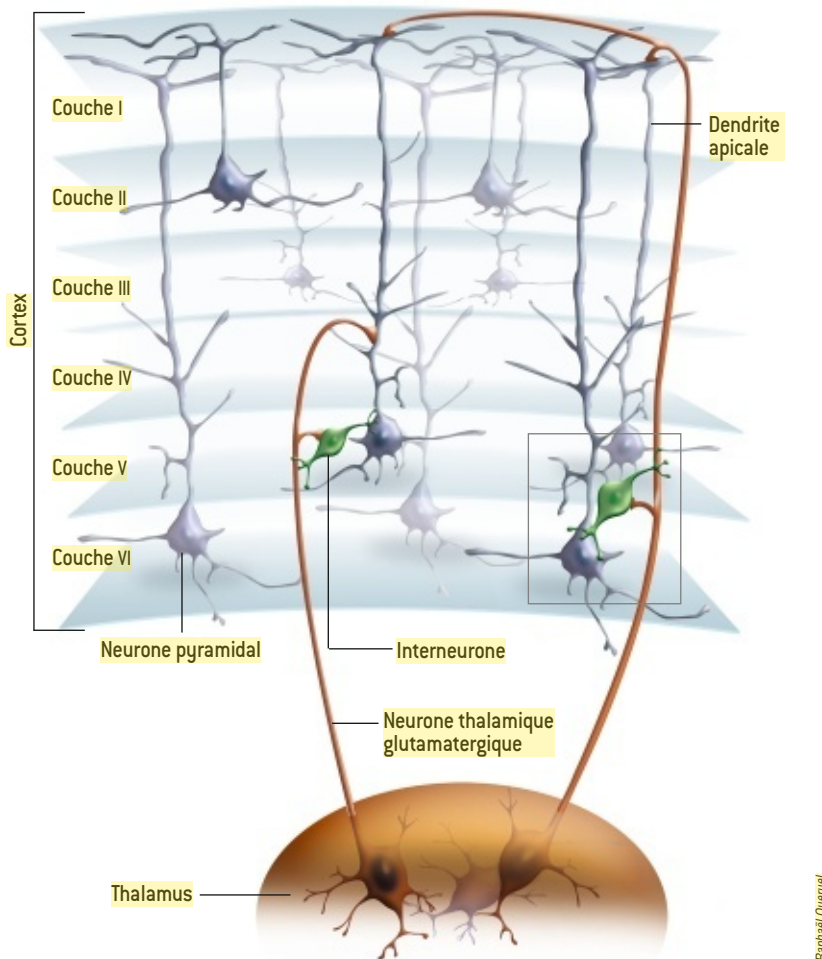
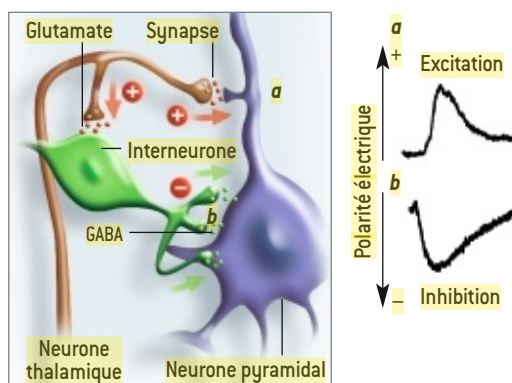
Les neurones des couches superficielles (II et III) se projettent vers des neurones corticaux du même hémisphère ou de l'hémisphère opposé. Au contraire, les neurones des couches profondes (V et VI) sont plutôt connectés avec des structures sous-corticales, notamment le thalamus.

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 exciteur (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

spatiale de ces ondes en relation avec les états de vigilance et les tâches cognitives. La méthode la plus fréquemment utilisée pour ce type d'analyse est la transformation de Fourier. On y décompose un signal fluctuant en une somme de fonctions sinusoïdales de différentes fréquences, ce qui permet de déterminer, sur un enregistrement de l'activité électrique cérébrale, l'énergie relative des différentes fréquences des ondes qui le composent. Cette méthode permet d'extraire l'ensemble des fréquences des ondes cérébrales et de les associer à différents états de l'activité du cerveau. C'est ainsi que furent établies les bases d'une classification des fréquences des rythmes corticaux en relation avec les états de vigilance.

Un état éveillé, au repos, est généralement lié à des oscillations correspondant à dix hertz environ (c'est le rythme alpha) prédominant dans les régions occipitales. Ce sont des ondes de relativement faible amplitude et reflétant des activités synaptiques synchrones. Durant la transition vers le sommeil lent (sans rêve), de nouvelles oscillations cérébrales, plus lentes et amples, apparaissent. Dans les phases précoces du sommeil, durant lesquelles se

réalise la déconnexion fonctionnelle entre le cerveau et le monde extérieur, des fuseaux d'ondes à 7-15 hertz surviennent sur le cortex. La plongée vers un sommeil plus profond peut être identifiée par la prédominance d'ondes à fréquences plus basses, les ondes delta (de 1 à 4 hertz) et les ondes dites lentes (de 0,5 à 1 hertz). L'utilisation de filtrages spécifiques du signal EEG permet d'éliminer sélectivement différentes gammes de fréquences, afin de mieux révéler les autres.

L'éveil, comme le sommeil avec rêve, se traduit par des modifications drastiques de la forme et de l'amplitude des ondes EEG. Deux grands types d'oscillations de faible amplitude peuvent être alors distingués sur la base de leurs fréquences. Les ondes bêta (de 15 à 30 hertz) prédominent dans les régions motrices du cortex et correspondent à la préparation de comportements moteurs. Les ondes gamma, les plus rapides (de 30 à 200 hertz), sont considérées comme le rythme de l'hypervigilance. Elles permettent peut-être à un stimulus sensoriel d'accéder à la conscience en coordonnant les réponses neuronales réparties dans tout le cortex. Toutefois, cette fonction causale du rythme

gamma dans l'expérience mentale subjective, globale et cohérente, reste débattue.

Les transformées de Fourier représentent un outil utile pour le décodage des fréquences des ondes cérébrales. Elles fournissent une information globale sur l'ensemble de la durée de l'enregistrement, mais n'en donnent aucune sur le moment exact de survenue des différentes fréquences composant le signal EEG. Cela pose une difficulté, car le simple examen visuel d'un tracé électrique cérébral révèle que les oscillations sont dynamiques : leur composition en fréquences évolue au cours du temps, même lorsque l'état de vigilance ne change pas.

La dynamique des ondes cérébrales

Peut-on résoudre cette difficulté et obtenir une analyse dynamique des ondes du cerveau ? Oui, grâce à l'analyse temps-fréquences. Il s'agit de transformer le signal enregistré en une représentation associant à chaque instant le poids relatif des différentes fréquences qui y sont présentes, mais noyées dans un signal global. De telles cartes reliant les fréquences au temps

LE MODÈLE DU DIPÔLE

Une synapse excitatrice, qui fonctionne avec le neurotransmetteur glutamate, entraîne une fuite d'ions et peut être considérée comme un puits de courant. Au contraire, à distance, des ions s'accumulent, de sorte que les membranes cellulaires se comportent comme des sources de courant.

Au niveau du puits (a), l'enregistrement du potentiel intracellulaire révèle une déflexion positive du potentiel (ou dépolarisation) alors qu'un enregistrement extracellulaire (b) indique localement une déflexion négative du potentiel (due à l'entrée de charges positives dans la cellule). L'enregistrement extracellulaire distant (au niveau de la source) (c) montre une variation positive du potentiel (due à la sortie de charges positives).

En effet, des cations entrent dans le neurone au niveau de la synapse, puis en sortent à distance. Dès lors, une synapse est appa-

re en charges électriques et représente un puits, vers lequel convergent les lignes de champ issues d'une source de courant, où se concentre, au contraire, un excès de charges. La faible résistance électrique du milieu extra-

cellulaire par rapport à celle de la membrane cellulaire explique pourquoi les variations de potentiel extracellulaire sont plus faibles que celles mesurées dans la cellule.

Ainsi, chaque neurone est le siège d'un champ électrique. Les

ondes électriques de surface représentent la somme de tous les courants synaptiques extracellulaires produits par les cellules pyramidales, lesquelles se comportent toutes comme des dipôles électriques.

