

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).

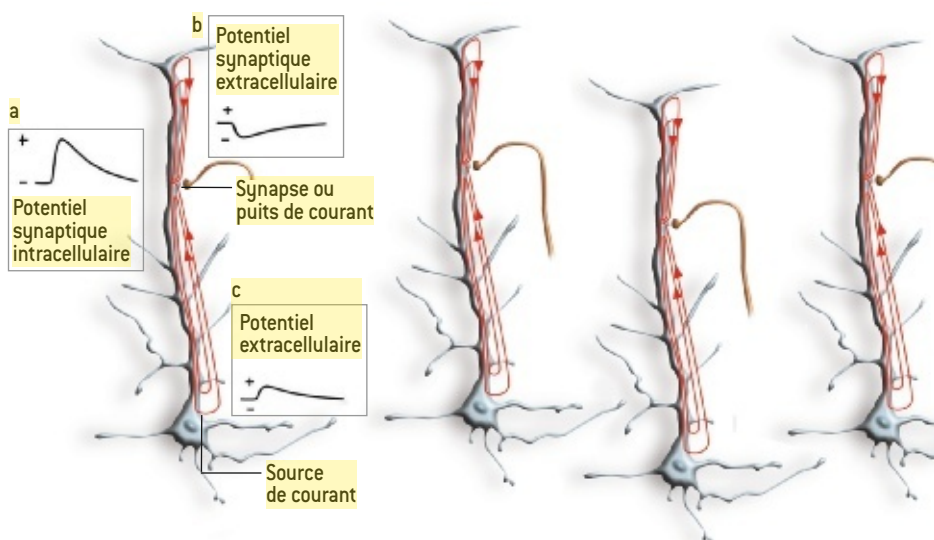
En effet, des cations entrent dans le neurone au niveau de la synapse, puis en sortent à distance. Dès lors, une synapse est appa-

riée 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.



(on les nomme cartes temps-fréquences) sont obtenues en faisant « glisser » sur le tracé EEG des ondelettes de durée variable (et donc de différentes fréquences) : on superpose ces « fragments » d'ondes théoriques dont on connaît les paramètres (fréquence et amplitude) au signal enregistré, et on calcule en chaque point le degré de superposition. On décompose le signal enregistré en un mélange pondéré d'ondelettes bien caractérisées. Par analogie avec les ondes sonores, ces cartes temps-fréquences permettent une représentation quantitative et qualitative de la « musique cérébrale » associée aux différents états mentaux, normaux ou pathologiques.

On peut déduire encore d'autres informations dynamiques d'un EEG. Ainsi, il est possible de détecter si des oscillations de même fréquence dans des régions éloignées du cerveau sont synchronisées et, si c'est le cas, quelle est la région qui a imposé sa fréquence à l'autre. On évalue ainsi la synchronisation de phase d'ondes spatialement distribuées, ce qui (et nous y reviendrons) est important dans les phénomènes liés à la conscience. De telles études des propriétés dynamiques des ondes cérébrales, réalisées en recherche fondamentale et clinique, ont permis par exemple d'élucider les dysfonctionnements survenant dans des réseaux de neurones de grande dimension au cours de l'épilepsie, la maladie de Parkinson ou la schizophrénie.

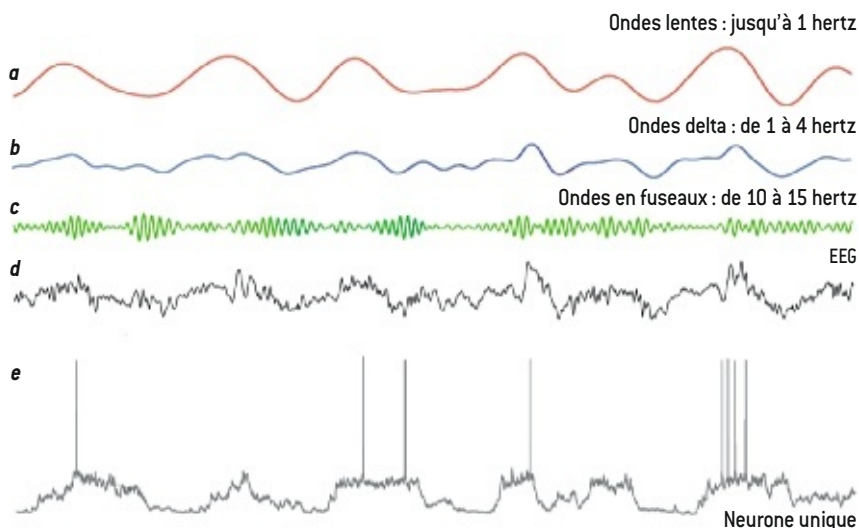
Ainsi, en utilisant les méthodes de mesure de synchronisation et de causalité, notre équipe a étudié les oscillations enregistrées lors de crises d'épilepsie de type absence, c'est-à-dire se manifestant par une perte de conscience sans contraction musculaire rythmique et durant quelques secondes. Les ondes enregistrées lors de telles crises sont apparemment synchrones dans l'ensemble du cerveau ; elles se déclenchent dans une petite région du cortex cérébral, puis se propagent dans de nombreux circuits synaptiques corticaux et sous-corticaux, responsables des symptômes cliniques observés durant la crise et qui contrôlent aussi l'arrêt de la crise. Cet exemple illustre la puissance des outils d'analyse des propriétés dynamiques des ondes cérébrales pour identifier les réseaux neuronaux responsables des syndromes neurologiques et leur impact sur le fonctionnement global du cerveau.

Comment aller plus loin dans la compréhension des mécanismes des ondes

cérébrales ? Comment identifier les processus neuronaux élémentaires qui sous-tendent les phénomènes mentaux associés ? Répondre à ces questions requiert de réaliser des expériences permettant d'enregistrer simultanément, et dans un état cérébral donné, les ondes cérébrales et les variations de potentiels électriques dans les neurones individuels : il faut pouvoir relier l'activité de neurones pris isolément dans différentes aires cérébrales à l'activité électrique cérébrale globale, celle que donne l'EEG. Les variations des potentiels électriques des neurones reflètent à la fois les informations synaptiques traitées par ces neurones, mais aussi les propriétés des canaux ioniques que renferme leur membrane.

Le passage du conscient à l'inconscient

Ce type d'étude, développée par le neurophysiologiste canadien né à Bucarest, Mircea Steriade (1924-2006), pour décrire les mécanismes neuronaux des différents états de vigilance et de l'épilepsie, est peu utilisé dans les laboratoires à cause de son extrême difficulté technique. Néanmoins, avec mes collègues, nous avons appliqué ce type d'approche expérimentale, combiné à la réalisation de cartes temps-fréquences, à l'étude des changements dynamiques



2. UN ENREGISTREMENT EEG (d) peut être décomposé après différents filtres en plusieurs composantes de fréquence. Ainsi, le tracé brut (d) contient des ondes lentes (a), des ondes delta (b) et des fuseaux (c). L'amplitude de l'EEG reflète le nombre de neurones produisant simultanément des potentiels synaptiques. On constate que le tracé EEG (d), qui est la somme de potentiels issus de milliers de neurones individuels, suit les fluctuations du potentiel enregistré par une électrode implantée dans un neurone particulier situé à proximité de l'endroit où a été réalisé l'électroencéphalogramme (e).

BIBLIOGRAPHIE

D. Tucker et M. Holmes, **Les crises de la conscience**, *Pour la Science*, n° 405, pp. 40-46, 2011.

G. Dumaset *et al.*, **Inter-brain synchronization during social interaction**, *PLoS One*, vol. 17, 5(8):e12166, 2010.

P. Polack *et al.*, **Deep layer somatosensory cortical neurons initiate spike-and-wave discharges in a genetic model of absence seizures**, *J. Neurosci.*, vol. 27, pp. 6 590-6 599, 2007.

M. Le Van Quyen et A. Bragin, **Analysis of dynamic brain oscillations : methodological advances**, *Trends Neurosci.*, vol. 30(?), pp. 365-373, juillet 2007.

Electroencephalography : Basic principles, clinical applications and related fields, E. Niedermeyer, et F. Lopes da Silva (sous la direction de), Lippincott, Williams and Wilkins, 2004.

T. Bullock et E. Basar, **Comparison of ongoing compound field potentials in the brains of invertebrates and vertebrates**, *Brain Res*, vol. 472(1), pp. 57-75, 1988.