

5 octobre

5- Activité endogène, oscillation et synchronisation de l'activité dynamique du cerveau

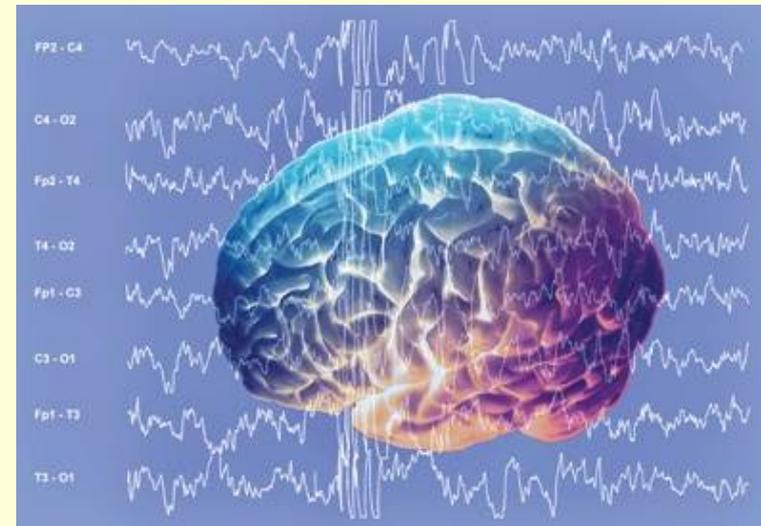
- Mécanismes endogènes générateurs de rythmes
- Rôles fonctionnels des oscillations et de la synchronisation d'activité nerveuse
- Les rythmes cérébraux et la consolidation mnésique durant le sommeil

2e partie :

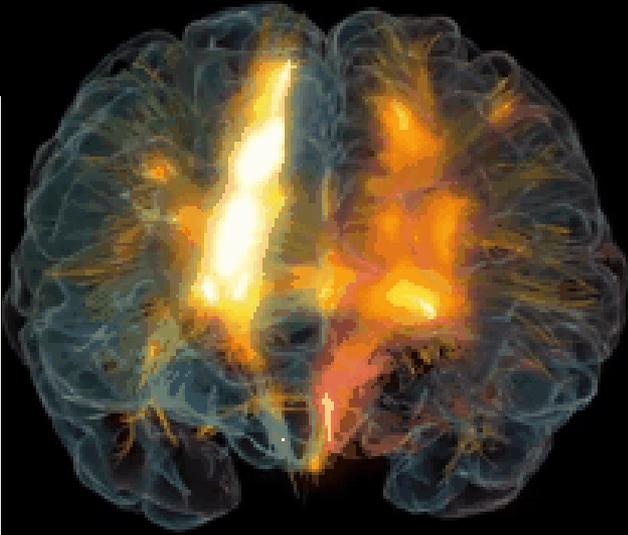
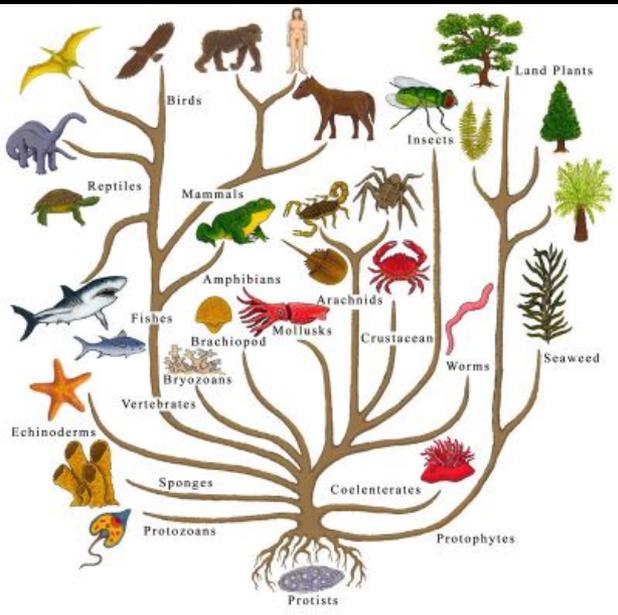
Sylvain Williams vient nous parler de ses travaux sur les rythmes cérébraux

Articles :

Boyce R, Glasgow SD, Williams S, et coll. **Causal evidence for the role of REM sleep theta rhythm in contextual memory consolidation.** Science 2016, 352:812-6.



Vous vous souvenez de cette « diapo synthèse » du cours...



On va aborder cette semaine le caractère
endogène, dynamique et rythmique
de l'activité cérébrale.

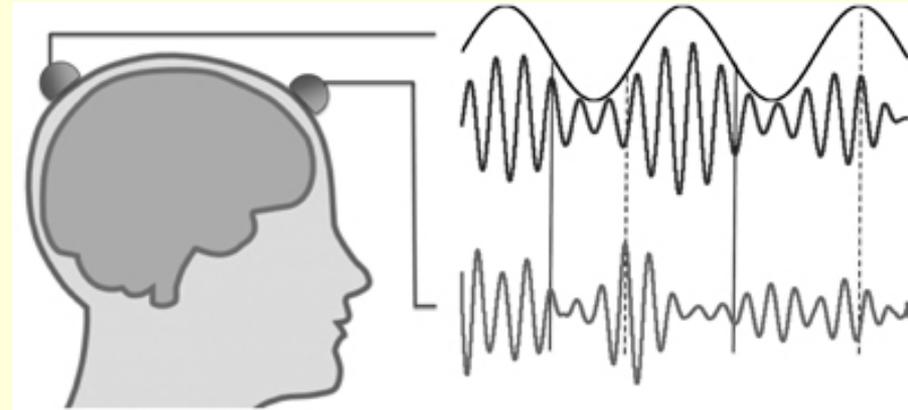
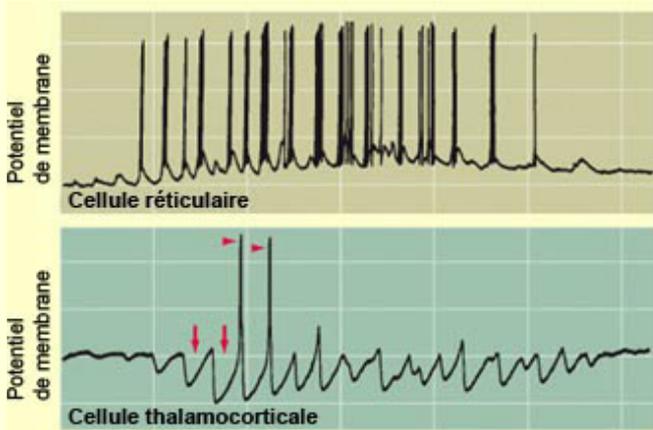


computation :

coding

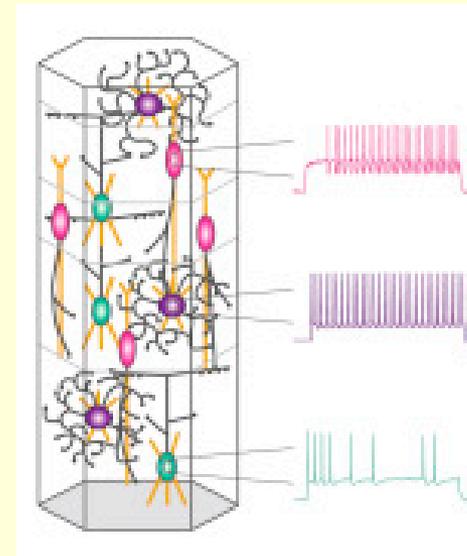
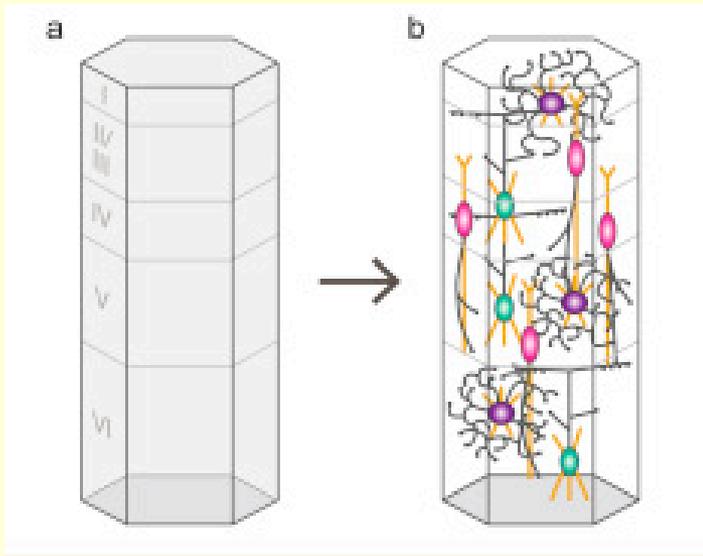
+

dynamics



L'approche dominante a toujours considéré que les neurones encodent l'information en terme de leur **taux de décharge**.

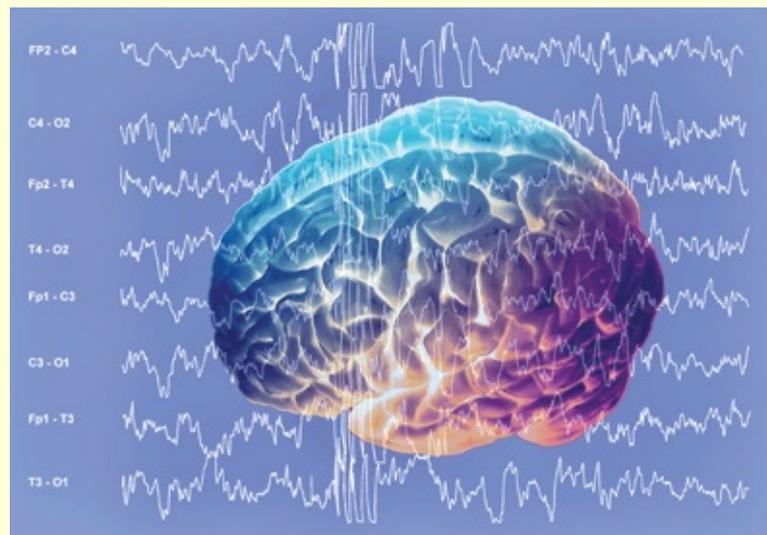
Mais beaucoup de données se sont accumulées et montrent qu'il y a une **“valeur ajoutée” dans la synchronisation temporelle précise des potentiels d'action**.



Donc après avoir placé un peu l'anatomie des circuits nerveux...

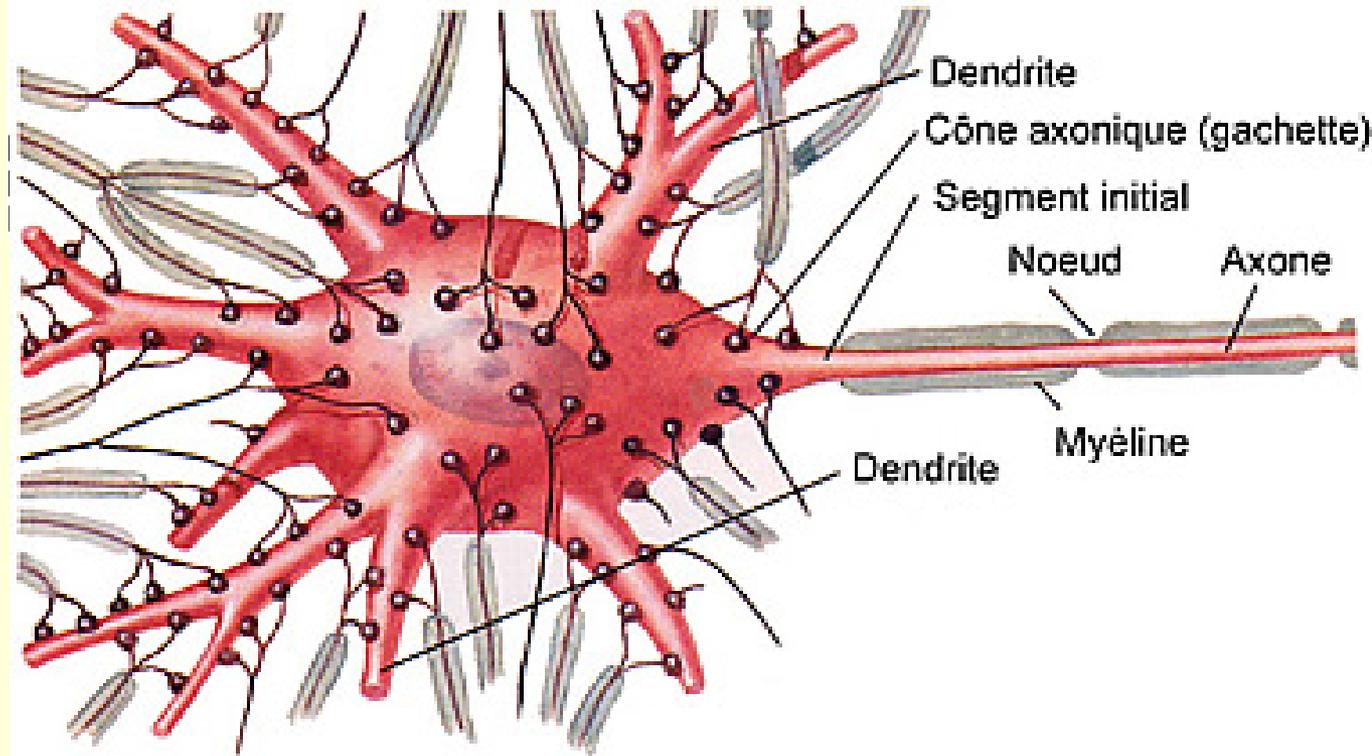
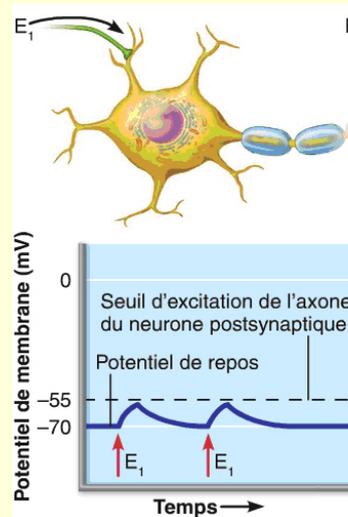
et avoir introduit l'activité électrique dans ces circuits...

on va maintenant observer l'apparition de **variations cycliques** dans cette **activité électrique** à différentes échelle, incluant à l'échelle du cerveau entier.



On a vu qu'à tout moment,

chacun de nos 85 milliards de neurones reçoit des milliers **d'excitations et d'inhibitions** synaptiques

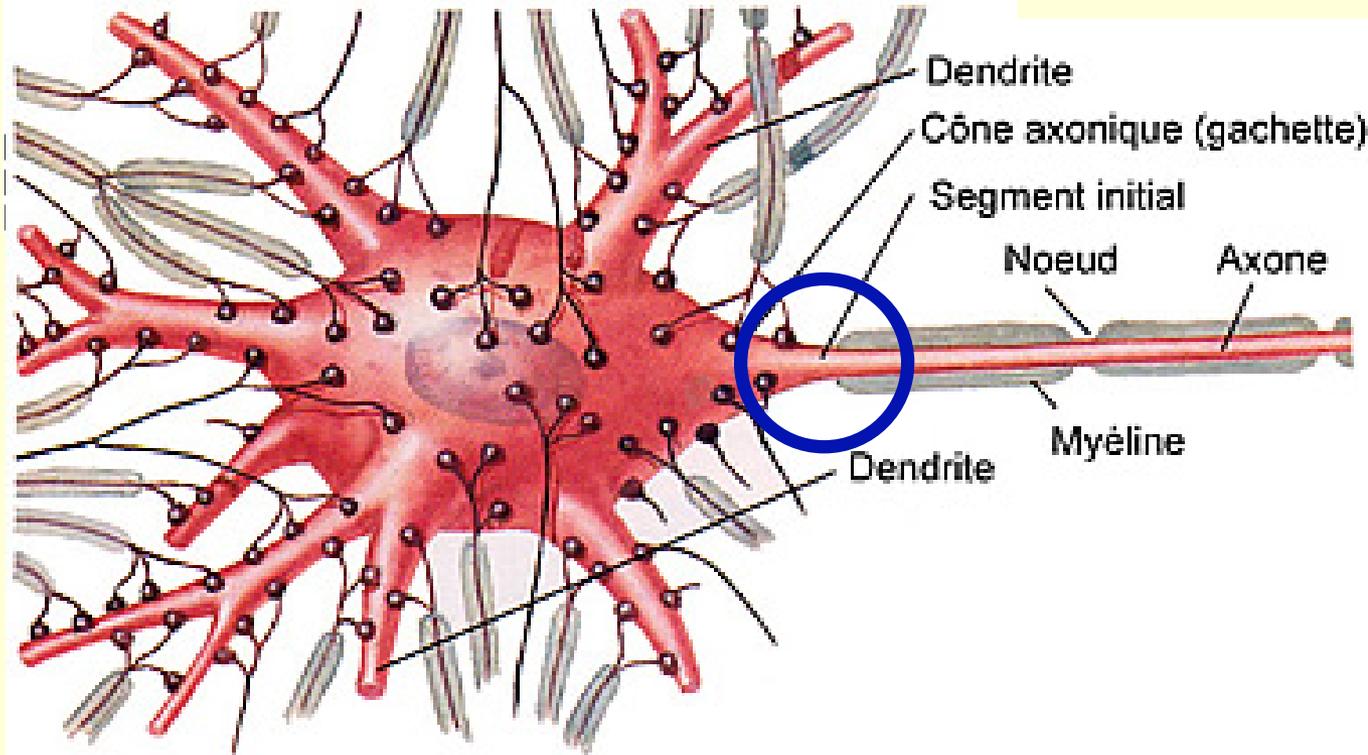
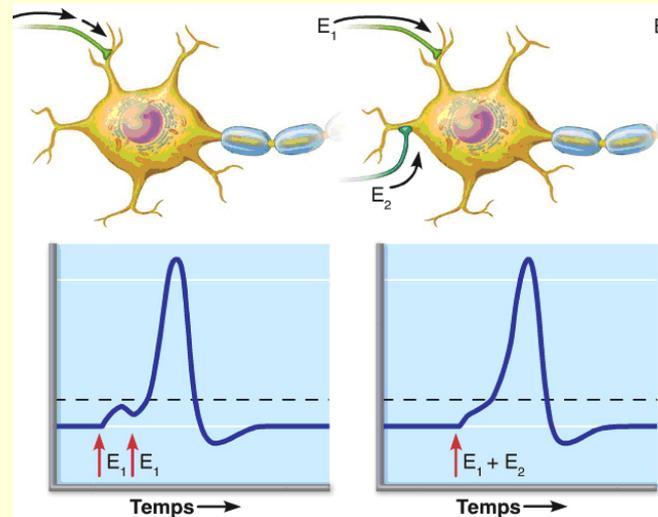


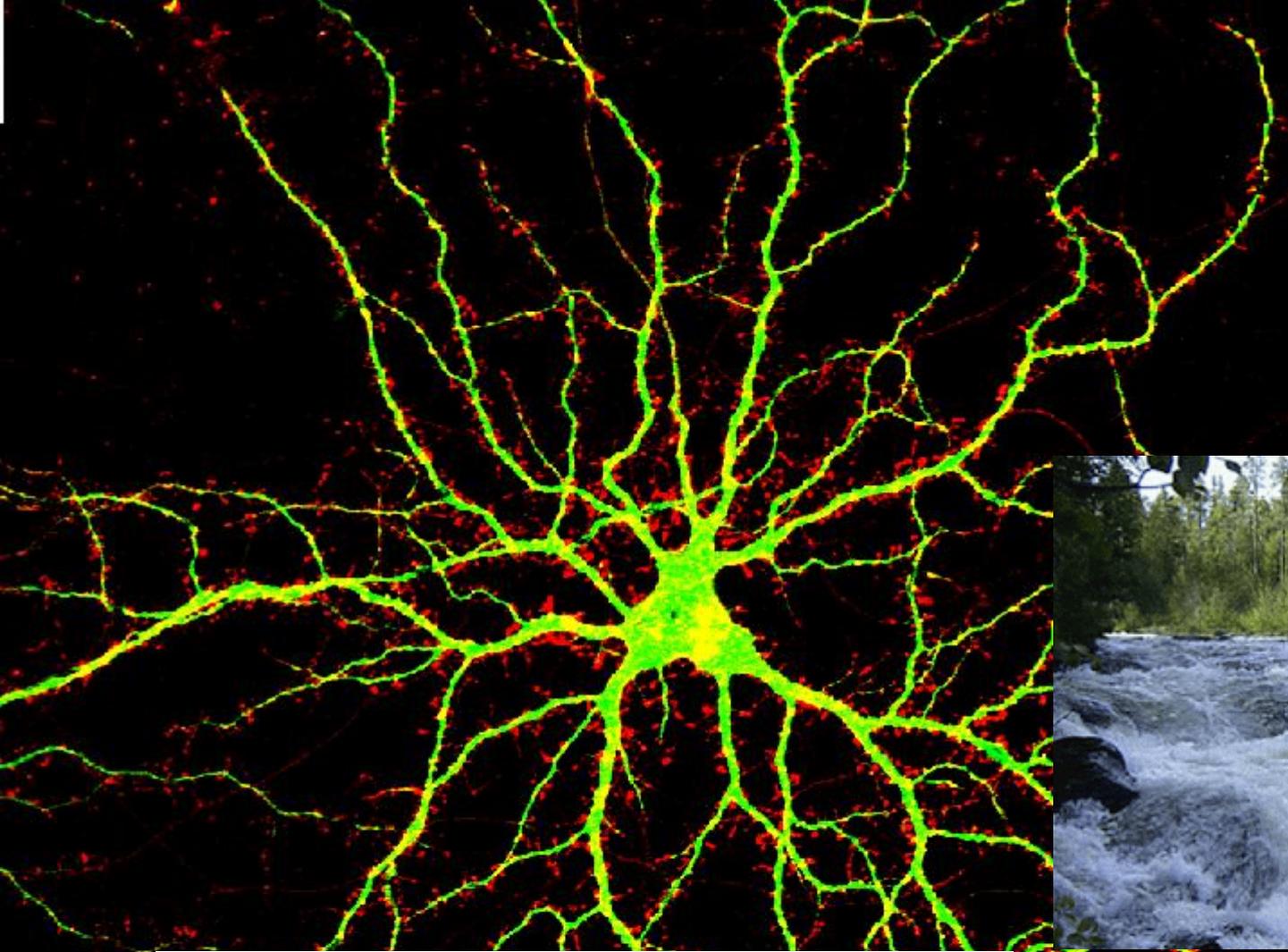
On a vu qu'à tout moment,

chacun de nos 85 milliards de neurones reçoit des milliers **d'excitations et d'inhibitions** synaptiques qui,

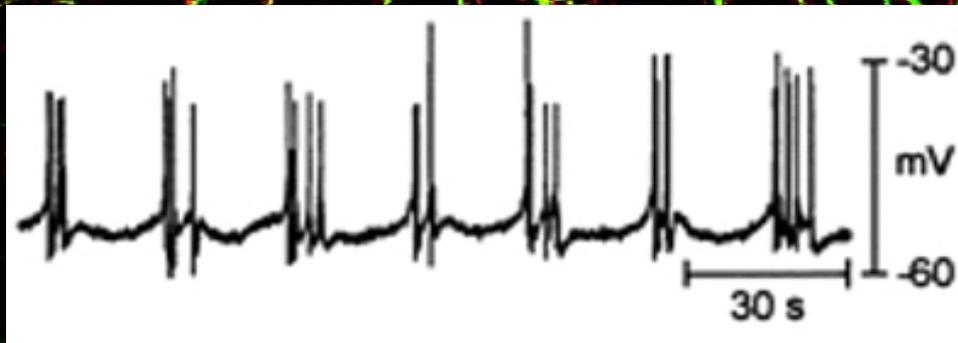
si elles font en sorte qu'un **certain seuil** est atteint dans le segment initial de l'axone,

va permettre au neurone d'émettre un **potentiel d'action**.





Chaque neurone est donc un intégrateur extrêmement dynamique

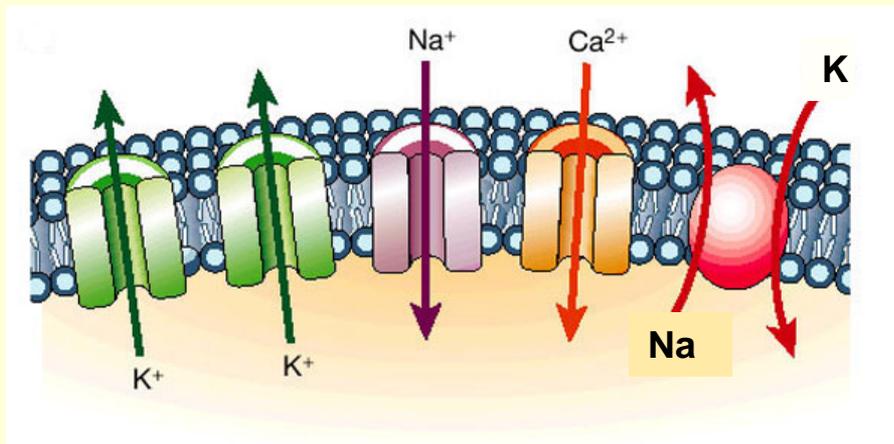


doté bien souvent d'une activité spontanée (cyclique).

György Buzsáki : les phénomènes **fluctuants (ou cycliques)** comme les oscillations neuronales sont omniprésents dans la nature.

Il suffit que **deux forces s'opposent** pour que le calme plat soit rapidement **remplacé par un rythme**.

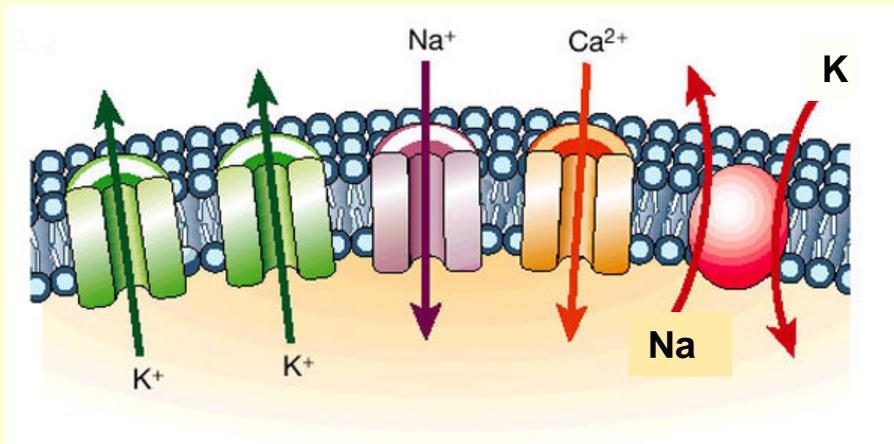
Et notre cerveau regorge de forces qui s'opposent, à commencer par les **canaux ioniques** qui **dépolarisent** ou **hyperpolarisent** les neurones.



György Buzsáki : les phénomènes **fluctuants (ou cycliques)** comme les oscillations neuronales sont omniprésents dans la nature.

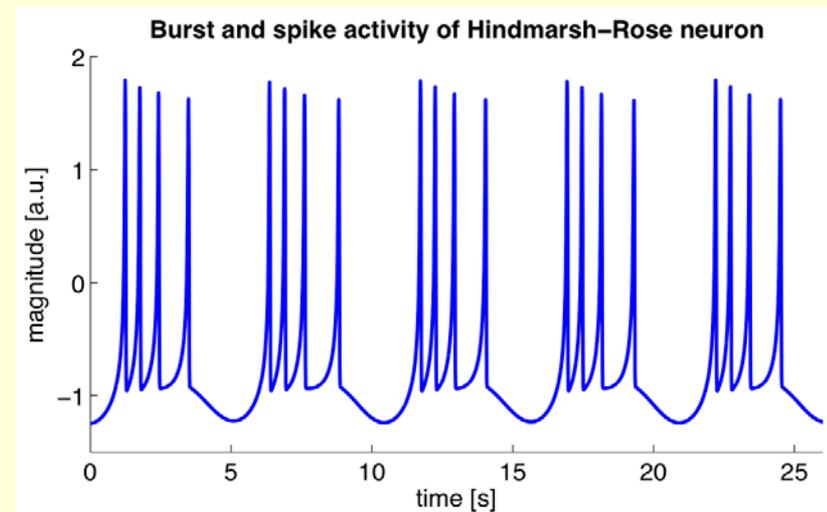
Il suffit que **deux forces s'opposent** pour que le calme plat soit rapidement **remplacé par un rythme**.

Et notre cerveau regorge de forces qui s'opposent, à commencer par les **canaux ioniques** qui **dépolarisent** ou **hyperpolarisent** les neurones.



Et c'est ce qui va permettre à de nombreux neurones d'avoir une **activité spontanée**

dont le rythme et la signature varie, mais qui peuvent faire des **bouffées rythmiques**, par exemple.

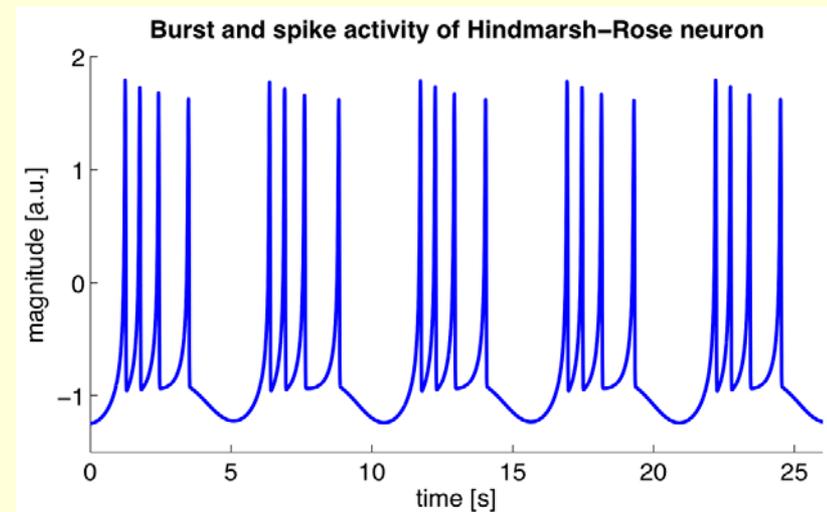
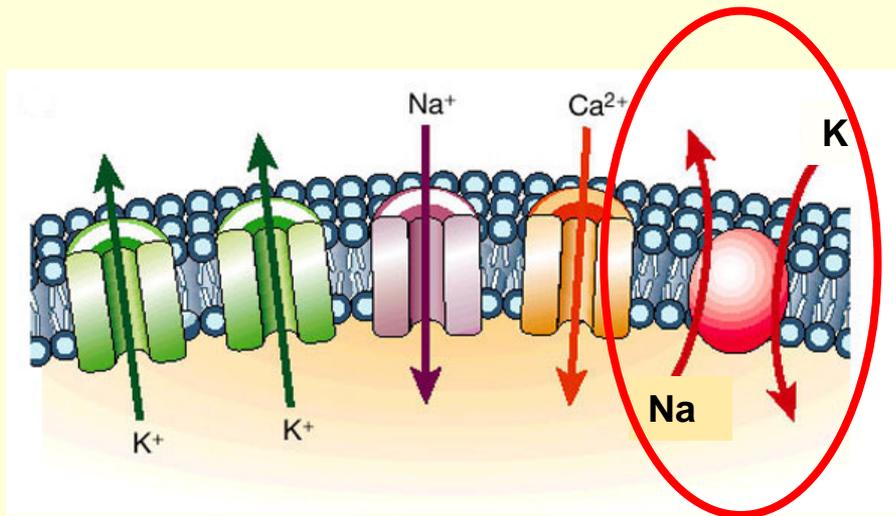


“nature went to a lot of trouble bringing together these channels at the right densities and location just to serve one purpose: **oscillation.**”

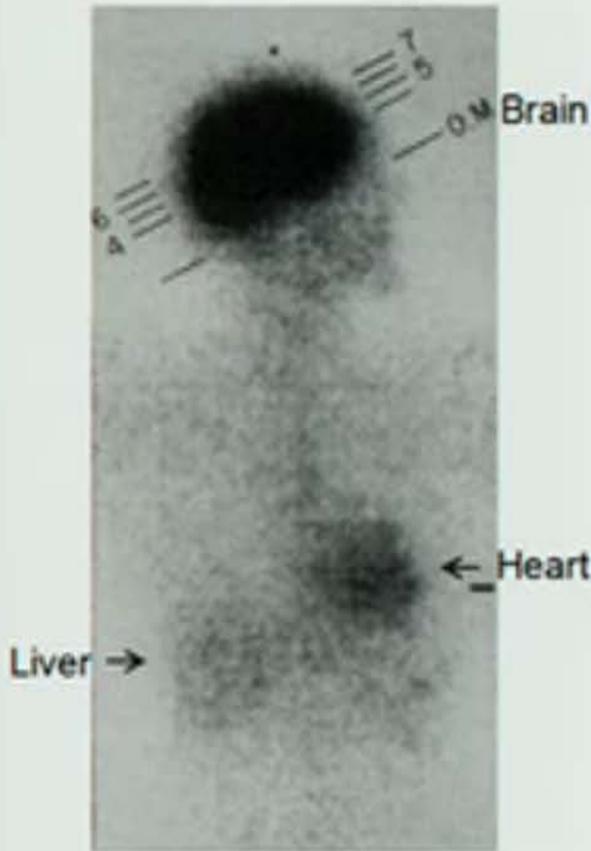
- Buzsáki 2006

[...] Llinás' findings revealed that the **neurons are oscillators**

- William Bechtel (2013)



Resting Metabolism



Alavi & Reivich (2002)

le cerveau ne représente environ que 2 % du poids du corps humain

et pourtant, il mobilise en permanence environ 20 % du sang et de l'oxygène de notre organisme

Pourquoi ?

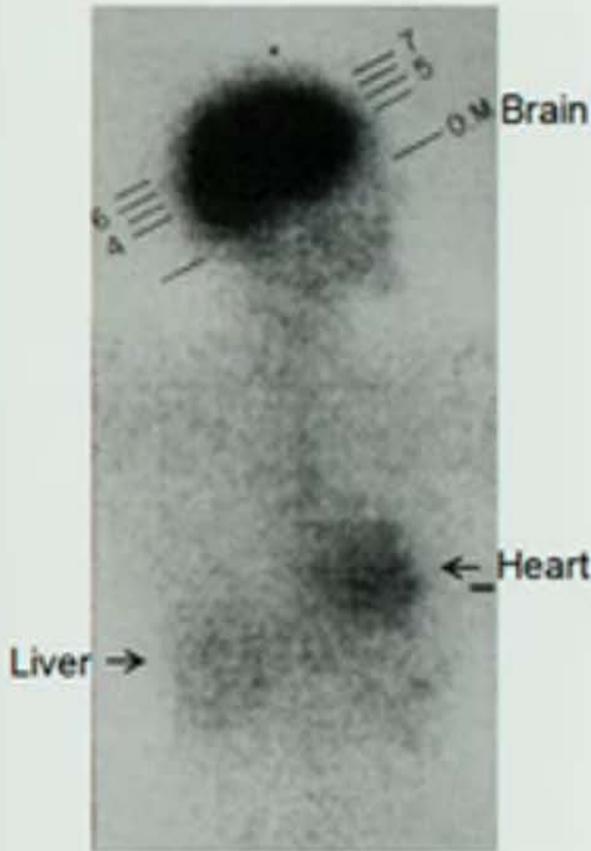
SYMPOSIUM 2: The Connectome: Mapping the Brain (Boston, 2011)

Marcus Raichle

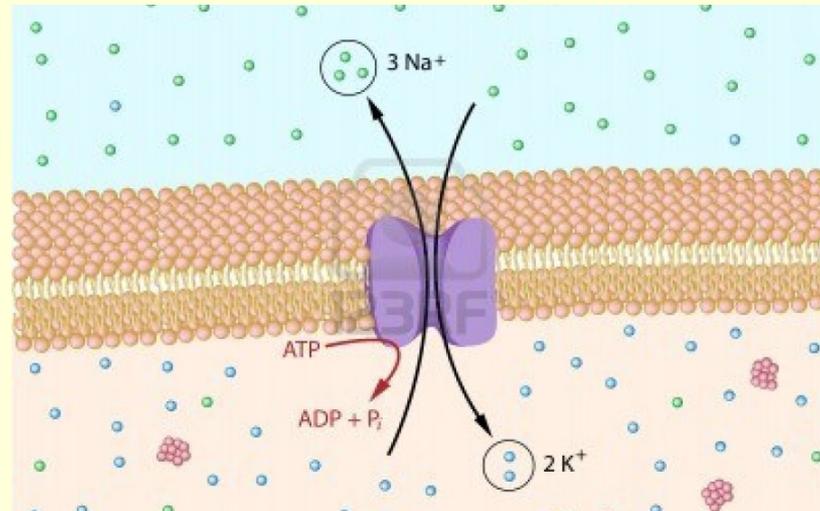
<http://thesciencenetwork.org/programs/one-mind-for-research/symposium-2-the-connectome-mapping-the-brain> (6:30 à 17 min.)

Resting Metabolism

« Pompe » sodium / potassium



Alavi & Reivich (2002)



Les cellules de mammifères dépensent 25 à 30% de leur ATP pour construire leurs protéines et entre **19 et 28%** pour pomper le sodium à l'extérieur et le potassium à l'intérieur.

Dans le cerveau cependant, le pourcentage du "budget neuronal" alloué aux pompes sodium / potassium avoisine les **50%** !

<http://en.citizendium.org/wiki/Na,K-ATPase>

Rolfe DF, Brown GC (1997). "Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals". *Physiol. Rev.* **77** (3): 731–58. PMID 9234964. [E]

Attwell D, Laughlin SB (2001). "[An energy budget for signaling in the grey matter of the brain](#)". *J. Cereb. Blood Flow Metab.* **21** (10): 1133–45. see page 1142, left.

Two views of brain function

Marcus Raichle (2010)

<http://www.cell.com/trends/cognitive-sciences/fulltext/S1364-6613%2810%2900029-X>

“Increases in activity in the adult mammalian brain are largely caused by the **release of the excitatory neurotransmitter glutamate**.

Glutamate is removed from the synapse by uptake into astrocytes in a sodium dependent process.

Sodium must then be removed from the astrocyte by Na,K-ATPase.

[...]

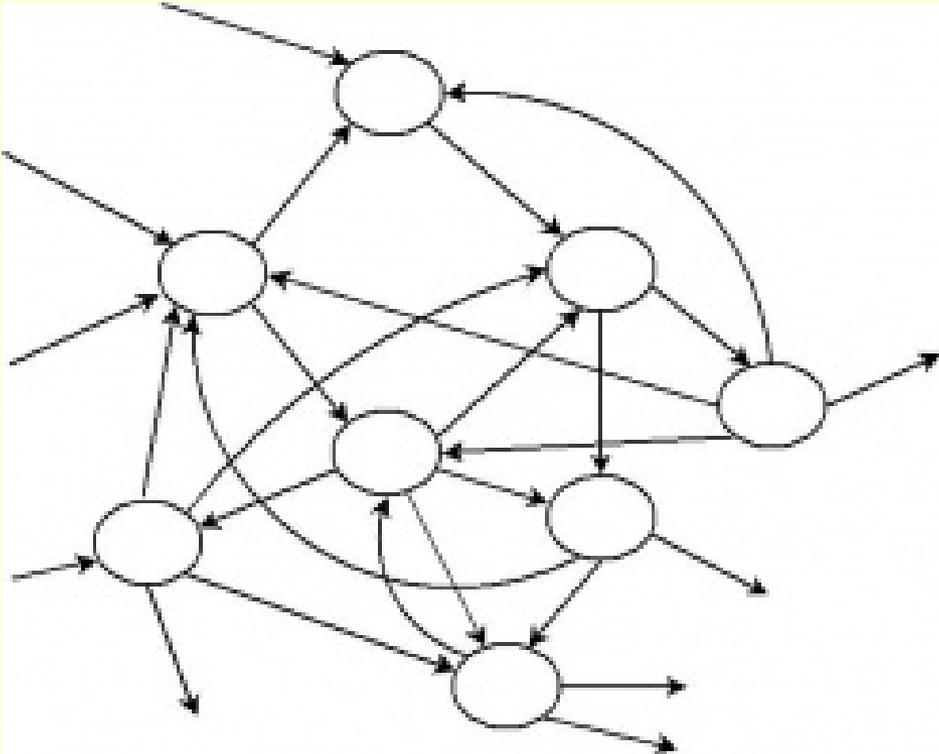
Obviously, Na,K-ATPase is not confined to the astrocytes ; it functions in neurons as well.

For example, **Na,K-ATPase is an important constituent of the postsynaptic density** where it resides along with the enzymatic machinery for glycolysis.”

Mais l'activité spontanée des neurones et ses besoins énergétiques constants ne sont pas les seuls à contribuer au caractère dynamique de l'activité cérébrale.

Beaucoup de cette activité dynamique rythmique découle de la propriété majeure de nos réseaux de neurones : leur **non linéarité**.

Les connexions se font **dans toutes les directions** et sont souvent **récioproques**.



« **Whenever we look at life, we look at networks.** »

Ces réseaux de neurones aux connexions réciproques vont contribuer grandement à **l'activité oscillatoire** du cerveau...

“The brain is decidedly not a primarily feed-forward system.”

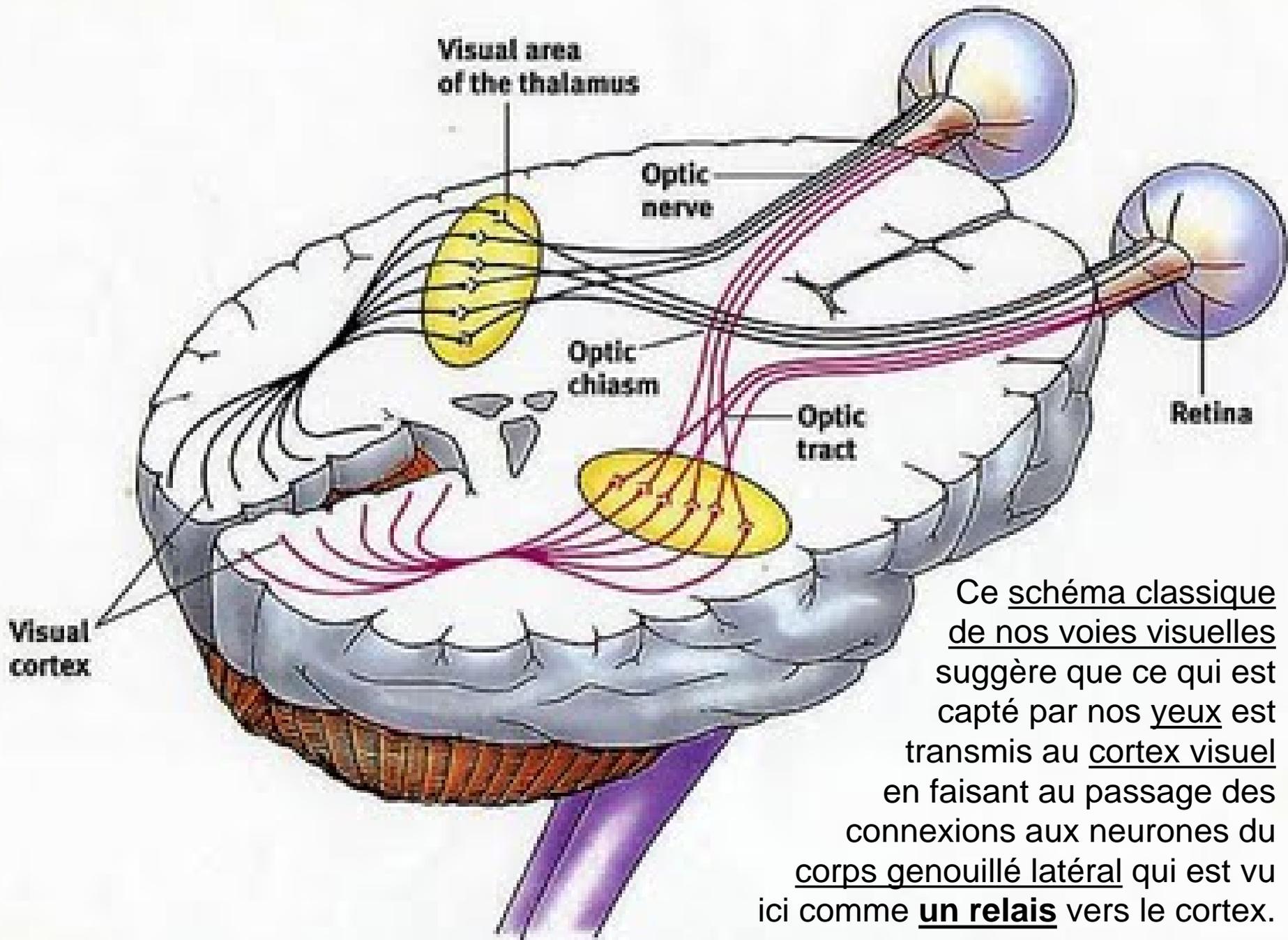
- Michael Anderson, *Precis of After Phrenology* (séance 9)

À la place, écrit Anderson, ce sont **les interactions** entre les processus “feed-forward, feed-back, bottom-up and top-down” qui déterminent à la fois comment les patterns d’activation évoluent, et à la fois induisent les changements ultérieurs dans la connectivité effective du réseau.

En plus, en contribuant continuellement au comportement de l’organisme, ces patterns changeants influencent la nature des activations induites par le monde extérieur.

Bref, les organismes **recherchent activement** leur perception.

Ils ne sont pas des récepteurs passifs de stimulations environnementales.



Ce schéma classique de nos voies visuelles suggère que ce qui est capté par nos yeux est transmis au cortex visuel en faisant au passage des connexions aux neurones du corps genouillé latéral qui est vu ici comme un relais vers le cortex.

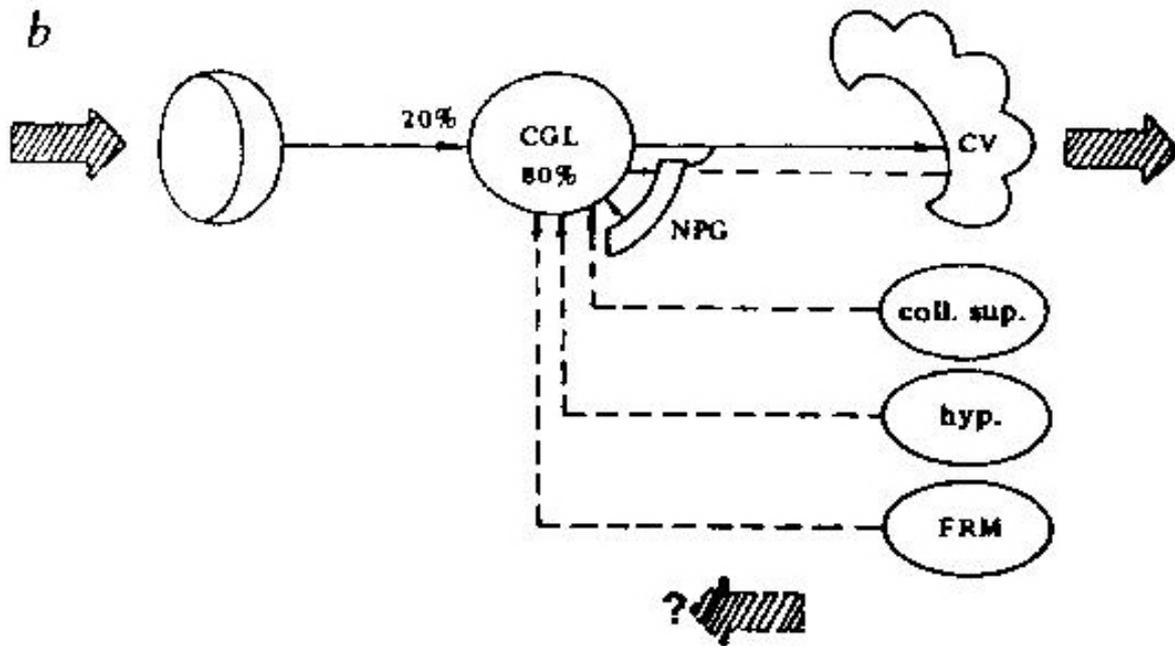


Figure 7 : Le diagramme des connexions du système visuel des mammifères. NPG : noyau peri-géniculé; coll.sup. : colliculus supérieur; hyp : hypothalamus; FRM : formation réticulaire médiane; C.V. : cortex visuel; CGL : corps genouillé latéral.

74

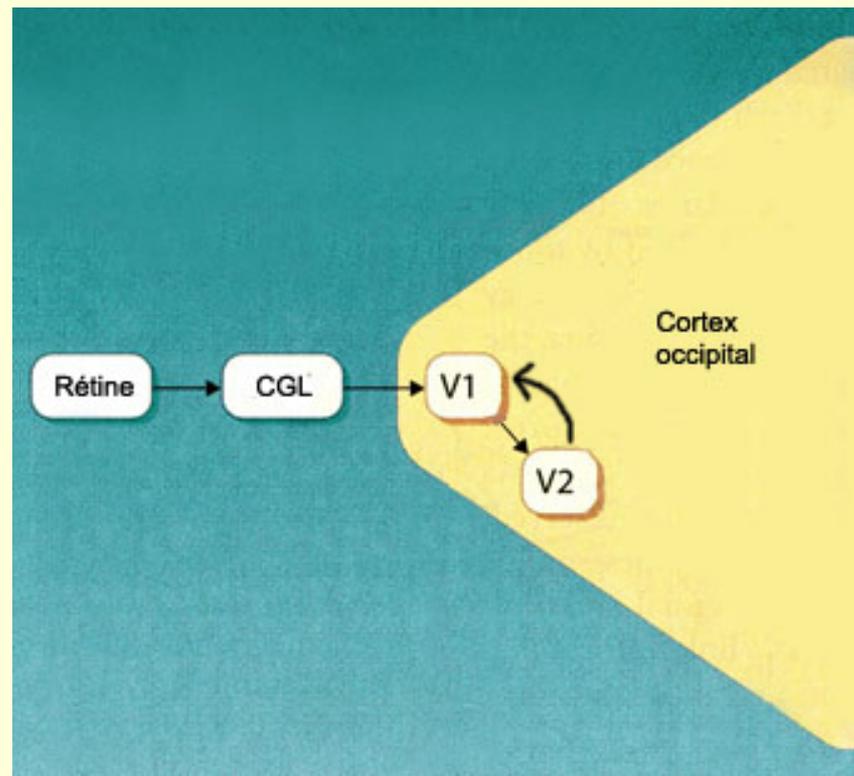
“the number of synapses in the lateral geniculate nucleus of the thalamus and in layer IV of primary visual cortex devoted to incoming visual information is less than 10% of the total number of synapses **in both locations.**”
(Raichle 2010)

Mais plusieurs, dont Francisco Varela, ont rappelé que **80%** de ce que capte toute cellule du CGL **ne vient pas de la rétine** mais de l’interconnectivité dense **d’autres régions du cerveau.**

On peut aussi constater qu’il existe plus de fibres reliant le cortex au CGL qu’il n’y en a dans le sens inverse !

Considérer les voies visuelles comme constituant un dispositif de traitement séquentiel des yeux vers le cortex **s’avère complètement arbitraire.**

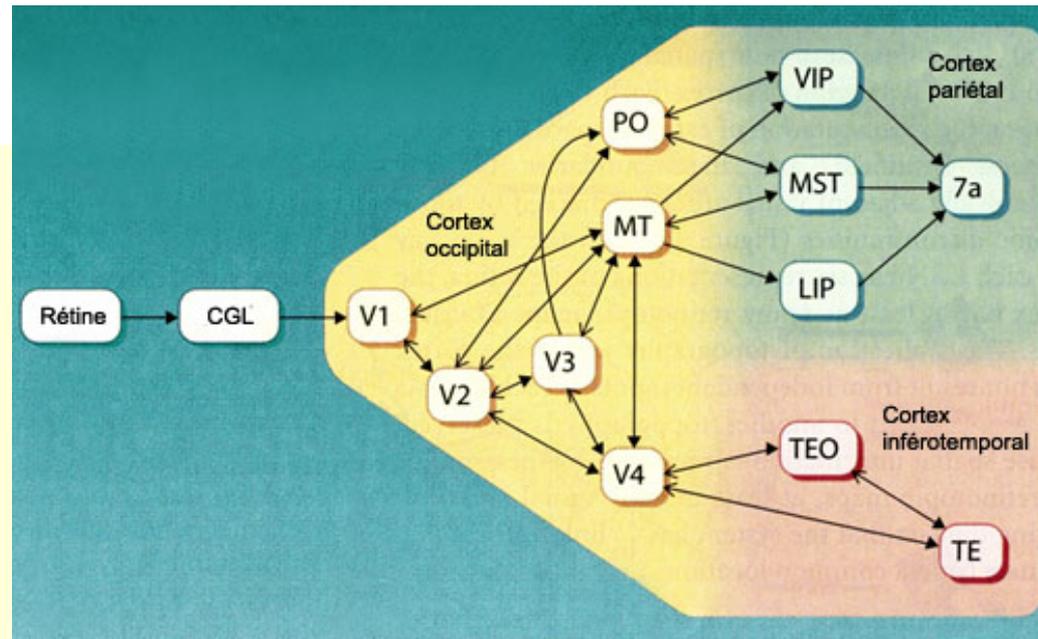
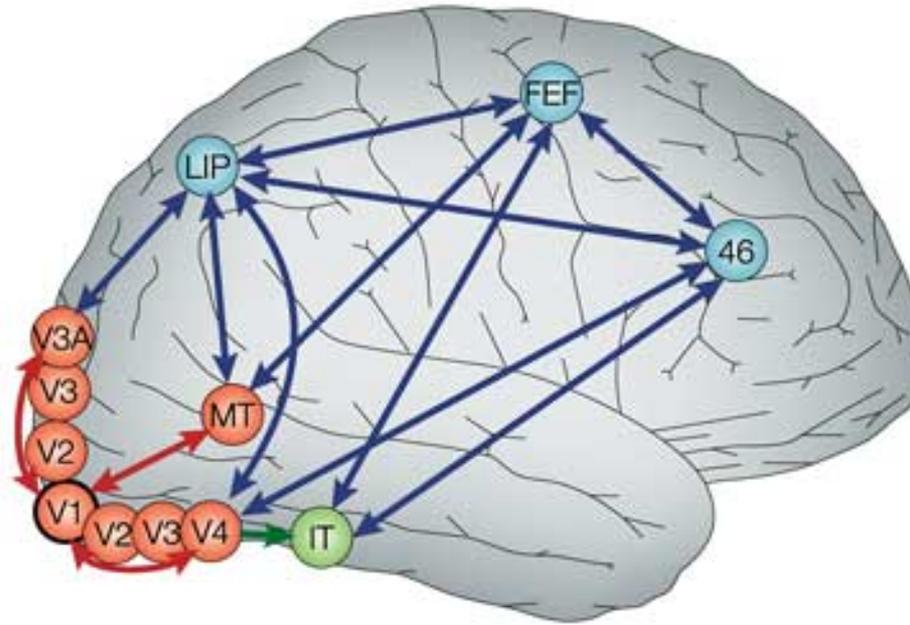
C'est la même chose !



Et si l'on regarde à un niveau supérieur, en incluant tout le cerveau, on observe également,

malgré une certaine organisation hiérarchique,

un haut degré de réciprocité dans le traitement visuel.



Et c'est aussi le cas dans le **système auditif**, par exemple.

Dans cet article au titre intrigant publié le 20 mai **2015** :

Pourquoi entend-on des sons dans le silence ?

<http://bigbrowser.blog.lemonde.fr/2015/05/20/pourquoi-entend-on-des-sons-dans-le-silence/>

On parle des chambre **anéchoïques**, ces pièces à l'insonorisation très poussée, isolée des bruits extérieurs et dont les parois couvertes de blocs de mousse aux angles brisés empêchent les sons produits par d'éventuels occupants de rebondir.



Après un certain temps dans de telles chambres, **on peut y entendre son propre corps**. On peut percevoir le sang qui bat dans ses vaisseaux et monte à la tête, l'air qui passe dans ses poumons, le battement de son cœur et le gargouillement du système digestif, le bruit de ses articulations en mouvement.

Enfin, il y a les "bruits" produits par le cerveau, qui se projettent sur l'oreille et paraissent bien réels.

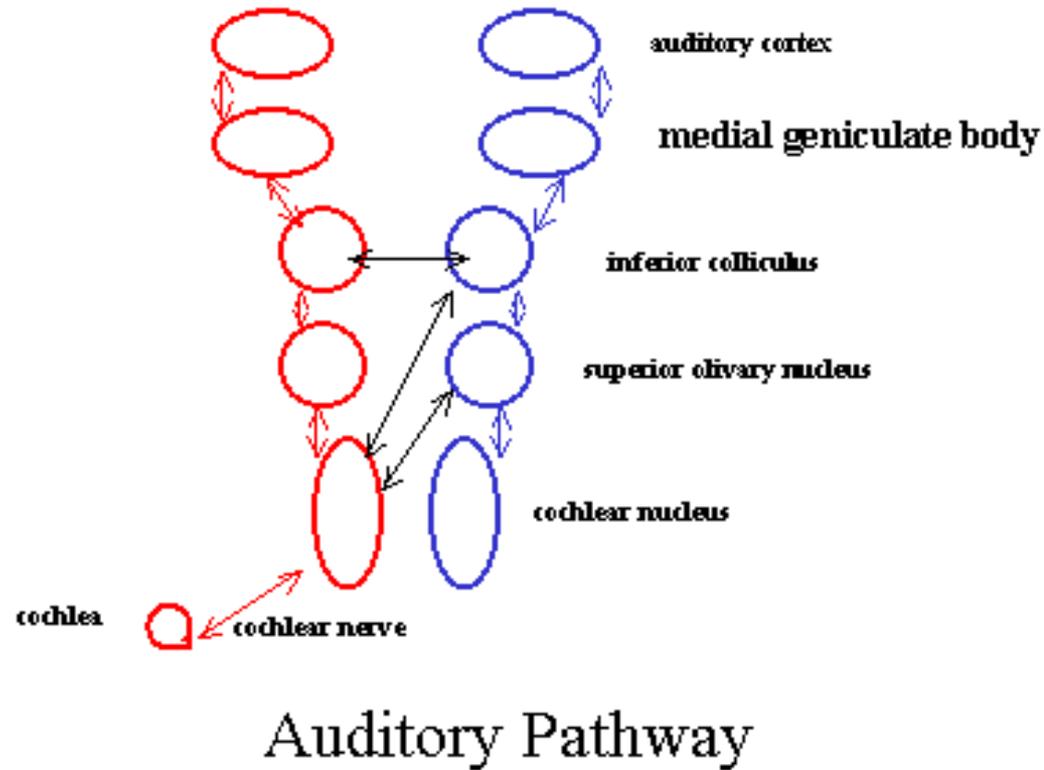
Au bout de cinq minutes par exemple, une personne croyait entendre une nuée d'abeilles. Puis elle avait l'impression de percevoir le sifflement du vent dans des arbres ou la sirène d'une ambulance. Ces sons apparaissaient puis disparaissaient. Au bout de 45 minutes, elle distinguait les paroles d'une chanson, comme si elle était jouée sur la sono d'une maison voisine.

Alors que des micros hypersensibles dans la pièce pouvait attester qu'il n'y avait **aucun de ces sons**.



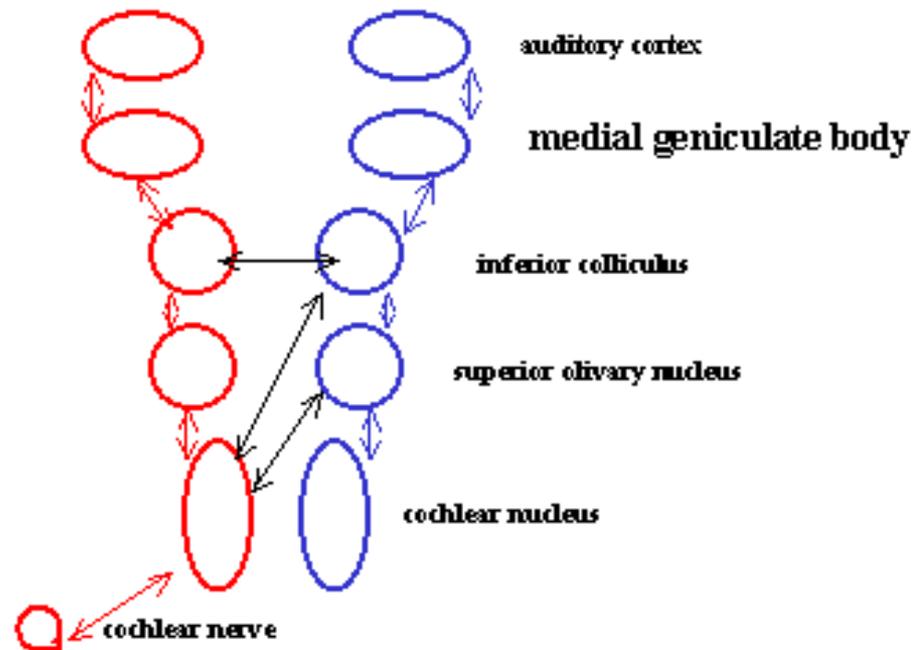
L'explication donnée à ce phénomène par **Trevor Cox**, professeur d'ingénierie acoustique à l'université de Salford, est pertinente pour nous ici :

"Pendant longtemps, on a considéré que le son entrant simplement dans l'oreille pour monter vers le cerveau. Et bien il y a en réalité plus de connexions qui se produisent du cerveau vers l'oreille que l'inverse."

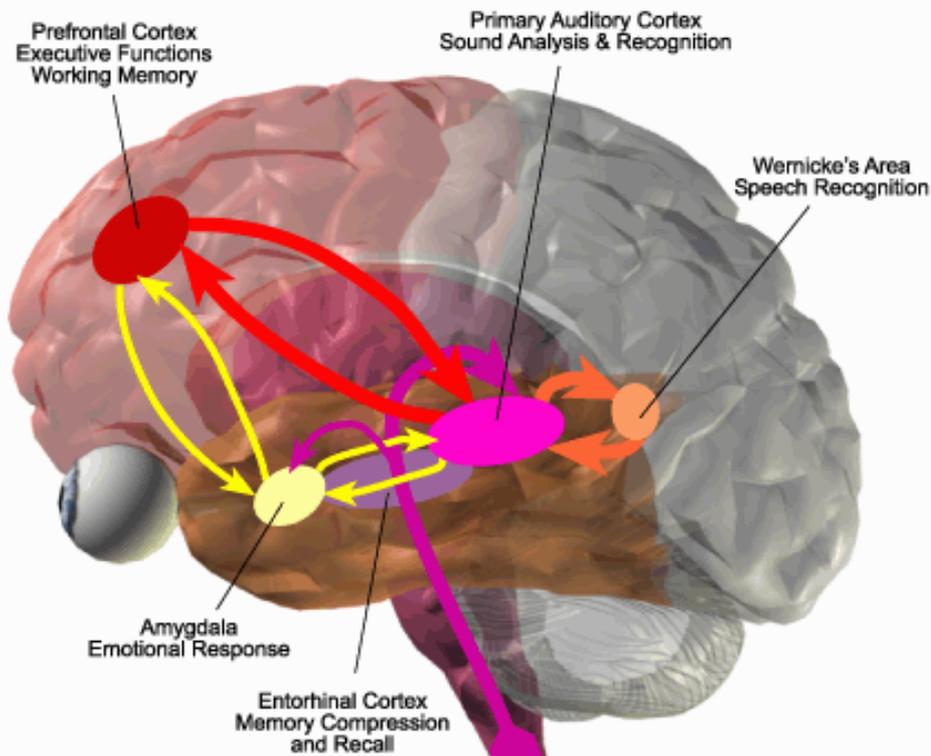


De telles impulsions permettent au cerveau de **moduler l'audition** pour s'adapter à son environnement.

Mais c'est également cette relation qui provoque les hallucinations auditives.

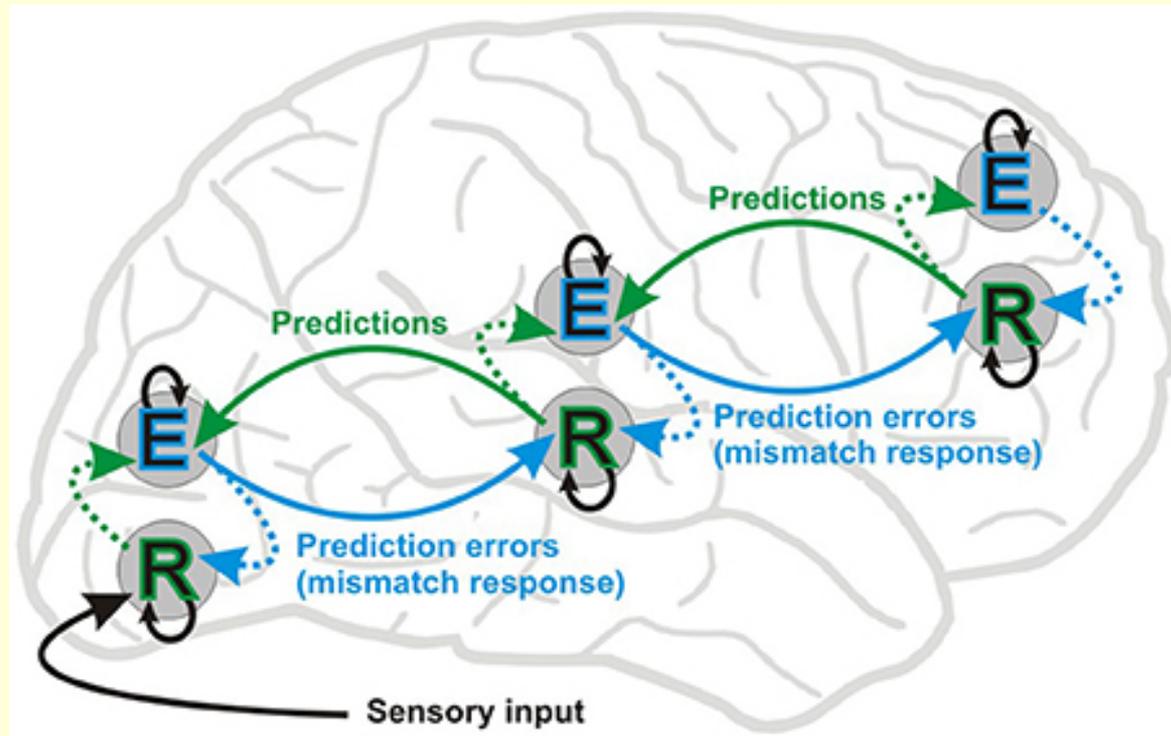


Auditory Pathway



Et l'en retrouve encore une fois ces voies réciproques partout dans toutes les régions du cerveau qui contribuent au système auditif.

Et l'approche du « predictive processing » (**séance 14**)
va inclure cette **réciprocité** dans ses modèles.



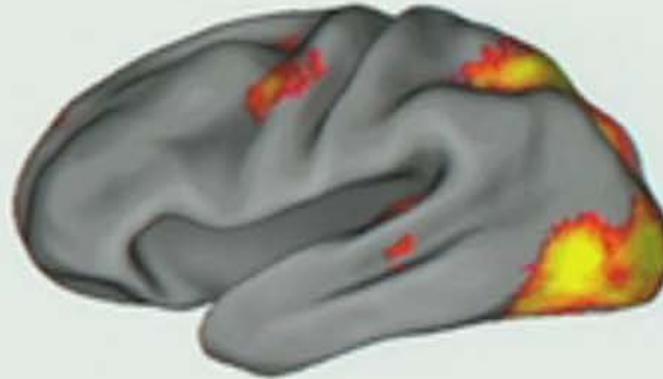
Mais pour l'instant, constatons que depuis une décennie ou deux, on assiste à un **changement de paradigme** quant à l'activité de base dans le cerveau...

An Historical View

Reflexive

(Sir Charles Sherrington)

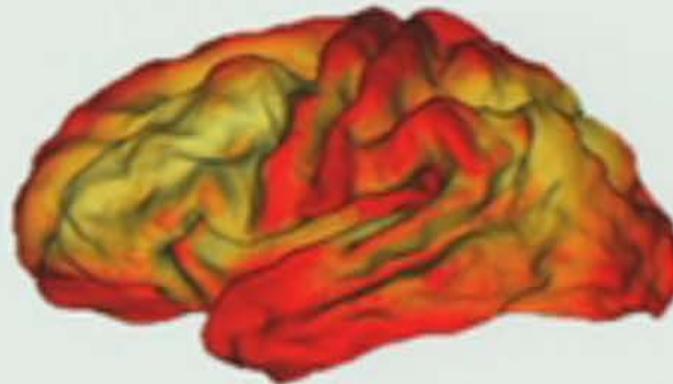
On est passé d'une conception **passive** d'un cerveau qui attend ses inputs de l'environnement pour y réagir...



Intrinsic

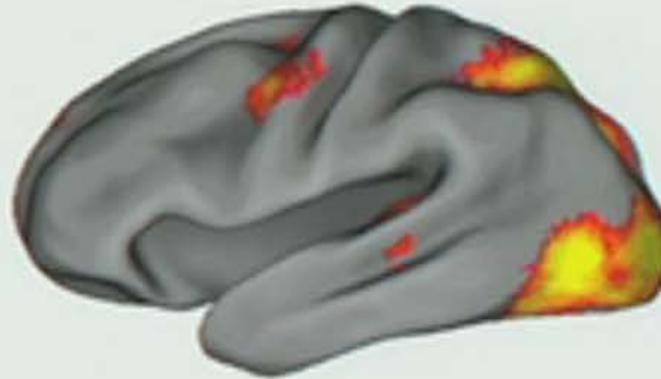
(T. Graham Brown)

à une conception d'un cerveau **actif** ayant toujours une activité endogène dynamique

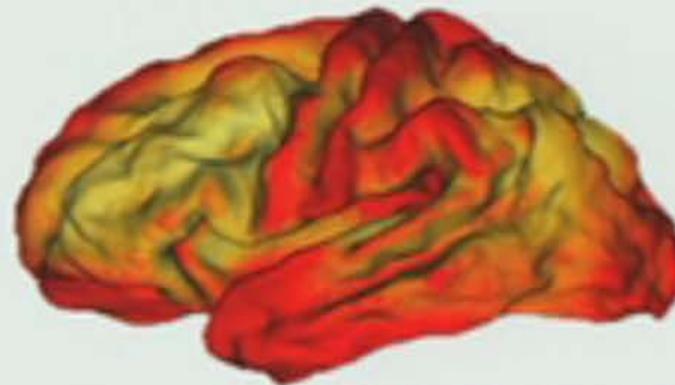


An Historical View

Reflexive
(Sir Charles Sherrington)



Intrinsic
(T. Graham Brown)

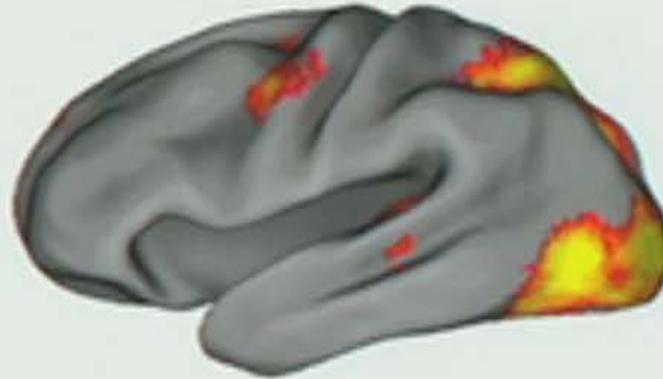


Boutade
mnémotechnique:

**« Il pleut tout
le temps
dans notre
cerveau ! »**

An Historical View

Reflexive
(Sir Charles Sherrington)



Intrinsic
(T. Graham Brown)



Boutade
mnémotechnique:

« Il pleut tout
le temps
dans notre
cerveau ! »

The **Endogenously**
Active Brain:
The Need for an Alternative
Cognitive Architecture

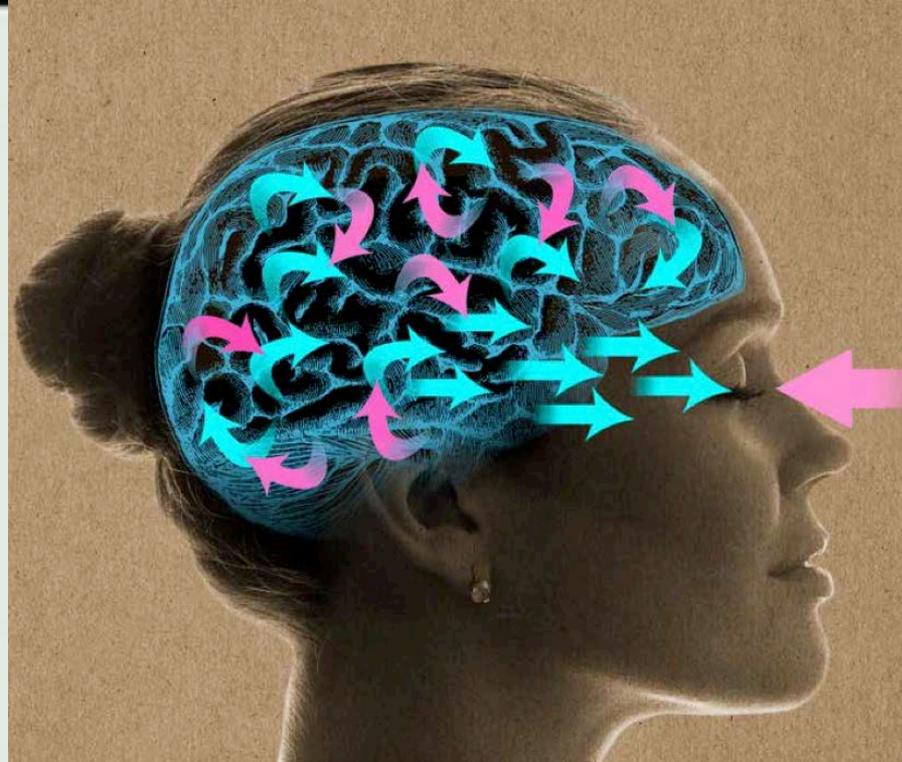
William Bechtel

Philosophia Scientiæ **2013** /
2 (17-2)

<http://mechanism.ucsd.edu/research/bechtel.The%20Endogenously%20Active%20Brain.pdf>

Raichle: Two Views of Brain Funct

Une conception du cerveau que reprend aussi le « predictive processing » dont on va parler à la séance 14.



The Endogenously Active Brain:

The Need for an Alternative
Cognitive Architecture

William Bechtel

Philosophia Scientiæ **2013** /
2 (17-2)

<http://mechanism.ucsd.edu/research/bechtel.The%20Endogenously%20Active%20Brain.pdf>

Intrinsic
(T. Graham Brown)



Boutade
mnémotechnique:

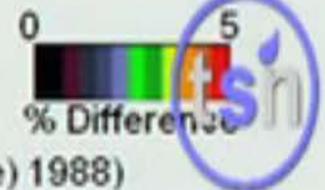
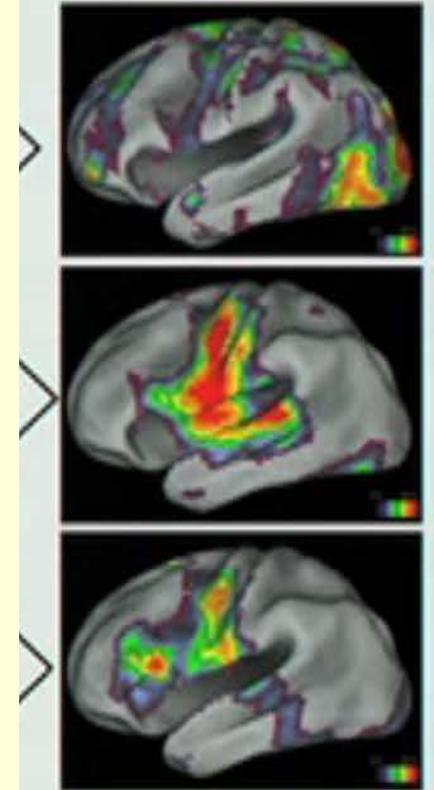
« Il pleut tout
le temps
dans notre
cerveau ! »

Raichle: Two Views of Brain Funct

Car il ne faut pas se laisser induire en erreur par les régions non colorées de l'imagerie cérébrale.

e

Averaged Difference Images



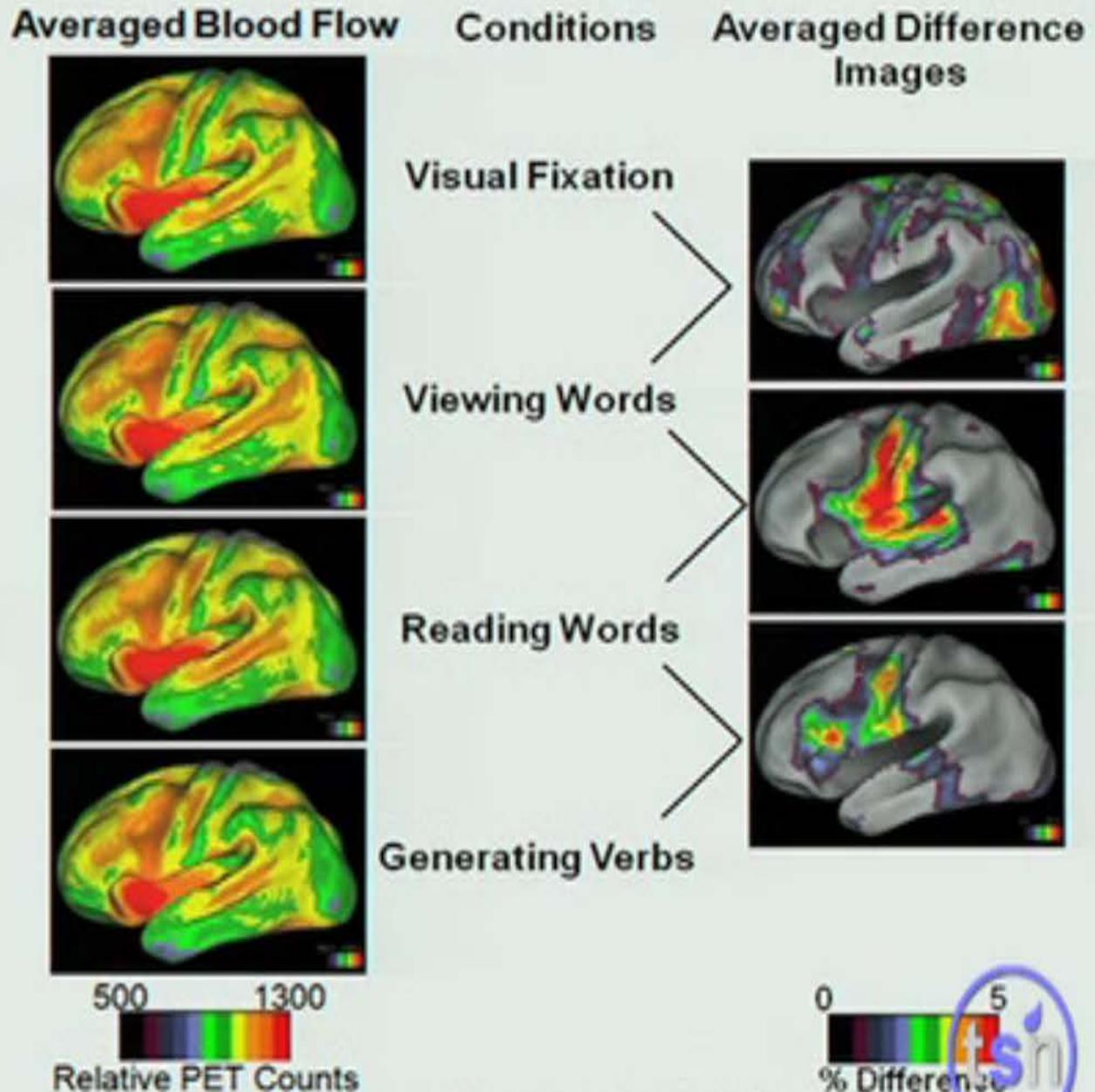
(Nature) 1988)

Les changements de flux sanguin dans une région du cerveau associée à une tâche sont souvent de **pas plus de 5%** du flux sanguin au repos dans cette même région.

« Our resting brain is never at rest. »

- Marcus Raichle

Task Performance



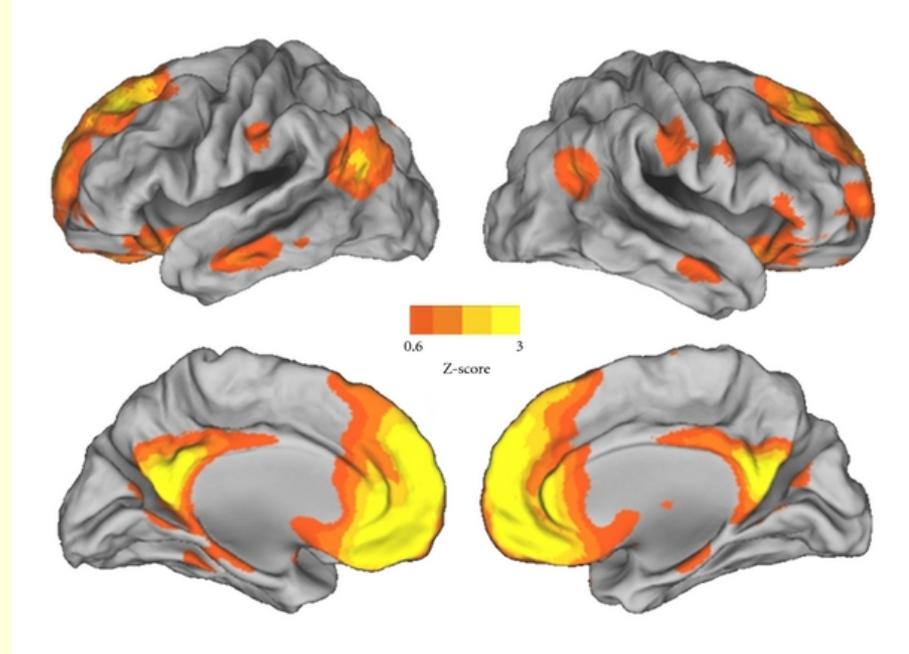
(Adapted from Petersen et al (Nature) 1988)

Two views of brain function

<http://www.cell.com/trends/cognitive-sciences/fulltext/S1364-6613%2810%2900029-X>

[...] "resting" activity is not random, but highly coherent, consistent, and predictable.

[**Rappel** : les régions colorées sont seulement plus active, il y a de l'activité partout dans les zones grises aussi !]



C'est ce que l'on appelle le "réseau du mode par défaut"

"a set of regions that consistently cooperate to do . . . well, what, exactly, we don't know."

[on va en reparler la semaine prochaine...]

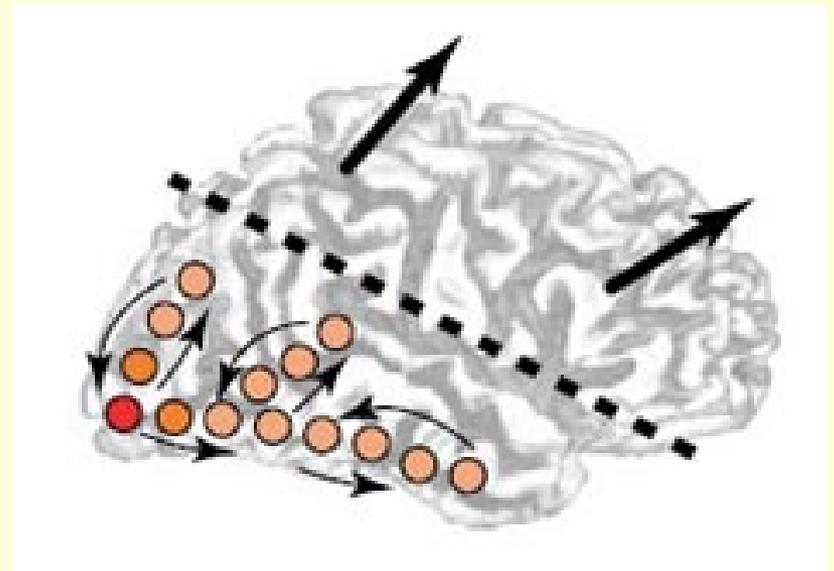
The Dynamic Brain

What your brain is doing when you're not doing anything

Michael L. Anderson (2011)

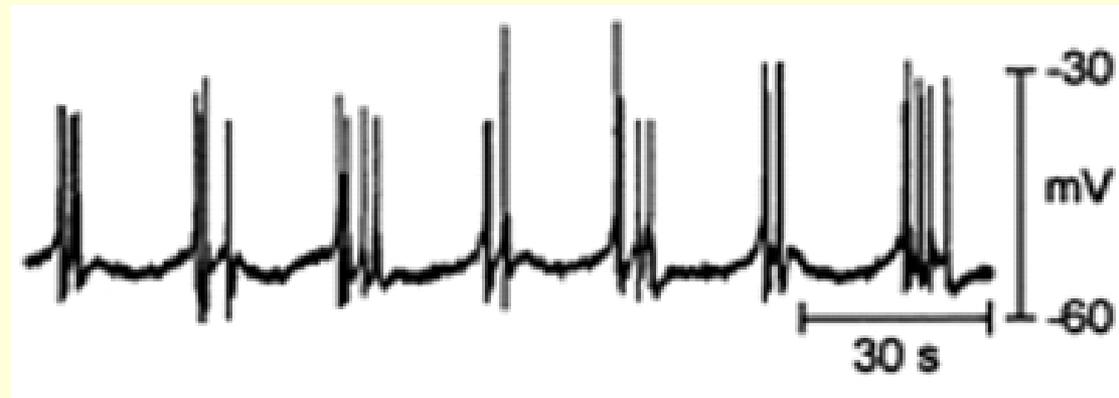
<https://www.psychologytoday.com/blog/after-phrenology/201102/the-dynamic-brain>

“If there’s input to the nervous system, fine. It will react to it.



Activité « Bottom up »

But the nervous system is primarily a device for generating action spontaneously. It’s an ongoing affair.



The biggest mistake that people make is in thinking of it as an input-output device.”

~ Graham Hoyle, quoted in William Calvin’s *The Cerebral Symphony* (p. 214)

“Whilst part of what we perceive comes through our senses from the object before us, another part (and it may be the larger part) always comes **out of our own head.**”

- **William James (1890)**

“Which brings us to the **first reason to care about intrinsic activity**:

what we typically think of as brain function--seeing, thinking, deciding, acting--is actually a **disturbance**, an alteration of the brain's natural harmonies.”

The Dynamic Brain

What your brain is doing when you're not doing anything

Michael L. Anderson (2011)

<https://www.psychologytoday.com/blog/after-phrenology/201102/the-dynamic-brain>

« A **perturbation** is a (indifferent) stimulus that is interpreted by the living being according to its inner structure.

A **perturbation** becomes a sign through its meaning for the **ongoing existence** of the organism. »

- **H. Maturana et F. Varela**, « Autopoiesis: the organization of the living », 1980.

“we need to think of the brain not so much as a set of parallel, distributed *computational* processes that take input, produce output and transmit data to each other,

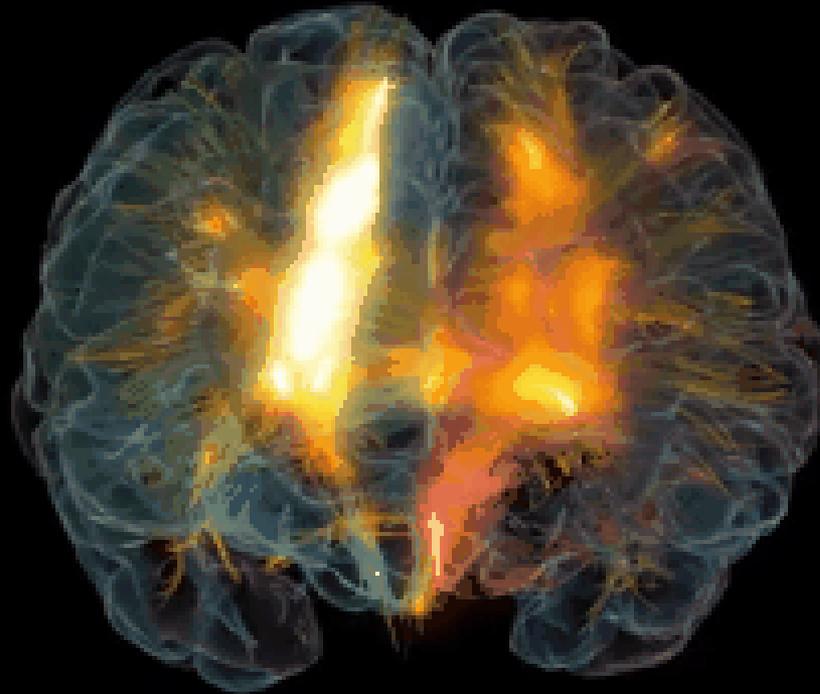
but rather as a collection of parallel, distributed ***dynamical*** processes that **unfold in continuous** (rather than discrete) time and exert **continuous influence** on each other.”

- **Murray Shanahan**, The brain's connective core and its role in animal cognition, 2012.

[séance 6]

Il n'y a donc jamais de « temps 0 » dans le cerveau, car il est toujours en train de « faire quelque chose »...

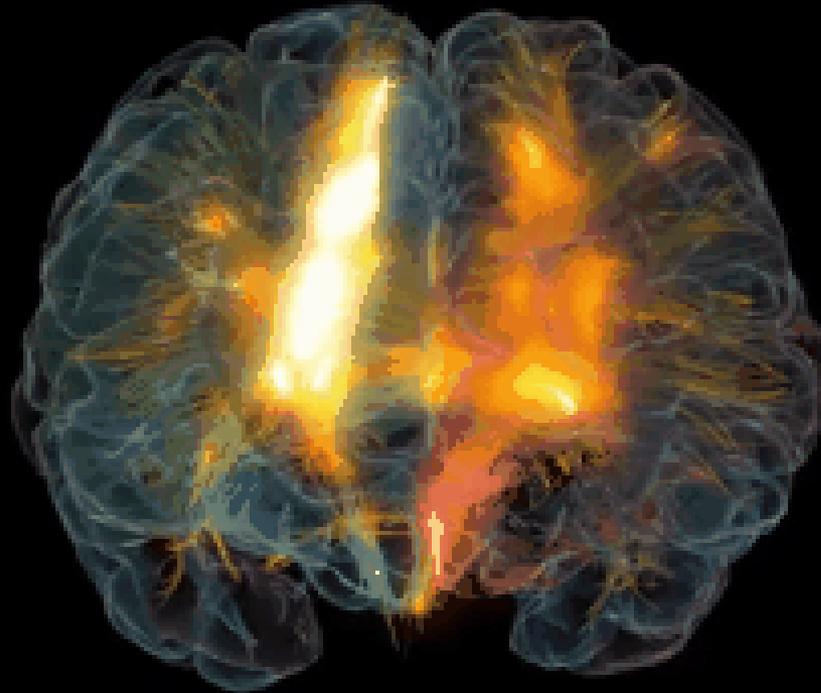
[comme sélectionner des actions potentielles en fonction des affordances perçues, comme on le verra à la [séance 11](#)]



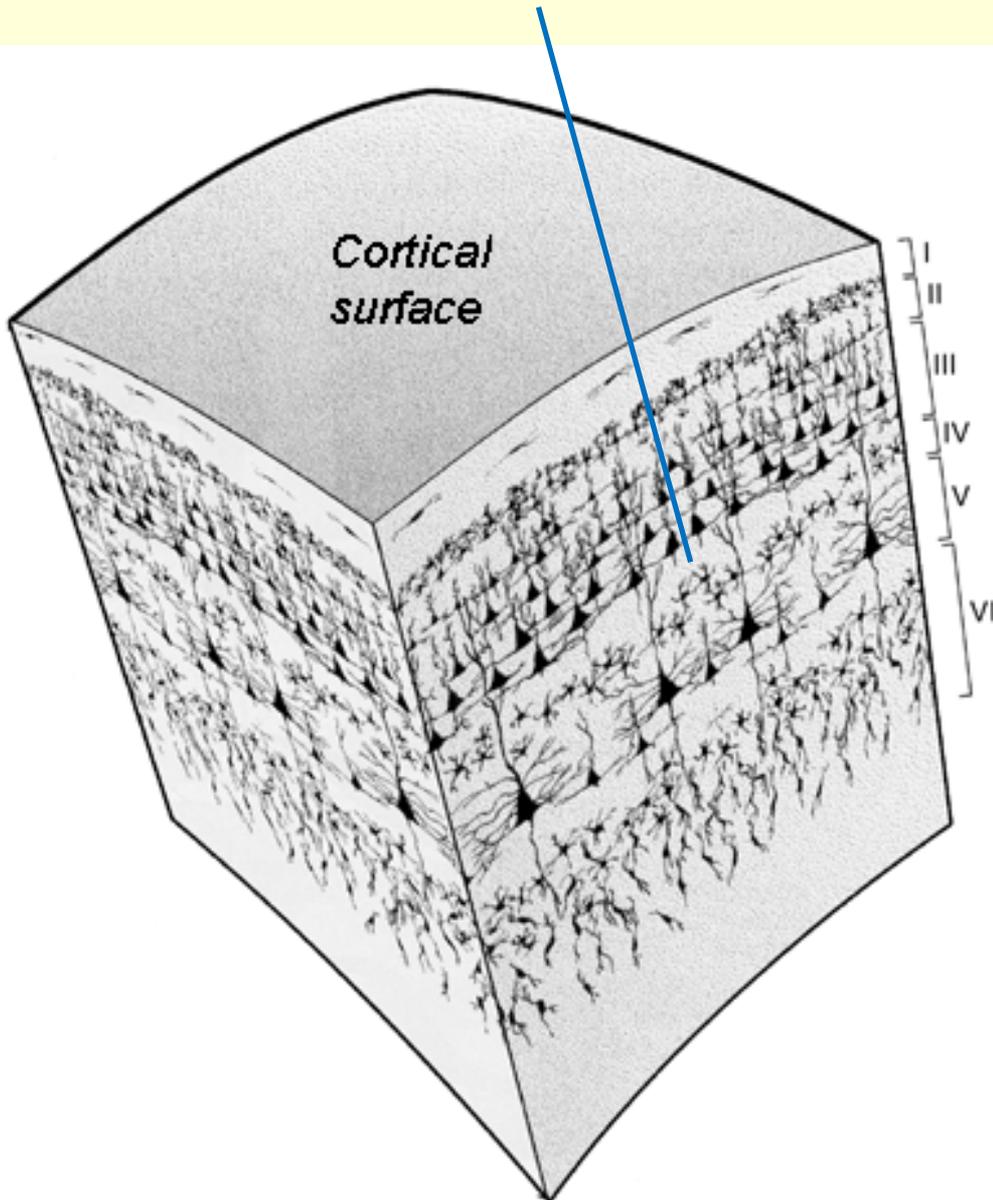
Enregistrer cette activité électrique du cerveau pose de grands défis.

Et comme les neurones sont petits, extrêmement nombreux et qu'il y a différents types d'activité électrique sur les dendrite, le corps cellulaire et l'axone,

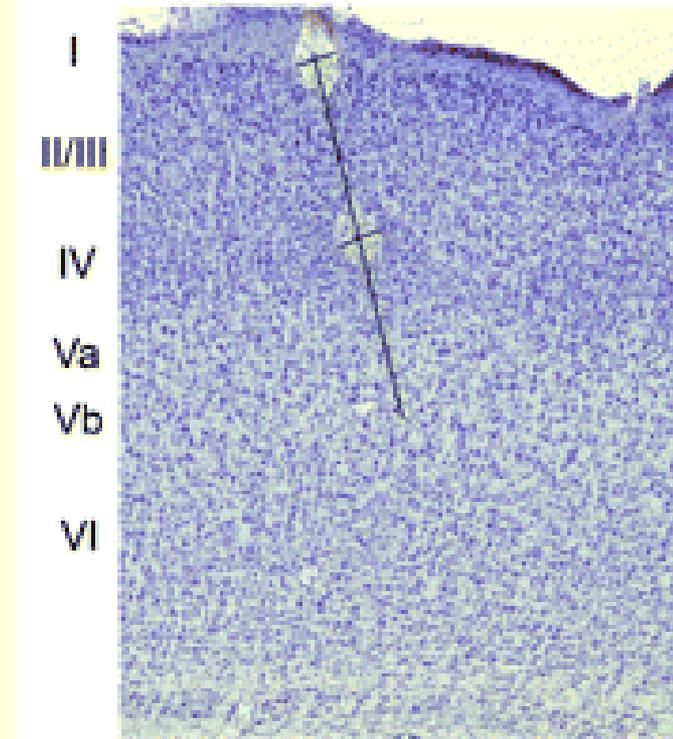
interpréter ce qu'on enregistre pose des défis encore plus grands !



Enregistrement **extracellulaire**
avec une micro-électrode.



C



Front. Neurosci., **2008**
**Feature selectivity of the
gamma-band of the local field
potential in primate primary
visual cortex**

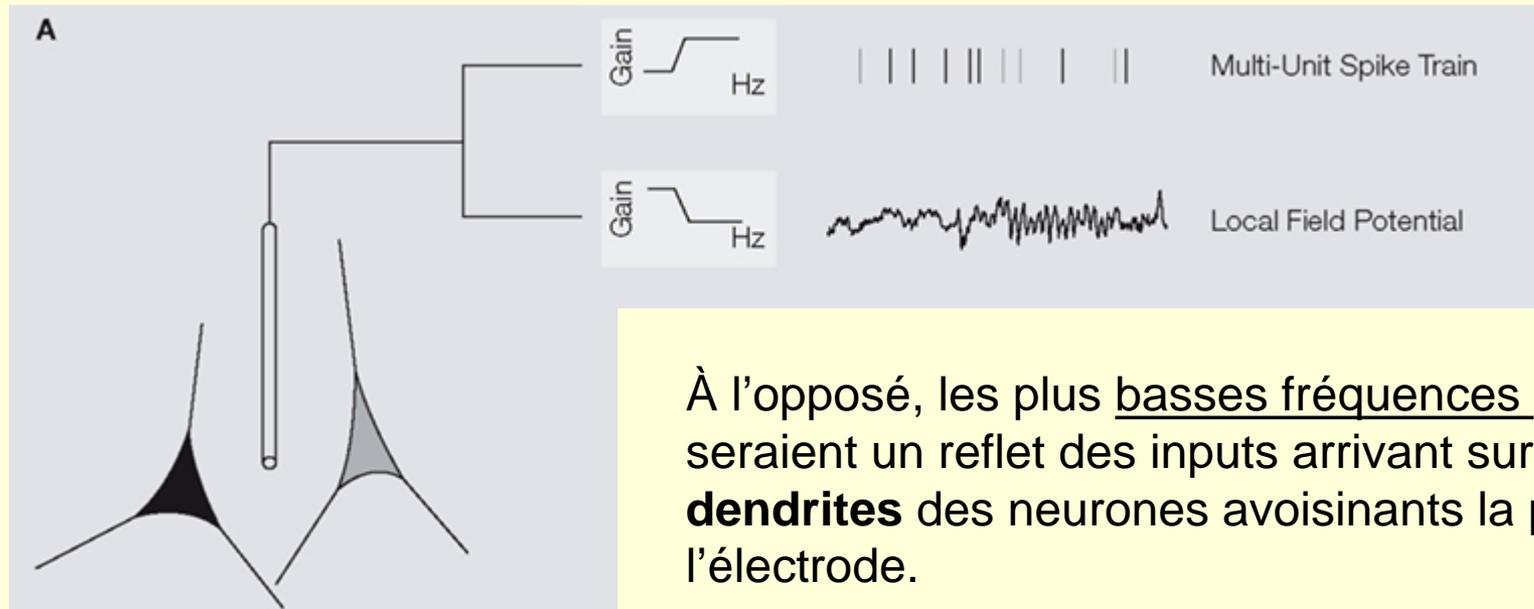
[Philipp Berens](#)^{1,2}, [Georgios A. Keliris](#)¹, [Alexander S. Ecker](#)^{1,2}, [Nikos K. Logothetis](#)^{1,3} and [Andreas S. Tolias](#)^{1,2,4,5*}

<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/neuro.01.037.2008/full>

<http://dx.doi.org/10.3389/neuro.01.037.2008>

Une électrode extracellulaire placée dans le cerveau mesure l'activité électrique générée par différents phénomènes électrochimiques dans un ensemble de neurones autour de la pointe de l'électrode.

Par exemple, les plus hautes fréquences du signal (0,6 à 3 kHz) correspondraient aux potentiels d'action de **quelques milliers de neurones** situés dans un rayon de 140 à 300 μm . Cette activité "multi-unit (MU)" est donc considérée comme l'output d'une population locale de neurones.

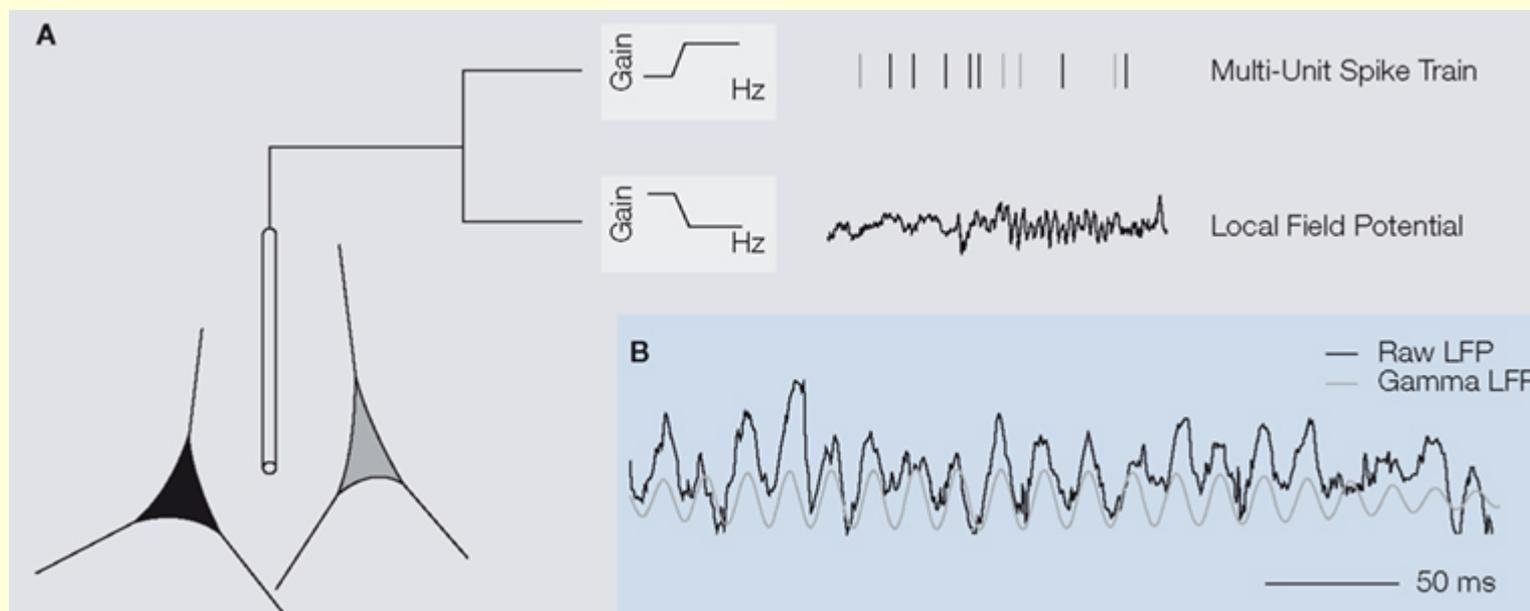


À l'opposé, les plus basses fréquences (<200 Hz) seraient un reflet des inputs arrivant sur les **dendrites** des neurones avoisinants la pointe de l'électrode.

La somme de ces courants dendritiques dépolarisants et hyperpolarisants sont appelés en anglais les "**local field potentials (LFP)**".

L'exemple ci-dessous (B), est un enregistrement effectué **durant une stimulation visuelle** dans le cortex visuel de primate.

On peut voir des oscillations dans la bande de fréquence de **30 Hz** et de **90 Hz** (les deux faisant partie du rythme "gamma") dans le **tracé brut**.



Le tracé en gris a été **filtré** pour ne conserver que les oscillations gamma autour de 30 Hz.

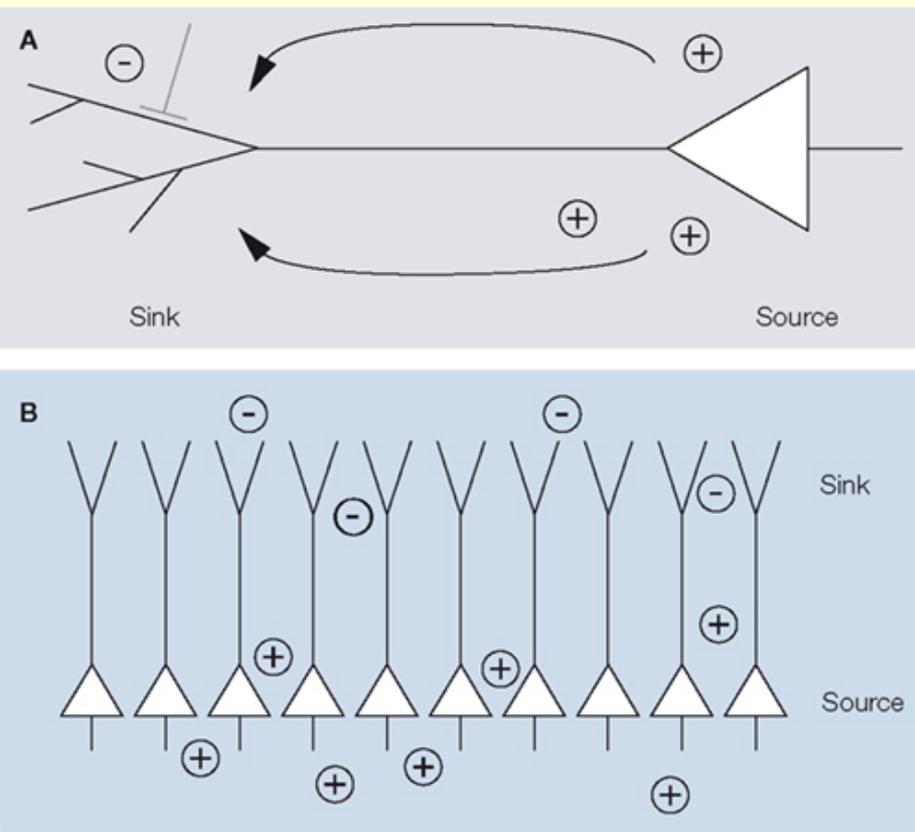
Front. Neurosci., **2008**

Feature selectivity of the gamma-band of the local field potential in primate primary visual cortex

[Philipp Berens](#)^{1,2}, [Georgios A. Keliris](#)¹, [Alexander S. Ecker](#)^{1,2}, [Nikos K. Logothetis](#)^{1,3} and [Andreas S. Tolias](#)^{1,2,4,5*}

<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/neuro.01.037.2008/full>

<http://dx.doi.org/10.3389/neuro.01.037.2008>



Qu'est-ce qui génère les "local field potentials (LFP)" ?

Quand des excitations synchrones arrivent sur les dendrites, elles y créent ce qu'on appelle en anglais un "sink" ainsi qu'une "source" vers le corps cellulaire.

Et ce "dipole" contribue au LFP, selon l'arrangement dans l'espace des dendrites.

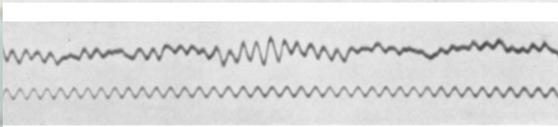
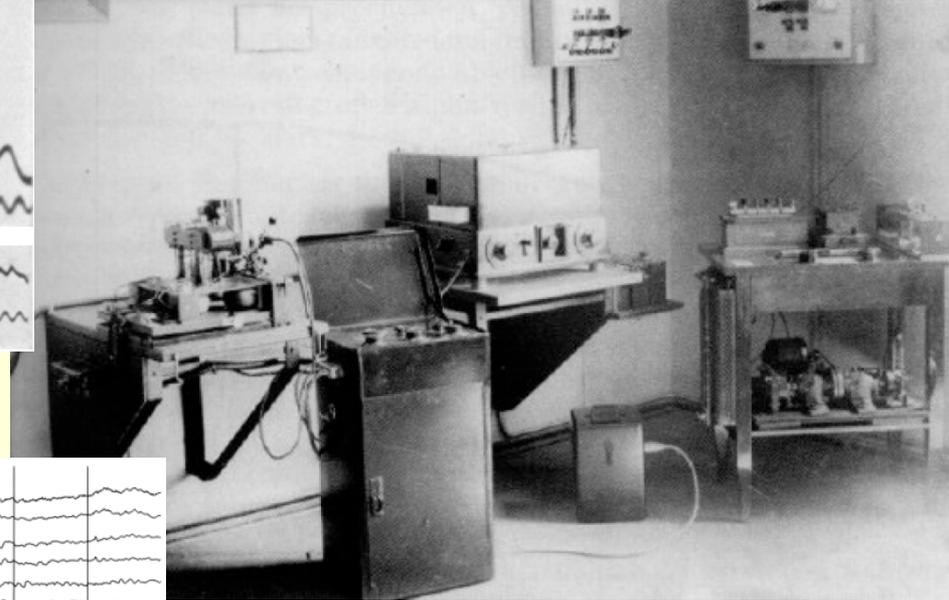
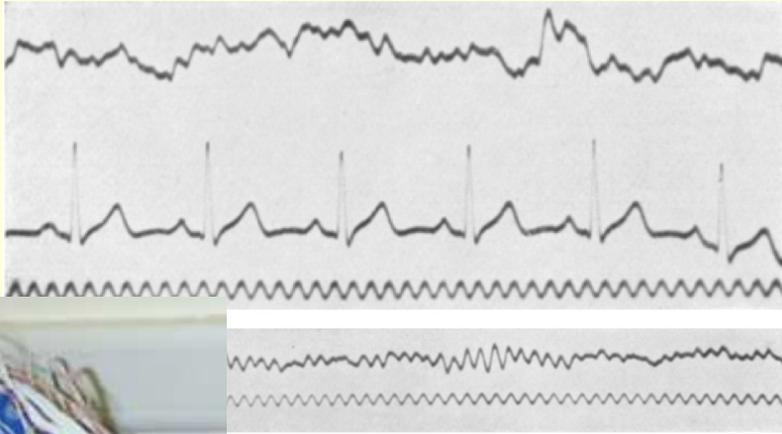
D'autres phénomènes semblent aussi y contribuer (inhibitory synaptic input, subthreshold membrane oscillations and afterpotentials of somatodendritic action potentials).

Dans le cortex, l'alignement des grands dendrites apicaux des neurones pyramidaux contribue grandement à ces courants.

Une meilleure compréhension de ce que représentent les “**local field potentials(LFP)**” sera essentielle pour comprendre ce que mesurent deux techniques couramment utilisées en neuroscience :

- 1) **l'électroencéphalogramme (EEG)**, qui est la contrepartie extracrânienne des LFPs.

- Technique ancienne : premier enregistrement d'un EEG chez l'humain : Hans Berger, en **1924**.



- Utilisation fréquente en neurologie : détection de foyers **épileptiques**
- Aussi : diagnostic de coma, de mort cérébrale

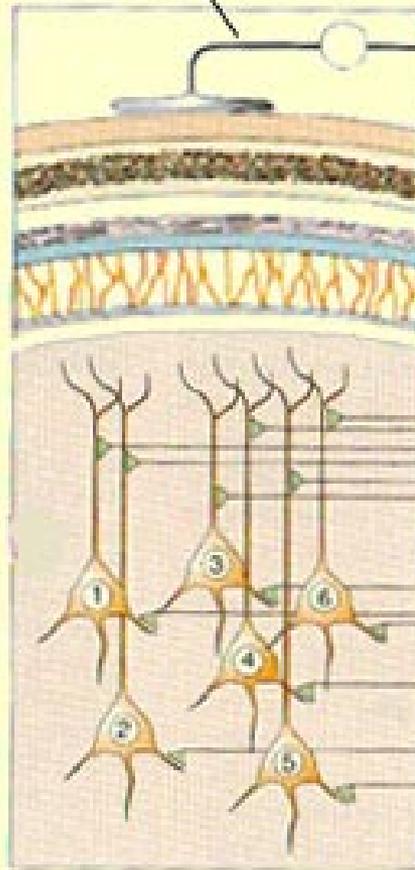


L'EEG fournit donc une mesure encore plus générale de l'activité des populations de neurones corticaux sous-jacentes (une **sommation de nombreux LFPs**).

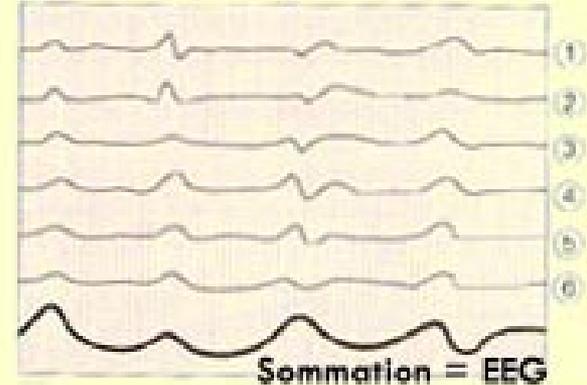
On peut donc dire que c'est une mesure de l'activité cérébrale au niveau macro,

alors que les **local field potentials** seraient une mesure au niveau méso et les potentiels d'action isolés une mesure au niveau micro.

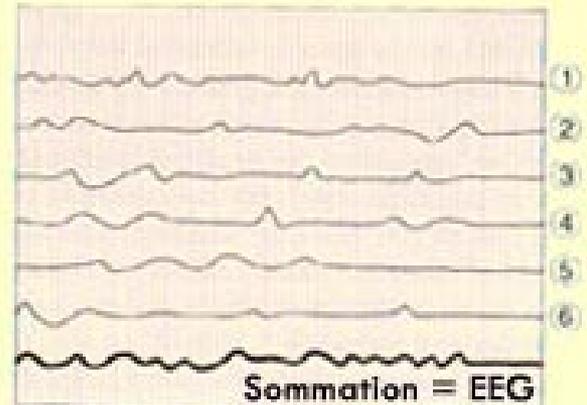
Électrode d'EEG



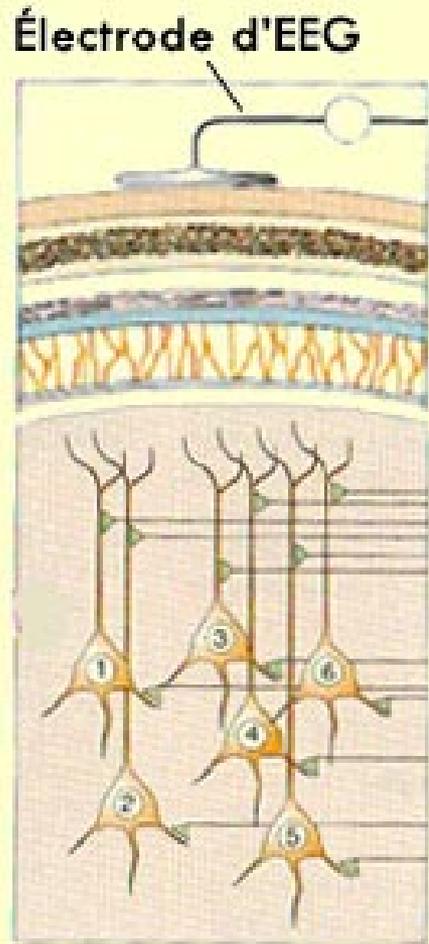
Décharges synchronisées



Décharges irrégulières

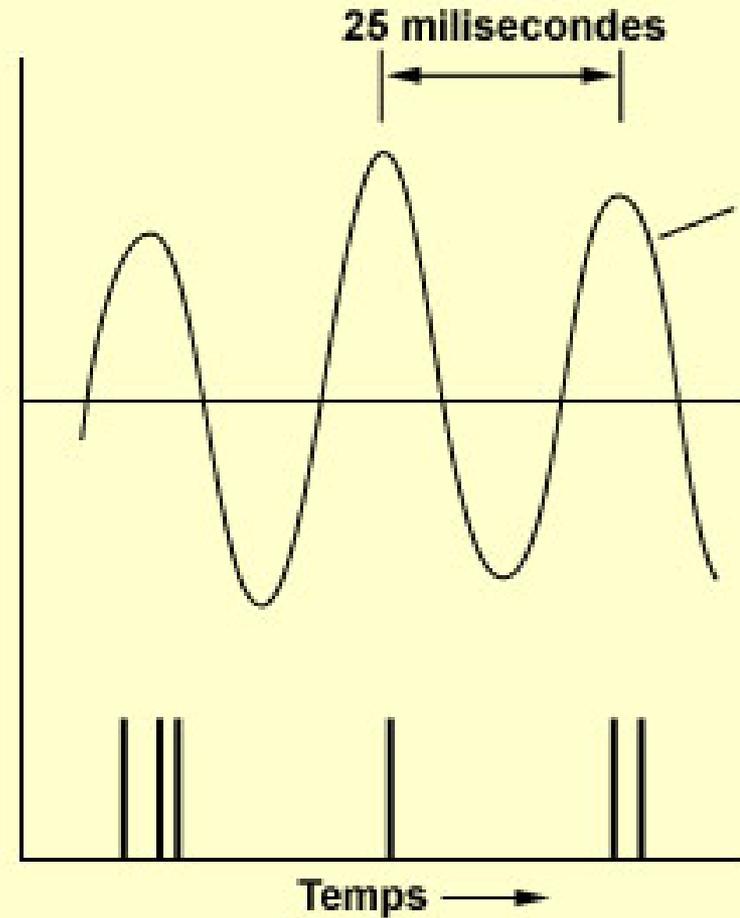


EEG :
niveau « macro »



“Local field potentials” :
niveau « meso »

Potentiels d'action :
niveau « micro »

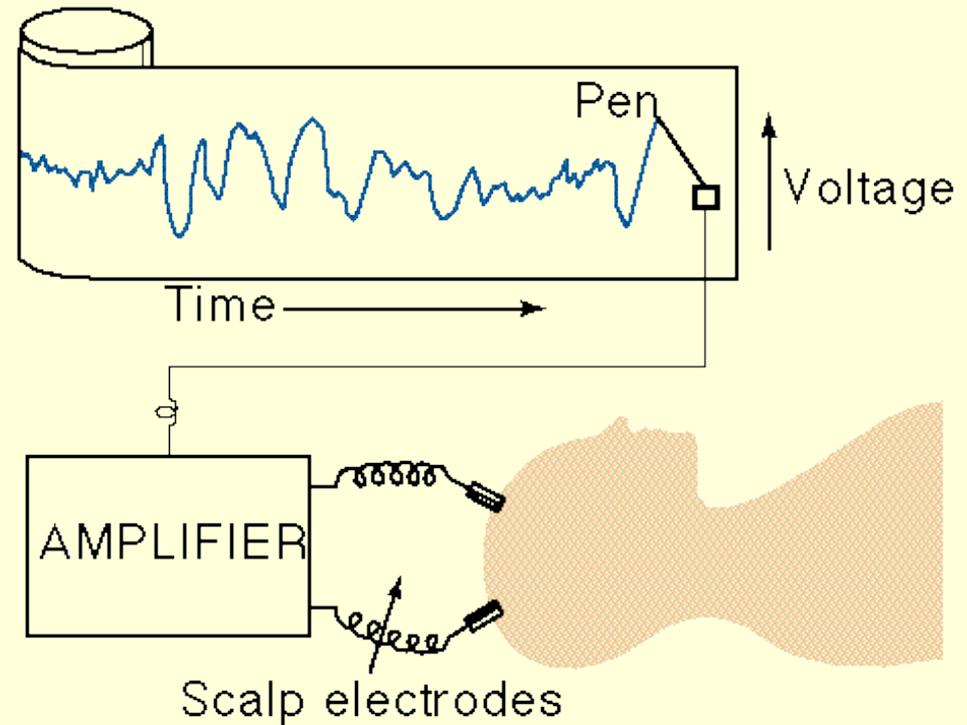


Mais l'EEG demeure une mesure **directe** de l'activité électrique du cerveau, contrairement à l'imagerie cérébrale.

Traditionnellement : **peu d'info sur la localisation spatiale** de l'activité

mais **bonne résolution temporelle** (millisecondes)

Electroencephalography Recording System



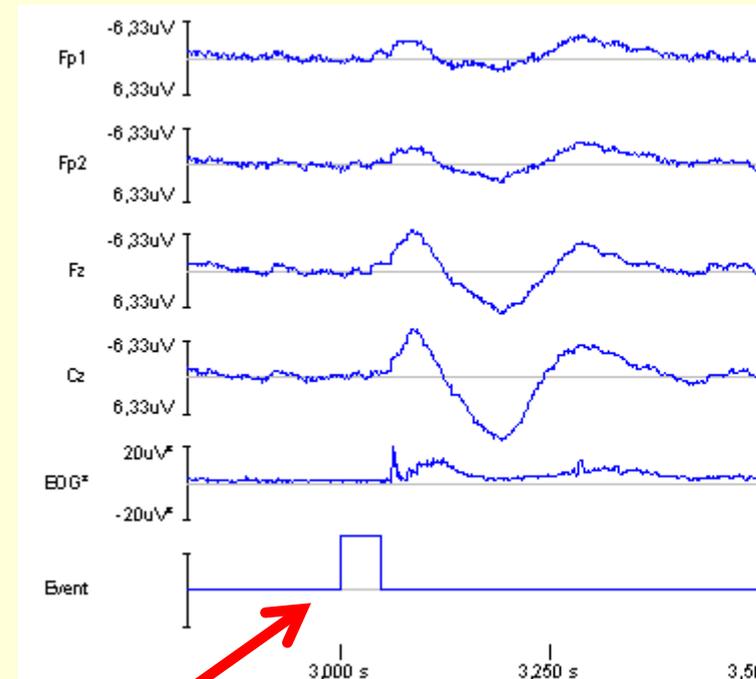
Dans les années **1970** :

développement permettant de relier l'activité corticale de l'EEG avec la présentation d'un **stimulus** (potentiels évoqués)

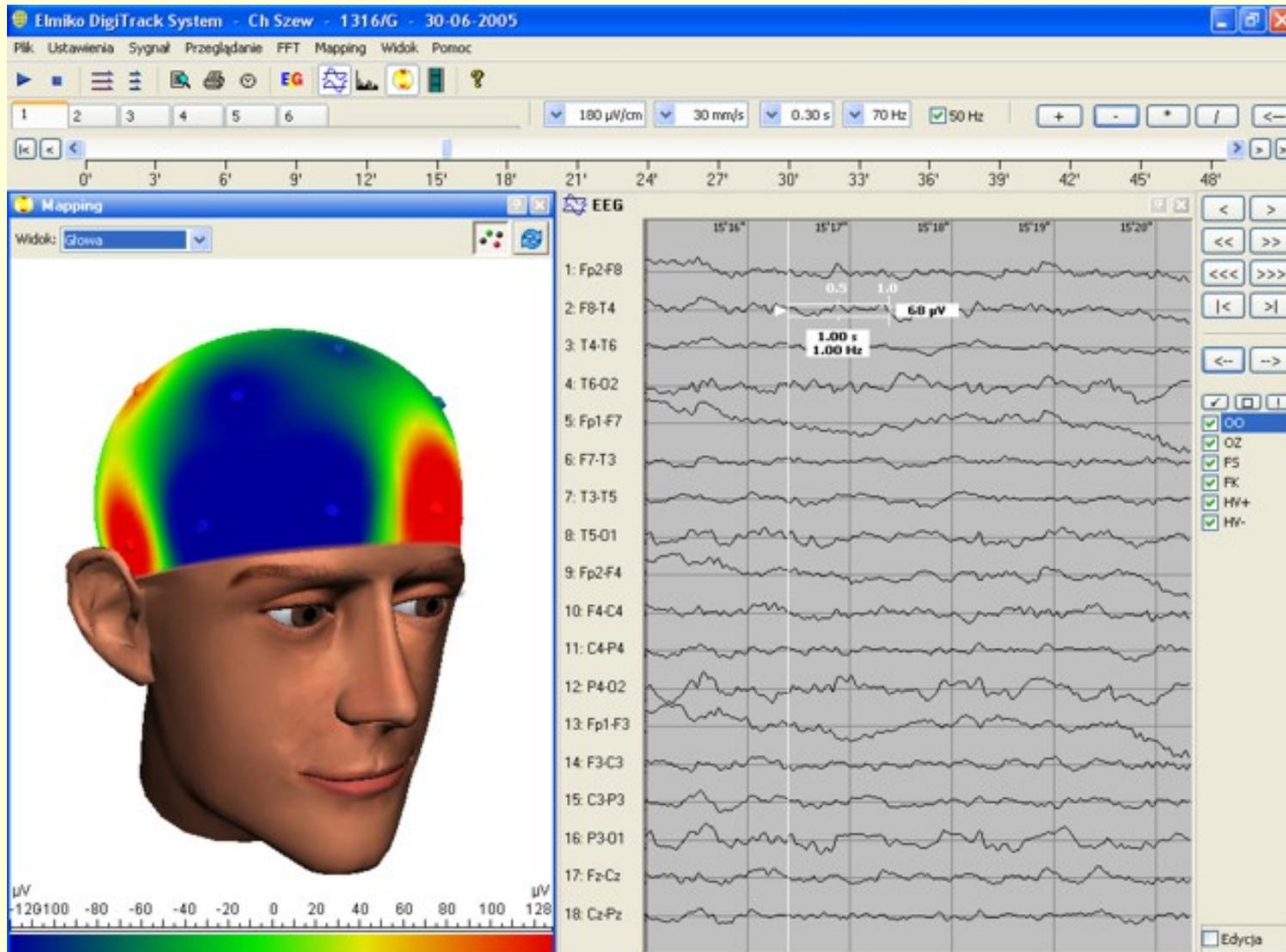


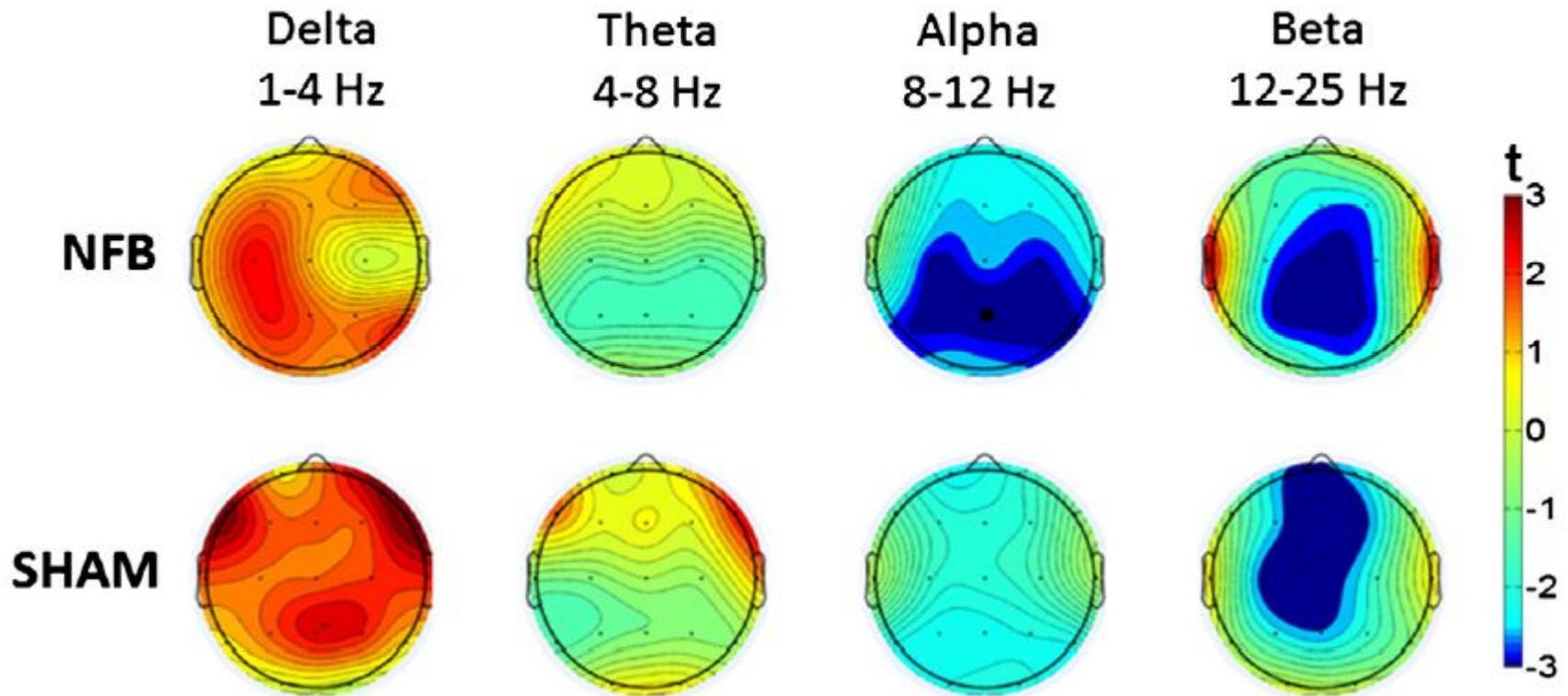
Exemple :

Kutas et Hillyard trouve en **1980** que lorsque le dernier mot d'une phrase est anormal, l'EEG montre une déflexion négative environ 400 millisecondes après.



Le signal oscillatoire peut maintenant être cartographié sur la surface cérébrale (avec de fausses couleurs semblables à l'IRMf) et animé en temps réel.





Brainwave training boosts brain network for cognitive control

October 25, 2012

<http://www.kurzweilai.net/brainwave-training-boosts-brain-network-for-cognitive-control>

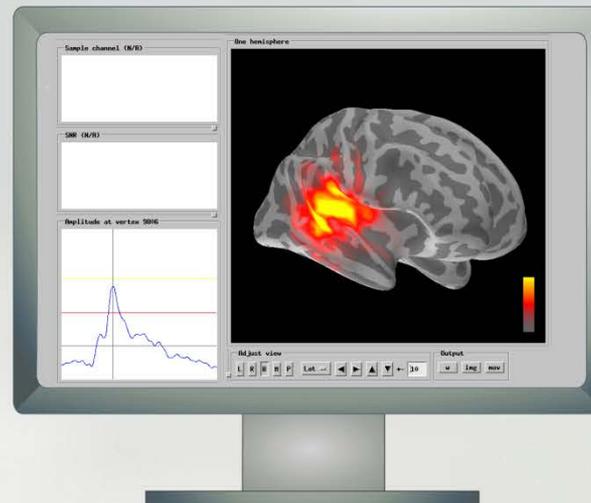
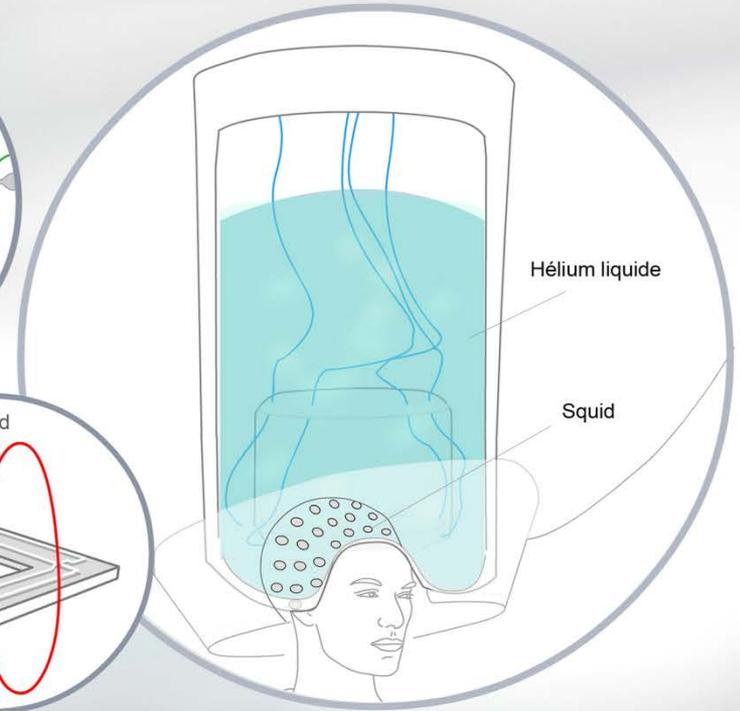
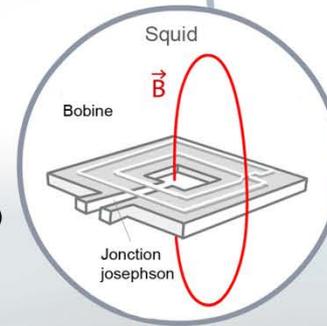
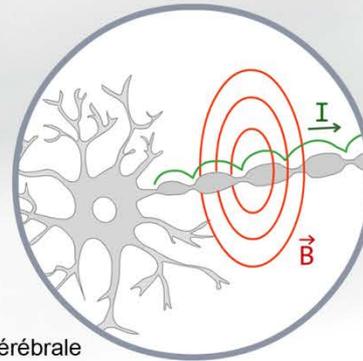
Tomas Ros et al., Mind over chatter: Plastic up-regulation of the fMRI salience network directly after EEG neurofeedback, *NeuroImage*, 2012, DOI: 10.1016/j.neuroimage.2012.09.046

Autre technique
assez proche :

La magnétoencéphalographie (MEG)



- 1 L'activité cérébrale produit de très faibles champs magnétiques induits par la circulation du courant le long des axones.
- 2 Les squids (magnétomètre) placés sur le cuir chevelu, captent à travers leurs bobines ces champs magnétiques.



Effet Josephson : La bobine supraconductrice est séparée au niveau de la jonction de Josephson. Les matériaux supraconducteurs ont la caractéristique de permettre à une paire d'électrons de traverser cette jonction et de créer ainsi un courant électrique. C'est ce qu'on appelle l'effet tunnel.

- 3 C'est le courant/signal généré par les squids qui sera traité en informatique.



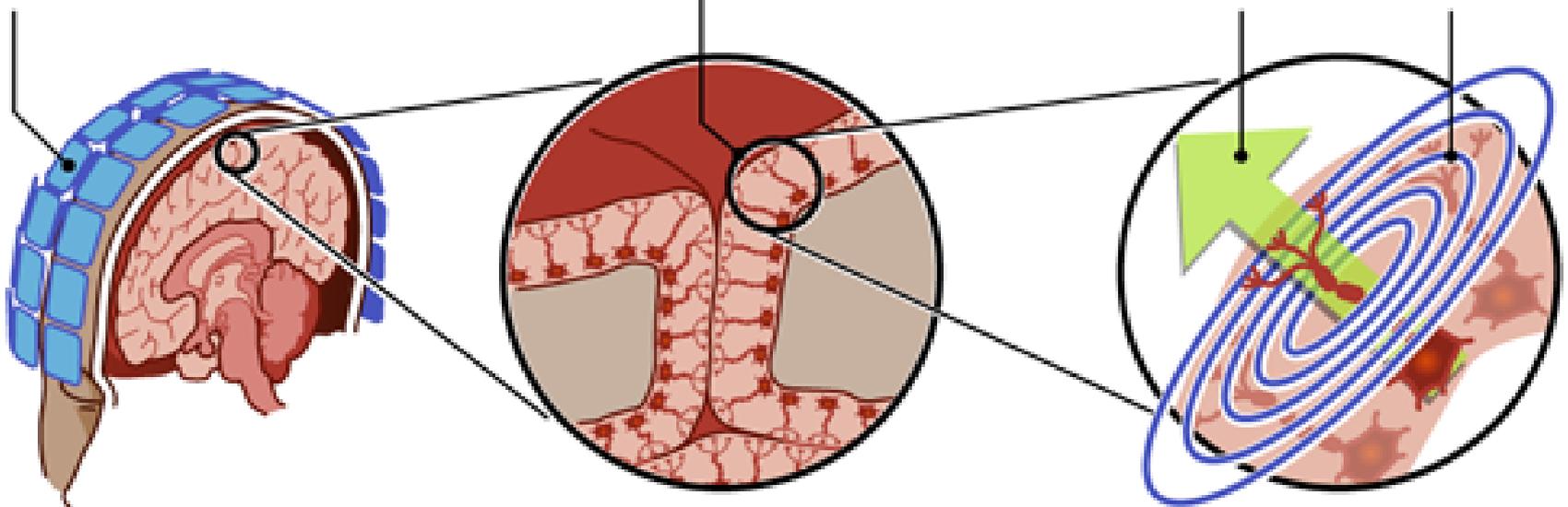
Alors que l'**EEG** enregistre l'activité électrique du cerveau à l'aide d'électrodes appliquées sur le scalp, la **MEG** mesure le champ magnétique associé à ce courant électrique grâce à des détecteurs sensibles aux champs magnétiques alignés sur le crâne.

SQUID* sensor array aligned to cortical surface of the brain

Axons in the cortical surface of the brain

Direction of electric current in active axon

SQUID sensor detects magnetic field of current



* Superconducting Quantum Interface Device



L'avantage de mesurer les champs magnétiques c'est qu'ils passent à travers le crâne et autres tissus **sans distorsion** (contrairement à l'EEG, où le signal est plus brouillé).

Également un **haut taux d'échantillonnage temporel** (1000 échantillons par seconde), ou plus, qui contraste avec celle de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

La MEG a aussi une résolution spatiales assez fines (de l'ordre de quelques millimètres).

La MEG est aussi la plus sûre des diverses technologies d'imagerie cérébrale parce que le système ne dépose aucune énergie dans le cerveau. La machine ne touche même pas la tête.

Une meilleure compréhension de ce que représentent les “**local field potentials(LFP)**” sera essentielle pour comprendre ce que mesurent deux techniques couramment utilisées en neuroscience :

1) l’**électroencéphalogramme (EEG)**, qui est la contrepartie extracrânienne des LFPs.

2) le **signal BOLD** (“blood-oxygen-level dependent signal”) sur lequel s’appuie toute l’imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

→ On va expliquer ce signal complexe à la prochaine séance.

Disons simplement ici que dans plusieurs situations les “local field potentials” et l’activité “multi-unit” des potentiels d’action sont corrélés avec le signal BOLD, mais dans d’autres, ce sont davantage les “local field potentials” qui le sont...

D’où l’importance de mieux connaître l’origine du signal des “local field potentials”.

Ce qu'on peut toutefois dire de manière générale, c'est que les LFPs ont des signature de **fréquence distinctes** selon les régions cérébrales.

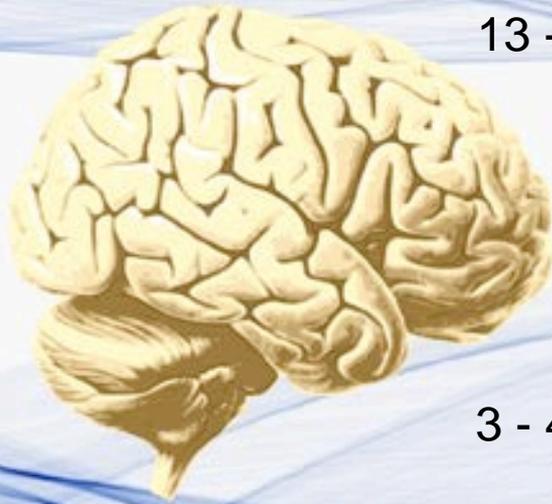
Exemples :

Dans l'**hippocampe** : forts rythme thêta (entre 4 et 10 Hz) considérés comme essentiels au codage temporel de l'information et à la plasticité dans ces circuits, ainsi que pour les interactions hippocampe - cortex.

Dans les **régions sensori-motrice du cortex** : oscillations prononcées entre 15 et 30 Hz reliées à la planification et à la préparation motrice.

Dans le **cortex visuel primaire** : des oscillations rapides dans la bande gamma entre 30 et 90 Hz dominant durant une stimulation visuelle.

EEG brainwaves



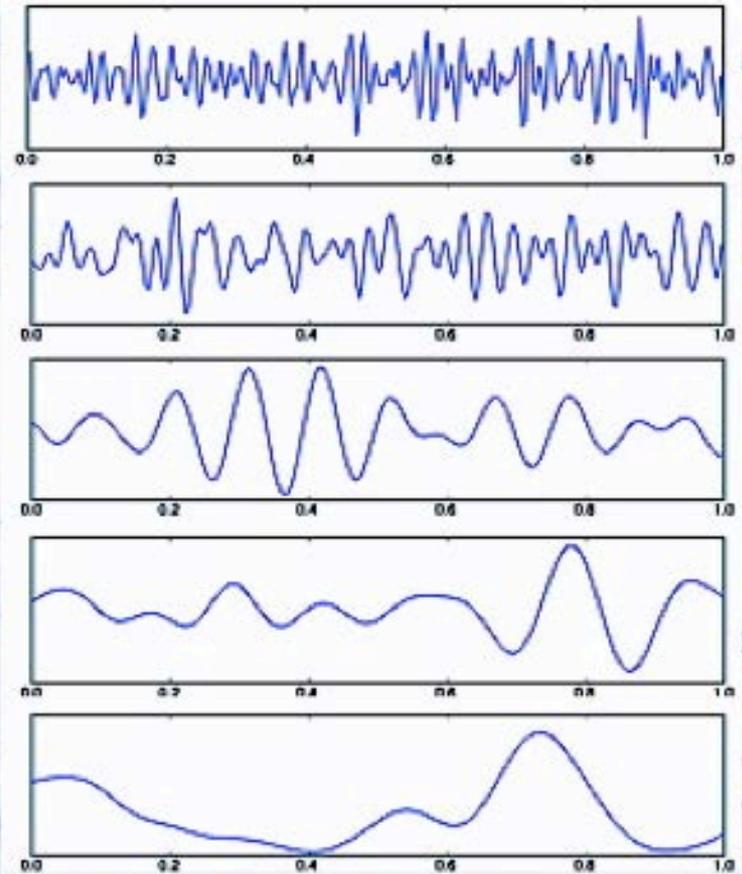
> 30 - 35 Hz **Gamma**
Problem solving,
concentration

13 -15 à 60 Hz **Beta**
Busy, active mind

8 à 12 Hz **Alpha**
Reflective, restful

3 - 4 à 7- 8 Hz **Theta**
Drowsiness

0,5 à 3 -4 Hz **Delta**
Sleep, dreaming



Et donc ce qui induit ces différentes fréquences d'oscillation dans différentes sous-populations de neurones sont le résultat de **différents processus** :

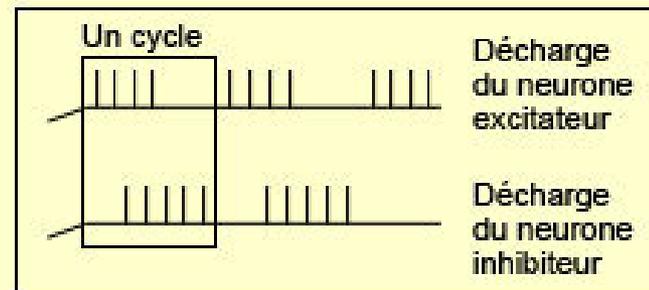
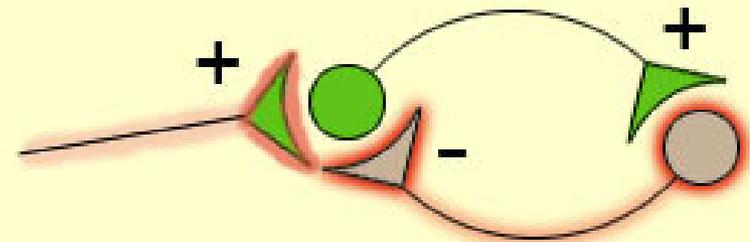
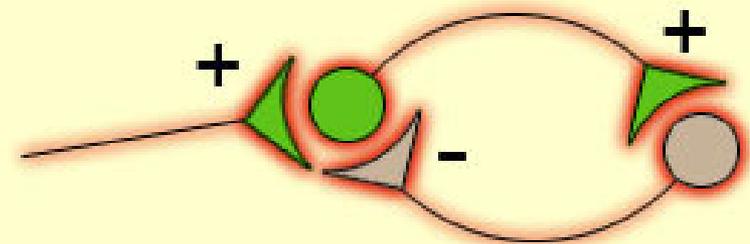
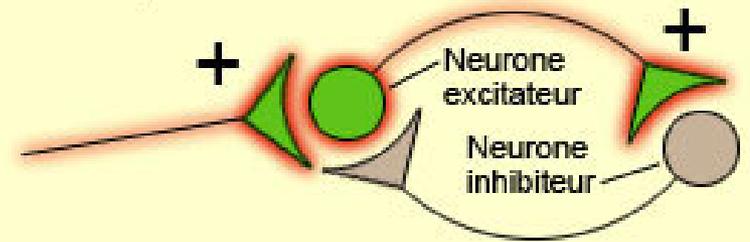
On pense que les **oscillations à basse fréquence** seraient formées par des inputs **neuromodulateurs** donnant lieu à de fortes oscillations lentes.

[on reparlera de la neuromodulation à la séance 12]

Pour leur part, les **oscillations gamma à haute fréquence** proviendraient de l'activité des microcircuits corticaux formés des **interneurones et des cellules pyramidales**.

Exemple d'activité rythmique
provenant des microcircuits corticaux
formés des **interneurones** et des
cellules pyramidales.

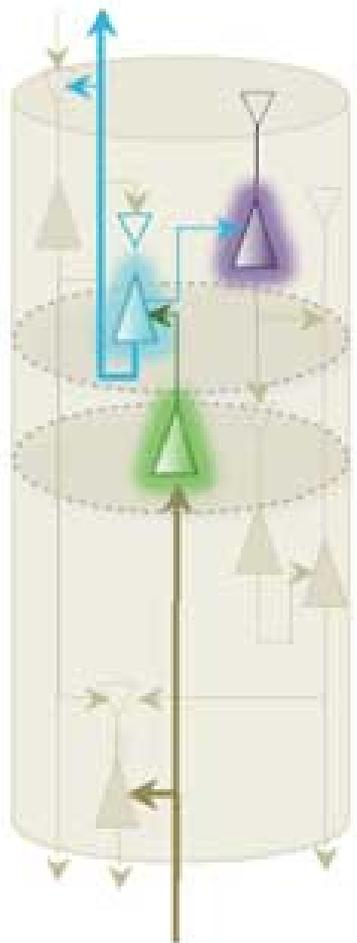
Afférence excitatrice
active en permanence



b



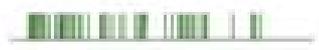
Temporally organized spike trains



gamma

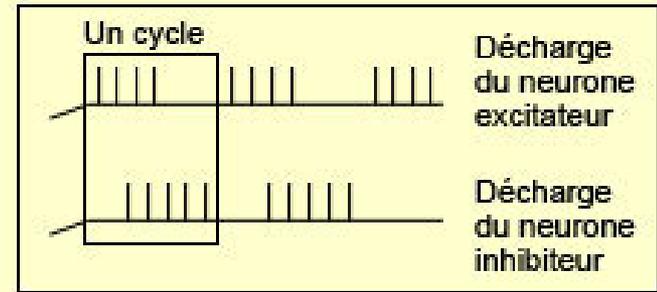
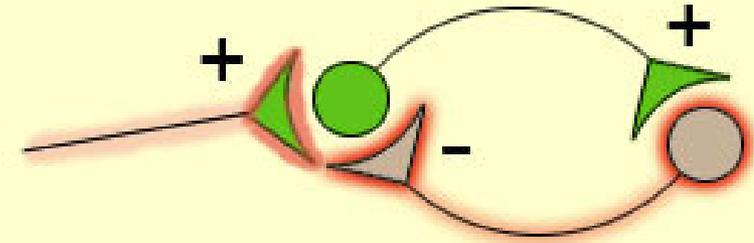
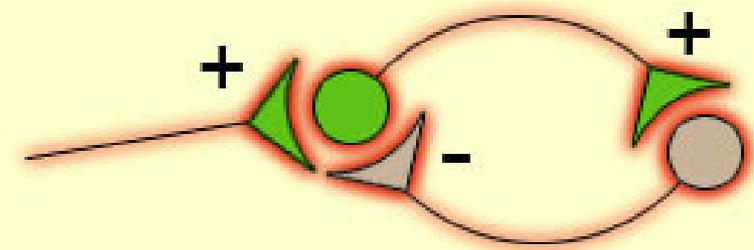
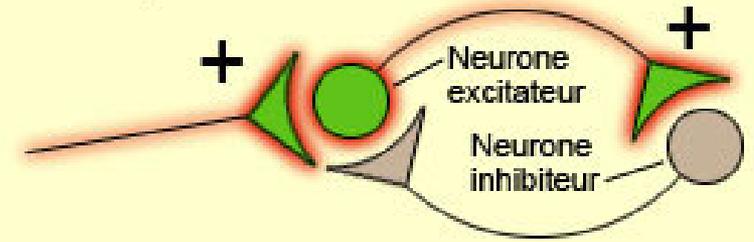
Theta (delta)

Layer IV



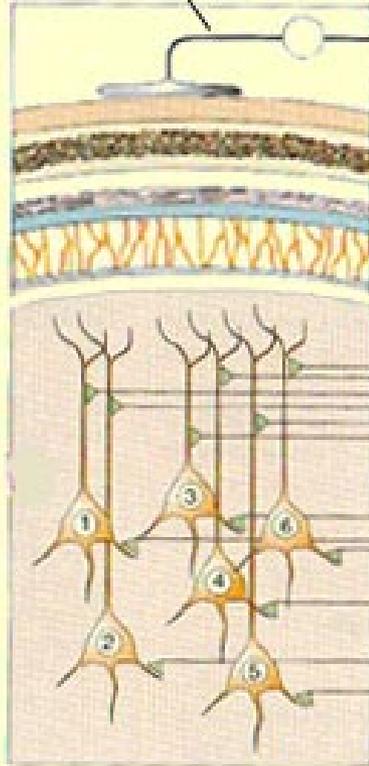
Continuous modulated stimulus-driven spike trains

Afférence excitatrice active en permanence

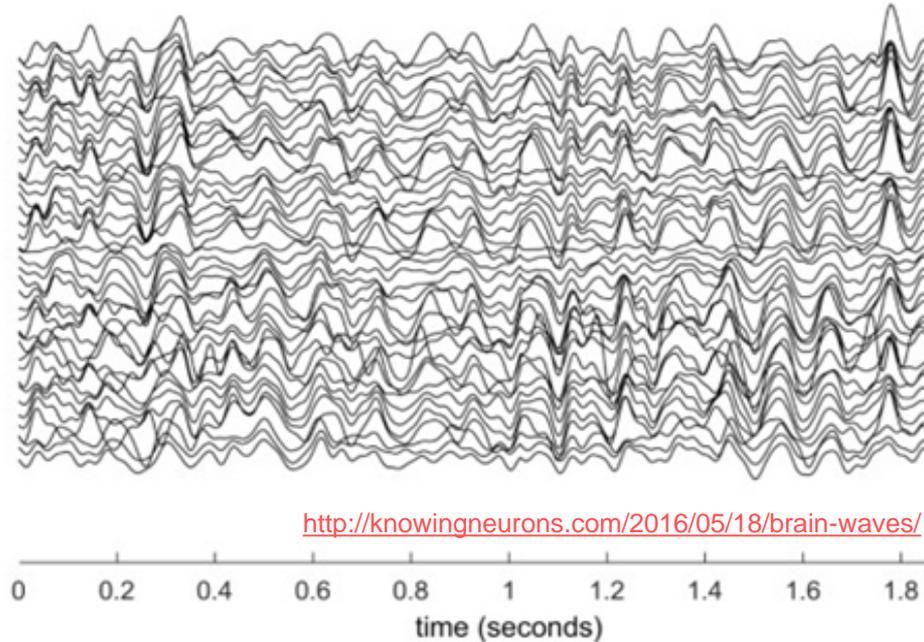
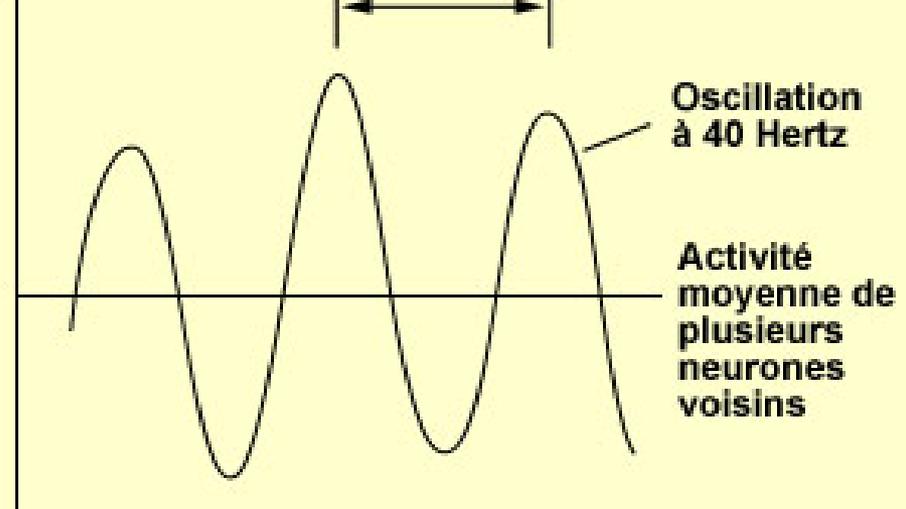


EEG :
niveau « macro »

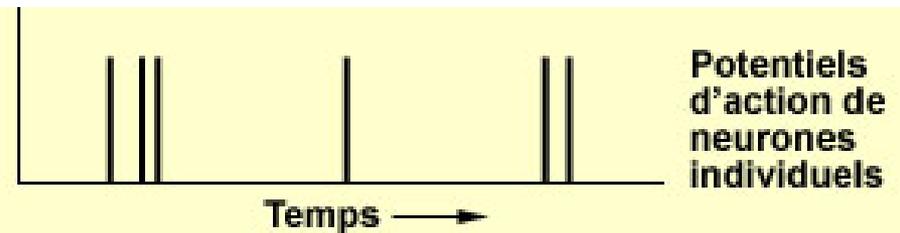
Électrode d'EEG



“Local field potentials” :
niveau « meso »



Potentiels d'action :
niveau « micro »

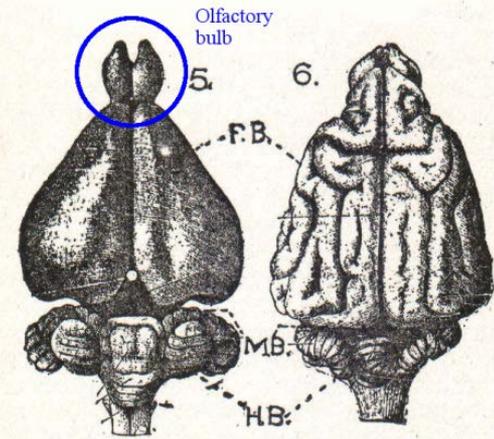
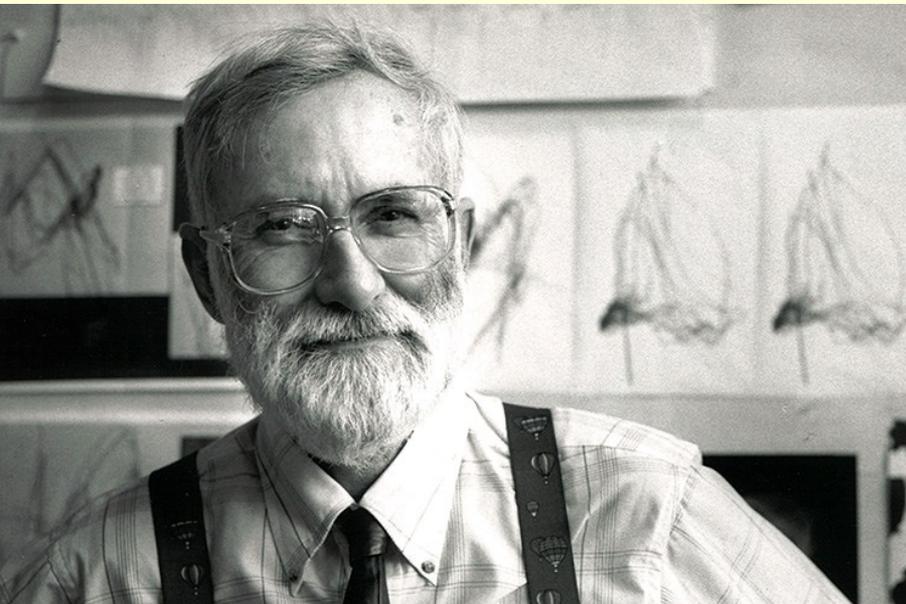


Chaos, Meaning, and Rabbits: Remembering Walter J. Freeman III

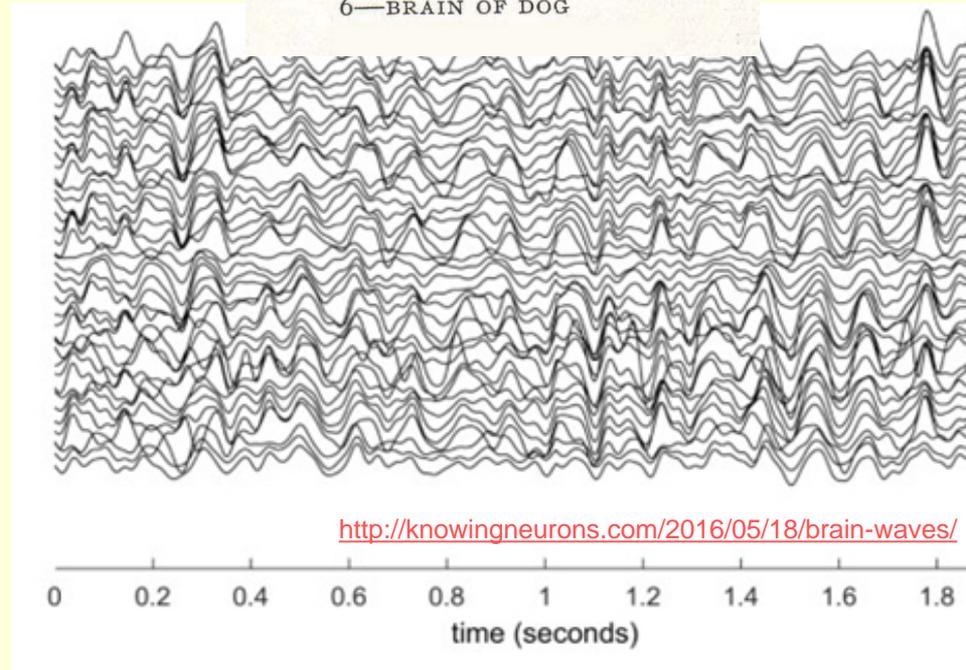
15 June 2016

Joel Frohlich

<http://knowingneurons.com/2016/06/15/chaos-meaning-rabbits/>



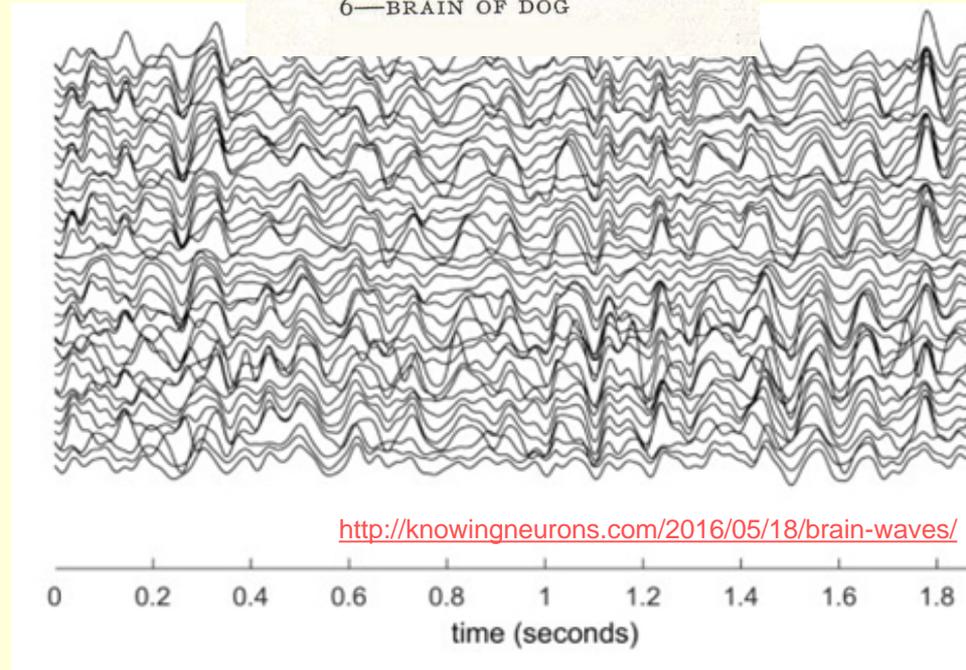
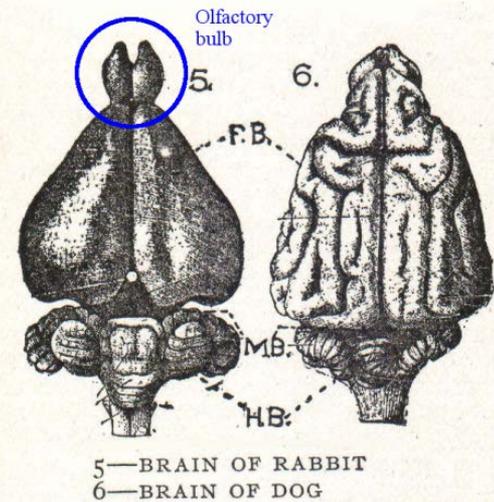
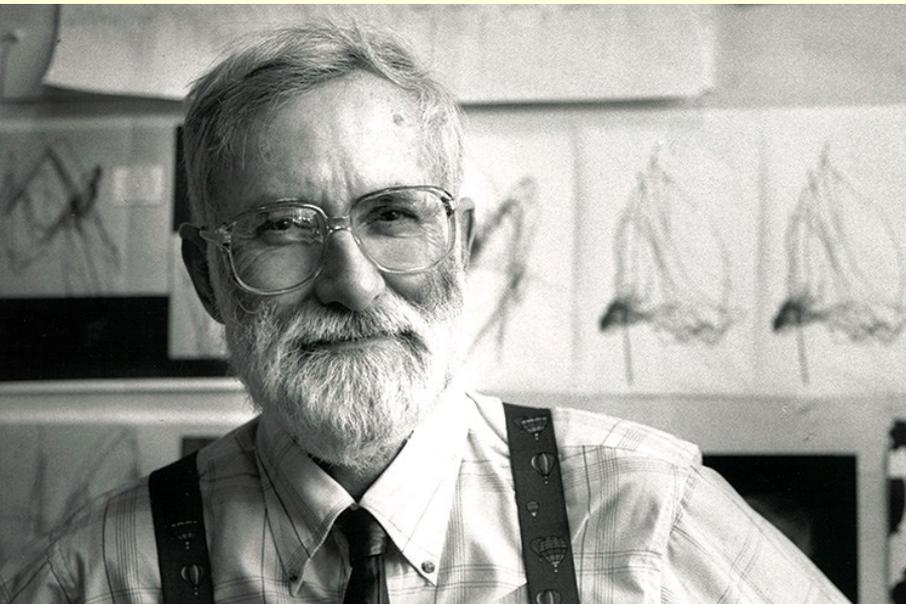
5—BRAIN OF RABBIT
6—BRAIN OF DOG



<http://knowingneurons.com/2016/05/18/brain-waves/>

Pour essayer de comprendre comment le cerveau donne du sens à un stimulus, Freeman a entraîné des **lapins** à répondre à des **odeurs** pendant qu'il enregistrait les patterns d'activité électrique dans le bulbe olfactif.

Parce que la distribution spatiale des patterns d'activité électrique était importante pour la perception des odeurs, Freeman a été l'un des premiers à réaliser que **la perception requiert la "mass action" de milliers ou de millions de neurones.**

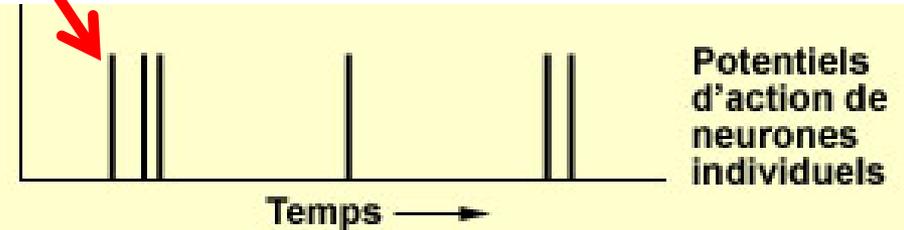
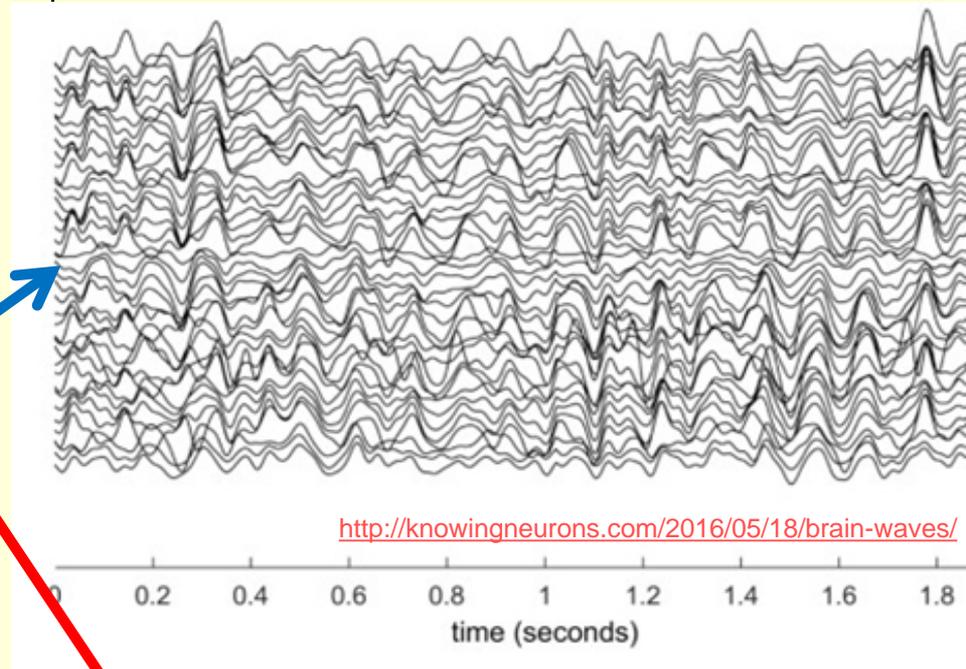
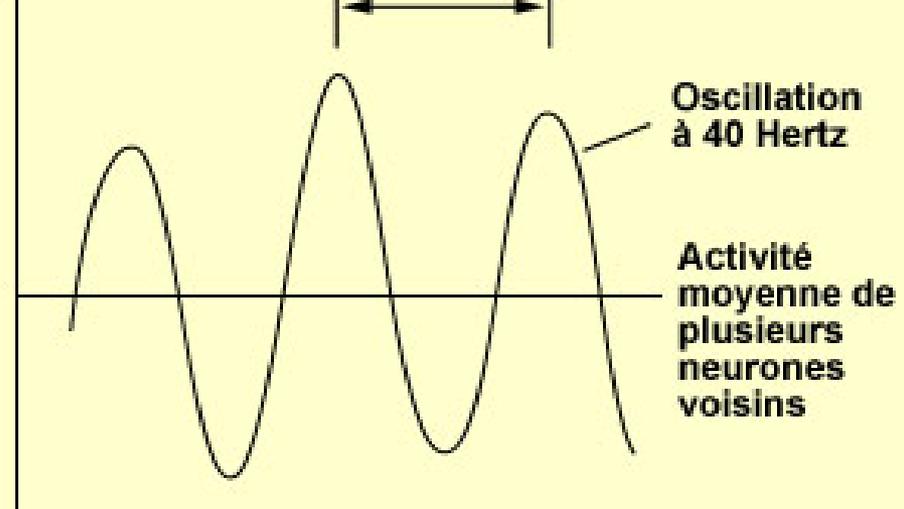


Pour essayer de comprendre comment le cerveau donne du sens à un stimulus, Freeman a entraîné des **lapins** à répondre à des **odeurs** pendant qu'il enregistrait les patterns d'activité électrique dans le bulbe olfactif.

Quand il a commencé sa carrière dans les années 1960, les gens s'intéressaient soit à l'activité globale du cerveau avec l'**EEG**,

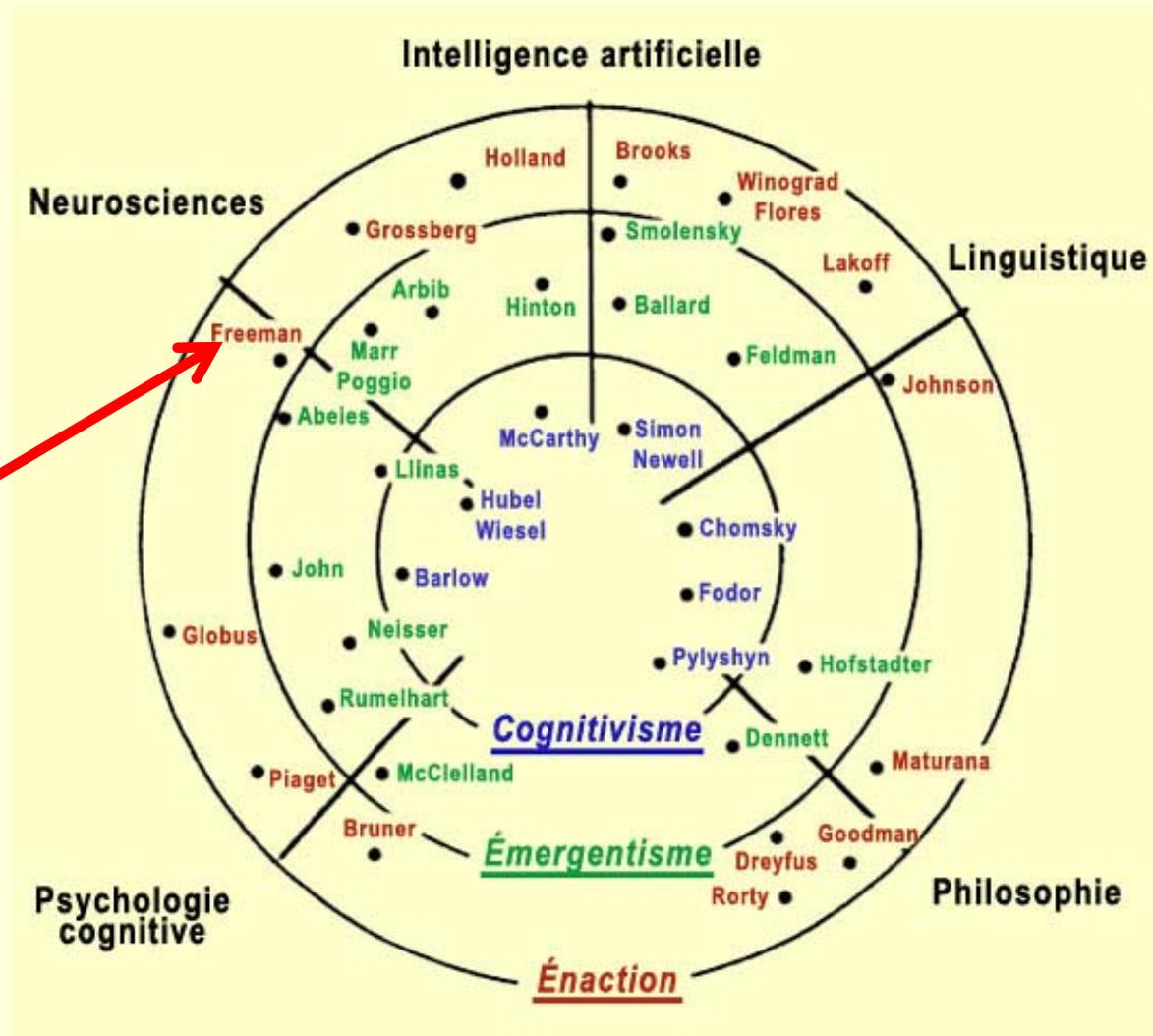
soit aux **potentiels d'action** de neurones isolés.

Freeman va faire le pont entre ces deux extrême en étudiant le cerveau à **l'échelle mésoscopique** avec de multiples petites électrodes.



Pour comprendre la dynamique complexe observée dans le bulbe olfactif, Freeman fonde la “**neurodynamics**”,

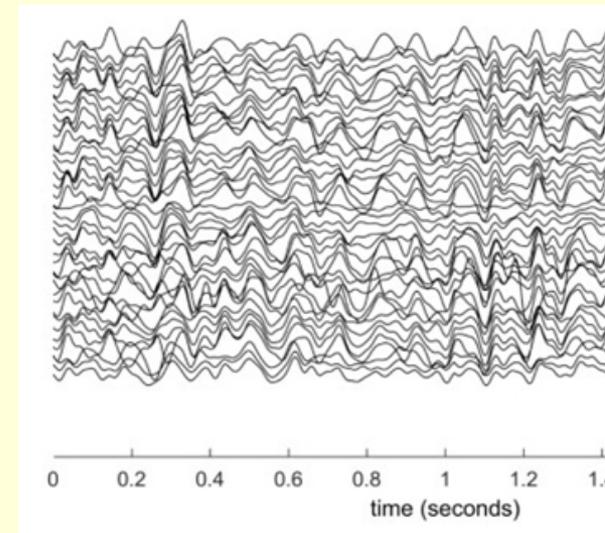
un nouveau champ d'étude des **neurosciences computationnelles** qui va faire appel à la physique du chaos et les mathématiques non linéaires pour étudier le cerveau.



Quelques mots sur la physique du chaos...

Jusqu'au milieu du XXe siècle, on distinguait deux types de phénomènes naturels : les phénomènes aléatoires, qui sont par conséquent imprévisibles, et les phénomènes obéissant à une loi déterministe, qui de ce fait sont prévisibles. Autrement dit, connaissant leurs conditions initiales, on pouvait prédire leur comportement futur.

Or on s'est aperçu que certains systèmes déterministes étaient constitués d'un très grand nombre d'entités en interaction locale et simultanée, ce qui **empêchaient** l'observateur de prévoir son comportement ou son évolution par le calcul **linéaire**.

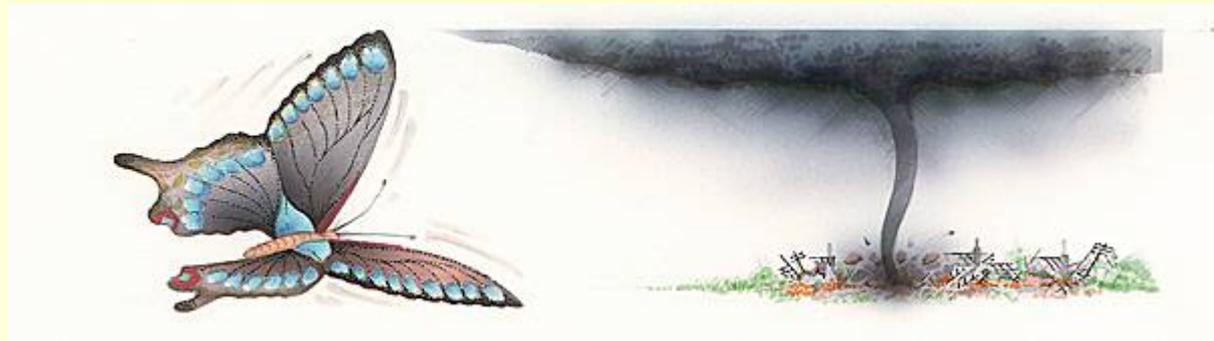


Jusqu'au milieu du XXe siècle, on distinguait deux types de phénomènes naturels : les phénomènes aléatoires, qui sont par conséquent imprévisibles, et les phénomènes obéissant à une loi déterministe, qui de ce fait sont prévisibles. Autrement dit, connaissant leurs conditions initiales, on pouvait prédire leur comportement futur.

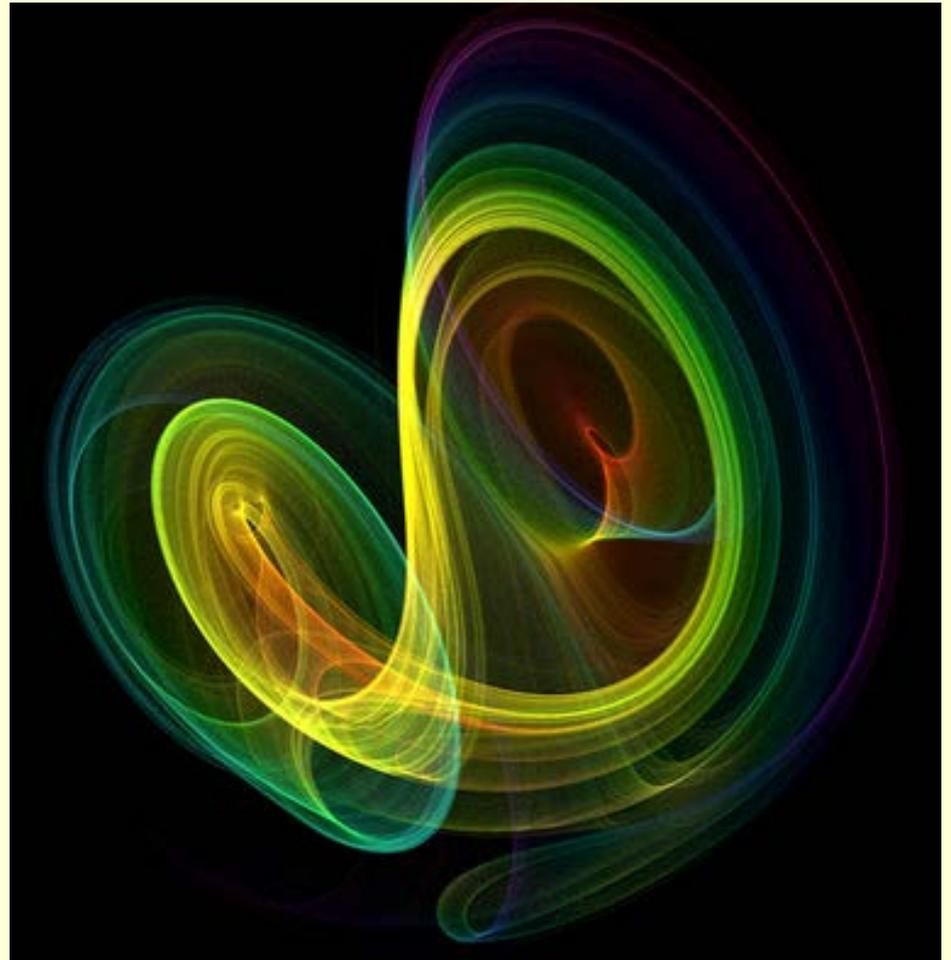
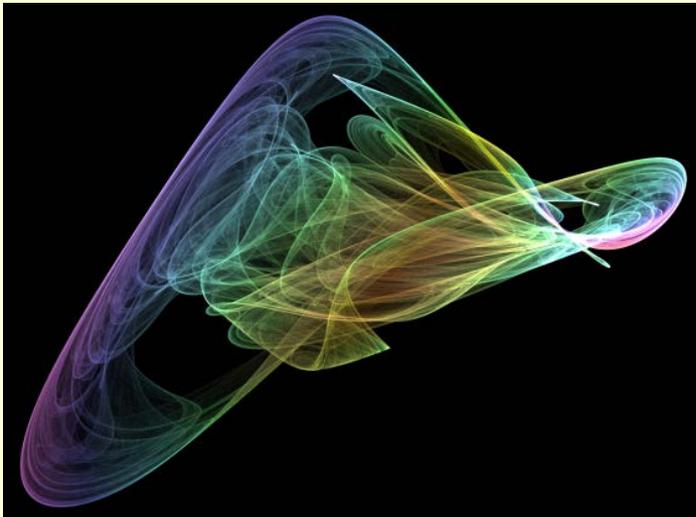
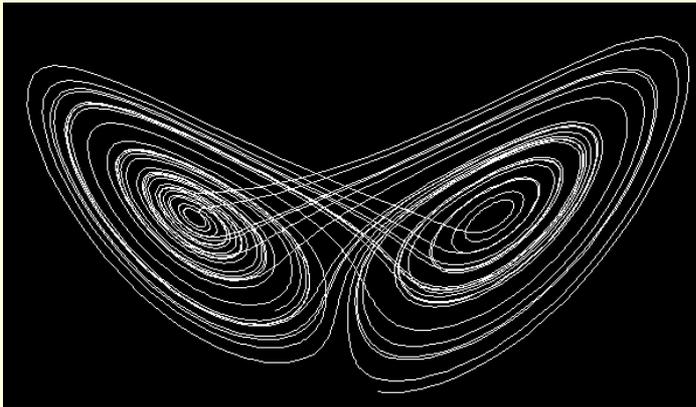
Or on s'est aperçu que certains systèmes déterministes étaient constitués d'un très grand nombre d'entités en interaction locale et simultanée, ce qui **empêchaient** l'observateur de prévoir son comportement ou son évolution par le calcul **linéaire**.

Dans ce type de système, une légère modification des conditions initiales de l'état du système décrit pourtant par des lois déterministes peut suffire à rendre imprévisible son comportement. On dit de ces systèmes **sensibles aux conditions initiales** qu'ils sont "**chaotiques**".

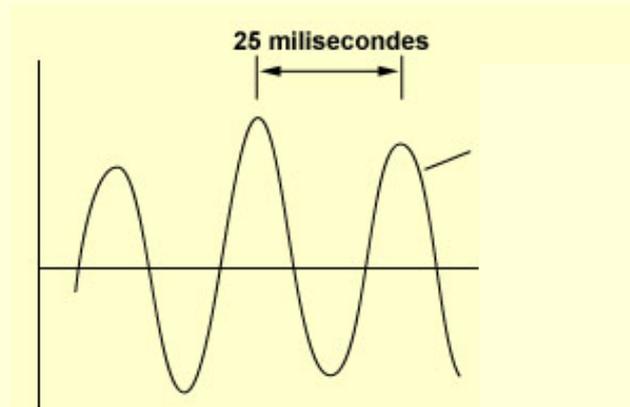
« **L'effet papillon** »



Les grandeurs qui définissent ces systèmes chaotiques, loin de varier dans le temps de manière absolument aléatoire et illimitée, apparaissent confinées, ou si l'on veut «tenues en laisse», par un élément d'ordre appelé **«attracteur étrange»**.



Attention : quand les neurobiologistes parlent d'oscillations cérébrales, on peut être porté à croire qu'il s'agit d'ondes **sinusoïdales parfaites** (ce qui n'est pas le cas évidemment).



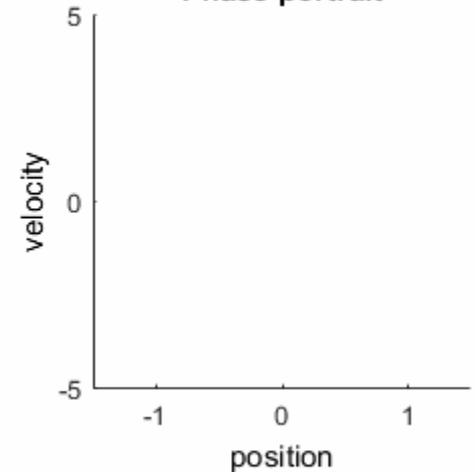
Une telle onde sinusoïdale découle d'un cercle parfait, comme le démontre l'exemple ci-dessous où l'on observe l'évolution cyclique d'un pendule selon sa **position** et sa **vélocité**.

On appelle ce genre de graphe un "**phase portrait**" qui décrit un attracteur, ici toujours l'orbite du cercle.

Simple pendulum



Phase portrait



Si l'on ajoute maintenant simplement un second pendule au premier, sa trajectoire est beaucoup plus complexe. Même si elle répond toujours à de simples équations, son comportement, lui, est difficile à prédire.

C'est un exemple de chaos déterministe.

Si l'on regarde le “**phase portrait**” correspondant, on voit que les lignes ne passent jamais au même endroit tout en traçant un pattern reconnaissable.

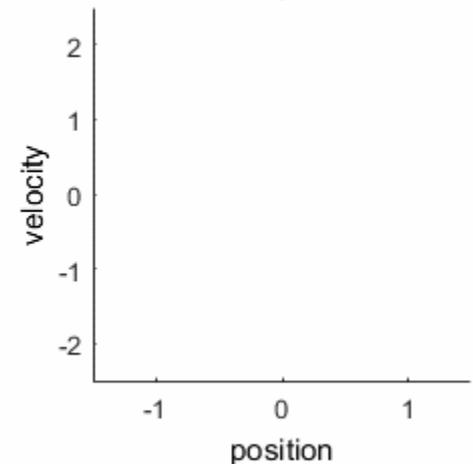
Il s'agit donc d'un attracteur étrange.

Et contrairement au pendule simple, le double pendule va démontrer **différents comportements** selon l'endroit où on commence à le faire osciller, une propriété du chaos déterministe.

Double pendulum



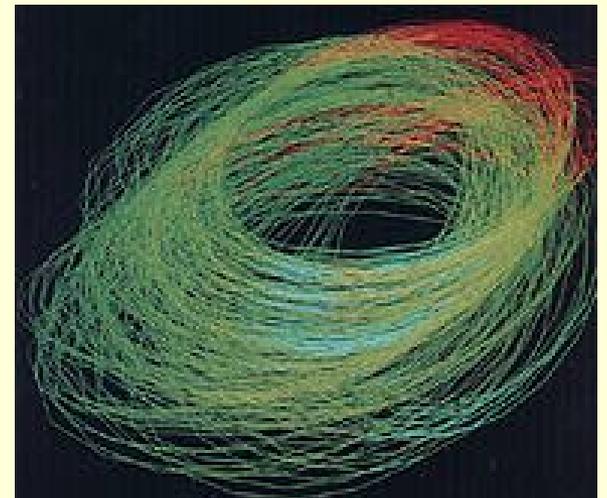
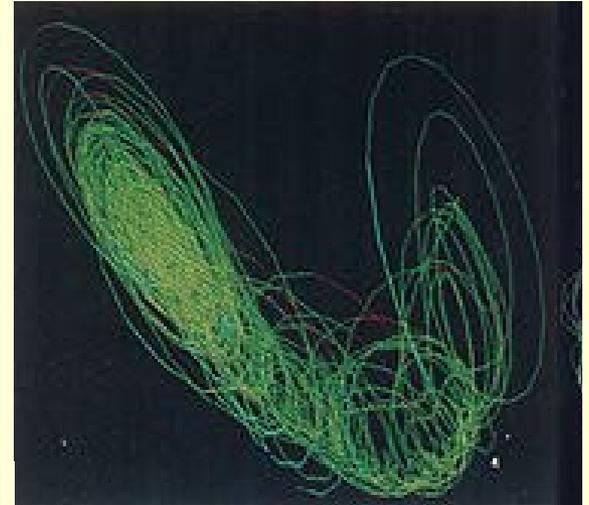
Phase portrait



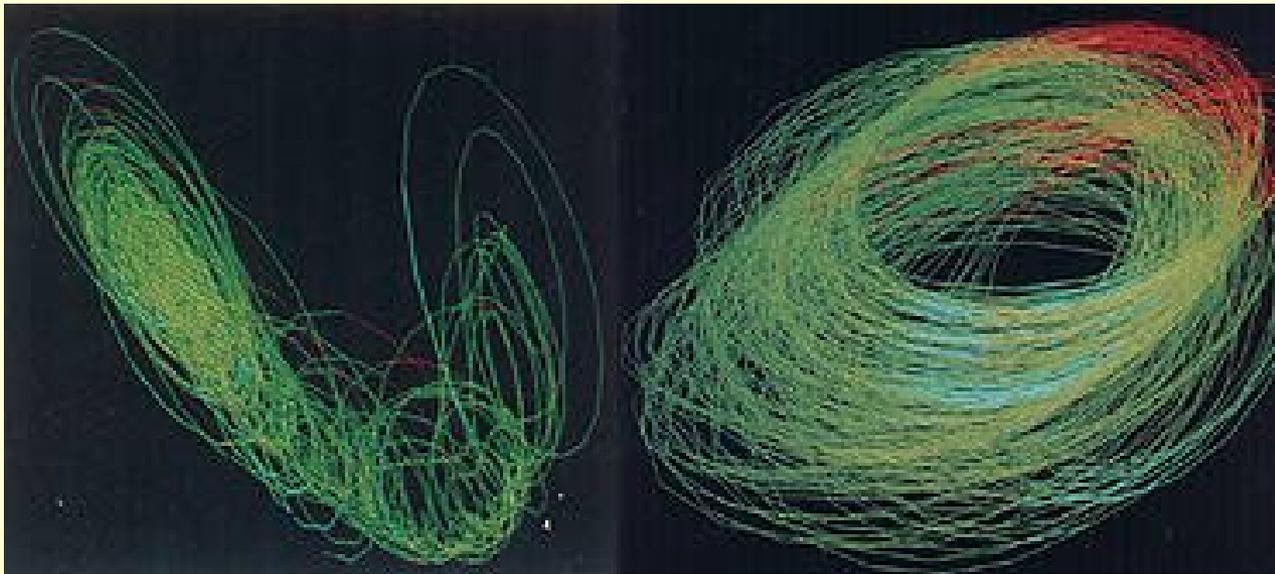
De la même manière, et c'est ce que Freeman a démontré, on peut faire un **“phase portrait”** pour visualiser l'activité simultanée de deux enregistrements électrophysiologiques.

En faisant cela, Freeman a découvert qu'en l'absence d'une odeur familière, **le système olfactif du lapin se comporte selon un attracteur chaotique** (et donc pas du tout comme une oscillations sinusoïdale parfaite).

Si l'on présente une odeur familière à l'animal, le **“phase portrait”** devient plus ordonné, un peu comme l'orbite du pendule simple.



Des odeurs apprises peuvent donc faire **basculer le système d'un attracteur à un autre.**



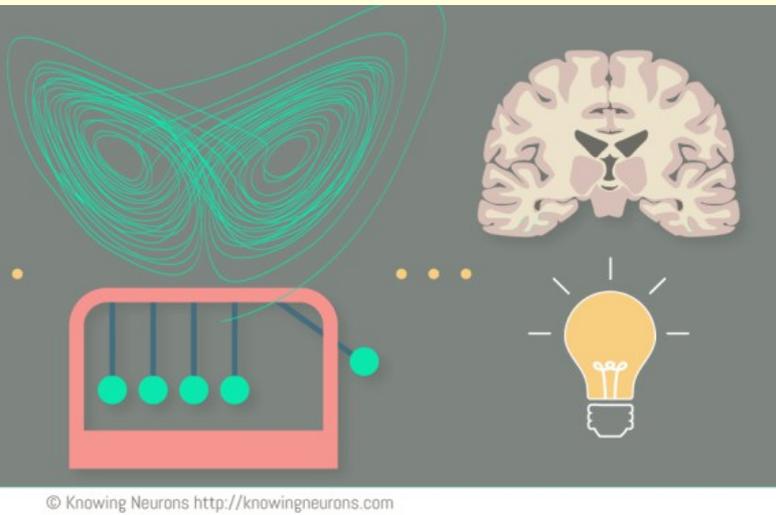
Derrière ce qui ne semble être que du « bruit », ces **fluctuations** chaotiques révèlent des régularités et des propriétés, comme par exemple une capacité de changements rapides et étendus, qui sont **compatibles avec celles de la pensée humaine**.

Pour employer un langage plus récent :

“This metastable attunement allows for **rapid and flexible switching** between relevant action possibilities.”

(Bruineberg et Rietveld, 2014, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4130179/>)

(Kelso, 2012, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3411071/>)



© Knowing Neurons <http://knowingneurons.com>

Dans le cas du pendule chaotique, c'est l'ajout du deuxième pivot qui apportait soudainement beaucoup plus de flexibilité et la possibilité de visiter de nombreux états dans le "phase portrait".

Et ce sont ces changements d'attracteurs qui se dérouleraient constamment dans le cerveau, mais avec **énormément plus de degrés de liberté** !

[Freeman appelait "phase reset" des interruptions dans l'EEG qui, selon lui, isolaient des "perceptual frames", les constituants élémentaire de notre expérience consciente.]

Car pour Freeman, ce sont ces patterns (au niveau **meso**) qui constituent la signification construite par le cerveau à partir des stimuli.

Pour lui (et Varela cherchait aussi à ce niveau meso), notre expérience du monde réside au niveau de ces patterns alors que les propriétés physiques brutes des stimuli sont rapidement écartées par le cerveau.



Bref, il fut un temps, pas si lointain dans l'histoire des neurosciences, où le caractère chaotique de l'ensemble de ces oscillations, **associé à du bruit de fond**, était peu considéré, voire ramené à un épiphénomène sans importance.

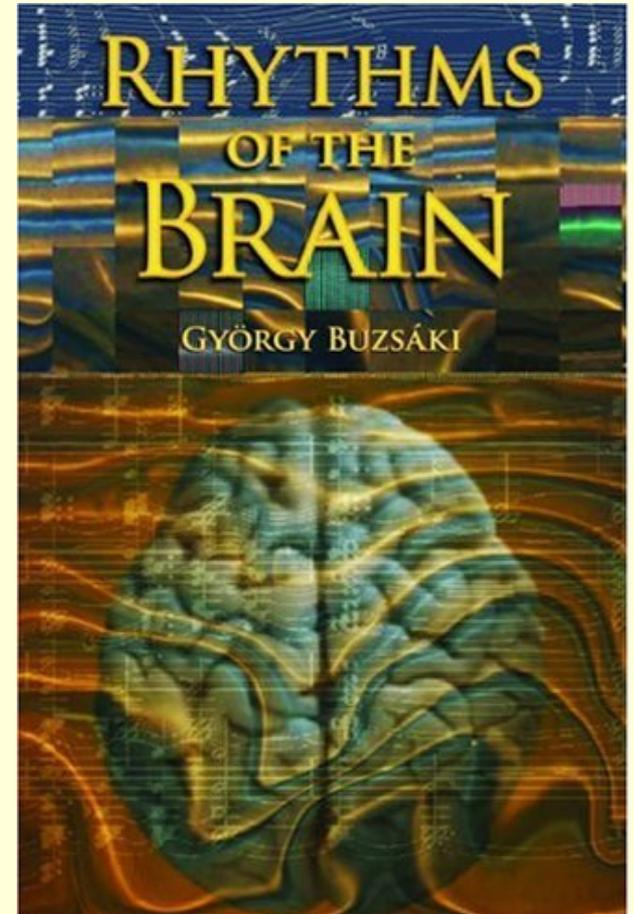
Cette époque est toutefois bien révolue.

En effet, la dimension temporelle de l'activité cérébrale qui se traduit par ces **rythmes cérébraux** est maintenant au cœur des travaux dans des champs de recherche complexes comme le sommeil ou la conscience.

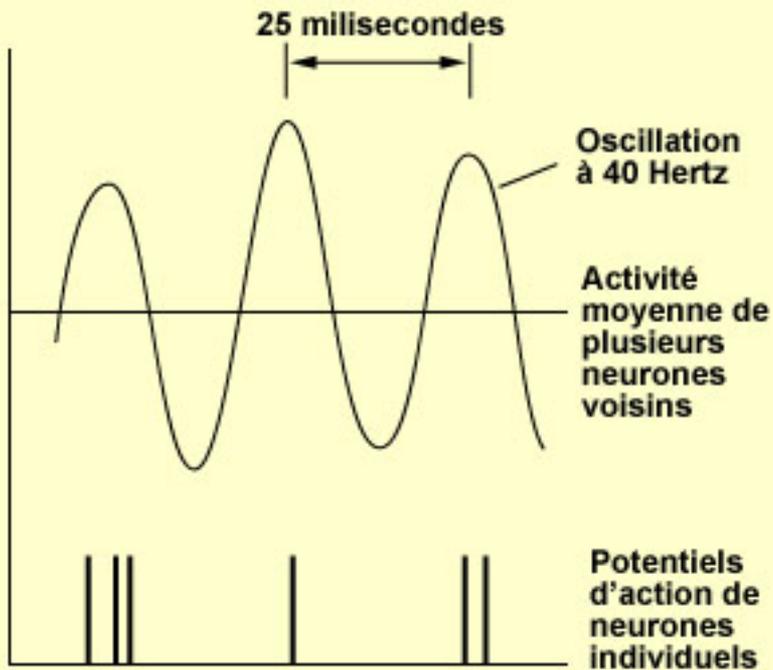
György Buzsáki - My work

<https://www.youtube.com/watch?v=UOwCbtqVzNU>

(2:00 à 4:30)



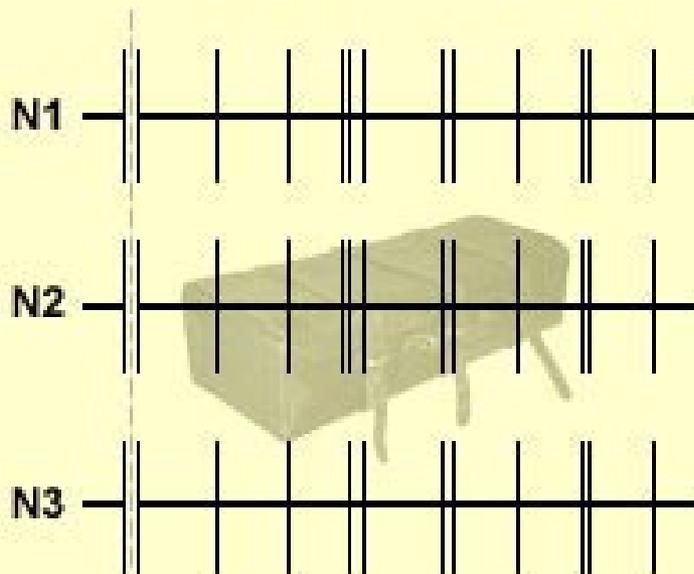
Fait des distinctions de base, fort importantes comme...



Oscillations

(selon un certain rythme (en Hertz))

et



Synchronisation
(activité simultanée)

sont des phénomènes
différents mais souvent liés!

Lien oscillation - synchronisation

Les **oscillations** sont une façon très **économique** pour le cerveau de favoriser une synchronisation d'activité neuronale **soutenue**, rappelle György Buzsáki.

Car lorsque deux populations de neurones oscillent au même rythme, il devient beaucoup **plus facile** pour elles de synchroniser un grand nombre d'influx nerveux en **adoptant simplement la même phase** dans leur oscillation.

Du coup, ce sont des assemblées de neurones entières qui se « reconnaissent et se parlent ».

Brain Science Podcast #31: Brain Rhythms with György Buzsáki

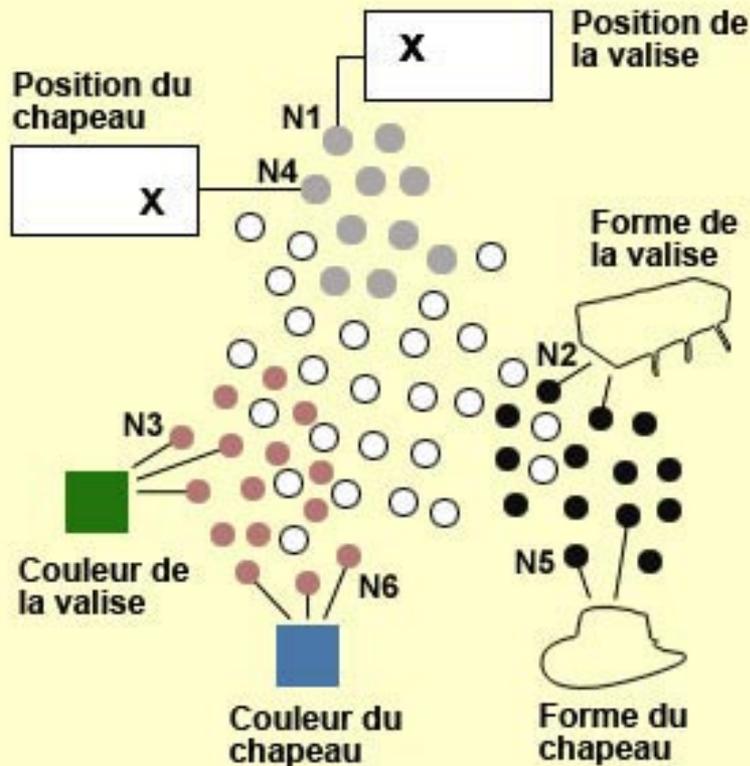
<http://brainsciencepodcast.com/bsp/brain-science-podcast-31-brain-rhythms-with-gyorgy-buzsaki.html>

Rodolfo Llinás, qui a travaillé sur le rôle des rythmes neuronaux que l'on observe entre le thalamus et le cortex, rappelle pour sa part

l'importance des oscillations neuronales **pour synchroniser**
différentes propriétés d'une perception,

propriétés qui activent souvent des **régions distinctes et distantes**
dans le cerveau.

Car si des **régions distinctes** des aires visuelles réagissent à la forme, à la couleur, à l'emplacement, etc...

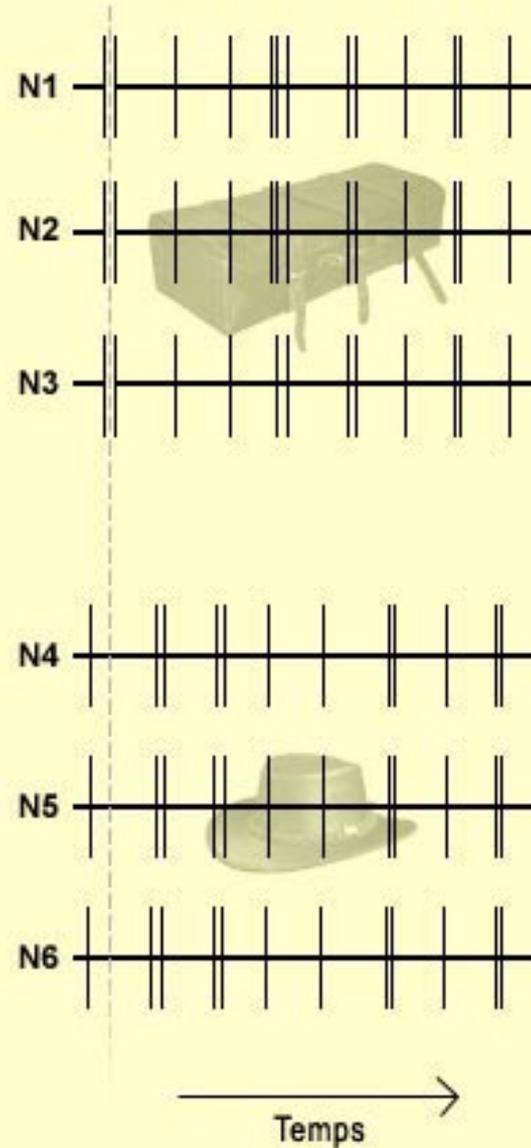
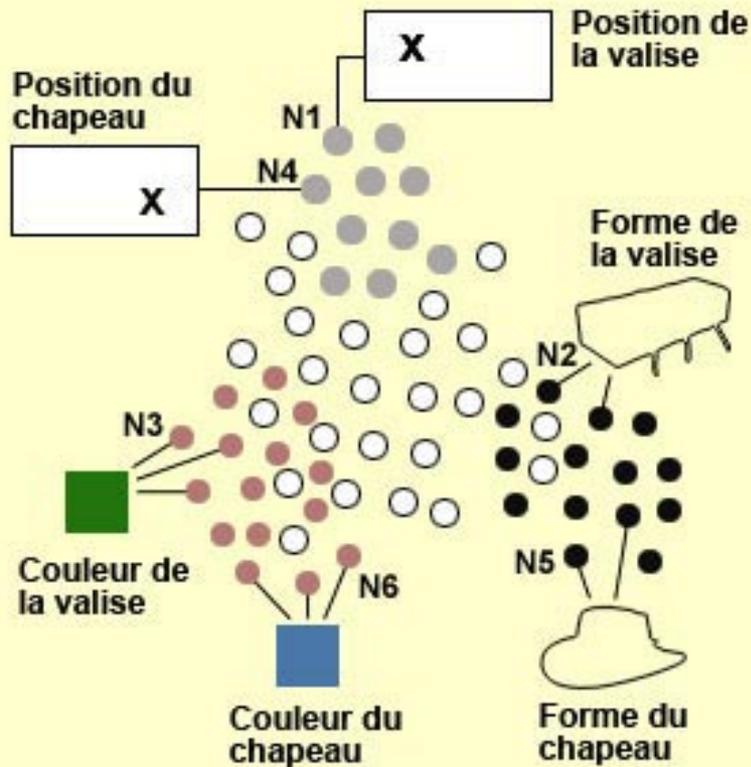


Alors on peut se demander **comment les caractéristiques d'un même objet sont-elles mises ensemble** pour former la perception consciente et distincte que l'on a de chacun des deux objets, sans en mélanger les caractéristiques ?

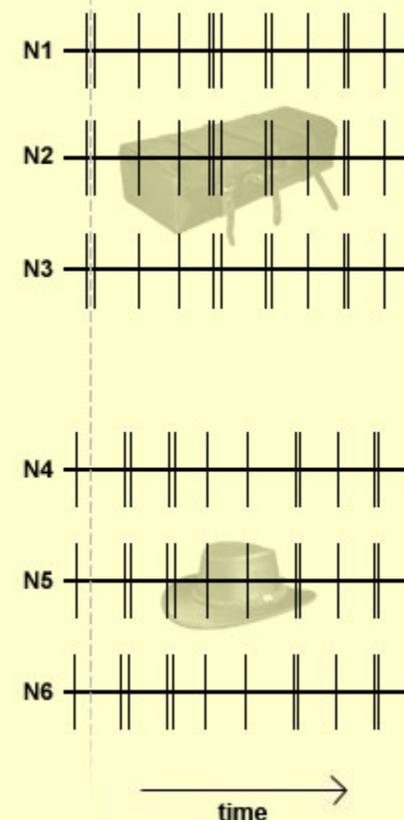
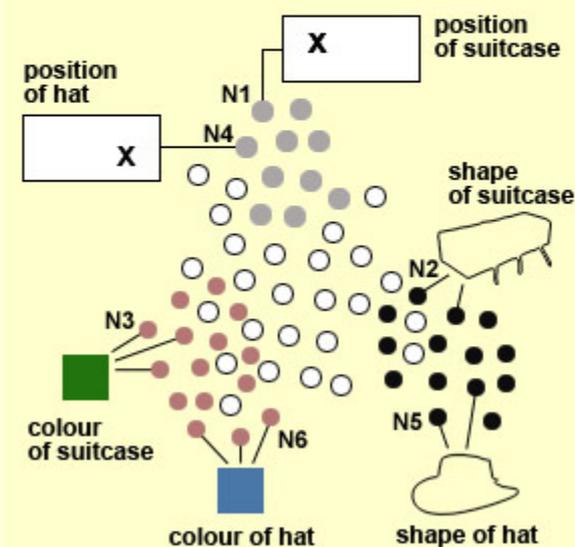
Voilà qui pose **problème de liaison** ou, selon l'expression anglaise consacrée, un «**binding problem**».

C'est un peu la même question que se posait la **Gestalt** en psychologie avec l'idée que les objets sont vus indépendamment de leurs parties, d'une manière plus globales.

The Temporal Binding Hypothesis



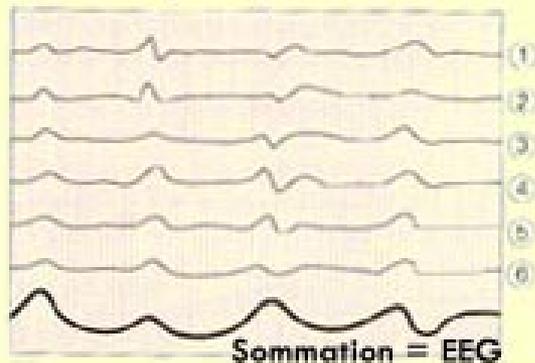
Dans les années **1980**, l'étude du cortex visuel du chat a révélé qu'un grand nombre de neurones peuvent faire feu en même temps avec un rythme allant de 35 à 75 Hz environ, rythme que l'on désigne généralement par l'expression « **oscillations gamma** » ou simplement « **oscillations à 40 Hz** ».



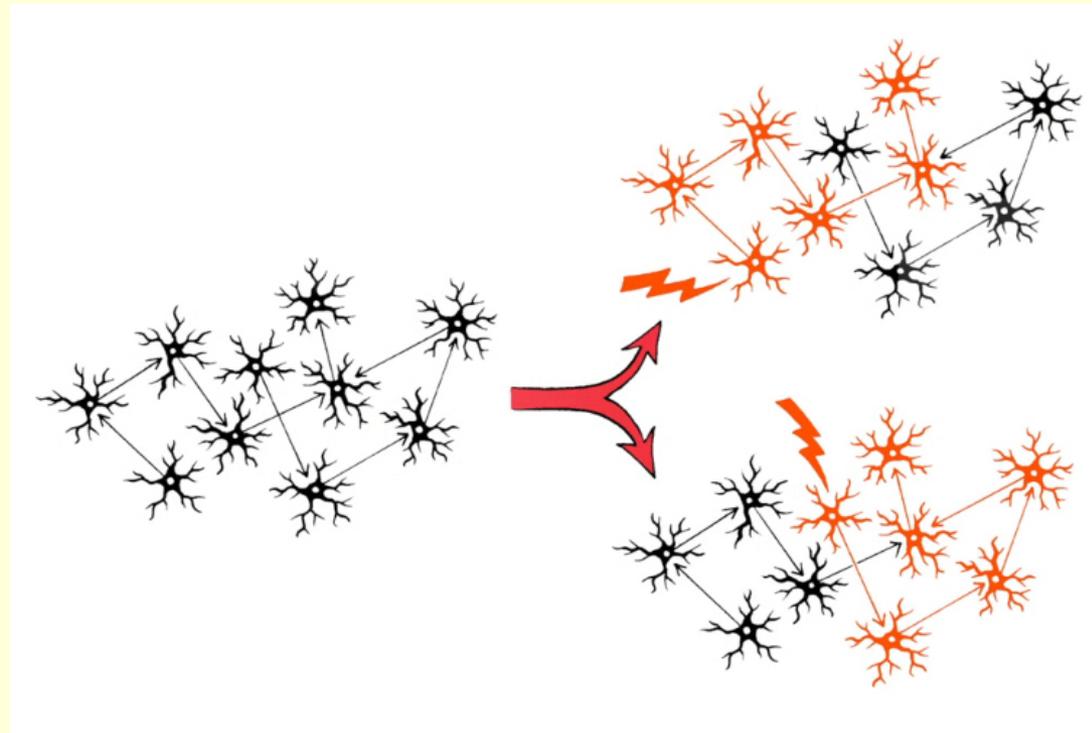
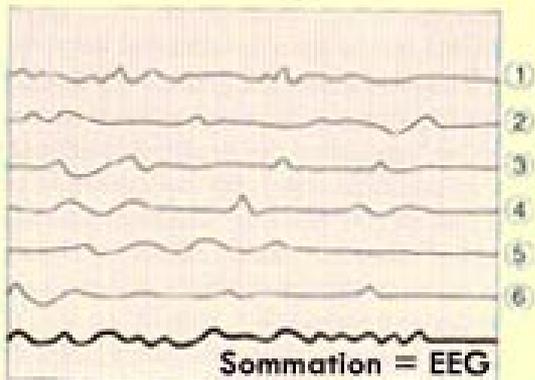
Une décennie plus tard, [Francis Crick et Christof Koch](#) allaient préciser cette hypothèse en proposant que cette activité synchronisée, lorsqu'elle se fait entre 35 et 75 hertz (Hz), pourrait être le **corrélât neuronal de la perception visuelle consciente**.

Car la synchronisation des oscillations rend possible la formation d'assemblées de neurones transitoires

Décharges synchronisées



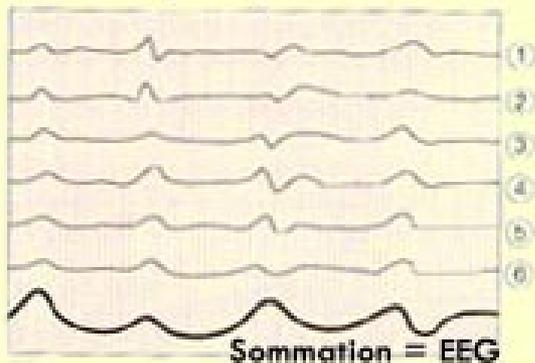
Décharges irrégulières



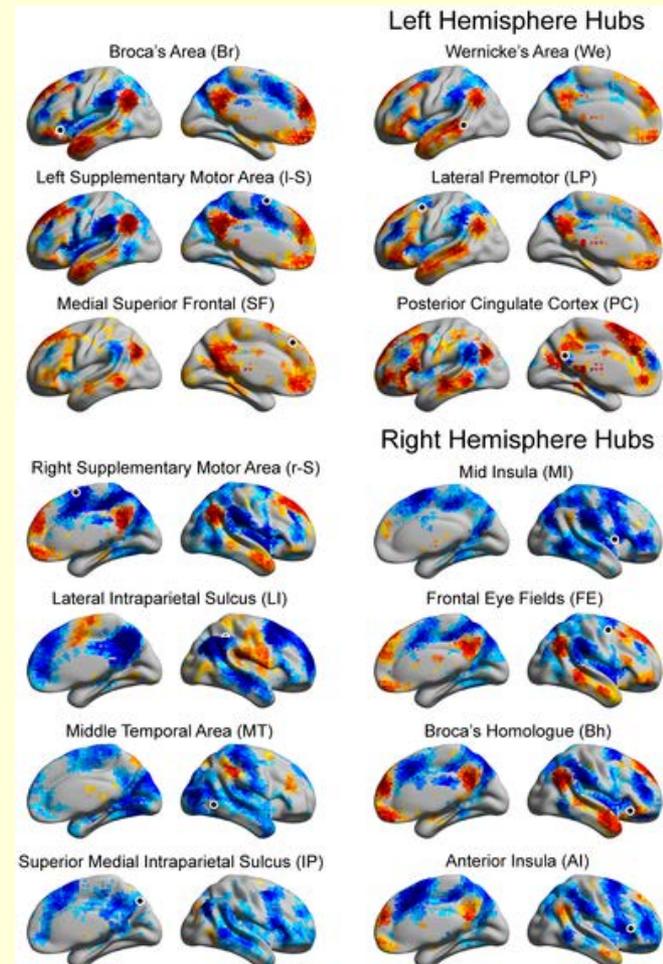
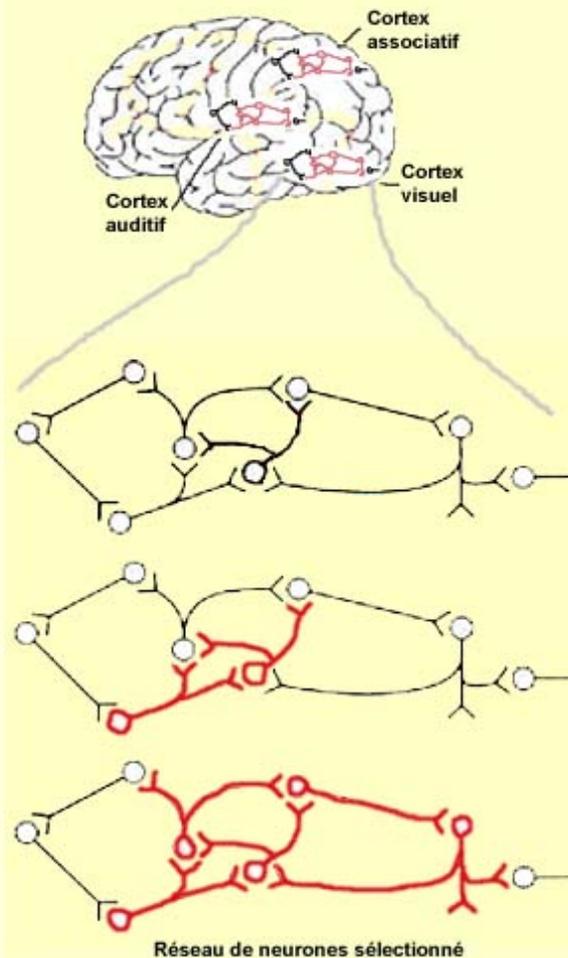
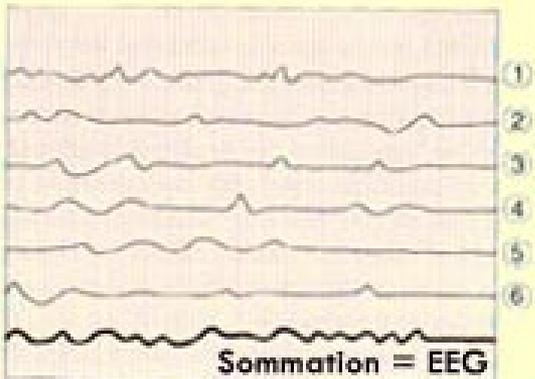
Car la synchronisation des oscillations rend possible la formation **d'assemblées de neurones transitoires**

qui se produisent non seulement dans certaines structures cérébrales, mais dans des réseaux largement distribués à l'échelle du cerveau entier.

Décharges synchronisées



Décharges irrégulières



Michael Anderson en parle ainsi :

“In *After Phrenology* I therefore introduce the idea of **Transiently Assembled Local Neural Subsystems (TALoNS)**.”

TALoNS are the temporary, reproducibly-assembled functional parts (large and small-scale networks and other elements) of the brain.”

(on va en reparler dans la séance 9)

On retrouve la même idée chez Murray Shanahan
(dont on va commenter un article la semaine prochaine) :

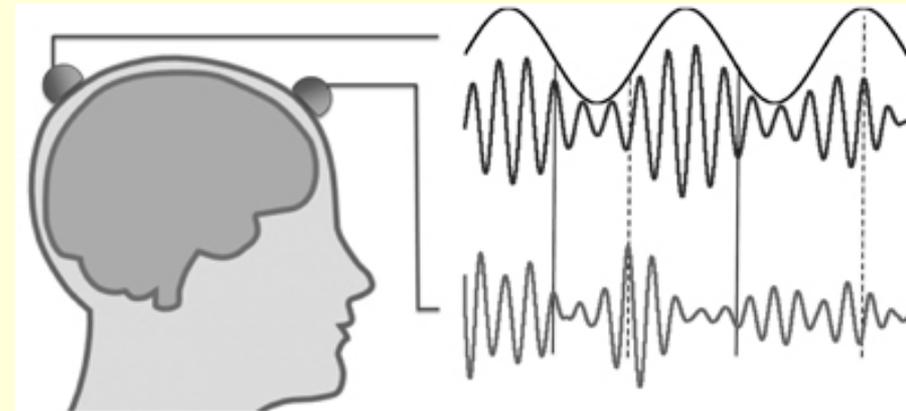
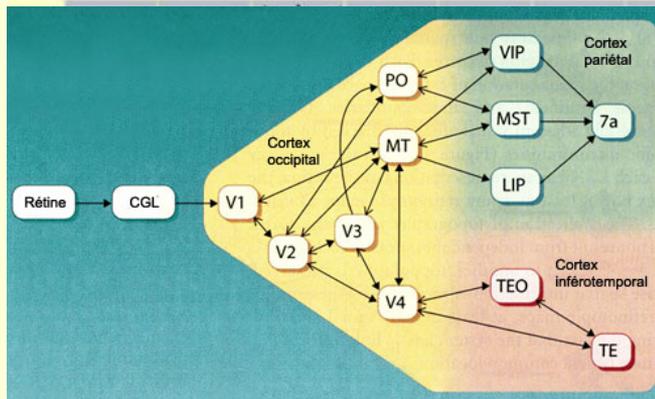
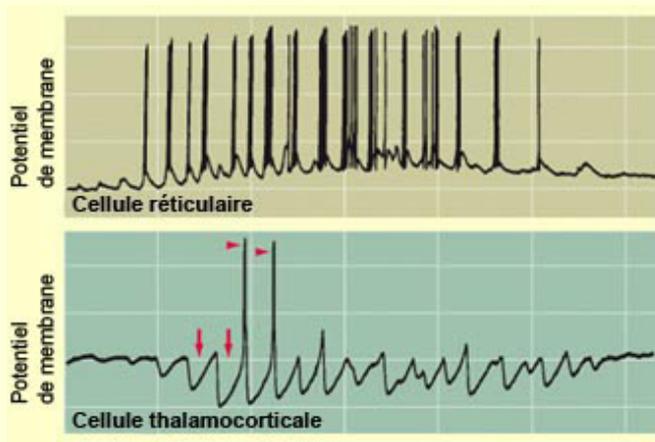
“The question, in other words, is how ***open-ended coalition*** formation is possible in a dynamical system like the brain.

Implicit in the idea of coalition formation here is the idea of a ***winning coalition***.

One coalition has to arise that dominates the dynamics of the brain, shuts out all rivals and dictates the animal's behaviour. A winning coalition will be in the ascendant only briefly. When events move on, it will be supplanted by a successor.”

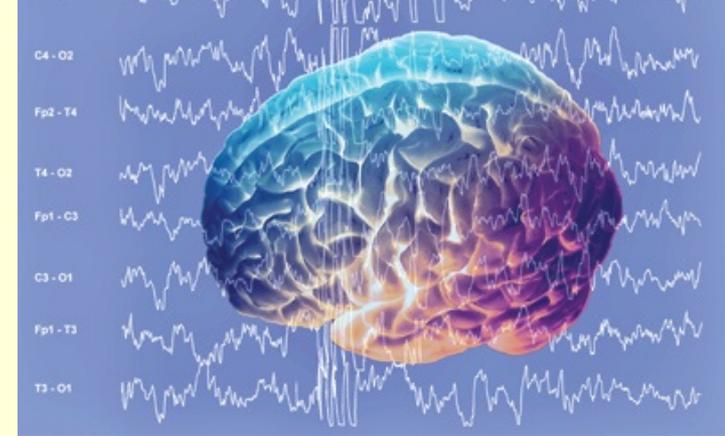
Les oscillations apportent donc beaucoup d'autres possibilités computationnelles par rapport aux approches non temporelles basées sur **les taux de décharge** des potentiels d'action et l'aiguillage vers des structures organisées de façon hiérarchique pour les traiter.

Et sujet à des limitations au niveau des combinaisons possibles et de la connectivité des circuits moins importantes avec la synchronisation d'activité

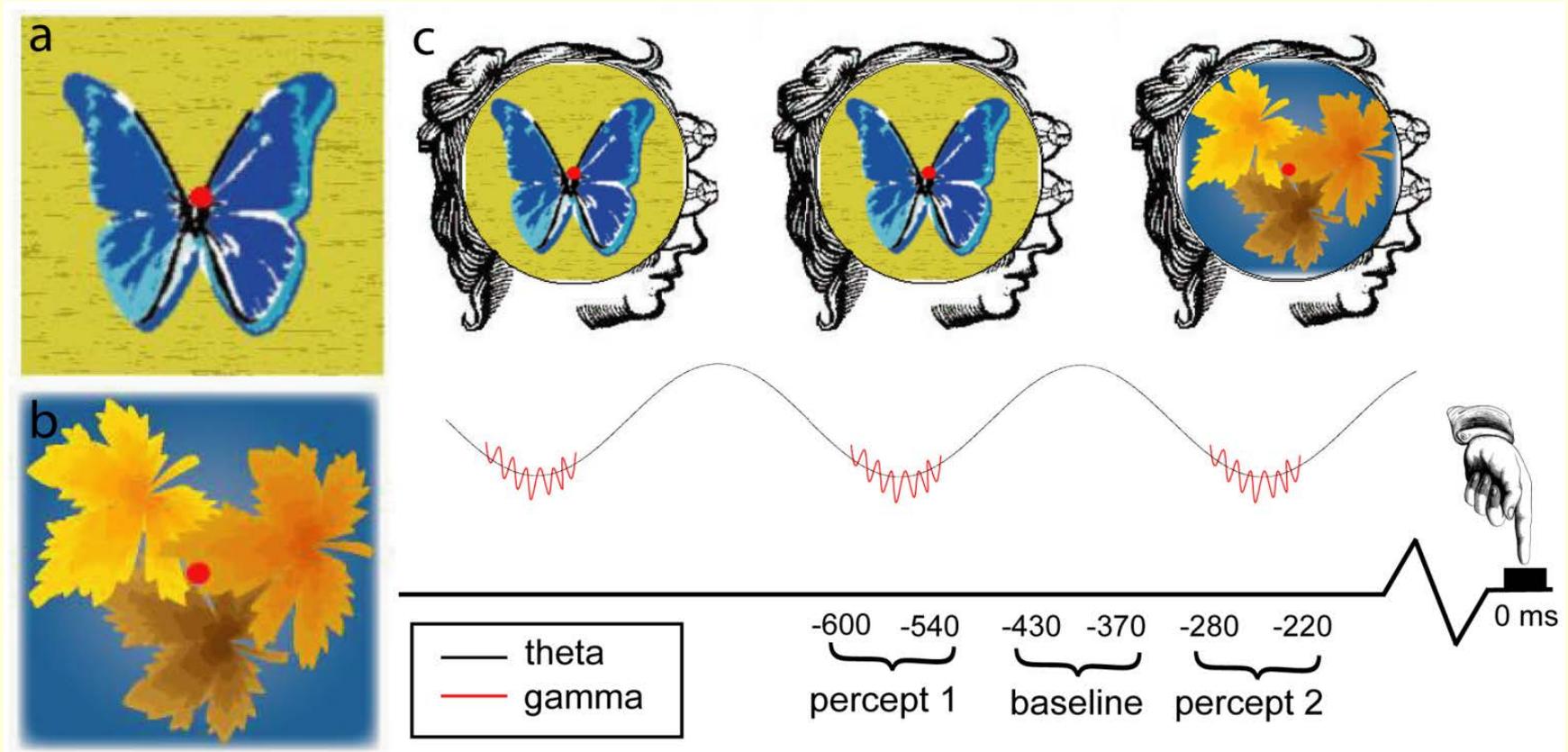


Rôles fonctionnels possibles des oscillations:

- **lier** différentes propriétés d'un même objet ("binding problem")
- **contrôler** le flux d'information dans certaines régions



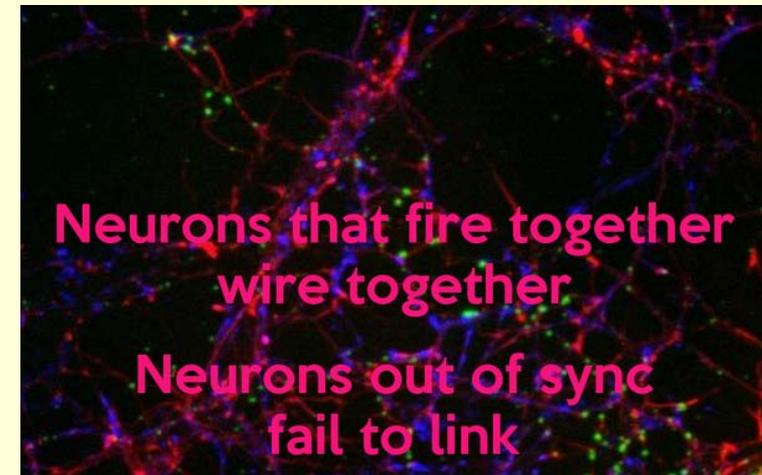
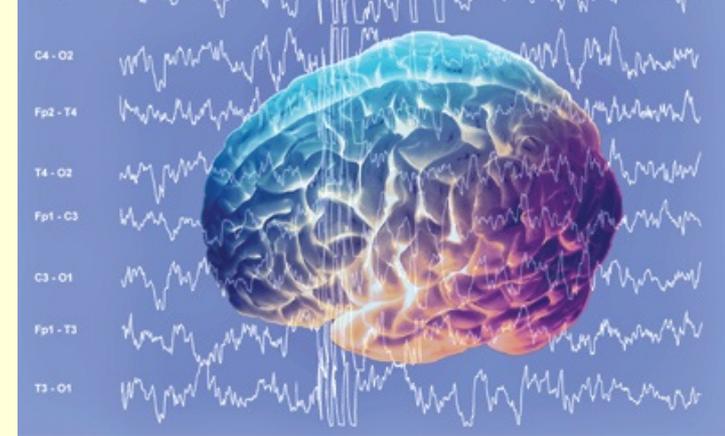
On peut créer une rivalité binoculaire en regardant dans des oculaires qui donnent à voir une **image différente pour chaque oeil**. Dans ces conditions, la perception subjective du sujet **va osciller entre deux états** : il verra tantôt le stimulus présenté à l'œil gauche, tantôt celui présenté à l'œil droit.



Si l'on fait cette expérience en enregistrant l'activité du cerveau des sujets auxquels on demande d'indiquer lequel des deux stimuli ils **perçoivent** à un moment donné, on observe une variation de l'activité de certaines régions du cerveau en fonction de l'expérience subjective.

Rôles fonctionnels possibles des oscillations:

- **lier** différentes propriétés d'un même objet ("binding problem")
- **contrôler** le flux d'information dans certaines régions
- **créer des fenêtres temporelles** où certains phénomènes sensible à la synchronisation d'activité (comme la PLT, avec son récepteur NMDA aux propriétés si particulières) peuvent se produire (par sommation temporelle, etc.),
- et d'autre où ils ne peuvent pas.

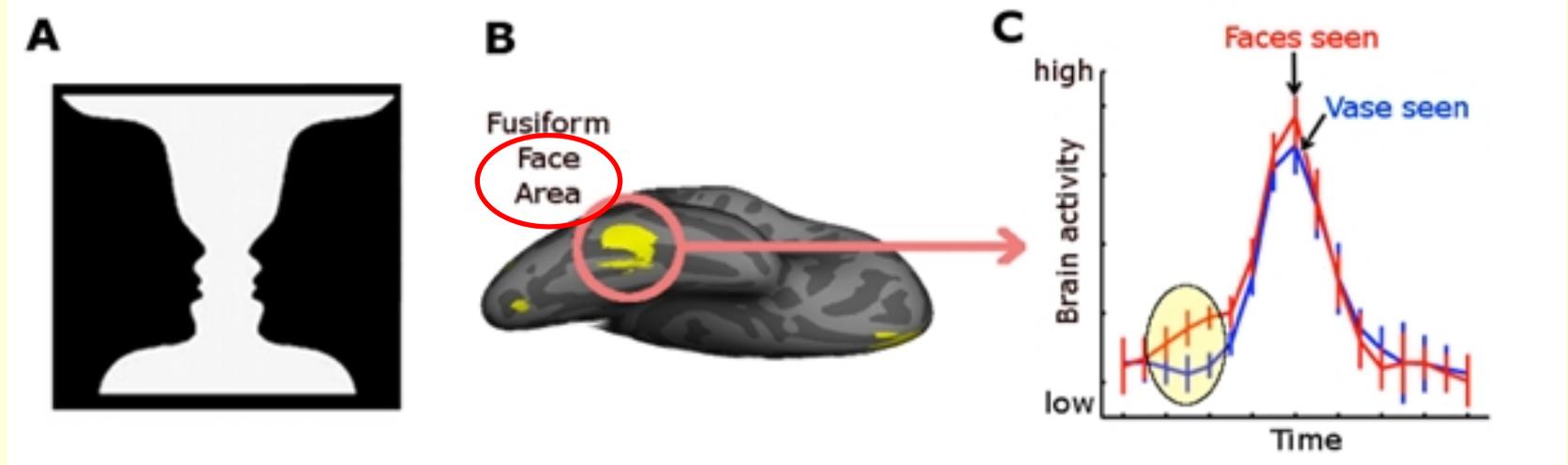


Rôles fonctionnels possibles des oscillations:

- **lier** différentes propriétés d'un même objet ("binding problem")
- **contrôler** le flux d'information dans certaines régions
- **créer des fenêtres temporelles** où certains phénomènes sensible à la synchronisation d'activité (comme la PLT, avec son récepteur NMDA aux propriétés si particulières) peuvent se produire (par sommation temporelle, etc.),
- et d'autre où ils ne peuvent pas.

Également, si le potentiel de membrane d'un neurone oscille, il y aura des moments où c'est plus facile pour lui d'atteindre le seuil de déclenchement d'un potentiel d'action (dépolariation) et d'autres moins (hyperpolarisation) **favorisant par exemple certaines perceptions.**



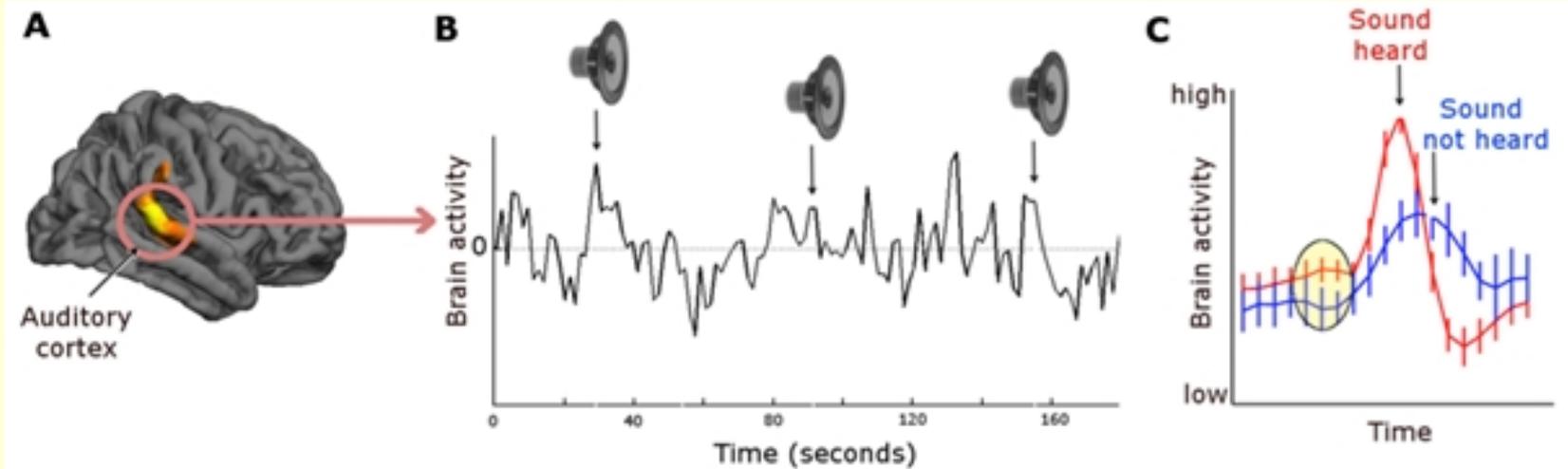


« Si l'activité dans cette **aire [fusiforme de reconnaissance des visages]** fait un grand pic, les participants rapportent voir un visage (courbe rouge). Si le pic d'activité est plus petit, ils rapportent voir le vase (courbe bleue).

L'ovale jaune et hachuré dans la figure 3C met en valeur l'activité cérébrale spontanée juste avant que l'image ne soit présentée. Étonnamment, l'activité cérébrale qui précède l'image détermine quelle figure (visage ou vase) la personne reconnaîtra quand elle regardera l'image.

En effet, comme les ondes sur le lac, **l'activité spontanée** croît ou décroît légèrement dans toutes les régions cérébrales. Si elle est légèrement plus élevée dans la région des visages au moment où l'image est présentée, elle va biaiser la perception de cette image ambiguë dans le sens des visages. »

« aider à passer le seuil de perception »
au niveau auditif maintenant...



« La courbe de la figure 4B illustre l'activité cérébrale du cortex auditif durant 180 secondes. Curieusement, il y a beaucoup de hauts et de bas dans cette courbe. Cela est dû à **l'activité cérébrale spontanée**. Les hauts-parleurs et les flèches marquent l'activité cérébrale au moment où le son est présenté.

La figure 4C compare l'activité du cortex auditif en réponse aux sons quand les participants ont détecté le son (courbe rouge) et quand ils ne l'ont pas entendu (courbe bleue).

Bien évidemment, quand le cortex auditif répond avec un grand pic d'activité, le son est entendu mais regardez bien le niveau d'activité cérébrale avant que le son ne soit joué (ovale jaune hachuré). Elle est plus élevée quand la personne entend le son.

Là encore, cette activité précédente va aider l'activité neurale engendrée par le son à **passer le seuil de perception**. »

The Rhythm of Perception

Entrainment to Acoustic Rhythms Induces Subsequent Perceptual Oscillation

<http://pss.sagepub.com/content/early/2015/05/11/0956797615576533.abstract>

Gregory Hickok, Haleh Farahbod, Kourosh Saberi

February 17, **2015**

Ici, on **induit un rythme oscillatoire** dans l'activité cérébrale des aires auditives, et l'on observe que la perception auditive est ensuite modulée par ce rythme.

« They presented listeners with a **three-beat-per-second rhythm** (a pulsing “whoosh” sound) for only a few seconds and then asked the listeners to **try to detect a faint tone** immediately afterward. [...]

Not only did we find that **the ability to detect the tone varied over time by up to 25 percent** — that's a lot —

but it did so precisely in sync with the previously heard three-beat-per-second rhythm. »

It's Not a 'Stream' of Consciousness

MAY 8, 2015

<http://www.nytimes.com/2015/05/10/opinion/sunday/its-not-a-stream-of-consciousness.html>

It's not a stream of consciousness, its a rhythm.

June 04, 2015

<http://mindblog.dericbownds.net/2015/06/its-not-stream-of-consciousness-its.html>

“According to recent experiments, this is how our perceptual systems sample the world [...]

Rhythms in the environment, such as those in music or speech, can draw neural oscillations into their tempo, effectively synchronizing the brain's rhythms with those of the world around us.”

“Why would the brain do this?

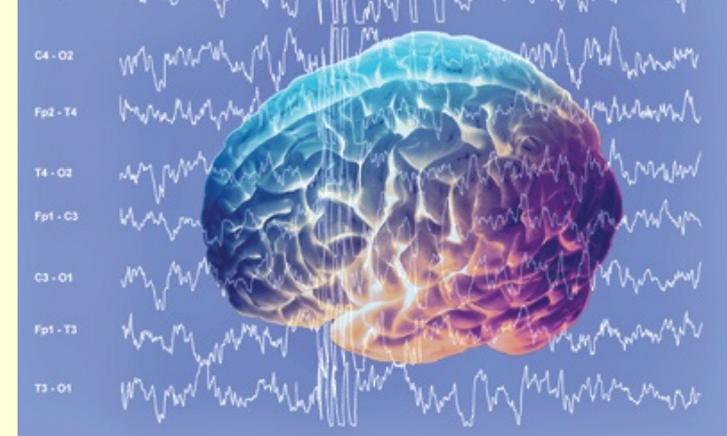
One theory is that it's the brain's way of focusing attention.

Picture a **noisy cafe** filled with voices, clanging dishes and background music. As you attend to one particular acoustic stream — say, your lunch mate's voice — your brain synchronizes its rhythm to the rhythm of the voice and enhances the perceptibility of that stream, while suppressing other streams, which have their own, different rhythms.

Rôles fonctionnels possibles des oscillations:

- **lier** différentes propriétés d'un même objet ("binding problem")
 - **contrôler** le flux d'information dans certaines régions
 - **créer des fenêtres temporelles** où certains phénomènes sensible à la synchronisation d'activité (comme la PLT, avec son récepteur NMDA aux propriétés si particulières) peuvent se produire (par sommation temporelle, etc.),
 - et d'autre où ils ne peuvent pas.
- Permettre aux processus neuronaux de répondre aux inputs extérieurs, mais par la suite **briser ces réponses** afin de pouvoir échantillonner d'autres inputs.

Également, si le potentiel de membrane d'un neurone oscille, il y aura des moments où c'est plus facile pour lui d'atteindre le seuil de déclenchement d'un potentiel d'action (dépolariation) et d'autres moins (hyperpolarisation) **favorisant par exemple certaines perceptions.**



Pour illustrer ceci, un avant-goût du texte à l'étude la semaine prochaine :

The brain's connective core and its role in animal cognition

Murray Shanahan

2012 <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/367/1603/2704#ref-59>

“The brain settles into **global, attractor-like states**, mediated by the connective core.

But these states, though attractor-like, are only temporary. That is to say, **they are not stable but *metastable*.**

A coalition is held together by its own complex dynamics, which will eventually precipitate its break-up. [...]

So the overall brain-wide pattern of activity is one of coalition formation, followed by break-up, followed by the formation of a new coalition and so on, yielding a serial procession of global metastable states punctuated by transients.”

En guise de conclusion sur les rythmes cérébraux,

3 études qui vont nous mener vers la présentation de **Sylvain Williams** et de son dernier article...

Boyce R, Glasgow SD, Williams S, et coll.

Causal evidence for the role of REM sleep theta rhythm in contextual memory consolidation.

Science **2016**, 352:812-6.

1)

On a maintenant des données sur la manière dont les **oscillations cérébrales** émergent et interagissent **indépendamment de tout stimulus spécifique.**

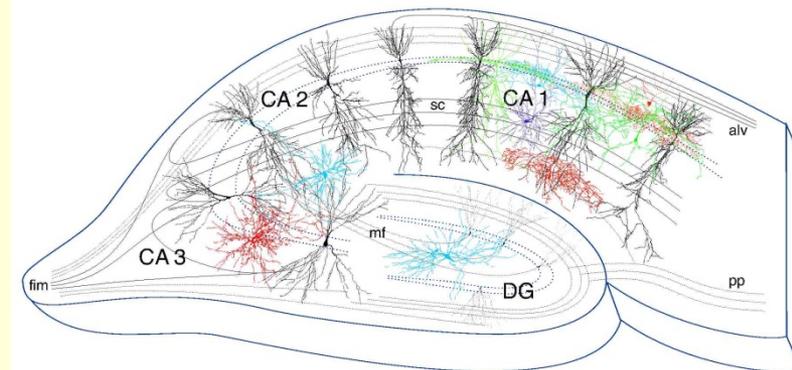
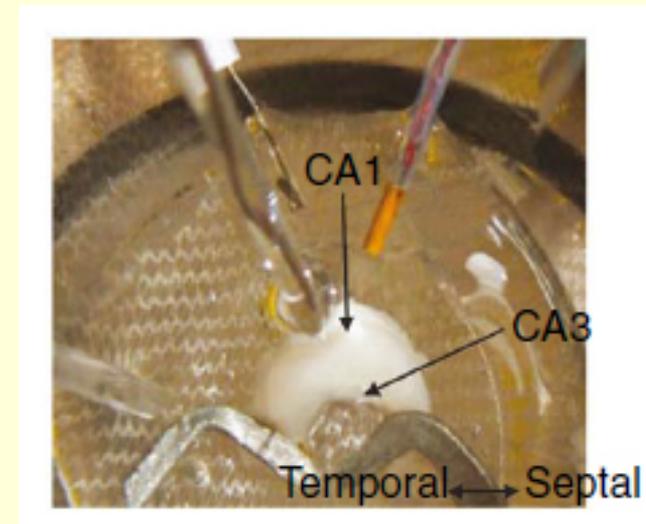
L'hippocampe entier révèle ses secrets

<http://www.blog-lecerveau.org/blog/2011/01/24/lhippocampe-entier-revele-ses-secrets/>

Il arrive parfois que des découvertes scientifiques importantes ne soient pas tant le fruit d'une expérience particulière, mais du long travail préalable pour mettre au point le protocole expérimental.

C'est le cas d'une étude de **Sylvain Williams** publiée en novembre **2009** dans *Nature Neuroscience*. Pendant des années, Williams et ses collaborateurs ont raffiné une technique permettant d'enregistrer l'activité neuronale dans un **hippocampe entier** de rat conservé in vitro.

La technique classique où l'on enregistre l'activité des neurones dans une **mince tranche** d'hippocampe est plus facile mais elle détruit inévitablement énormément de circuits internes à l'hippocampe comme les axones qui voyagent perpendiculairement à la tranche.



« Self-generated theta oscillations in the hippocampus »

L'hippocampe entier révèle ses secrets

<http://www.blog-lecerveau.org/blog/2011/01/24/lhippocampe-entier-revele-ses-secrets/>

Par étonnant que dès les premiers enregistrements dans l'hippocampe entier, l'équipe de Williams a brisé un dogme vieux de plusieurs décennies :

le **rythme Thêta**, rythme majeur de décharge des neurones de l'hippocampe, **ne provient pas nécessairement d'une région extérieure (le septum)** comme on l'avait toujours cru, **mais peut provenir de l'hippocampe lui-même !**

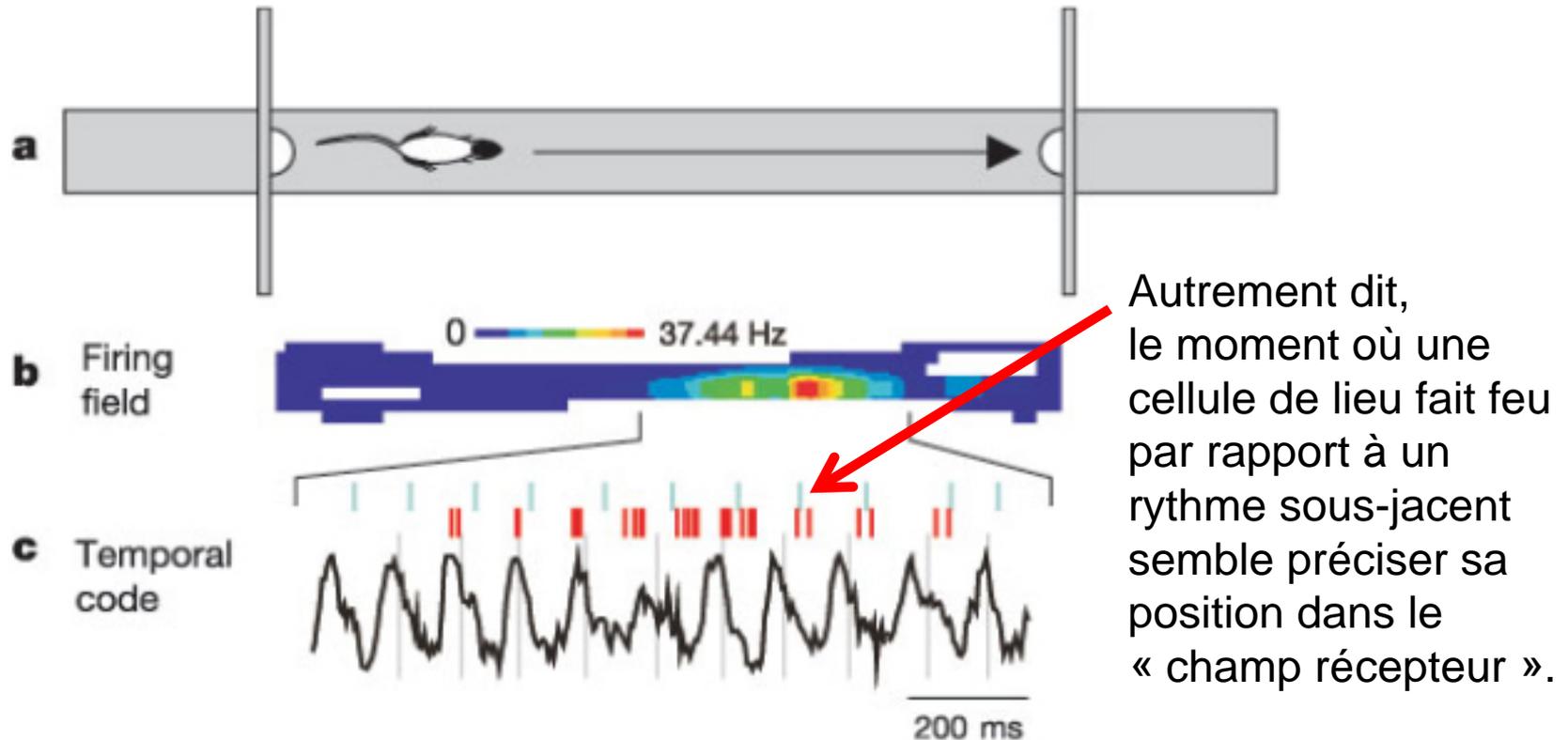
Quand on sait l'importance primordiale des rythmes Thêta pour l'apprentissage et la mémoire, savoir que ce rythme peut émerger de manière **endogène** dans l'hippocampe, et même spécifiquement dans **sa sous-région CA1** comme l'étude a pu le montrer, soulève d'intéressantes questions pour l'avenir.

Par exemple, celle du type d'interneurones de la région CA1 impliqués dans la génération des rythmes.

Or on a maintenant aussi des données sur comment les circuits du cerveau, et en particulier de l'hippocampe, **peuvent utiliser un tel rythme thêta endogène en « background »** pour des computations, par exemple reliées à l'orientation dans l'espace.

Les oscillations endogènes peuvent donc servir de repère pour des computations complexes...

“the time of spiking with respect to the theta cycle served as the finer-grain representation of location.”



Autrement dit, le moment où une cellule de lieu fait feu par rapport à un rythme sous-jacent semble préciser sa position dans le « champ récepteur ».

Figure 4. Illustration of theta precession. As rat runs along the maze, it crosses the place field of a place cell (shown in the middle). The place cell spikes, shown in red at the bottom, precess against the underlying theta oscillation, firing first just after the peak and moving progressively earlier on subsequent theta cycles. From Huxter, Burgess, and O'Keefe (2003).

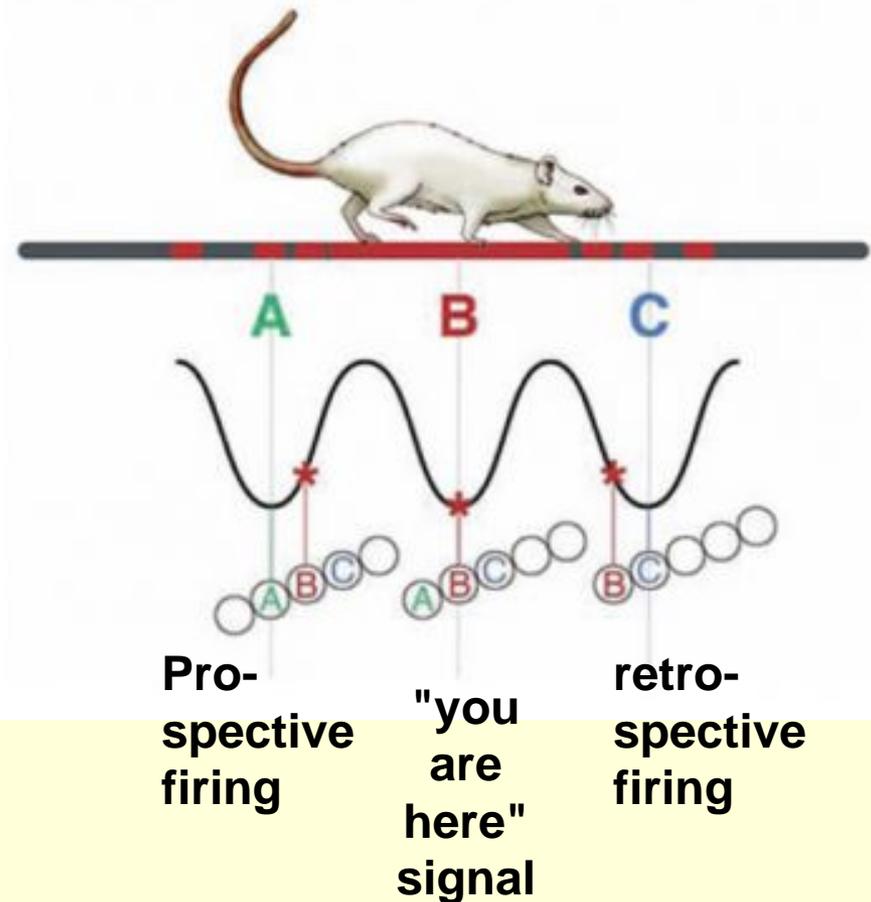
Place cell B fires at different times relative to the background theta wave as the rat moves from locations A thru C.

[The differences between the three] is marked not by any difference in the neuron's activity itself, but rather by its relationship to the background theta-band (~6-10 Hz) oscillation of the whole Hippocampus.

In other words, what that cell's activity *means* -- what it is actually signaling -- depends on how that activity relates to the ongoing background oscillations.

[Buckner, R.L. (2010). The role of the Hippocampus in prediction and imagination. *Annual Review of Psychology*, 61:27-48.]

<https://www.psychologytoday.com/blog/after-phrenology/201102/the-dynamic-brain>



2)

Astrocytes contribute to gamma oscillations and recognition memory

Hosuk Sean Lee et al.

Contributed by Stephen F. Heinemann, June 15, 2014

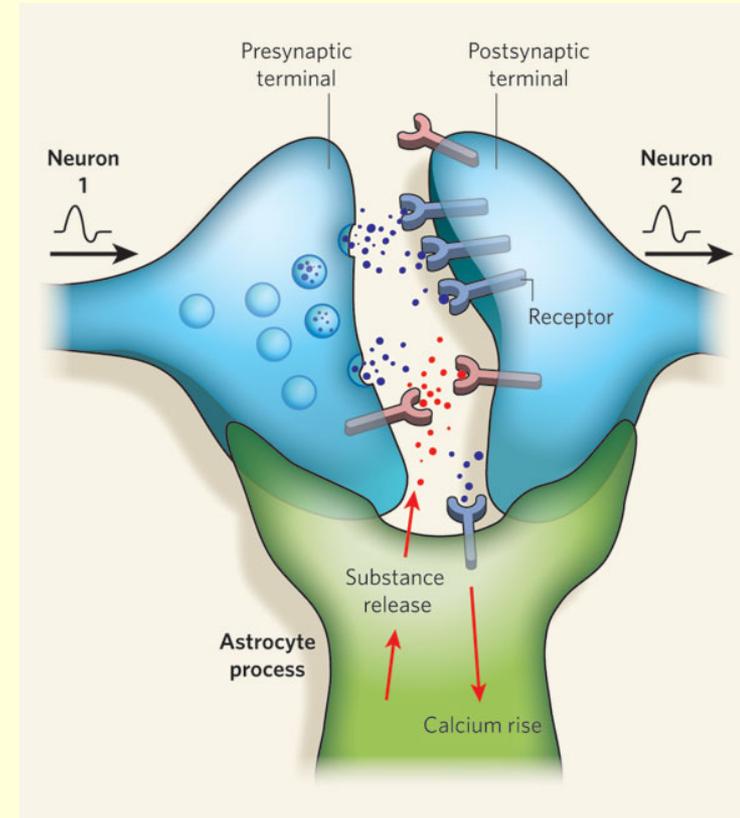
(sent for review March 10, **2014**)

<http://www.pnas.org/content/early/2014/07/23/1410893111.short>

Ont réussi à créer une souris transgénique où **la libération de glutamate par les astrocytes peut être bloquée** de manière réversible.

Si elle est bloquée, il y a **arrêt des oscillations gamma** dans l'hippocampe (in vitro et in vivo)

ET l'animal **ne peut plus reconnaître un nouvel objet.**



2)

Astrocytes contribute to gamma oscillations and recognition memory

Hosuk Sean Lee et al.

Contributed by Stephen F. Heinemann, June 15, 2014

(sent for review March 10, **2014**)

<http://www.pnas.org/content/early/2014/07/23/1410893111.short>

Evan Thompson :

« It's not all about the neurons: **astrocytes** (a kind of glial cell) are crucial for the gamma oscillations necessary for recognition memory.

This study is also one of the first to show a causal relationship between gamma oscillations and cognition, not just a correlational one. »

3)

Taking Control of a Rat's Sense of Familiarity and Novelty

Neuroscience News, September 30, **2015**

<http://neurosciencenews.com/optogenetics-novelty-familiarity-rat-2779/>

Bidirectional Modulation of Recognition Memory

Jonathan W. Ho et al.

The Journal of Neuroscience, 30 September **2015**, 35(39): 13323-13335

<http://www.jneurosci.org/content/35/39/13323>

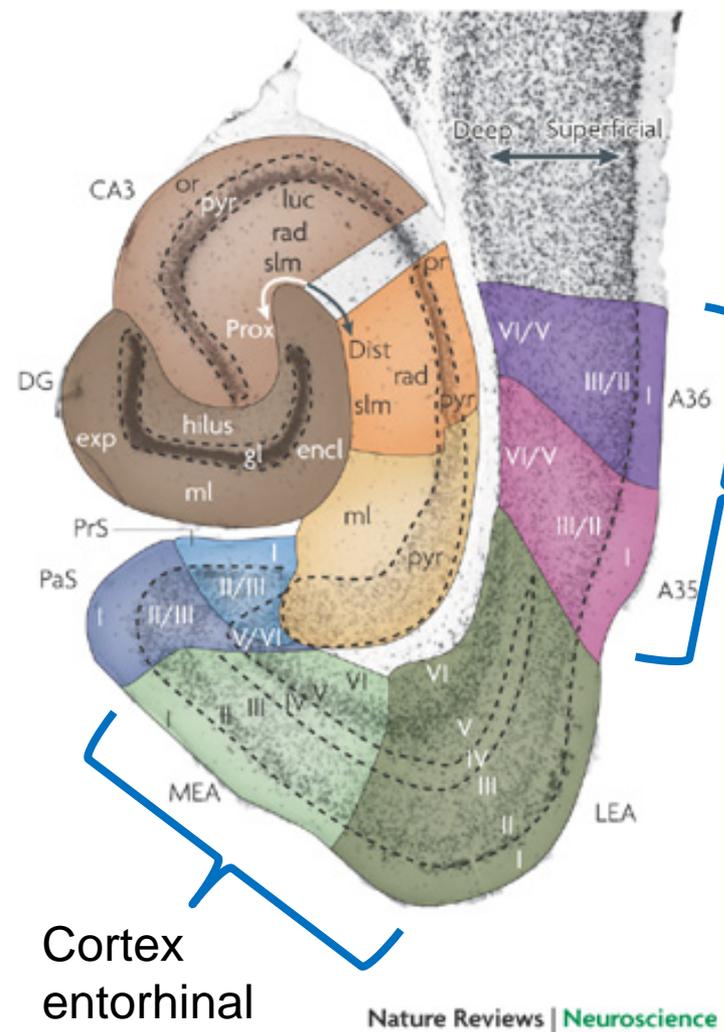


FIGURE 1 | Representations of the hippocampal formation and the parahippocampal region in the rat brain.

http://www.nature.com/nrn/journal/v10/n4/fig_tab/nrn2614_F1.html

Le cortex périrhinal joue un rôle bien établi dans la reconnaissance d'objets basée sur leur familiarité.

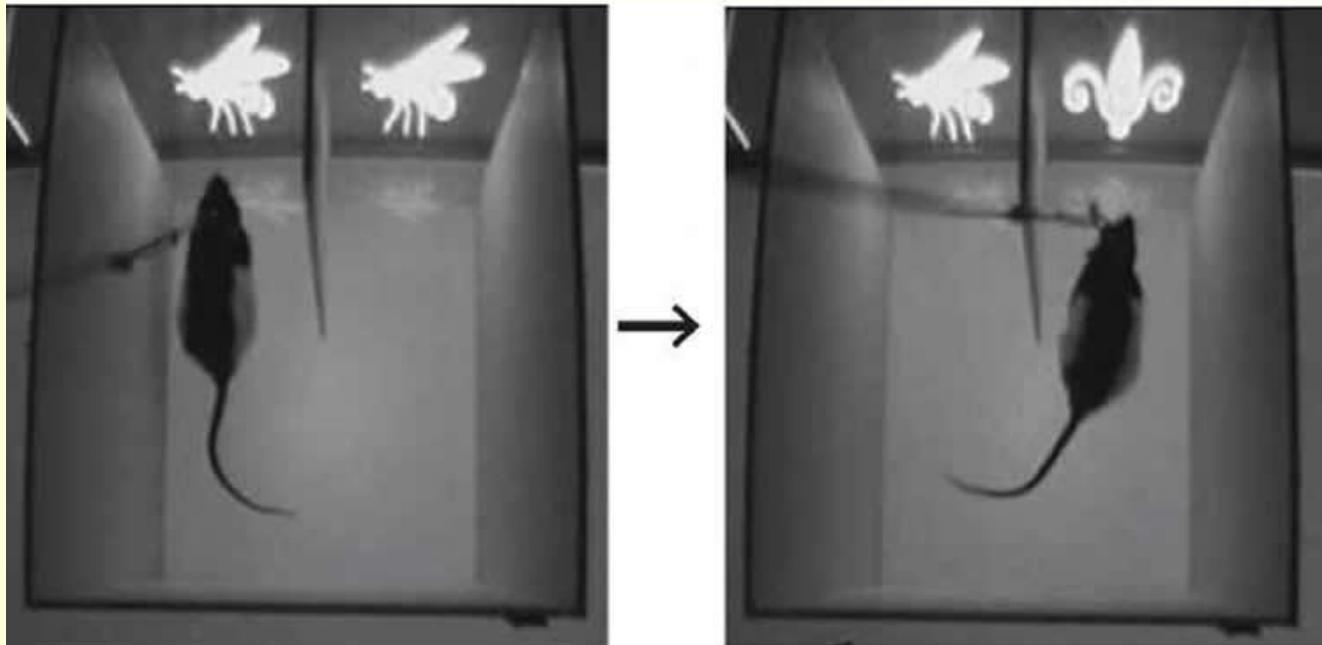
Dans le cerveau normal, les neurones du cortex périrhinal répondent à la nouveauté en augmentant leur taux de décharge et à la familiarité en le diminuant.

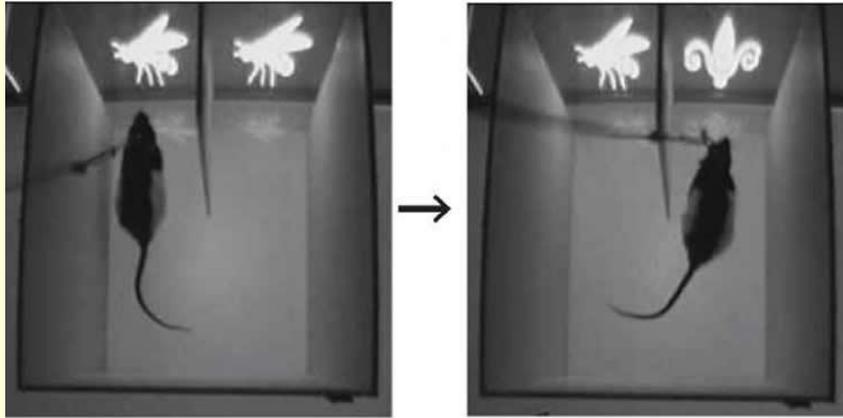
Les animaux ou les humains ayant subi des dommages au cortex périrhinal sont incapables de distinguer des objets familiers de nouveaux objets lors d'une tâche de mémorisation.

En utilisant la technique de **l'optogénétique** lors d'une tâche d'exploration spontanée d'un objet, on a pu altérer la performance de reconnaissance des objets par les rats.

Normalement, les rats explorent plus longtemps les nouvelles images que celles qui leur sont familières.

Cette étude a démontré qu'on pouvait modifier ce comportement en stimulant avec de la lumière (grâce à l'optogénétique) les neurones du **cortex périrhinal** à différentes fréquences pendant que les rats regardaient des images familières ou nouvelles.





Pendant que les rats regardaient une image :

- **des stimulations à 30-40 Hz** leur faisaient considérer une image familière comme si c'était une nouvelle image en augmentant le temps passé à la regarder; (et ces stimulations à 30-40 Hz n'augmentaient pas leur temps d'exploration d'une nouvelle image)
- **des stimulations à 10-15 Hz** leur faisaient considérer une image nouvelle comme si c'était une image familière en diminuant le temps passé à la regarder; (et ces stimulations à 10-15 Hz n'affectaient pas leur temps d'exploration d'une image familière)

Ces différentes fréquences de stimulation du cortex périrhinal pouvaient donc altérer la mémoire de la reconnaissance visuelle des objets de façon **bidirectionnelle**.

Quelques mots sur le sommeil, pour introduire le REM dont il sera question dans l'article de Sylvain Williams...

ÉVEIL



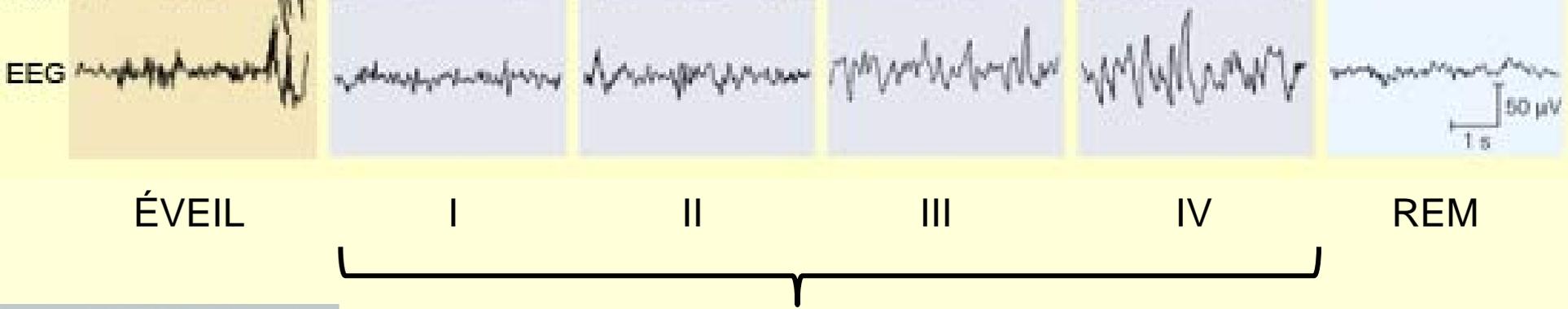
On passe environ le tiers de notre vie à dormir et à rêver !

SOMMEIL PROFOND



RÊVE





SOMMEIL PROFOND



RÊVE



- **Le tracé de l'EEG** est semblable pour l'éveil et le sommeil paradoxal avec sa faible amplitude et sa fréquence élevée.

C'est le contraire pour le sommeil lent qui montre plutôt une grande amplitude et un rythme lent.



ÉVEIL

I

II

III

IV

REM



SOMMEIL PROFOND



RÊVE



- Durant l'éveil, **les sensations** sont vives et proviennent de l'environnement extérieur.

- Quant au sommeil lent, les sensations sont absentes ou très atténuées.

- Elles sont également vives durant les rêves du sommeil paradoxal, mais générées intérieurement cette fois-ci.



ÉVEIL

I

II

III

IV

REM



SOMMEIL PROFOND



RÊVE



- Quand on est éveillé, l'**activité motrice** est **volontaire** et pratiquement continue.

Durant le sommeil lent, elle est occasionnelle et involontaire.

Et lors du sommeil paradoxal, elle est inexistante (sauf pour les mouvements oculaires rapides). En réalité, les mouvements sont commandés par le cerveau mais sont bloqués et non réalisés, d'où une atonie musculaire généralisée.



ÉVEIL

I

II

III

IV

REM



La pensée est plutôt logique et progressive chez l'individu éveillé.

SOMMEIL PROFOND

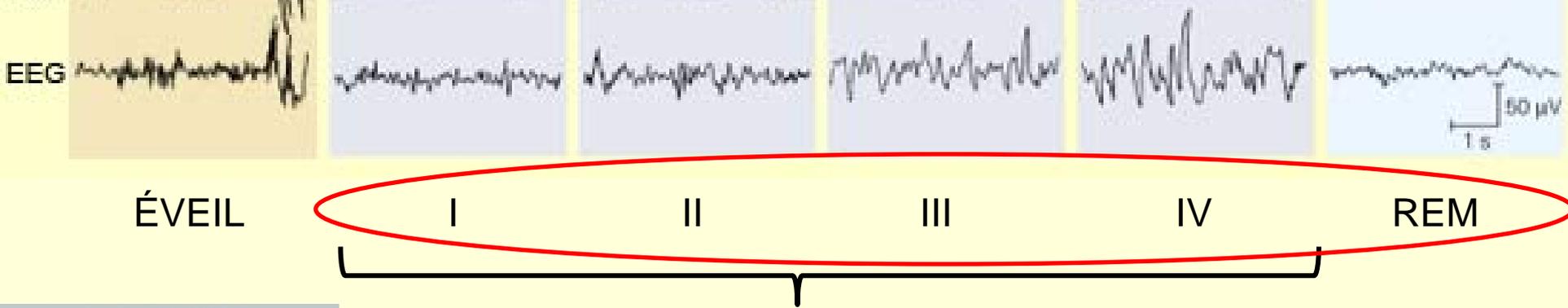


La pensée devient répétitive avec l'apparition du sommeil lent.

RÊVE



Elle est carrément illogique et étrange durant les rêves.



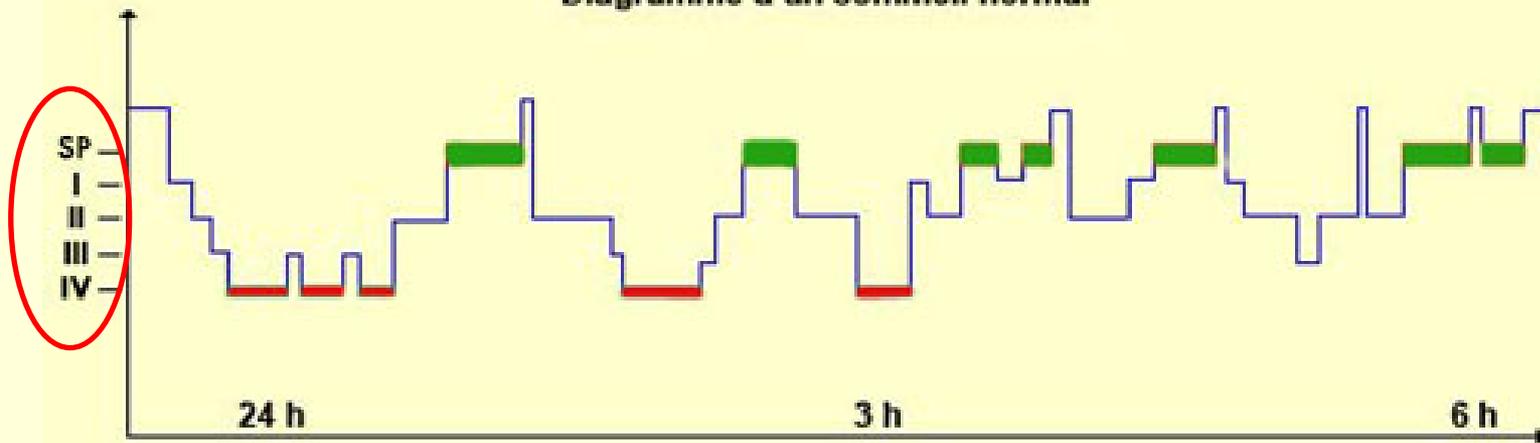
SOMMEIL PROFOND



RÊVE



Diagramme d'un sommeil normal



Sommeil lent : I à IV ———

Sommeil paradoxal : V ■■■■

Sommeil profond : IV ———