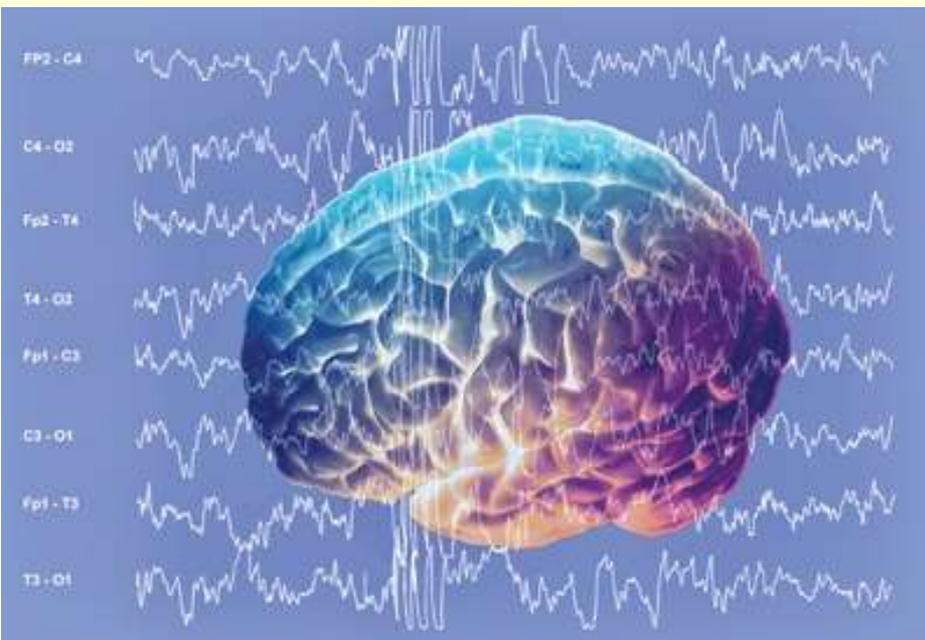


# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

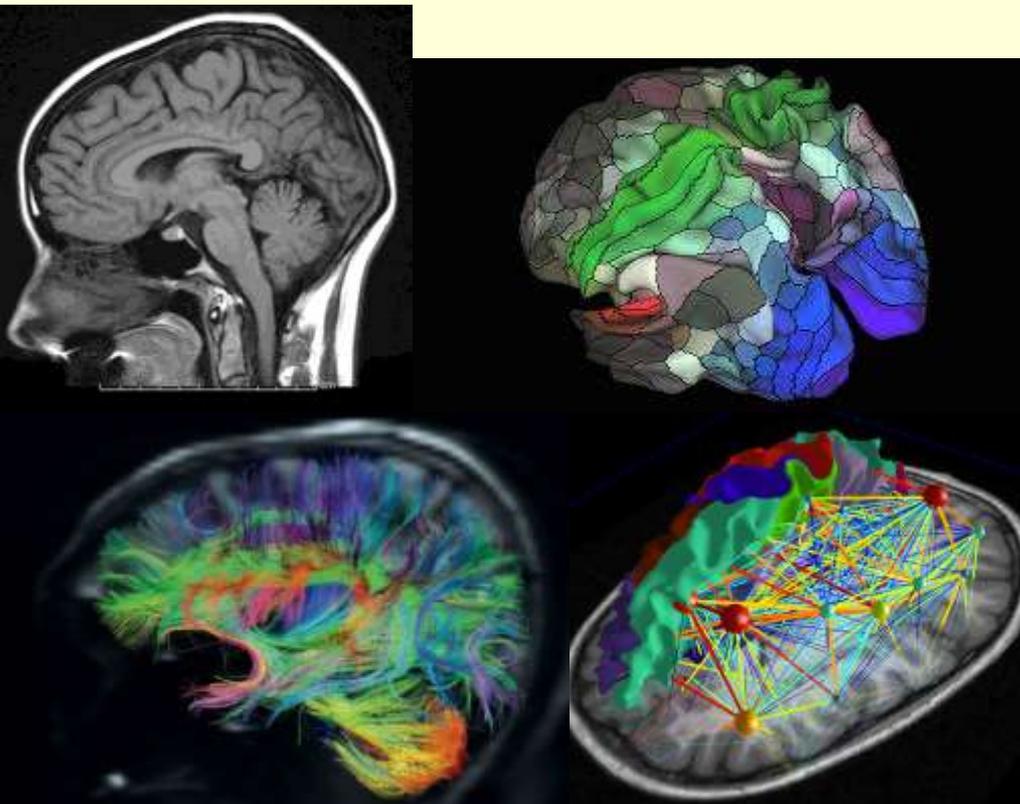


## B- Éveil, sommeil et rêve



Au dernier cours, on a vu...

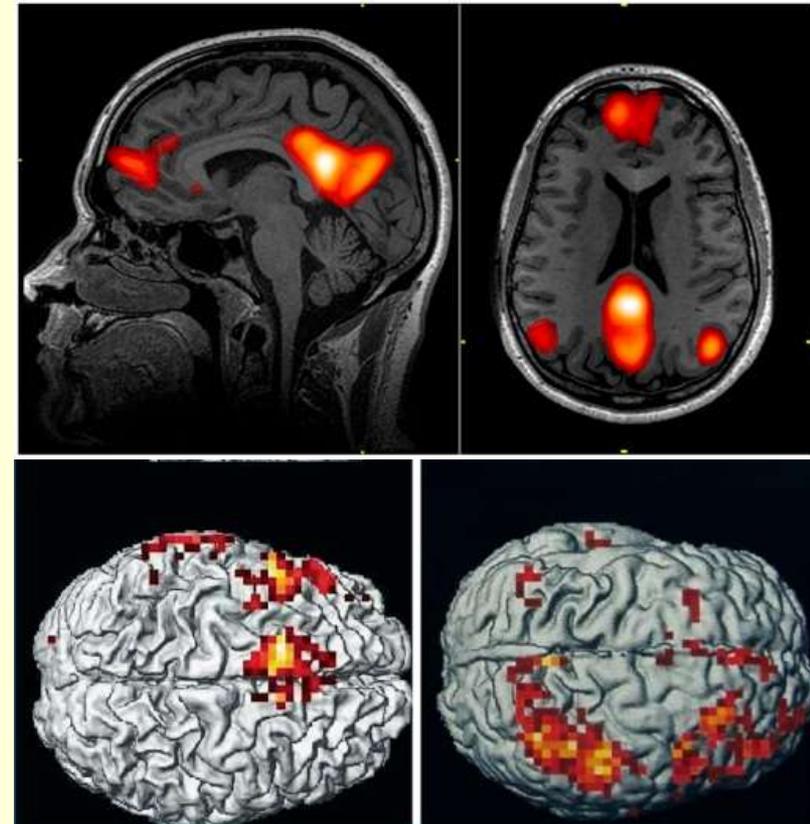
La cartographie **anatomique**  
du cortex d'hier à aujourd'hui...



...et l'imagerie cérébrale **fonctionnelle**.

**...mais pas en temps réel !**

(mauvaise résolution temporelle de l'IRMf)

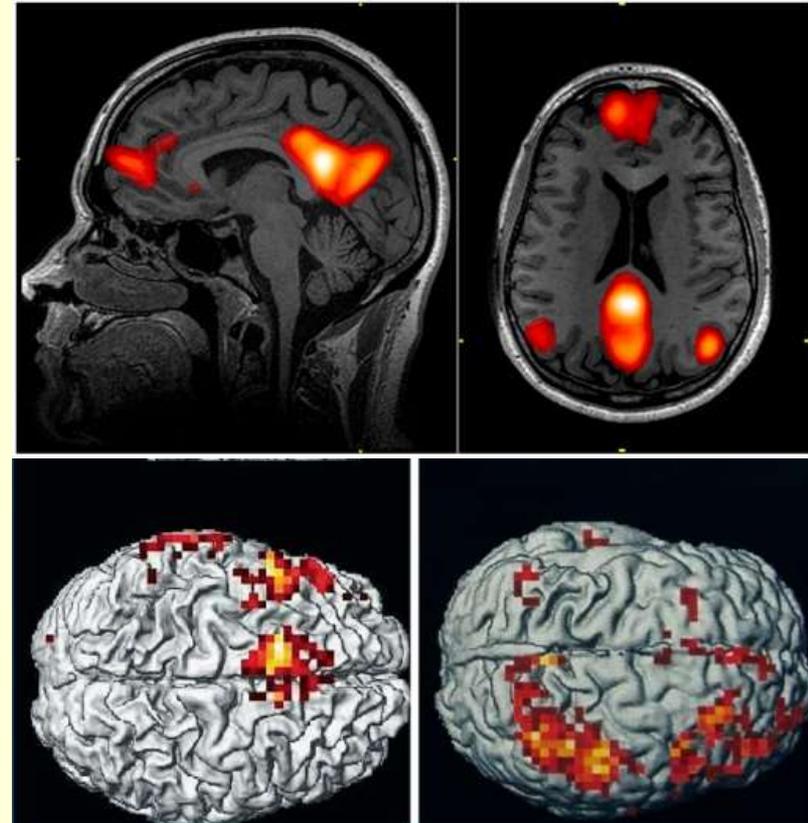


...et l'imagerie cérébrale **fonctionnelle**.

Or pour les comprendre véritablement nos fonctions cognitives, on doit connaître **l'activité en temps réel** de ces neurones **distribués dans nos multiples structures cérébrales**.

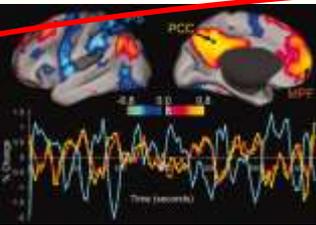
On va donc aborder maintenant le caractère **endogène, dynamique et rythmique** de l'activité cérébrale.

**...mais pas en temps réel !**  
(mauvaise résolution temporelle de l'IRMf)

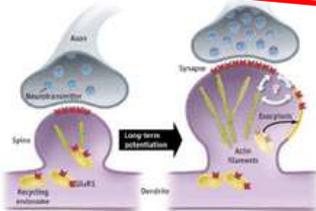
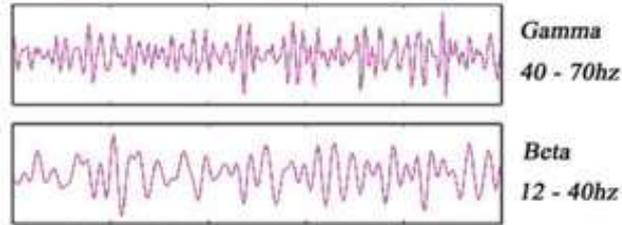


# Processus dynamiques

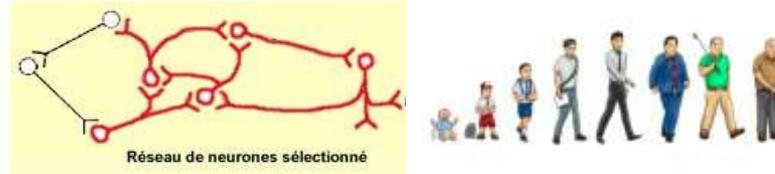
à différentes échelles **temporelles** :



$10^{-3} s$



$10^{11} s$



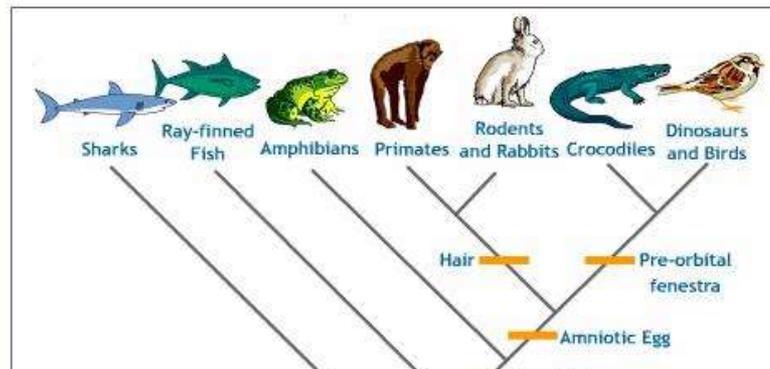
$10^3 s$



$10^6 s$



$10^{15} s$



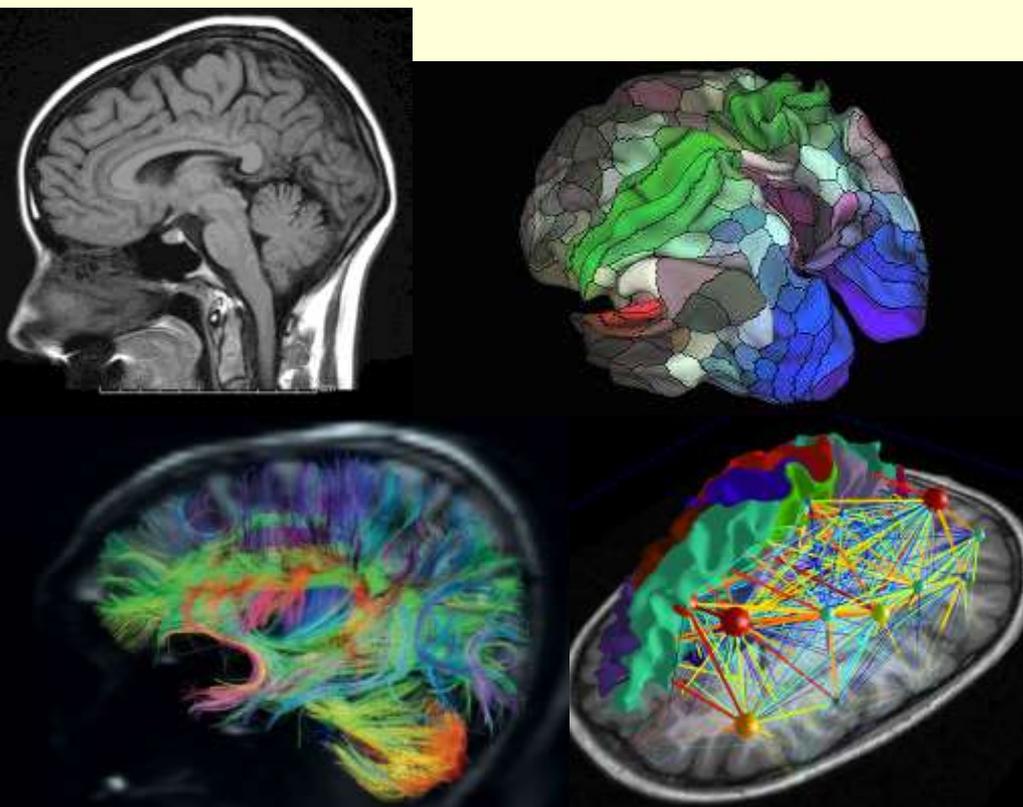
**Perception et action** devant des situations en temps réel grâce à des coalitions neuronales synchronisées temporairement

**L'apprentissage** durant toute la vie par la plasticité des réseaux de neurones

**Développement** du système nerveux (incluant des mécanismes épigénétiques)

**Évolution** biologique qui façonne les plans généraux du système nerveux

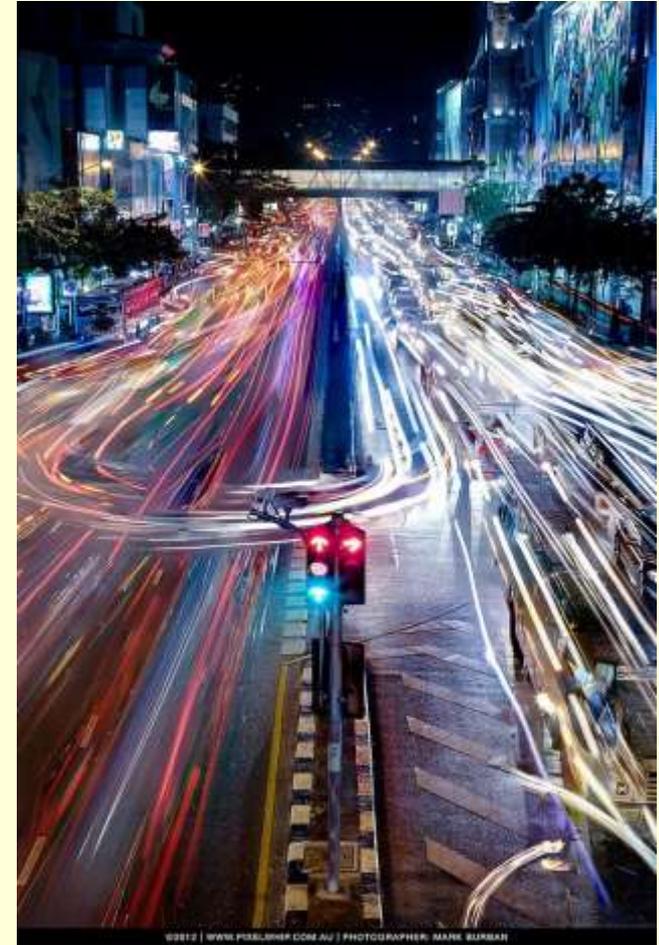
Repartons de ce qu'on a exploré la semaine dernière :



Une cartographie ou une photo des routes nous indique où les routes passent, donc les chemins **possibles**.

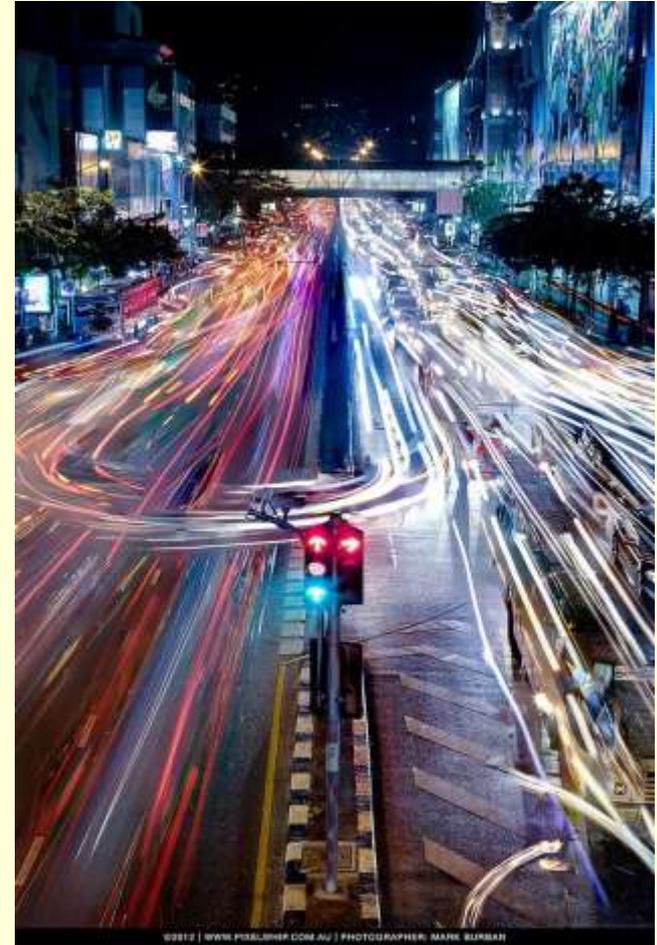
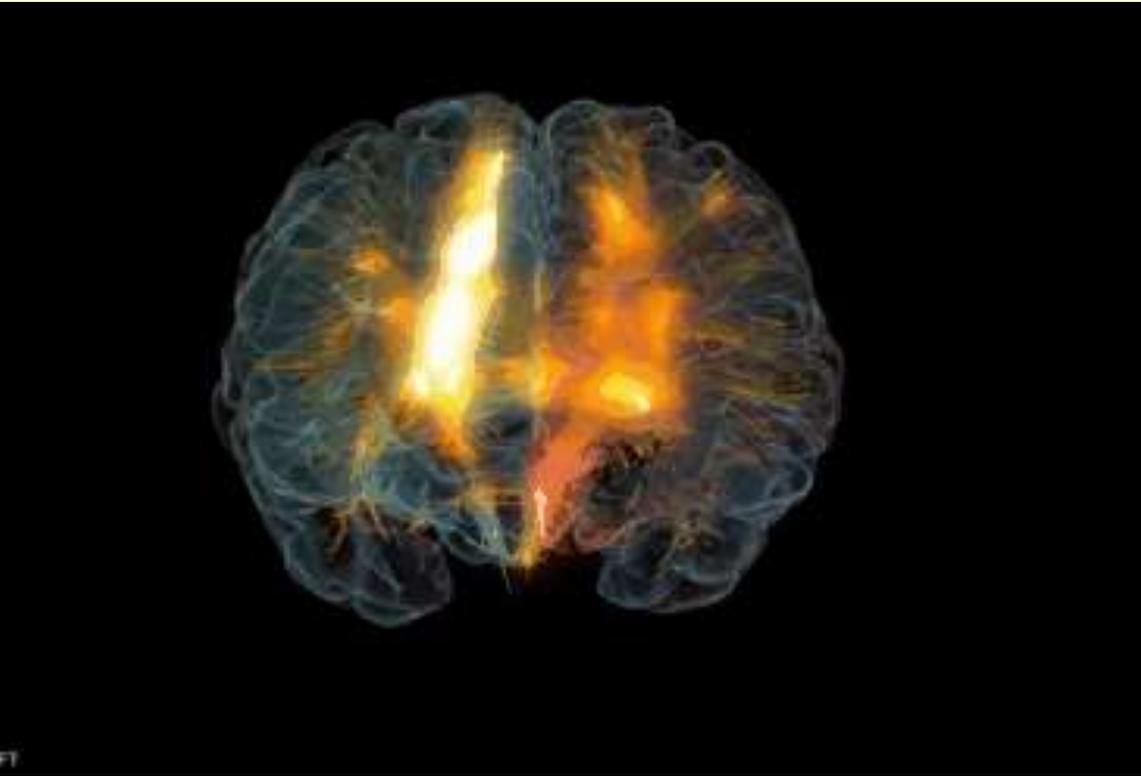


Mais elle ne nous indique pas...



...l'**intense** trafic du matin et du soir versus le **calme** du milieu de journée, la **direction** prédominante du trafic à ces différents moments, ses **cycles** plus lents comme la tranquillité des vacances d'été et de Noël versus la plus grande activité le reste de l'année, etc.

Et ces rythmes ne sont pas les mêmes en banlieue qu'au centre-ville.



Et ce sera la même chose pour le cerveau qui possède **toutes sortes de rythmes à différentes échelles de temps** et selon les régions observées.

# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

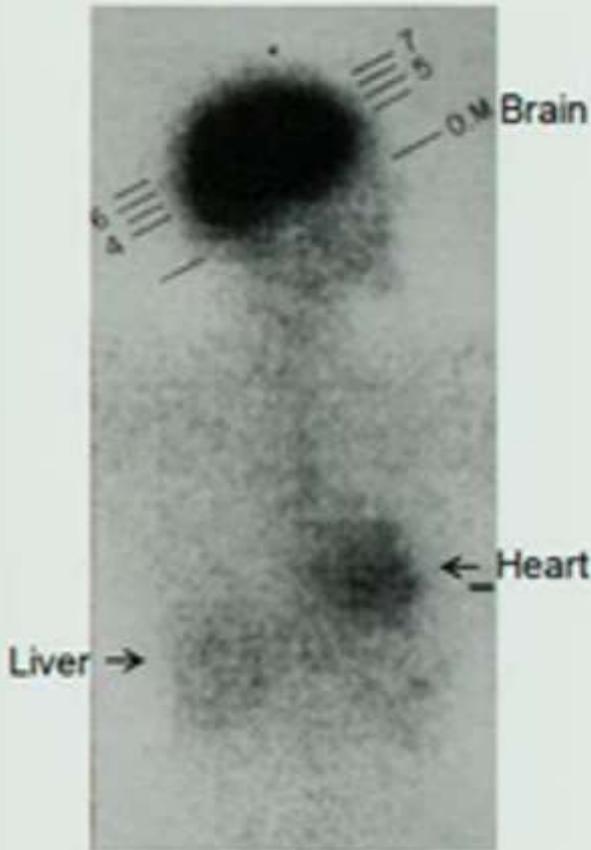
Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

Électroencéphalogramme;

## B- Éveil, sommeil et rêve



## Resting Metabolism



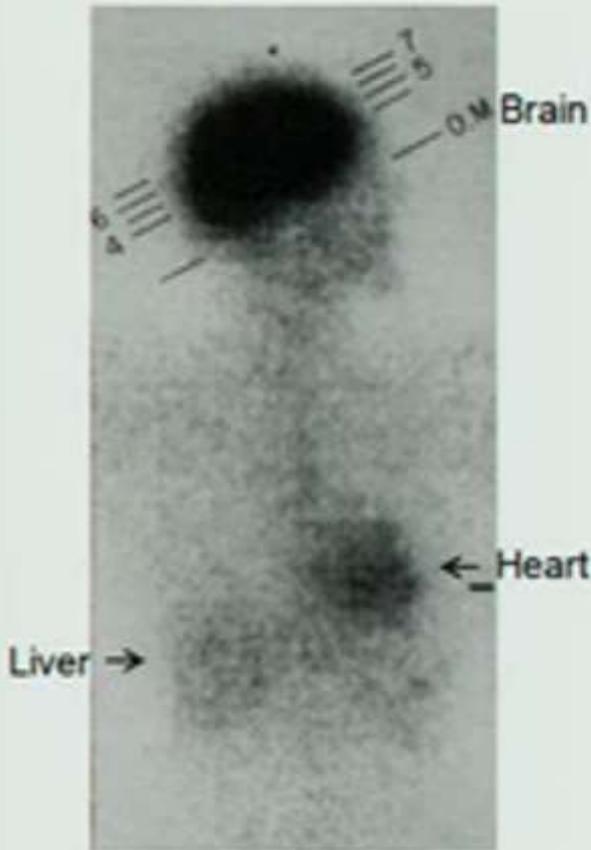
Alavi & Reivich (2002)

Le cerveau ne représente environ que 2 % du poids du corps humain.

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

Pourquoi ?

## Resting Metabolism

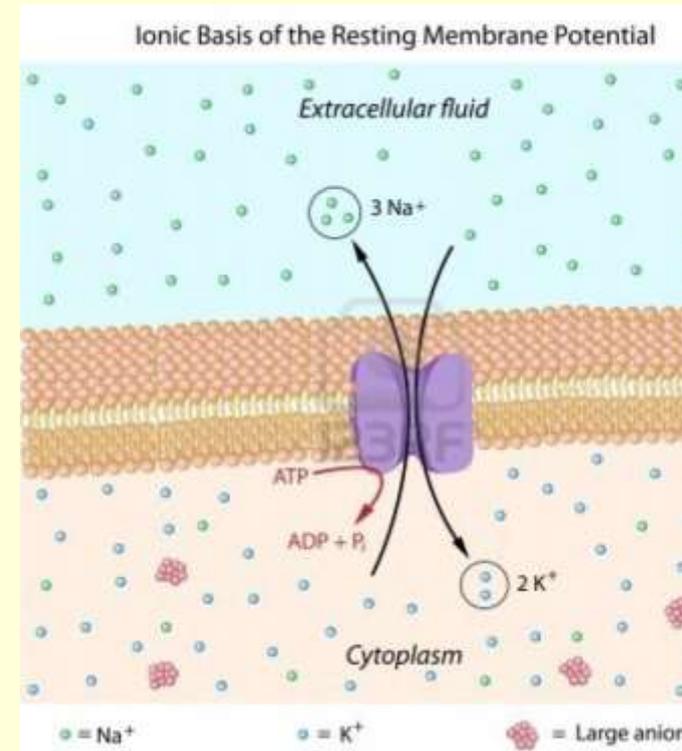


Alavi & Reivich (2002)

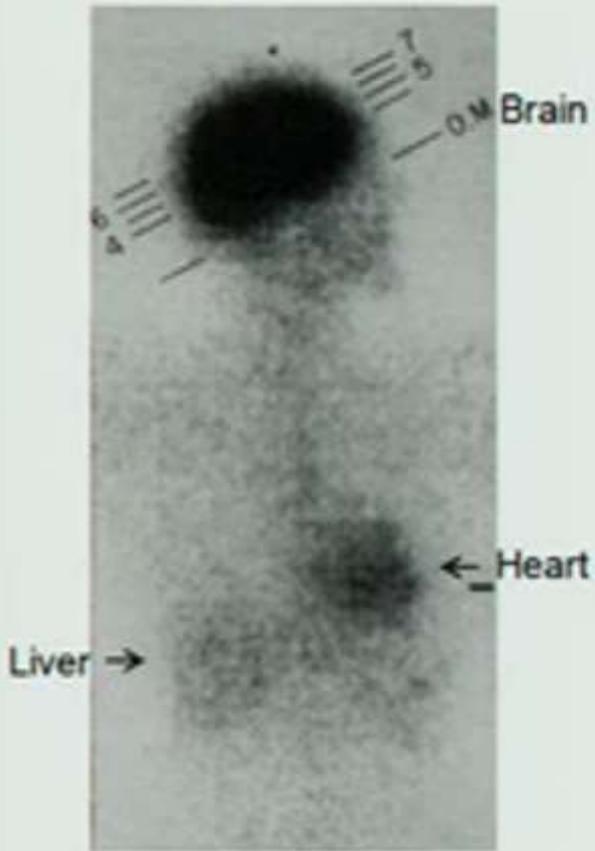
Dans le cerveau, le pourcentage du “budget” énergétique cellulaire attribué à la pompe sodium / potassium avoisine les **50%** !

L'activité spontanée nécessite de **recréer constamment les gradients ioniques** avec la « pompe » sodium / potassium qui a **besoin d'énergie** pour fonctionner.

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

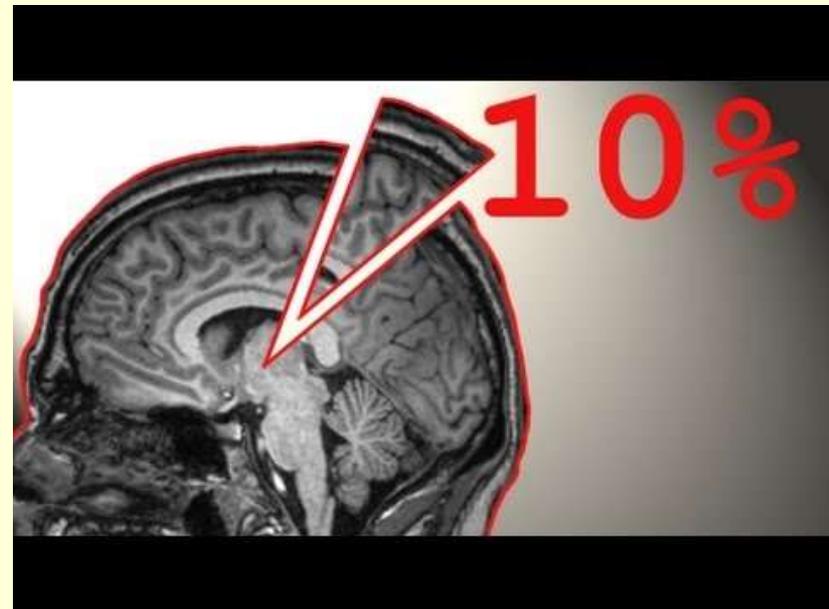


# Resting Metabolism

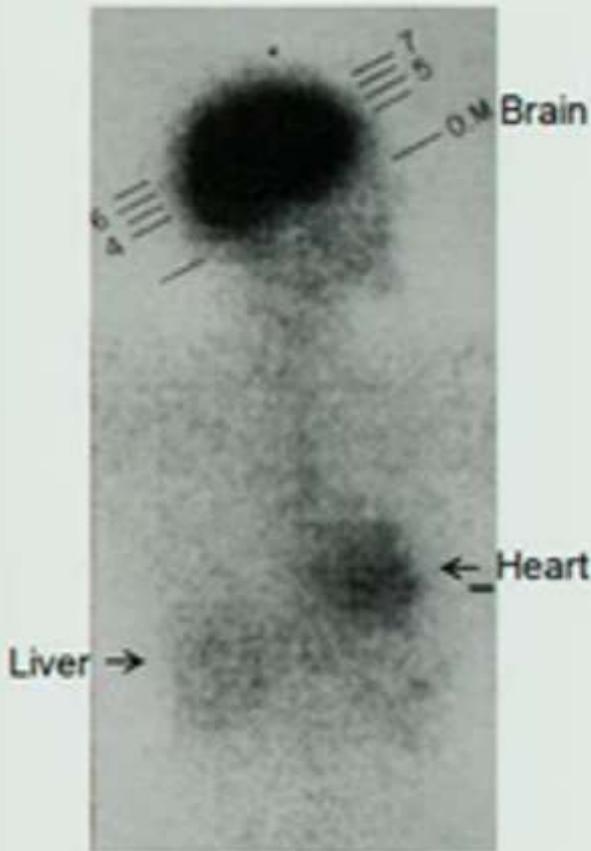


Alavi & Reivich (2002)

?



## Resting Metabolism



Alavi & Reivich (2002)

Comme le cerveau mobilise en permanence environ 20 % du sang et de l'oxygène de notre organisme,

si seulement 10% de notre cerveau n'était utilisé,

en montant à 50% d'utilisation,

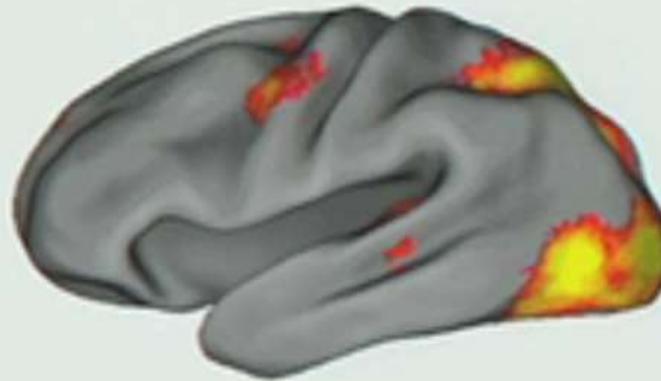
il prendrait déjà 100% de l'énergie consommée...

**Oups !**

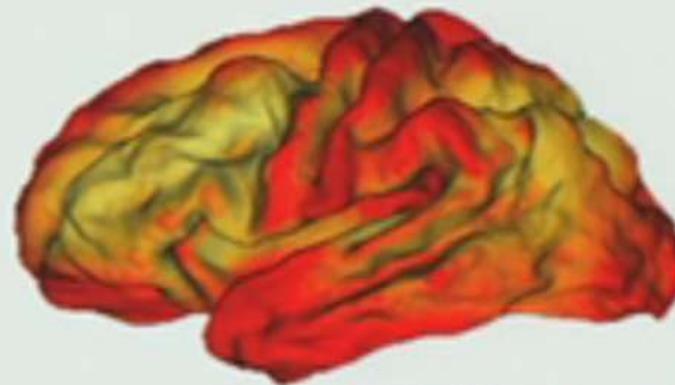


# An Historical View

**Reflexive**  
(Sir Charles Sherrington)



**Intrinsic**  
(T. Graham Brown)

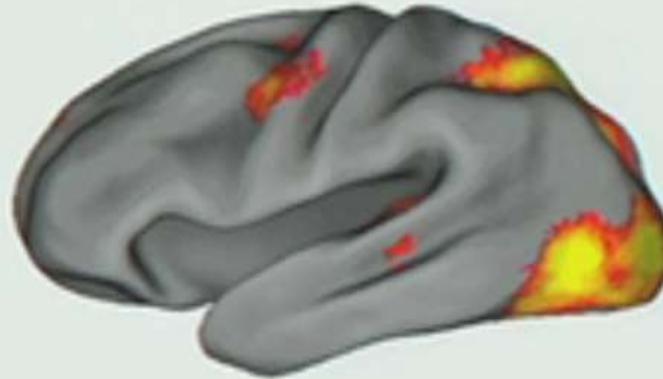


Boutade  
mnémotechnique:

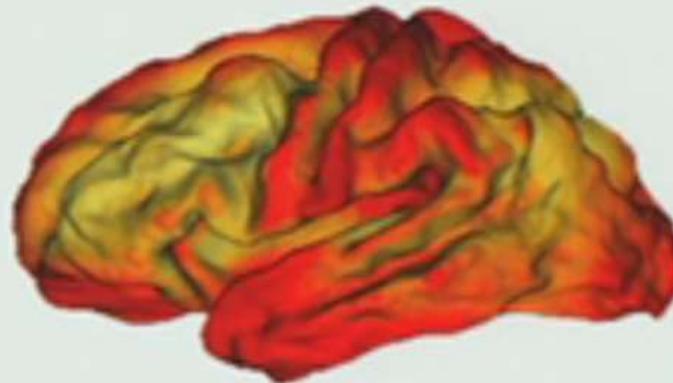
**« Il pleut tout  
le temps  
dans notre  
cerveau ! »**

# An Historical View

**Reflexive**  
(Sir Charles Sherrington)



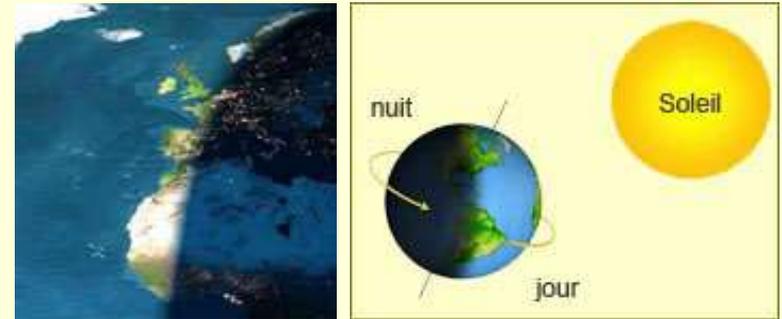
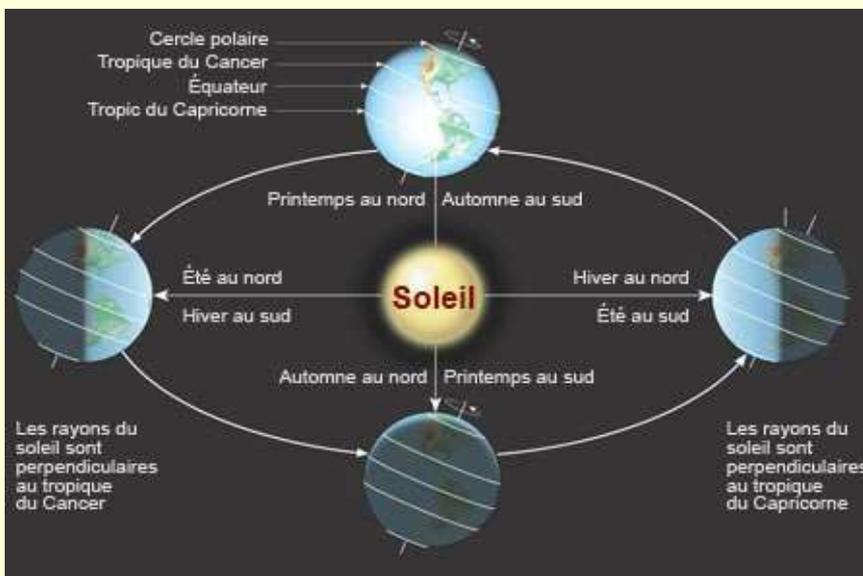
**Intrinsic**  
(T. Graham Brown)



**Cette activité endogène a tendance à être cyclique.**

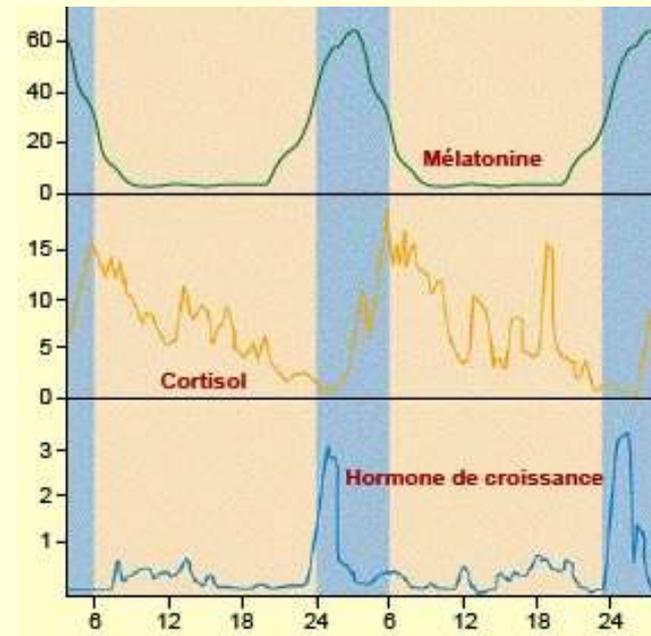
Boutade mnémotechnique:

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



On connaît beaucoup de phénomènes cycliques dans la nature...

...et dans le corps humain.



The Nobel Prize in Physiology or Medicine 2017.  
**Discoveries of Molecular Mechanisms Controlling the Circadian Rhythm**

[https://www.nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/laureates/2017/advanced-medicineprize2017.pdf](https://www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/2017/advanced-medicineprize2017.pdf)

« Qui veut voyager loin ménage sa monture »

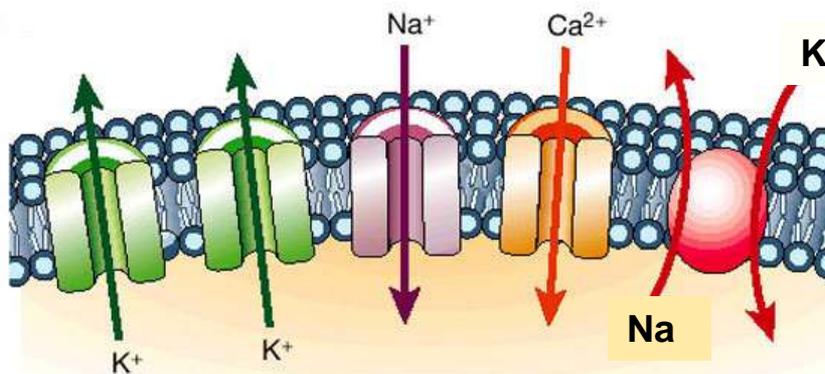
7 octobre 2017 Par Jean Claude Ameisen

<https://www.franceinter.fr/emissions/sur-les-epaules-de-darwin/sur-les-epaules-de-darwin-07-octobre-2017>

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**.

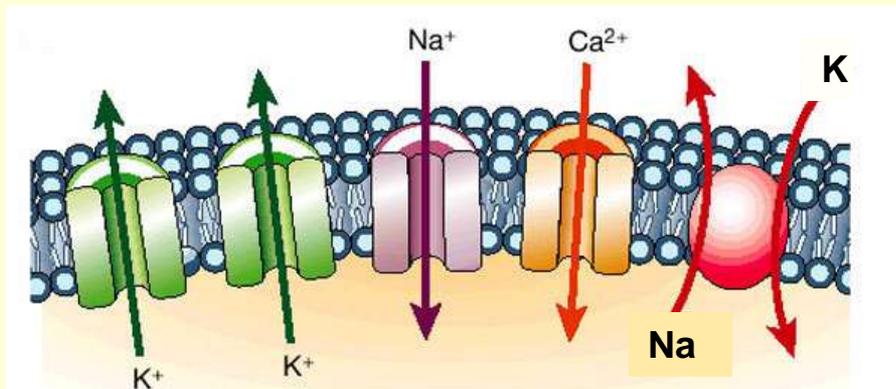
Et notre cerveau regorge de forces qui s'opposent, à commencer par les **canaux ioniques** qui **dépolarisent** ou **hyperpolarisent** les neurones.



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

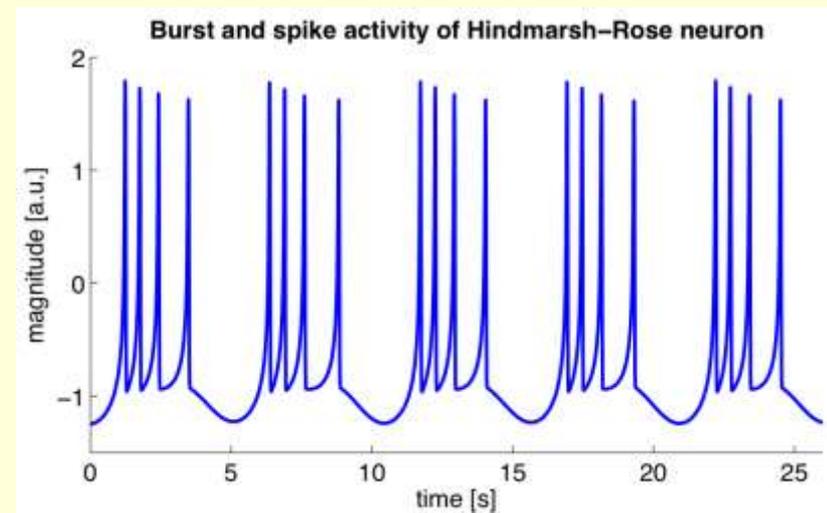
Il suffit que **deux forces s'opposent** pour que le calme plat soit rapidement **remplacé par un rythme**.

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.

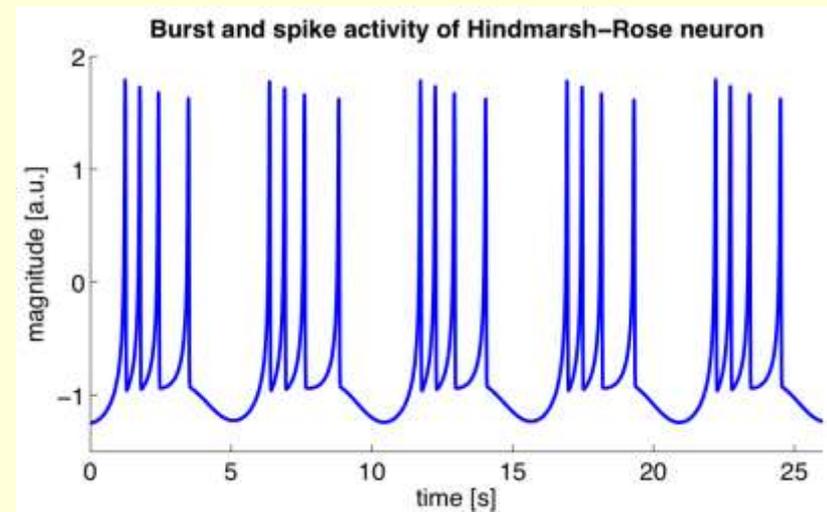
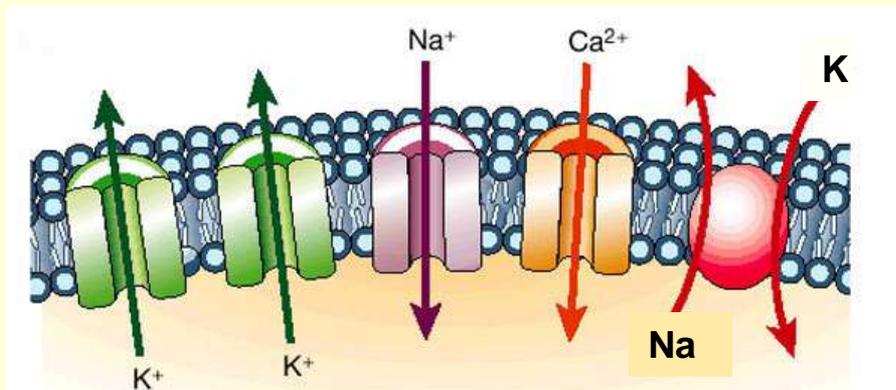


“nature went to a lot of trouble bringing together these channels at the right densities and location just to serve one purpose: **oscillation.**”

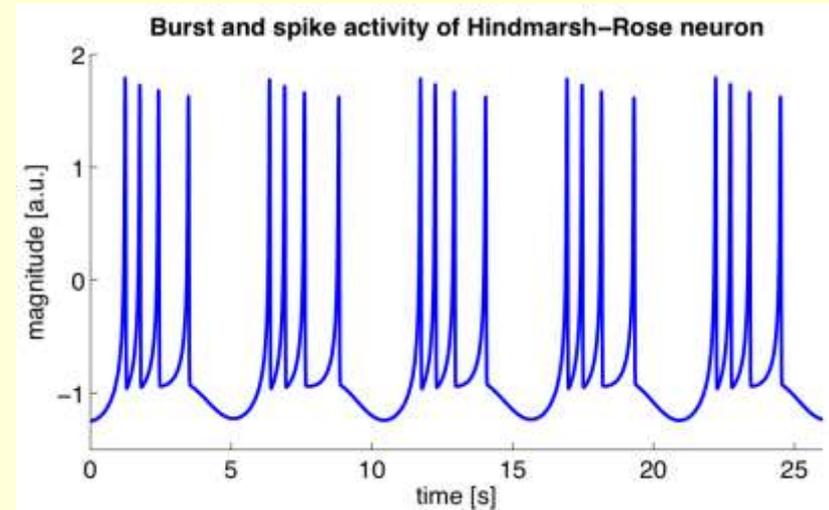
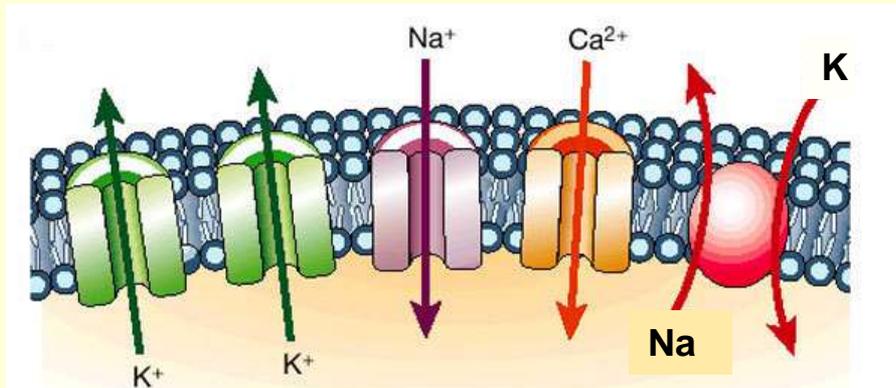
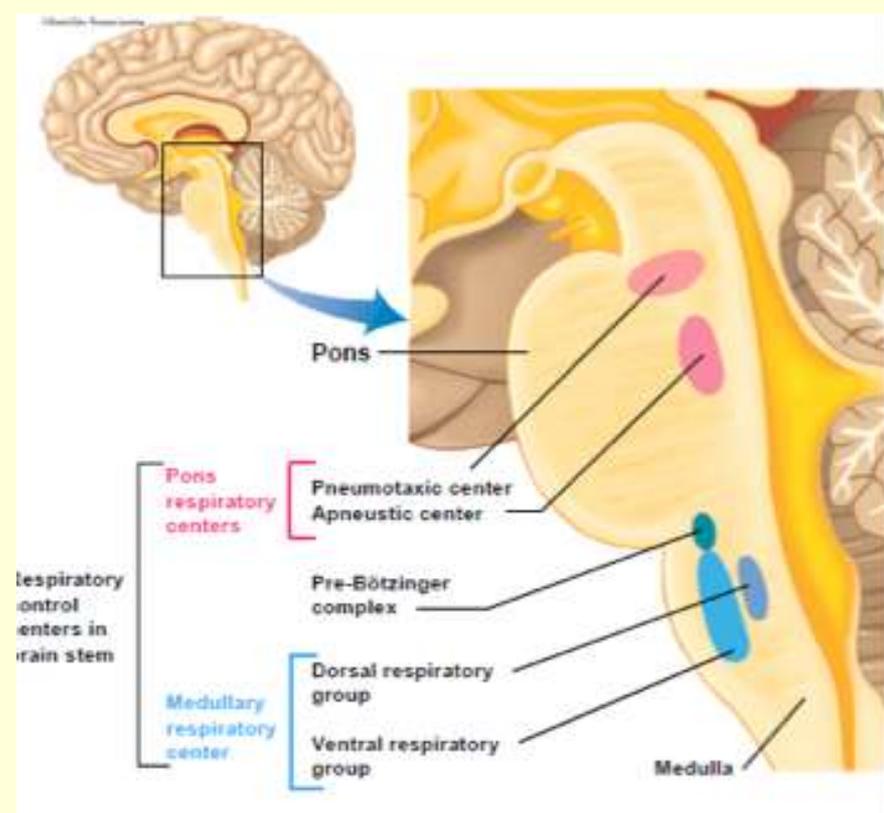
- Buzsáki 2006

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

- William Bechtel (2013)



Exemple :  
**les centres respiratoires**  
du tronc cérébral

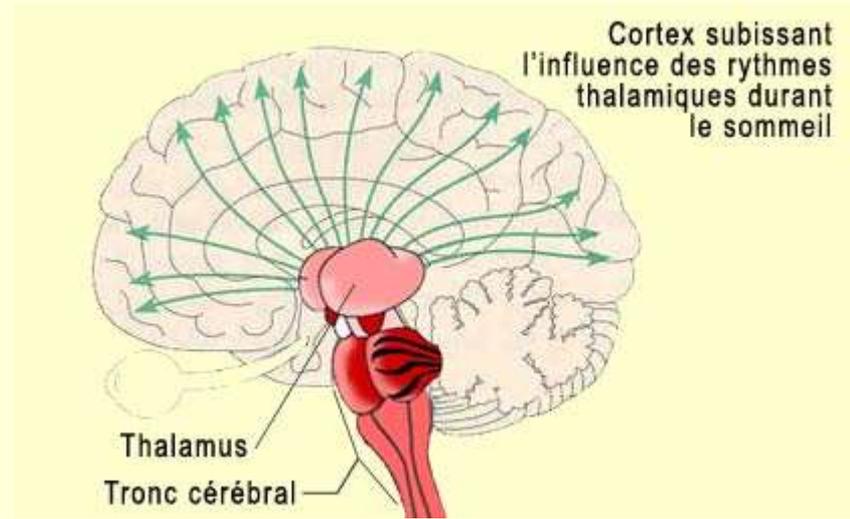


Donc première façon de générer des rythmes :

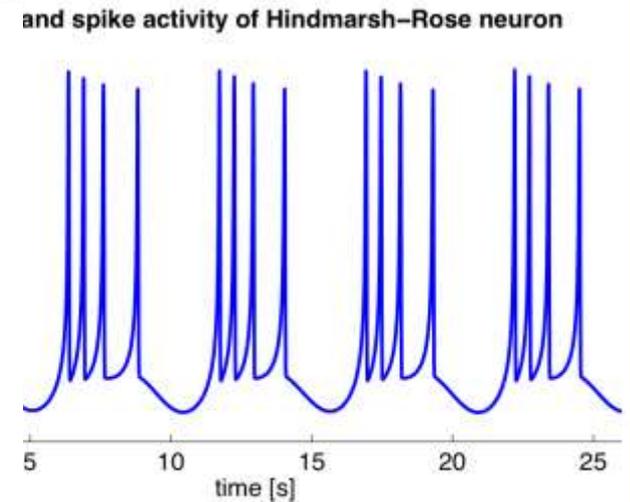
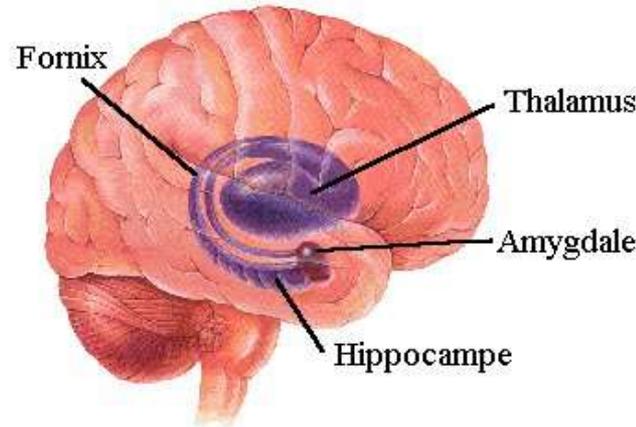
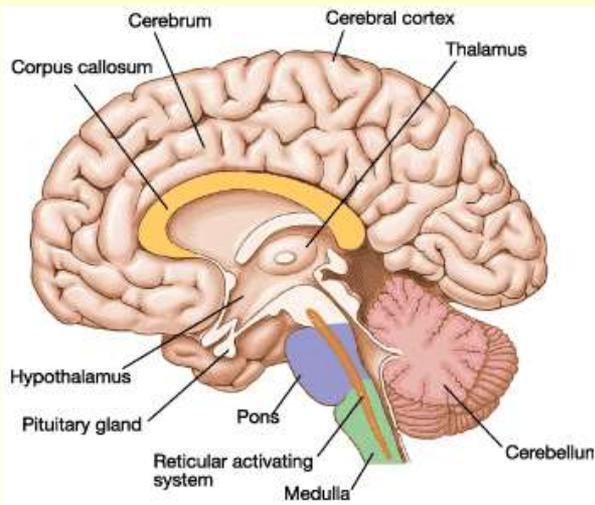
- par les propriétés **intrinsèque** de la membrane du neurone (« endogenous bursting cells »)

**Thalamus** : presque tous les neurones

**Cortex** : certains neurones

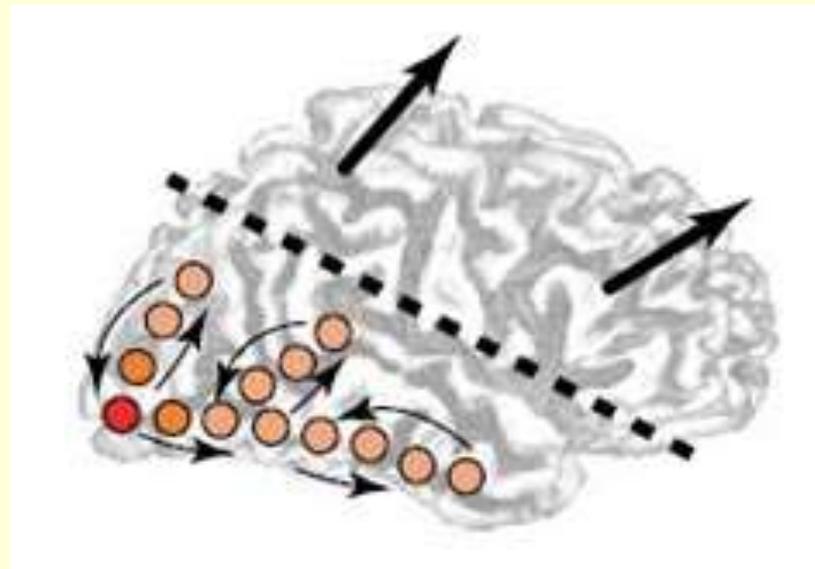


On peut alors distinguer des « **pacemaker cells** » (ex.: thalamus) et des « **follower cells** » (ex.: cortex)



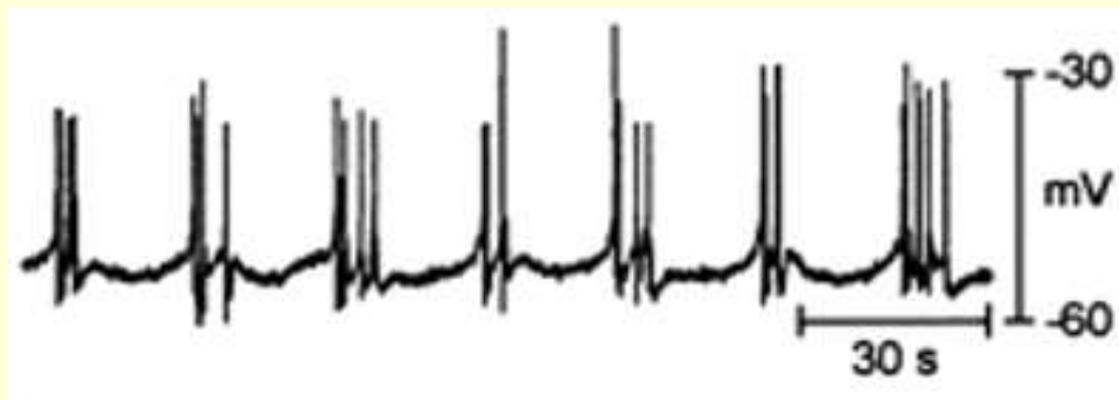
Autrement dit :

“**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)

# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

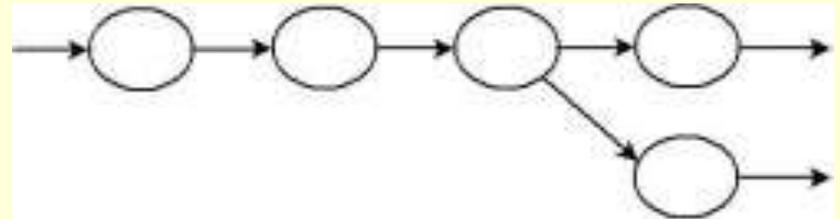
Électroencéphalogramme;

## B- Éveil, sommeil et rêve





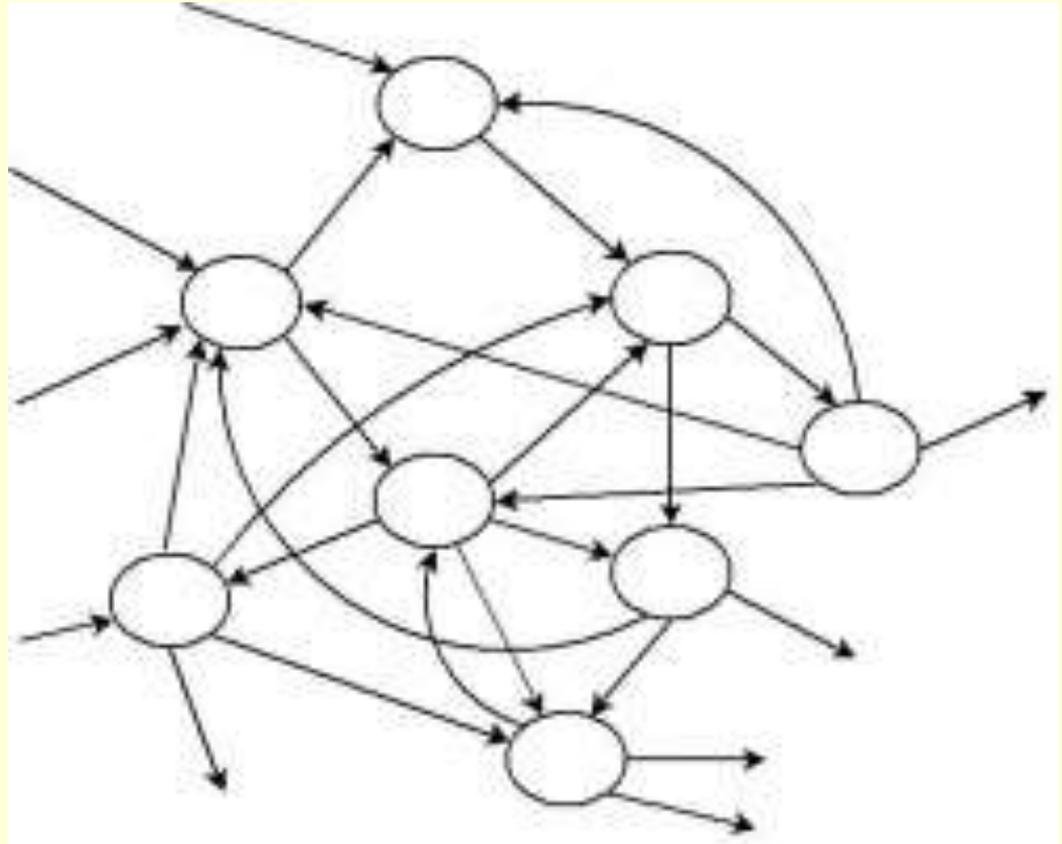
Depuis la physique de Newton et même avant, on peut expliquer beaucoup de phénomènes en terme de causalité **linéaire**.



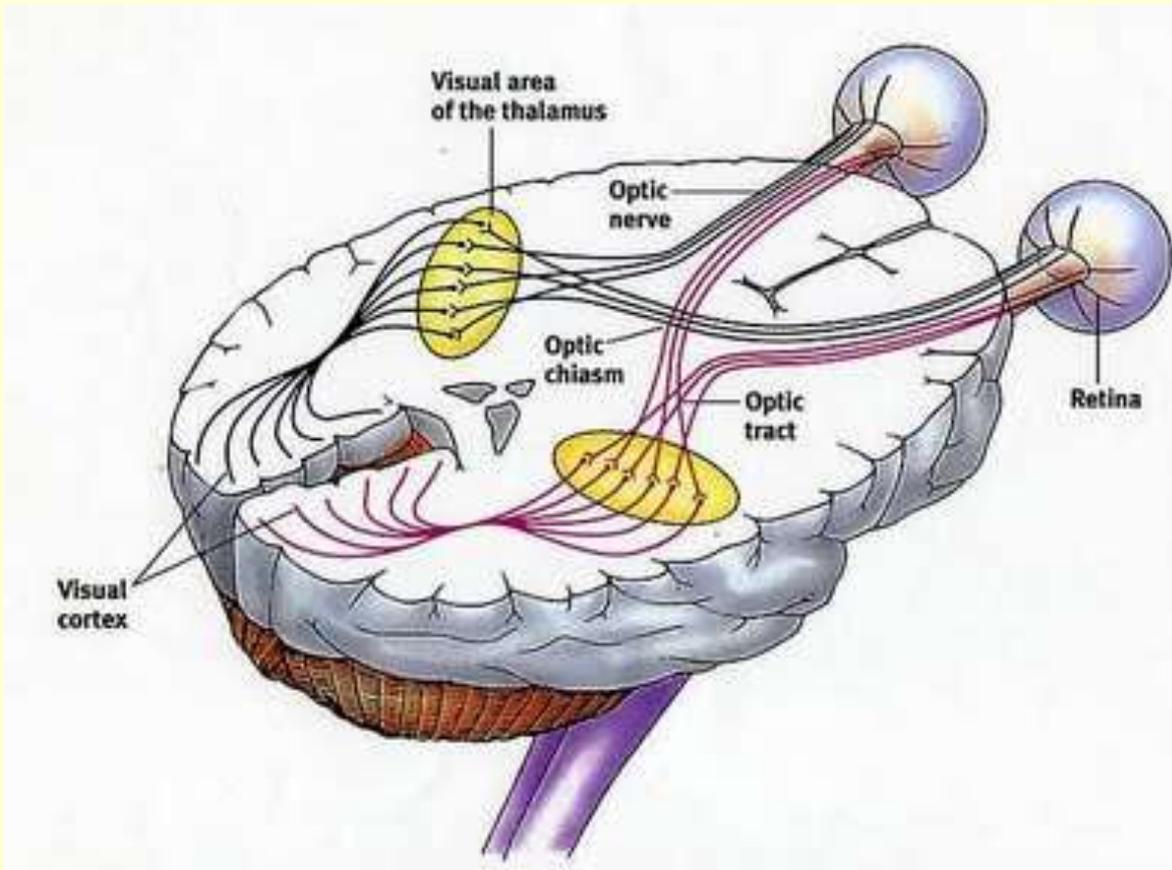
Sauf que dans un système complexe comme le cerveau...

Les interactions et les connexions se font **dans toutes les directions.**

Ces connexions, souvent **récioproques**, donnent lieu à des relations causales **non linéaires**.

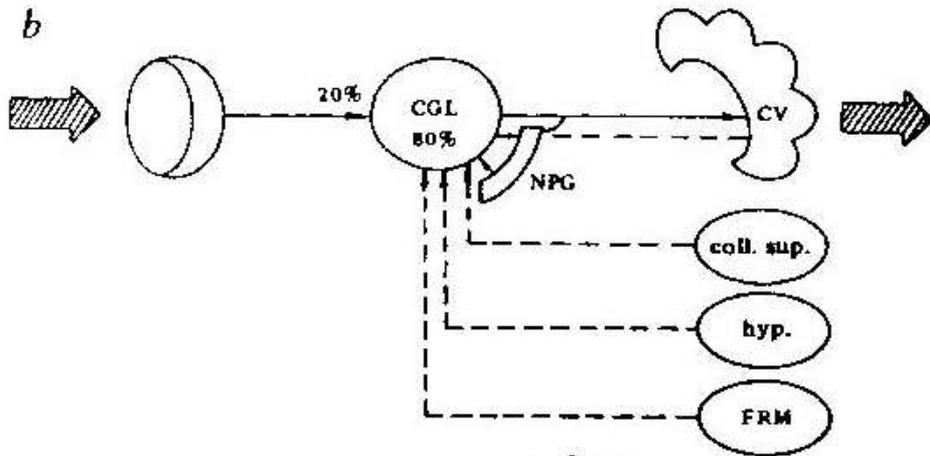


Exemple #1 :



Voici un schéma classique des voies visuelles dans le cerveau humain.

Il suggère que ce qui est capté par nos yeux est transmis **de façon linéaire** au cortex visuel en faisant au passage des connexion aux neurones du corps genouillé latéral qui est vu ici comme **un relais** vers le cortex.



On a la même représentation  
mais plus schématique ici.

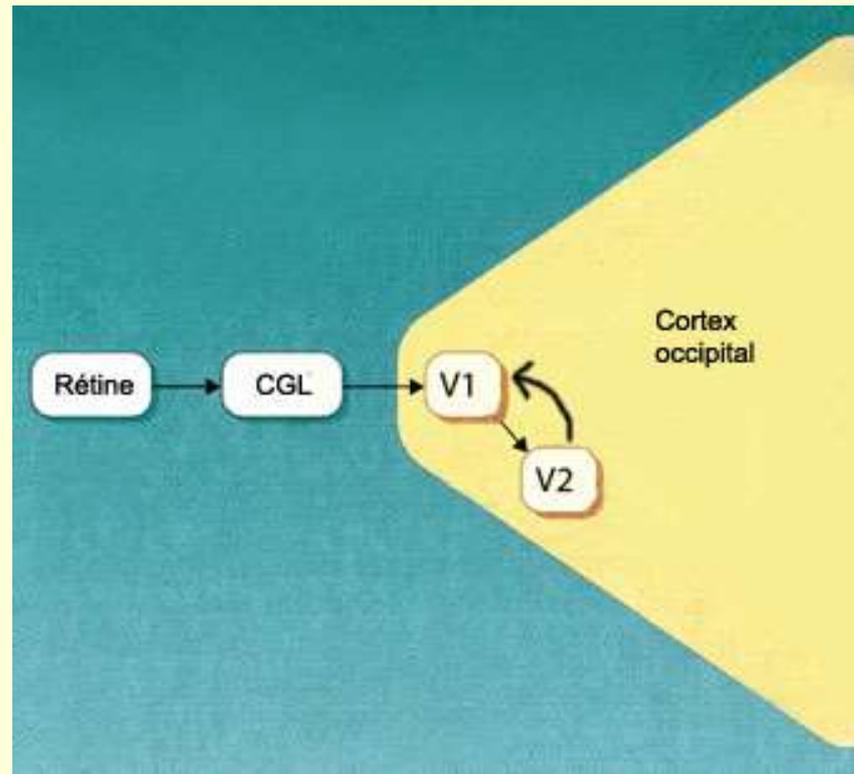
Mais certains comme Francisco Varela ont rappelé que **80%** de ce que capte toute cellule du CGL **ne vient pas de la rétine** mais de l'interconnectivité dense **d'autres régions du cerveau.**

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 !

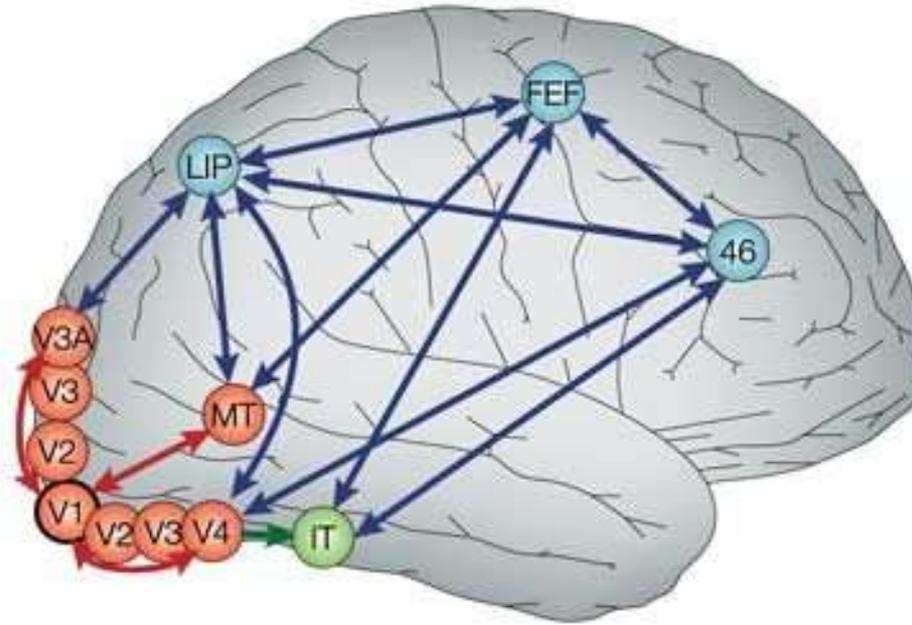
Considérer les voies visuelles comme constituant un dispositif de traitement séquentiel des yeux vers le cortex **s'avère complètement arbitraire.**

Si l'on regarde maintenant entre V1 et V2...

C'est la même chose !

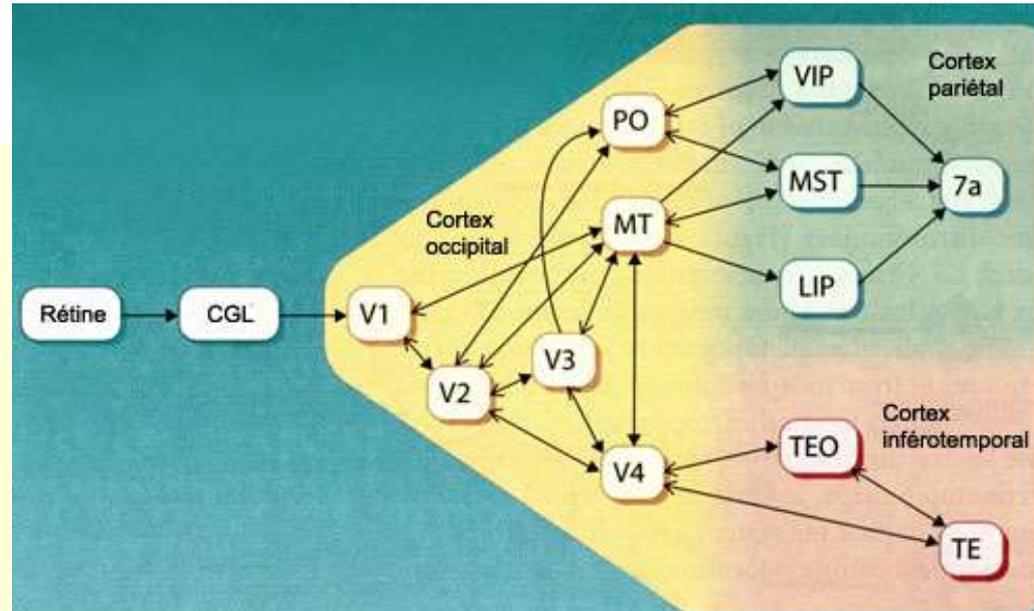


Et si l'on regarde à un niveau supérieur, en incluant tout le cerveau, **on observe également un haut degré de réciprocité dans le traitement visuel.**



le **syndrome Charles Bonnet** affecte les gens qui ont déficit visuel comme une dégénérescence maculaire qui cause une perte de leur vision au centre de leur champ visuel.

Or ces personnes peuvent avoir des hallucinations visuelles qu'on explique comme la projection des « modèles génératifs » *top down* du cortex visuel qui comblent le vide, pour ainsi dire, et s'imposent comme étant la réalité !



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.

Tout le monde ne réagit pas de la même façon dans ces chambres, mais au bout de quelques minutes, plusieurs ont des **hallucinations auditives**.

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.

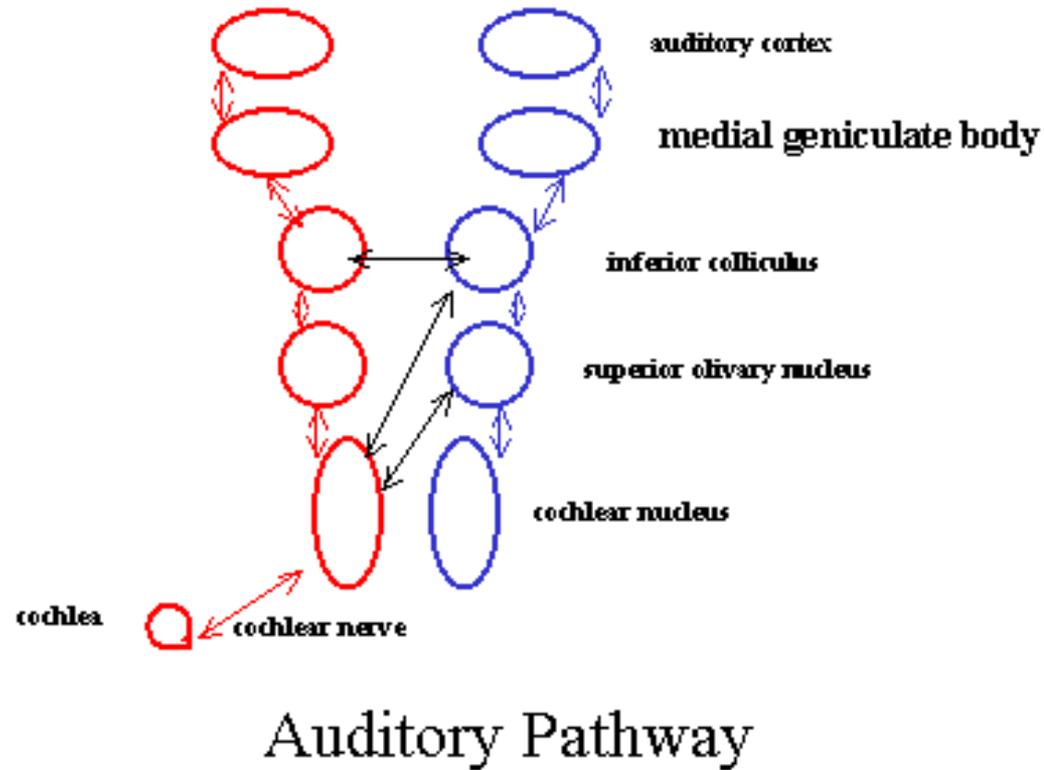


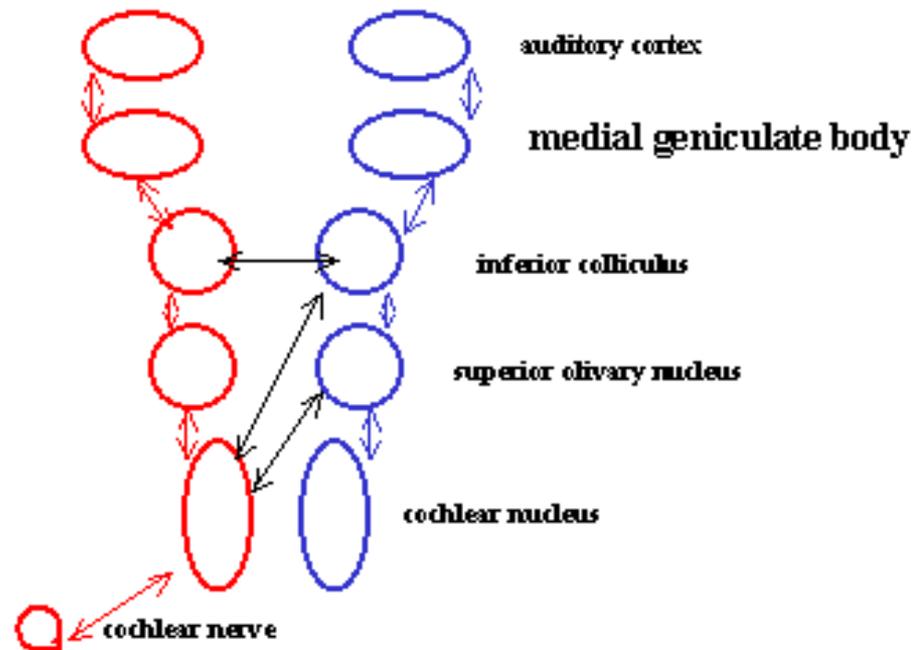
Alors que des micros hypersensibles dans la pièce pouvait attester qu'il n'y avait **aucun de ces sons**.

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

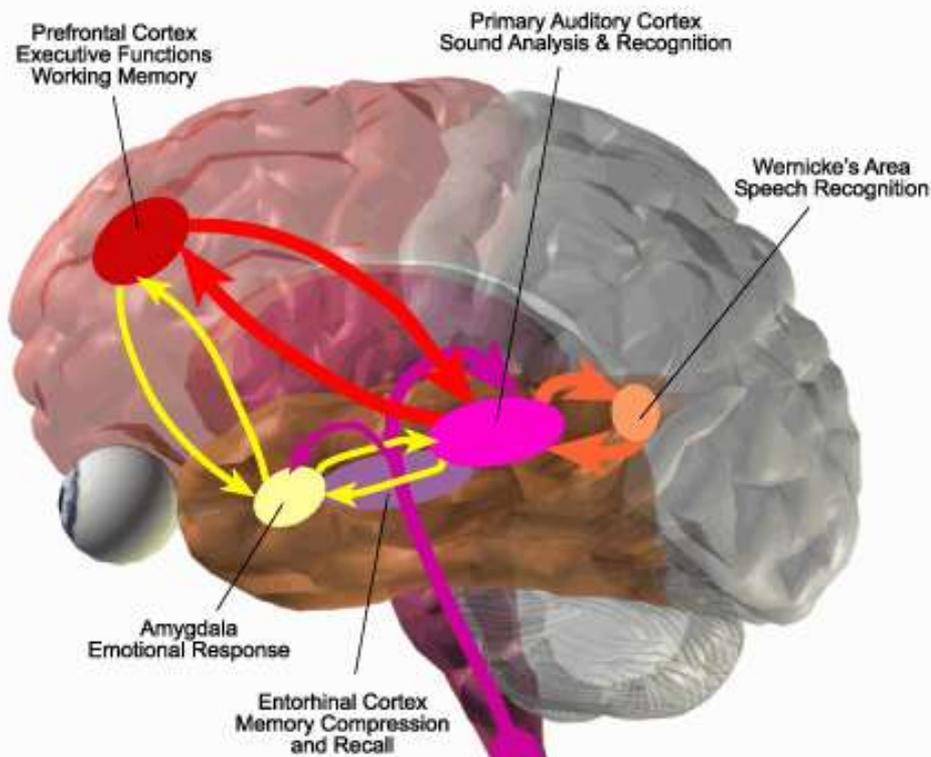
*"Pendant longtemps, on a considéré que le son entrant simplement dans l'oreille pour monter vers le cerveau. Et bien il y a en réalité plus de connexions qui se produisent du cerveau vers l'oreille que l'inverse."*

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.





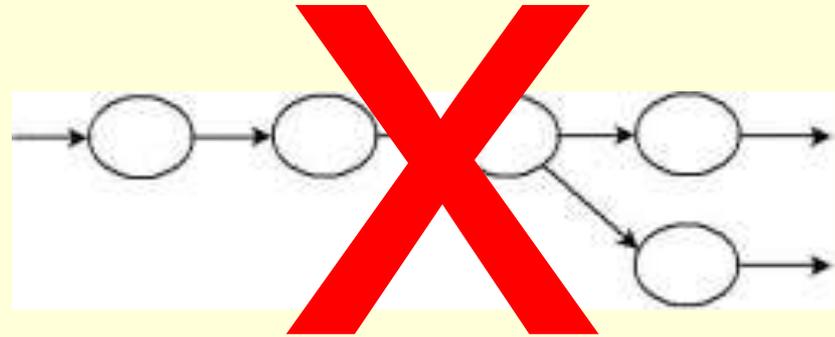
## Auditory Pathway



Et l'en retrouve encore une fois ces voies réciproques partout dans le système **auditif**.

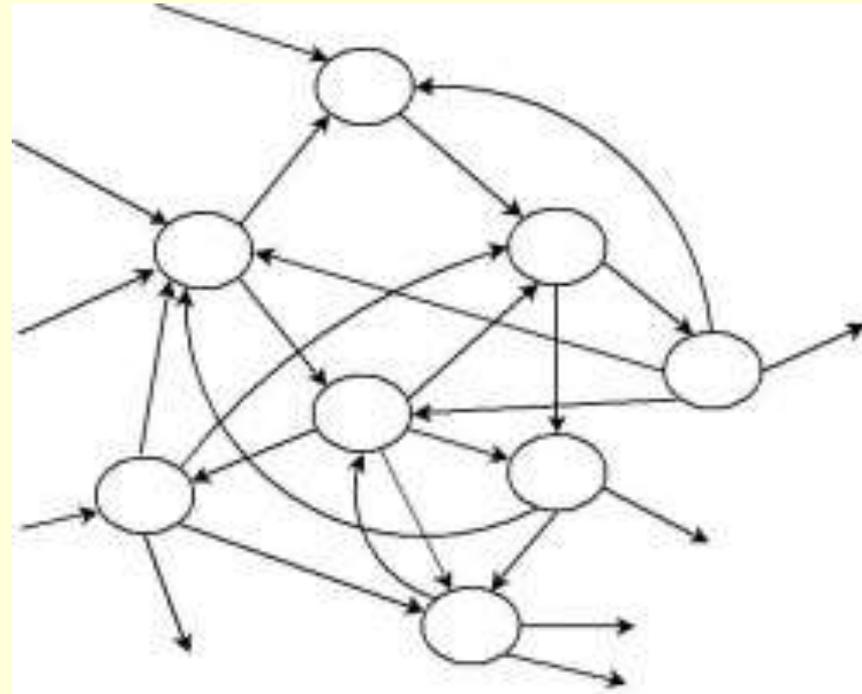
“The brain is decidedly not a primarily feed-forward system.”

- Michael Anderson,  
Precis of After Phrenology

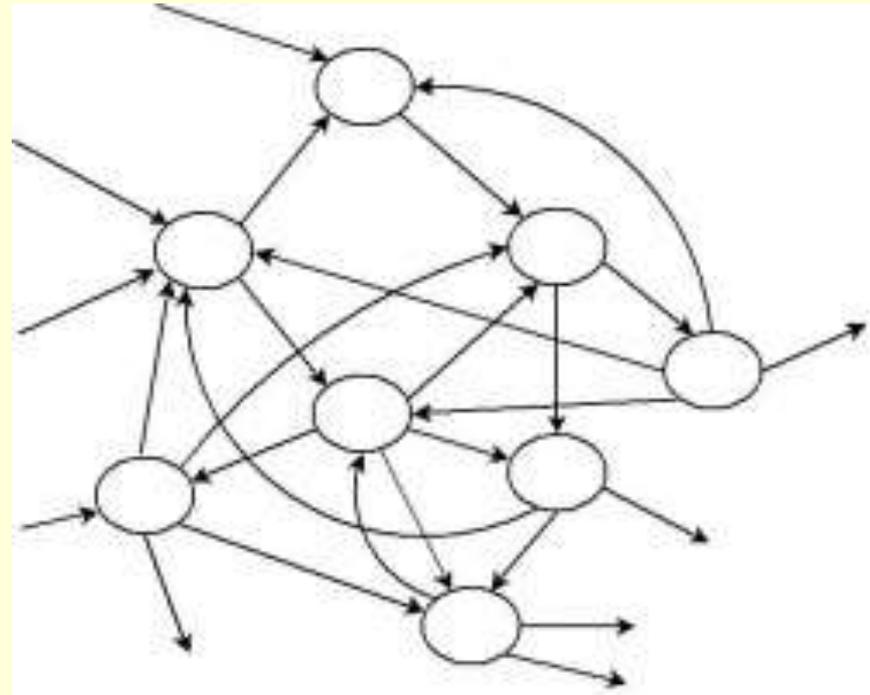


Et les organismes ne sont pas des récepteurs passifs de stimulations environnementales.

En fait, **ces patterns changeants de l'activité endogène vont influencer constamment les activations induites par le monde extérieur,** comme on va le voir dans un instant...



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



“Ce que l’on considère généralement comme des fonctions cérébrales – voir, penser, décider, agir – sont en réalité des **perturbations**, (“disturbance”), des altération [de l’**activité intrinsèque** du cerveau].

[traduction libre]

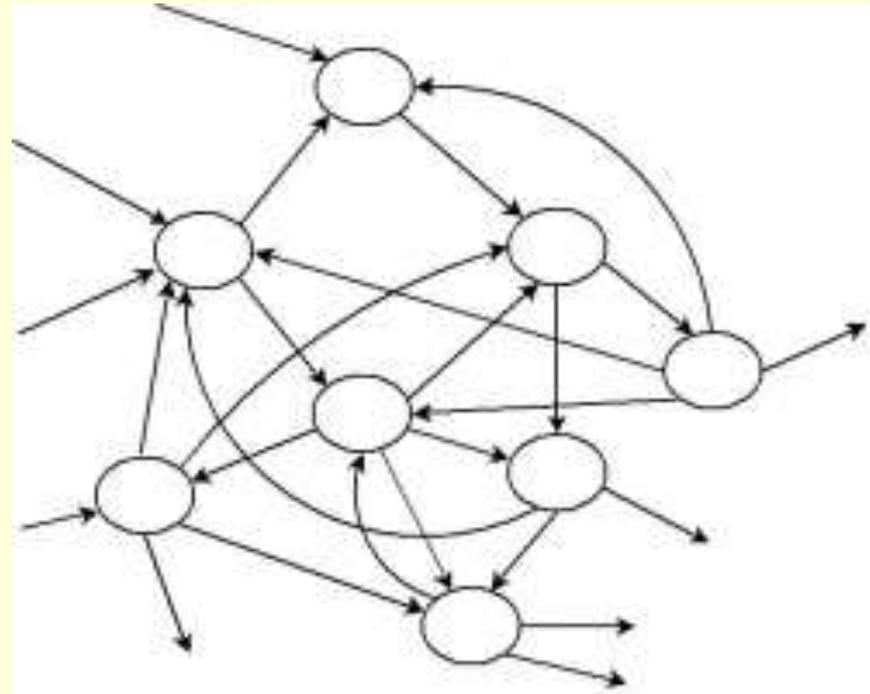


- Michael L. Anderson

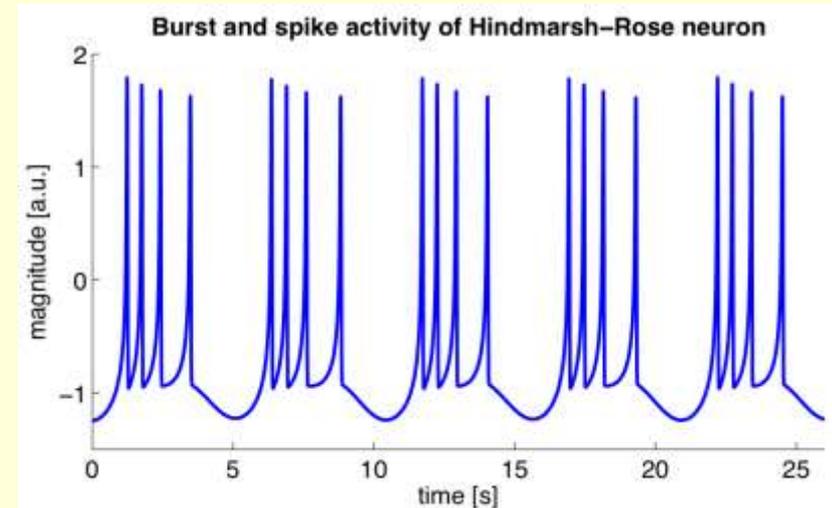
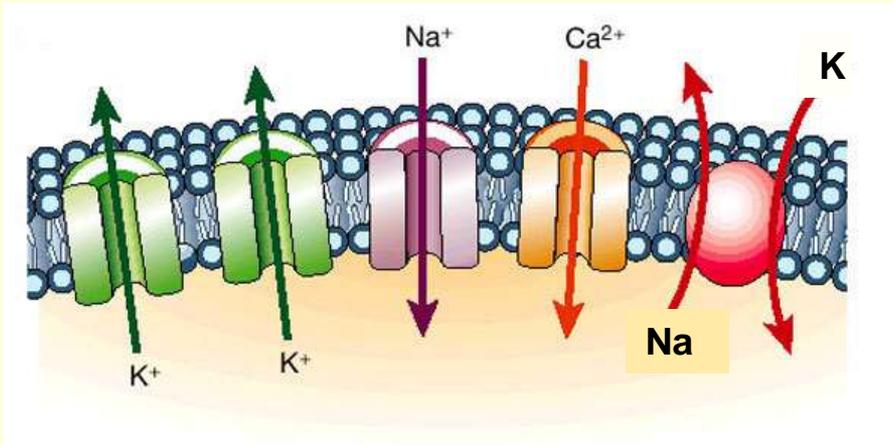
**The Dynamic Brain** (2011)

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

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



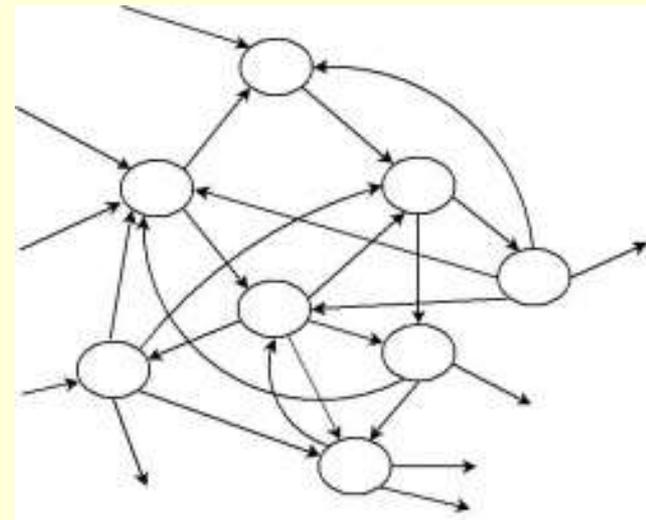
On a vu qu'une première façon de générer des rythmes était par les **propriétés intrinsèque de la membrane** du neurone (« endogenous bursting cells »)



Des rythmes peuvent aussi être générés par les **propriétés du réseau**,

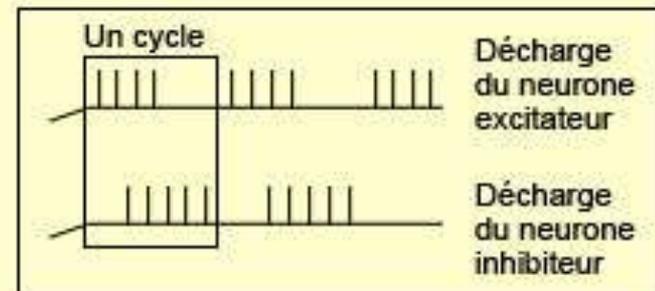
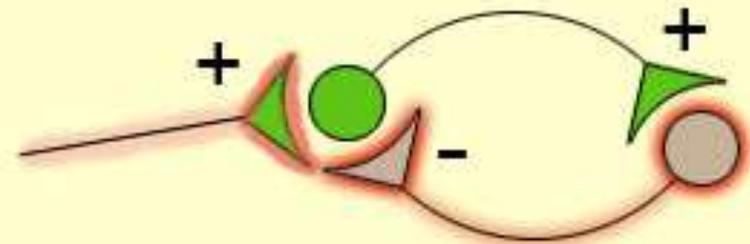
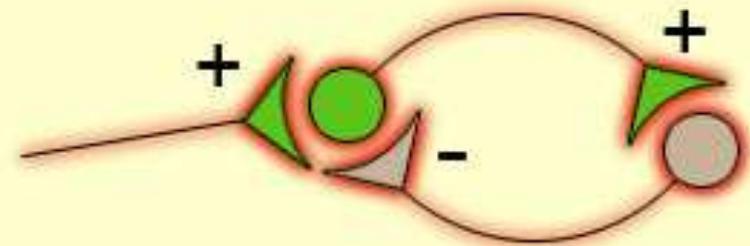
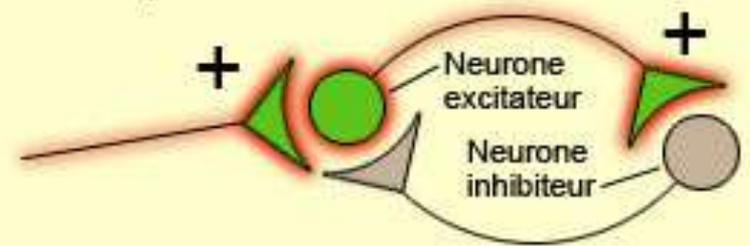
c'est-à-dire par des **boucles**

(excitation-inhibition  
ou inhibition-inhibition)

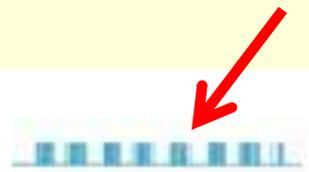


Exemple d'activité rythmique  
générée par une boucle  
« excitation-inhibition » entre  
un **neurone pyramidal**  
et un **interneurone**.

Afférence excitatrice  
active en permanence



**b**



Temporally organized spike trains



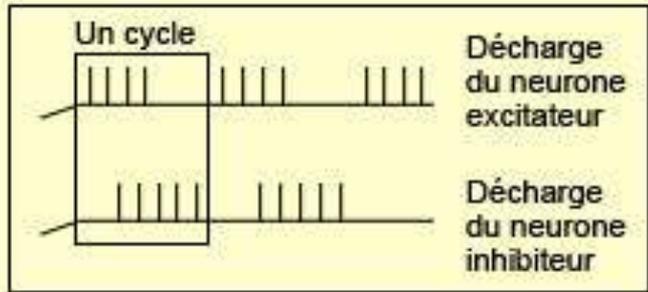
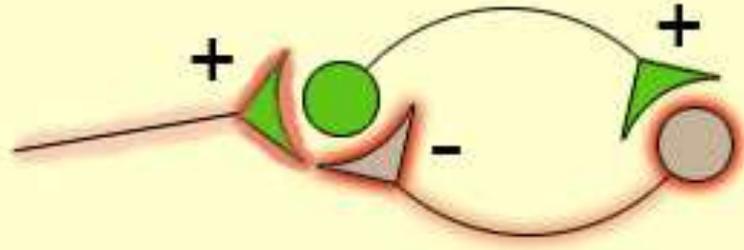
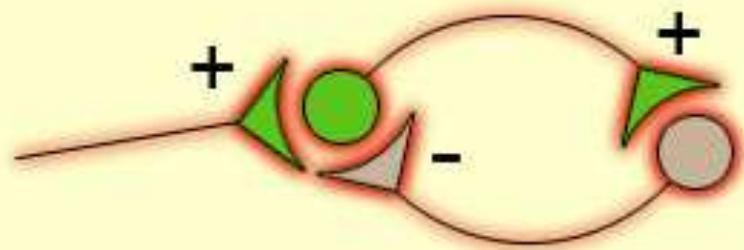
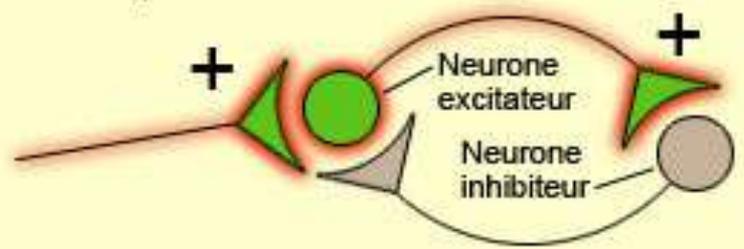
Theta (delta)

Layer IV



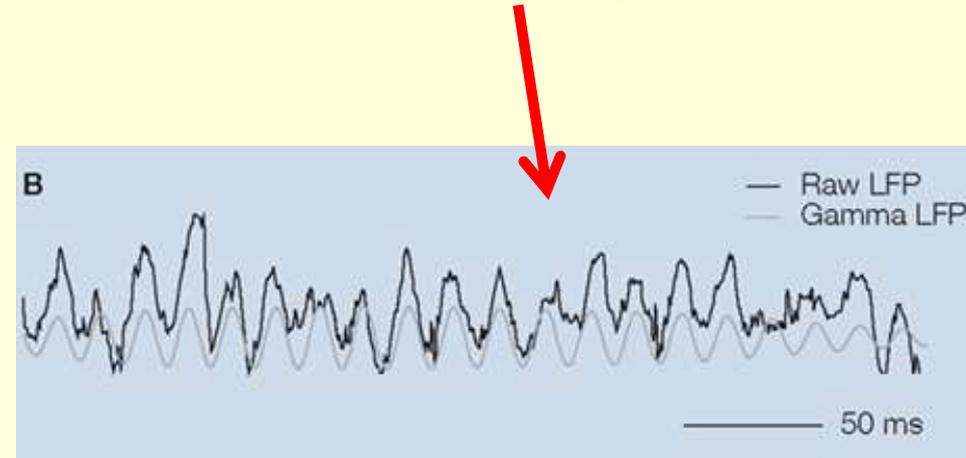
Continuous modulated stimulus-driven spike trains

Afférence excitatrice active en permanence



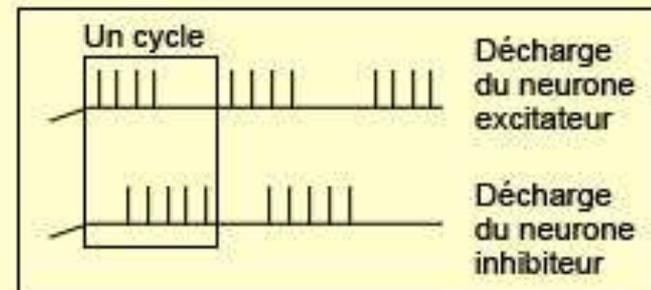
L'équilibre entre l'activité de neurones utilisant des neurotransmetteurs **excitateurs** et **inhibiteurs** est donc primordial pour nos fonctions cognitives car il permet de générer des **patterns d'activité complexes**.

Les deux neurotransmetteurs qui font en quelque sorte le "travail de base" dans le cerveau sont le **glutamate** (excitateur) et le **GABA** (inhibiteur).



Excitation and Inhibition: The Yin and Yang of the Brain

[http://knowingneurons.com/2017/01/25/excitation-inhibition/?ct=t\(RSS\\_EMAIL\\_CAMPAIGN\)](http://knowingneurons.com/2017/01/25/excitation-inhibition/?ct=t(RSS_EMAIL_CAMPAIGN))



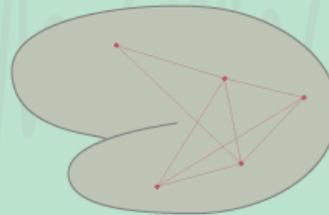
Like a sandpile, the **brain** is balanced at the edge of stability.



Both **excitation** and **inhibition** attract the brain toward distinct patterns of relatively simple activity.

The balance of excitation and inhibition creates a **critical state**.

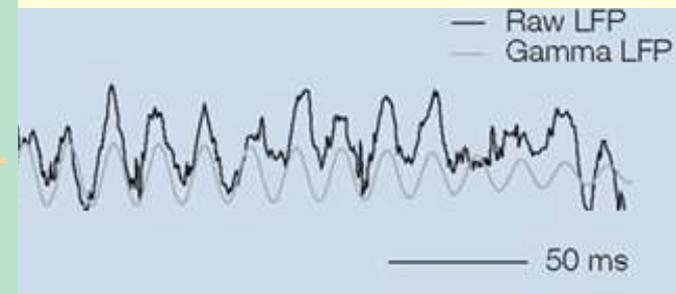
In the critical state, the brain can generate complex **activity** spanning many time scales.



As you build a sandpile, it grows **bigger** until its slope reaches a certain steepness that results in a critical state.



Adding more sand then triggers **avalanches** of many spatial scales, ranging from a few grains to sizable portions of the sandpile itself.



## Imagine this:

The pile is built from **glass beads**. The smooth beads do not stick well, and the fragile pile collapses once it reaches a critical mass.

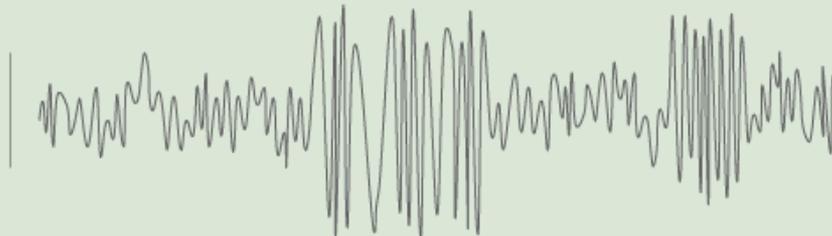


This is analogous to a state of excessive neural **excitation**:

storms of excitatory bursting interrupt complex signaling and form **seizures**.

### excessive neural excitation

electrode



Un cerveau qui serait entièrement dominé par le **glutamate** serait seulement capable de **s'exciter** et de produire des **rafales répétées** d'activité comme lors d'une **crise d'épilepsie**.

## Imagine this:

Now the pile is built from **wet sand**: the wet sand is sticky, resulting in few avalanches as the cohesiveness of the sand is too high.



This is analogous to a state of excessive neural **inhibition**:

excitatory drive cannot overcome the suffocating grip of synaptic inhibition, hampering neural computations that depend on complex signaling.

### excessive neural inhibition

electrode



À l'opposé, un cerveau qui serait entièrement dominé par le **GABA** serait extrêmement silencieux, donc avec **très peu de synchronisation** d'activité possible

(nécessaire pour une communication cérébrale adéquate)

# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

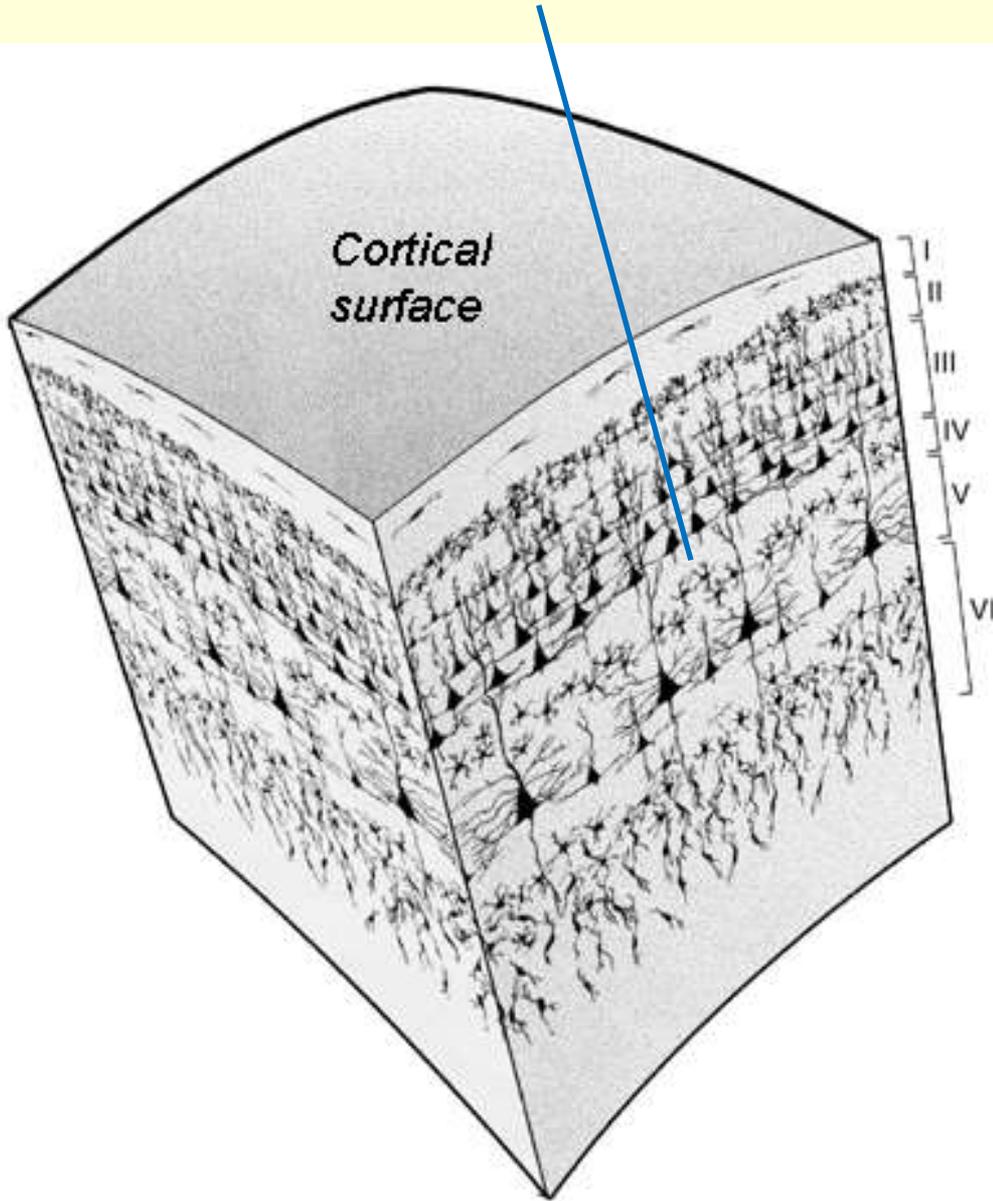
Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

Électroencéphalogramme;

## B- Éveil, sommeil et rêve



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

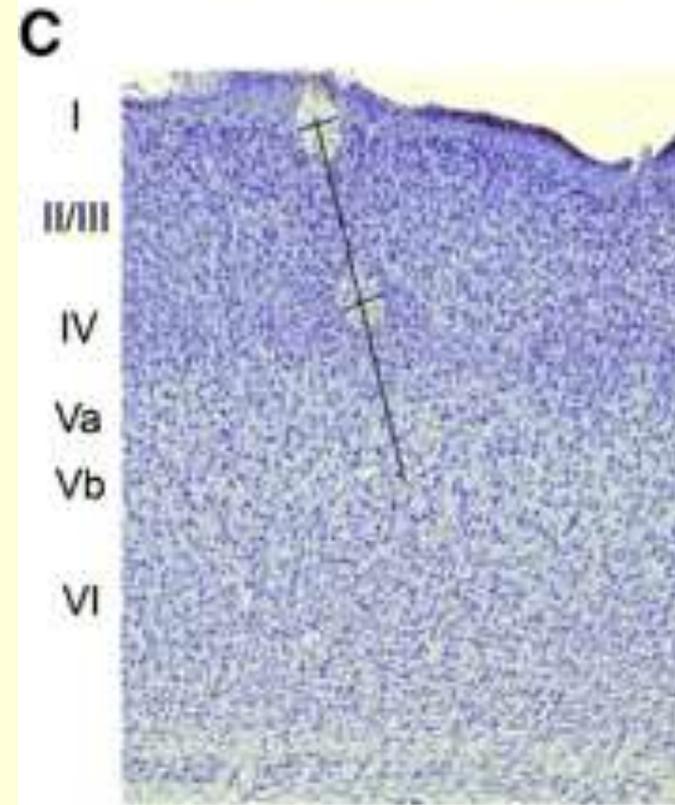
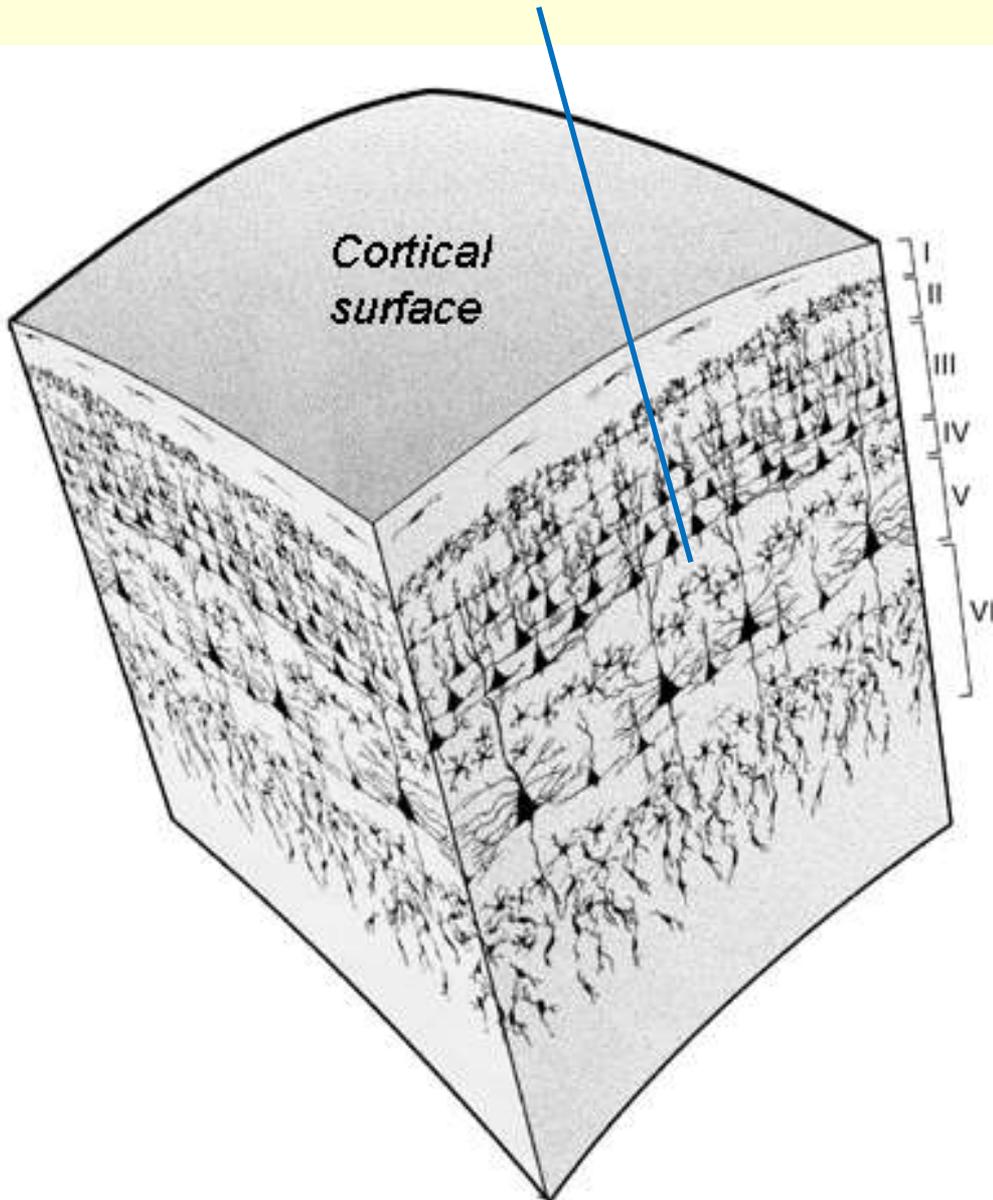


**Enregistrer cette activité  
électrique du cerveau  
pose de grands défis.**

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.



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

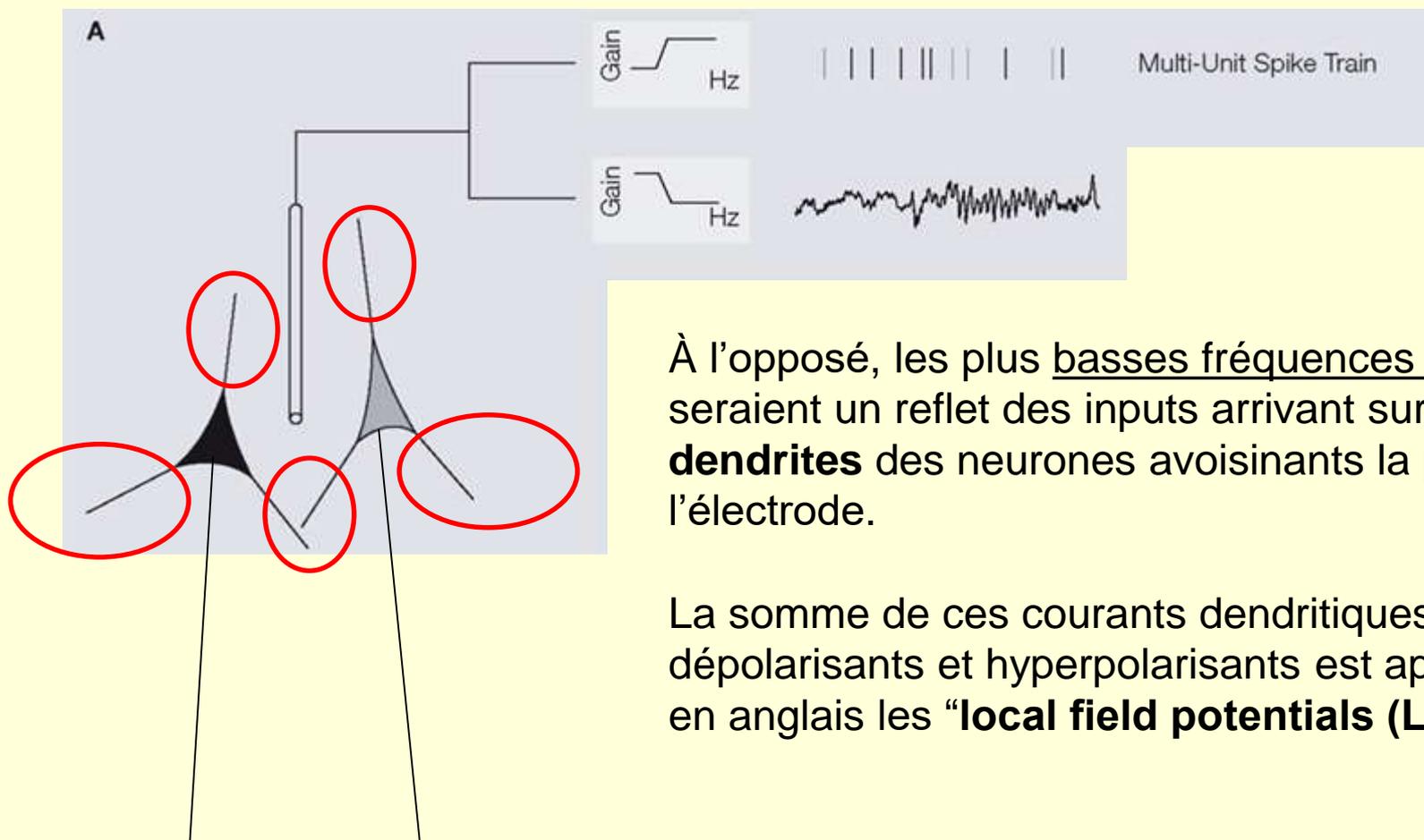
[Philipp Berens](#)<sup>1,2</sup>, [Georgios A. Keliris](#)<sup>1</sup>, [Alexander S. Ecker](#)<sup>1,2</sup>, [Nikos K. Logothetis](#)<sup>1,3</sup> and [Andreas S. Tolias](#)<sup>1,2,4,5\*</sup>

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

[|http://dx.doi.org/10.3389/neuro.01.037.2008](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 (600 à 3 000 Hz) correspondraient aux potentiels d'action de **quelques milliers de neurones** situés dans un rayon de 140 à 300  $\mu\text{m}$ . 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 est appelé en anglais les "**local field potentials (LFP)**".

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

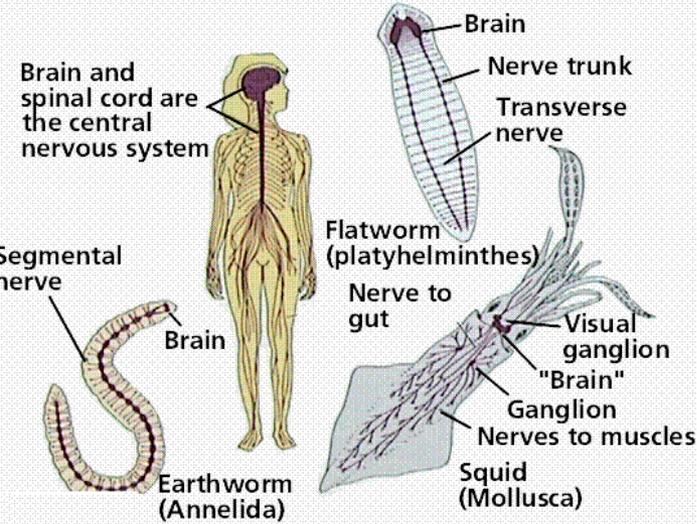
Exemples :

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.

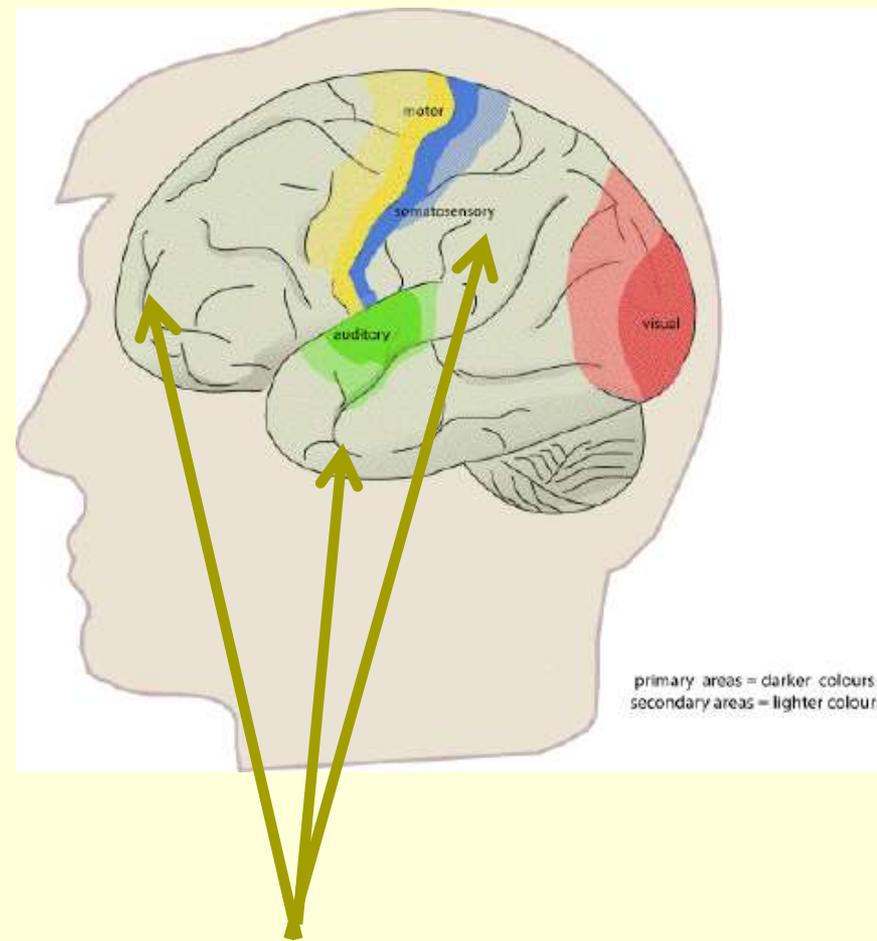
Dans les **régions sensori-motrice du cortex** : oscillations prononcées entre 15 et 30 Hz reliées à la planification et à la préparation motrice.

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

→ Et l'on commence à se rendre compte que ces différentes fréquences basses ou élevées **s'organisent spatialement** dans le cortex selon une logique particulière...



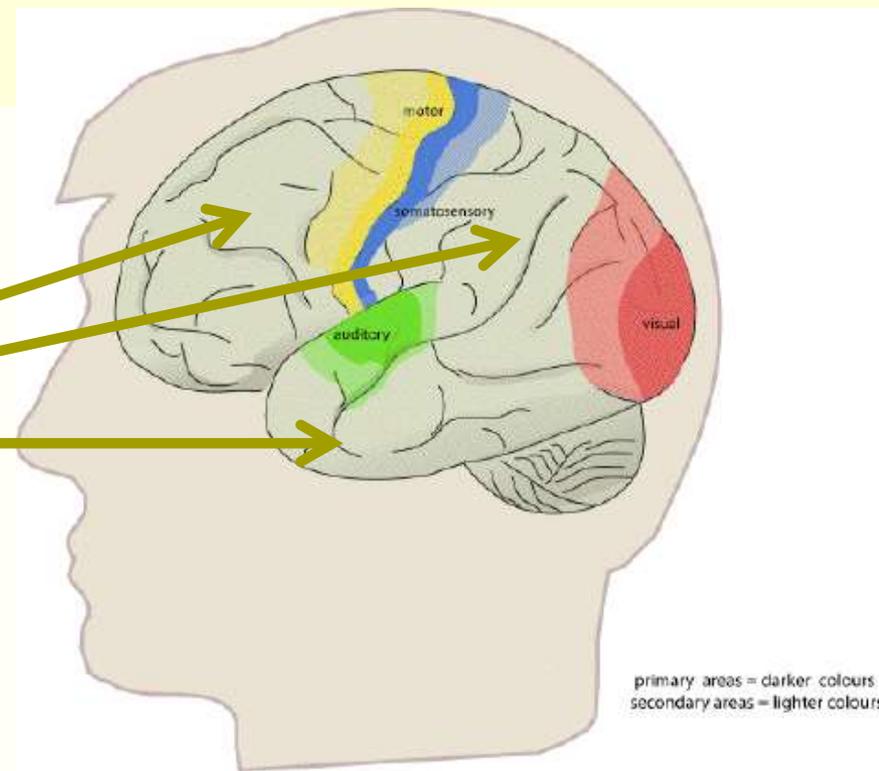
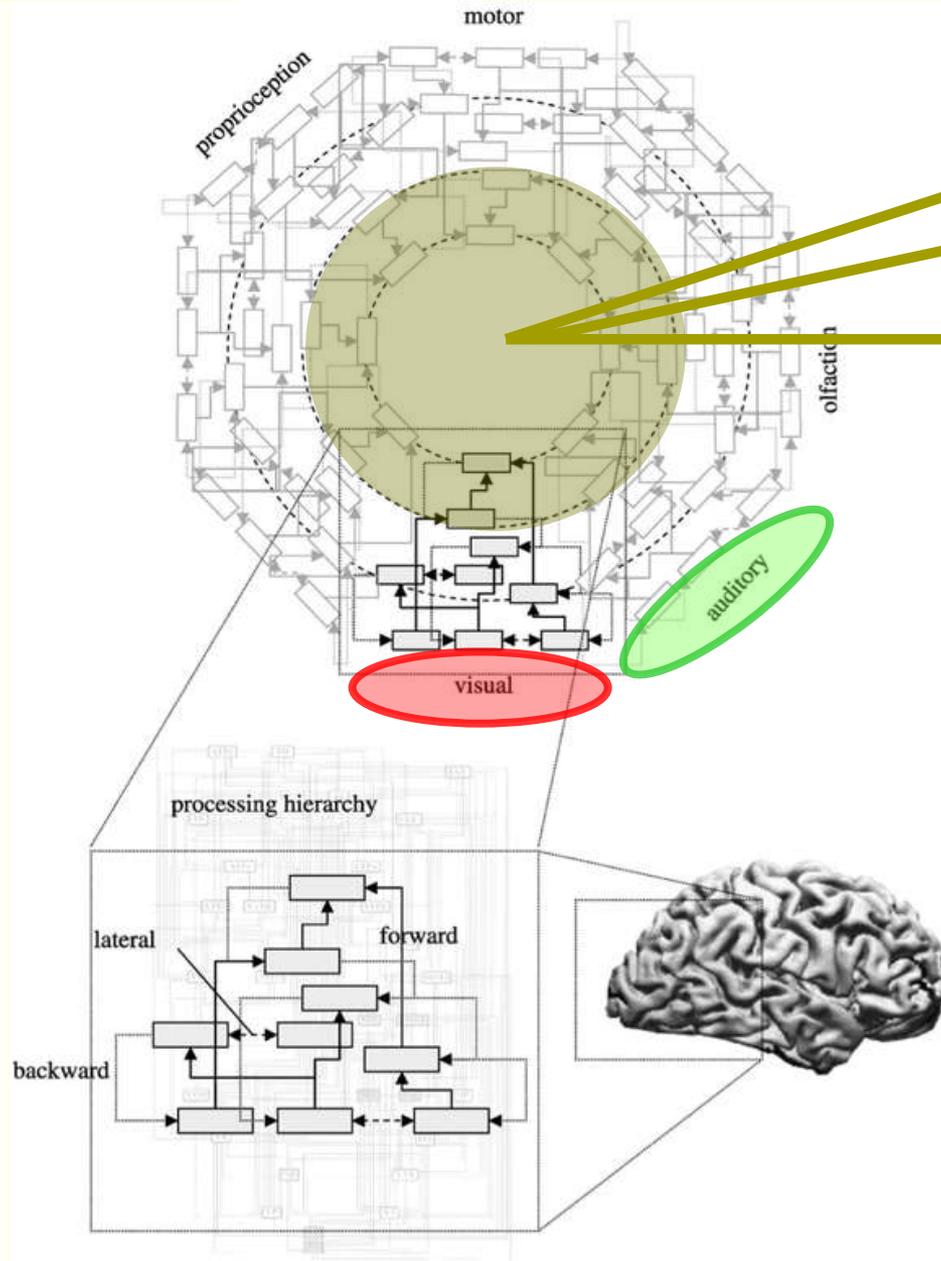
Comme le système nerveux de tous les animaux, on a vu que le cerveau humain est construit sur à partir de la boucle **perception – action**.

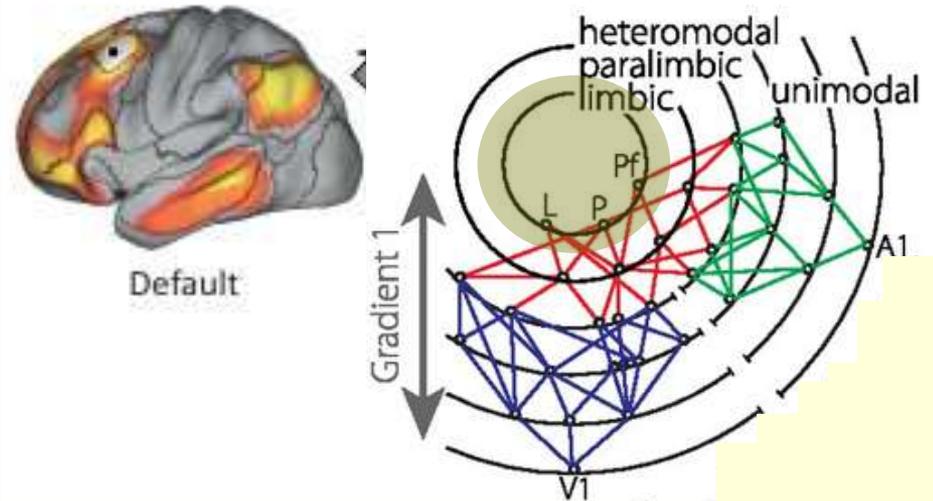
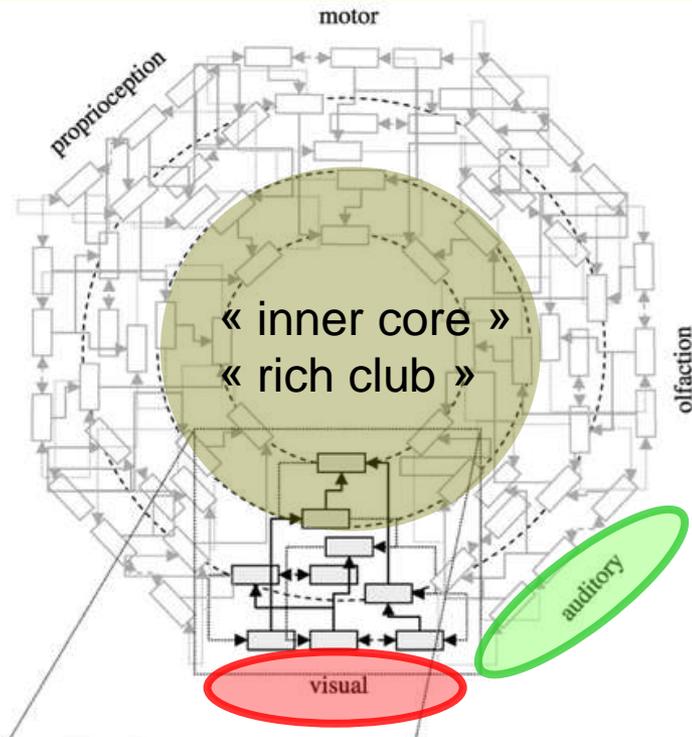


Mais la plus grande partie du cortex humain va essentiellement **moduler cette boucle**.



# Autre façon de représenter le cortex :





Mardi, 6 février 2018

**Nos réseaux cérébraux s'inscrivent dans un gradient « unimodal – multimodal »**

<http://www.blog-lecerveau.org/blog/2018/02/06/7097/>

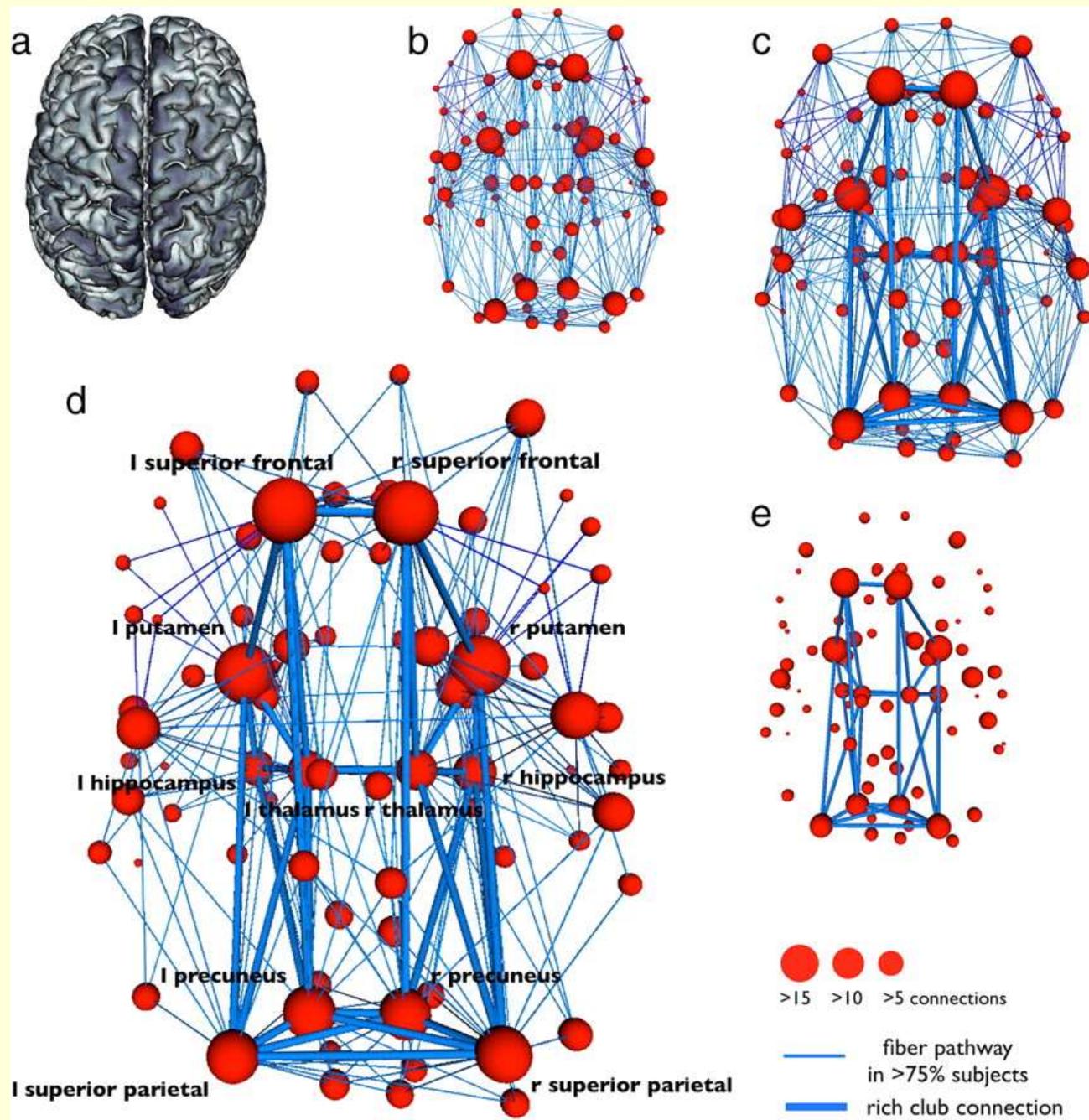
# Rich-Club Organization of the Human Connectome

Martijn P. van den Heuvel  
and Olaf Sporns

Journal of Neuroscience  
2 November 2011

<http://www.jneurosci.org/content/31/44/15775>

“ Here, we demonstrate that brain hubs form a so-called **“rich club,”** characterized by a tendency for high-degree nodes to be **more densely connected among themselves** than nodes of a lower degree, providing important information on the higher-level topology of the brain network.”



# Dwelling quietly in the rich club: brain network determinants of slow cortical fluctuations

Leonardo L. Gollo, Andrew Zalesky, R. Matthew Hutchison, Martijn van den Heuvel, and Michael Breakspear

19 May 2015

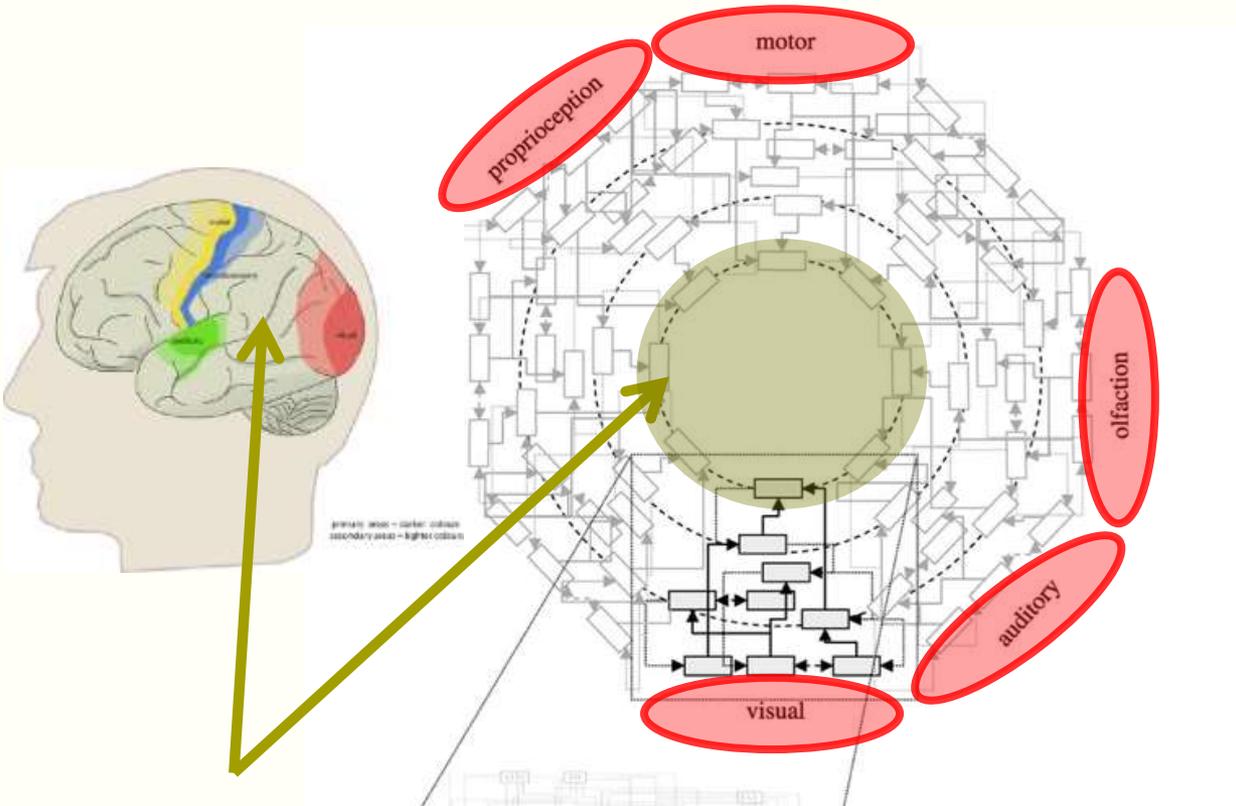
[https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2014.0165?url\\_ver=Z39.88-2003&rfr\\_id=ori%3Arid%3Acrossref.org&rfr\\_dat=cr\\_pub%3Dpubmed&#RSTB20140165F2](https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2014.0165?url_ver=Z39.88-2003&rfr_id=ori%3Arid%3Acrossref.org&rfr_dat=cr_pub%3Dpubmed&#RSTB20140165F2)

“Recent studies, in particular, have highlighted an inner core of the brain, namely a densely interconnected constellation of hub regions called the rich club in human, macaque and even the *Caenorhabditis elegans* brain.”

Plus grande **stabilité** :

« A rich-club member, for example, can remain in the same functional cluster for **several seconds.**”



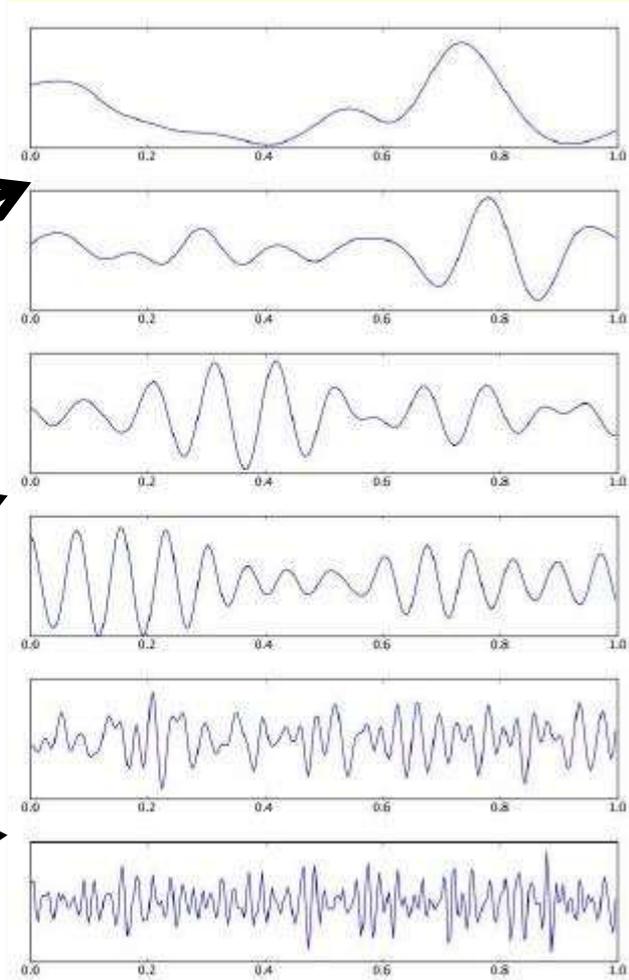
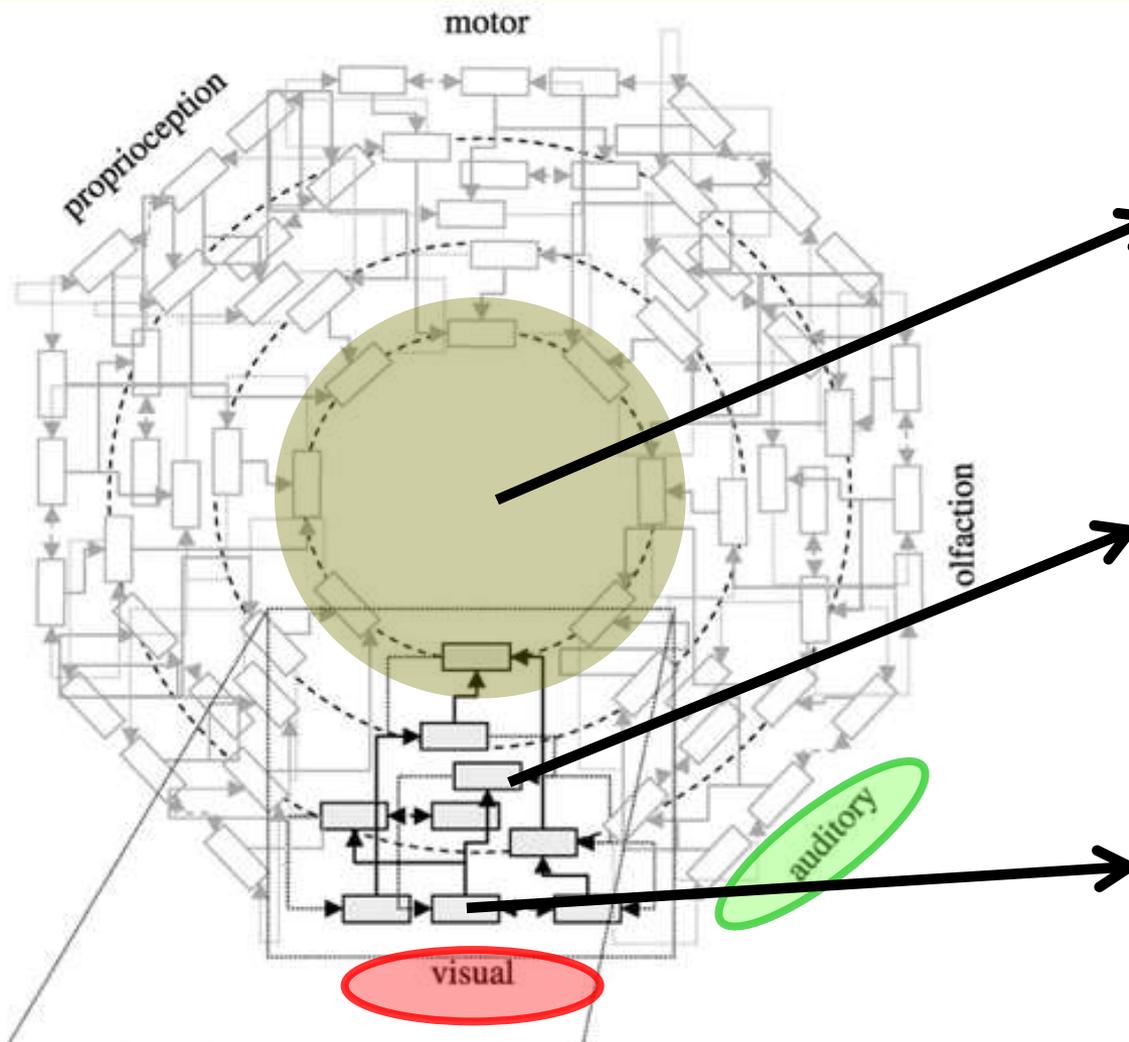


**Perception et action** devant des situations en temps réel

→ Rythmes **rapides**

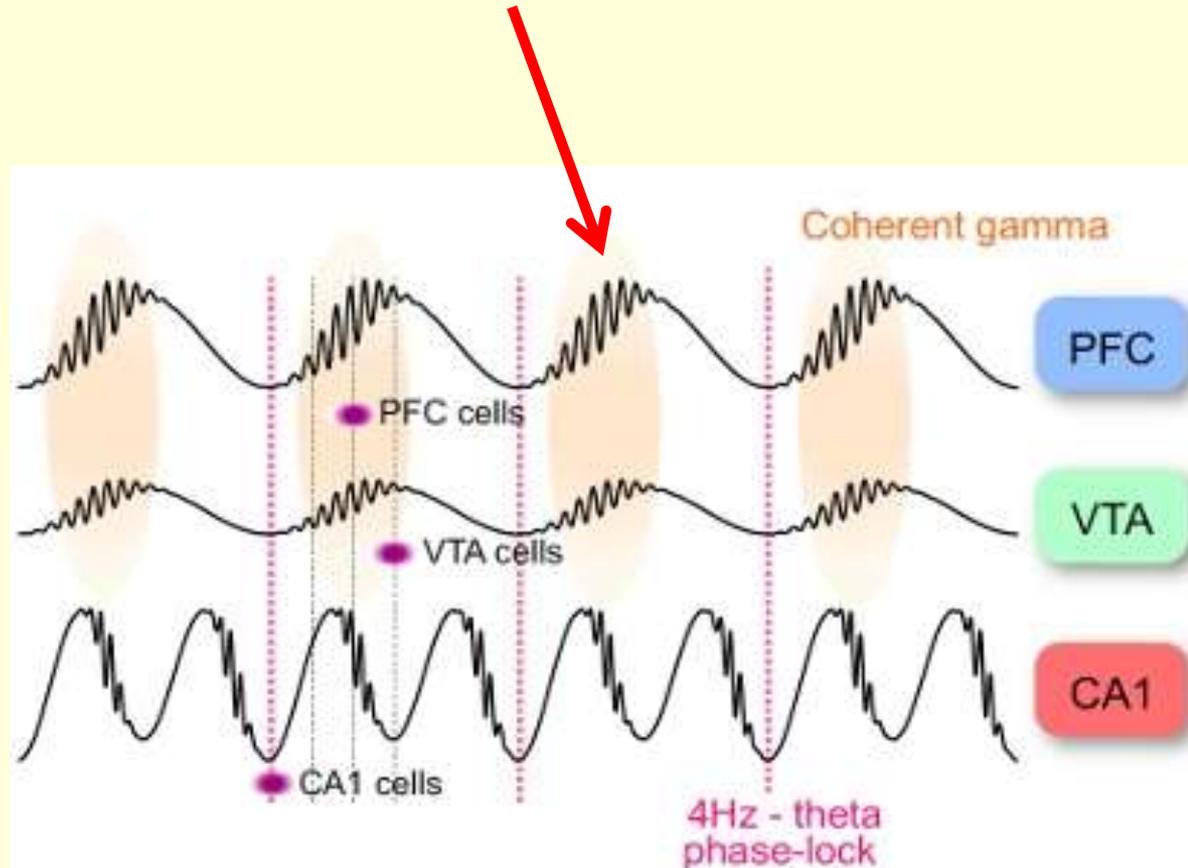
Raisonnement, cognition sociale, affects, émotions, etc.

→ Rythmes plus **lents**



**Différents mécanismes responsables de ces différents rythmes:**  
 → Type de canaux (fast AMPA, slower NMDA, slow kainate, etc.)

Les **oscillations** dans les réseaux de neurones sont aussi capables de couvrir plusieurs bandes de fréquences en même temps, qui peuvent ainsi **se superposer**.



# Communication between Brain Areas Based on Nested Oscillations

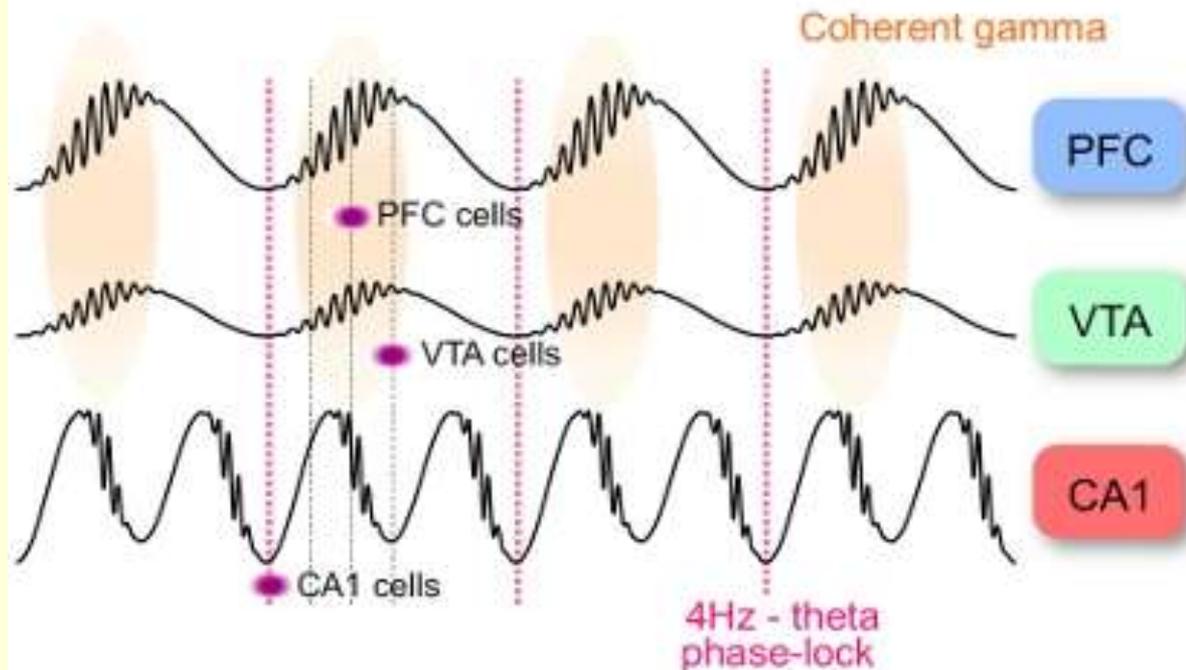
Mathilde Bonnefond, Sabine Kastner and Ole Jensen

eNeuro 10 March 2017, 4 (2)

<http://www.eneuro.org/content/4/2/ENEURO.0153-16.2017>

[...] Nous discutons d'une théorie dans laquelle la communication entre deux régions est établie par la synchronisation de phase d'oscillations à **basses fréquences** (<25 Hz), qui servent de cadre de référence temporel pour l'information transporté par l'activité **haute fréquence** (> 40 Hz).

Notre approche, en accord avec de nombreuses découvertes empiriques récentes, postule que les interactions entre fréquences sont essentielles pour comprendre le fonctionnement des réseaux cognitifs et perceptuels à grande échelle.

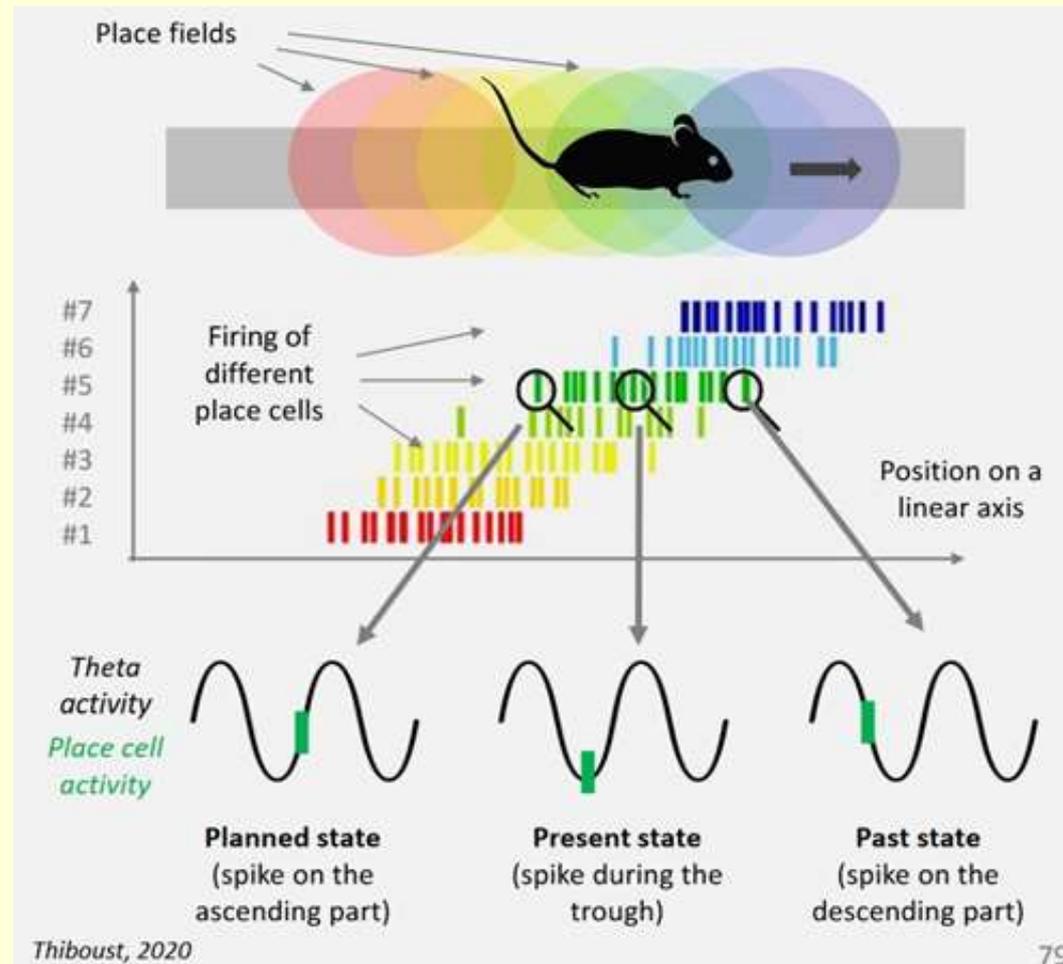


L'hippocampe utiliserait son rythme **thêta** endogène en arrière-plan pour réaliser des calculs liés à l'orientation dans l'espace.

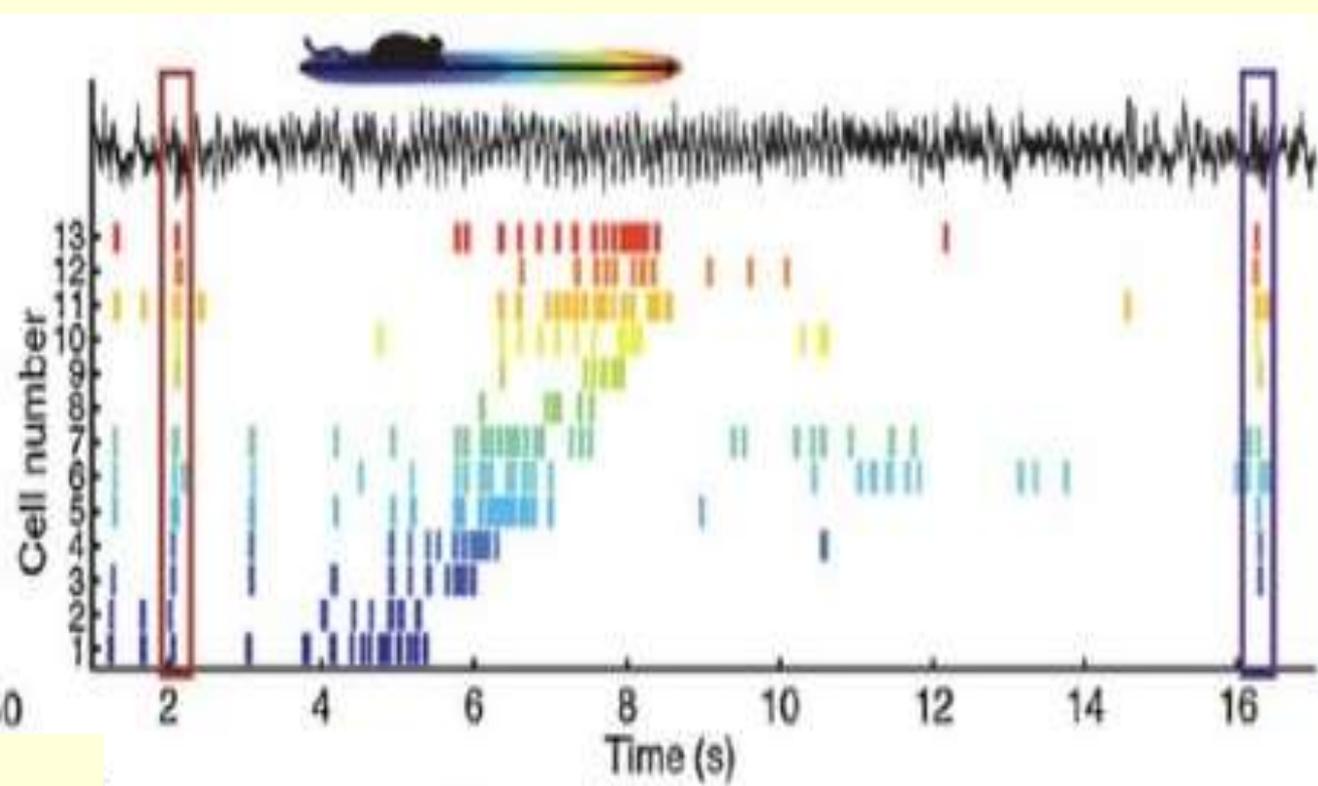
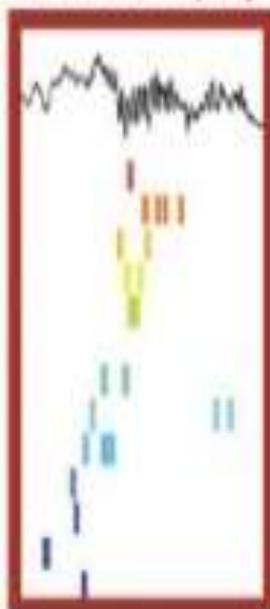
Le moment où une **cellule de lieu** fait feu par rapport à un rythme sous-jacent semble préciser la position dans le « champ récepteur » de cette cellule de lieu.

Autrement dit, est-ce que l'animal est en train d'entrer, d'être au centre ou de sortir de cette région de l'espace qui active la cellule de lieu ?

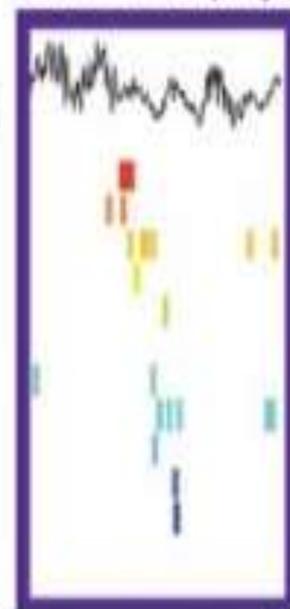
Ce que signifie un influx nerveux déclenché dans une cellule de lieu à un instant donné va donc dépendre de sa relation avec la phase particulière exprimée à ce moment-là dans un rythme thêta qui oscille en arrière-plan.



Forward replay



Reverse replay



Time (ms)

Time (s)

Time (ms)

Mettons un **souvenir épisodique** qui comprendrait quelques événements qui te sont arrivés successivement.

Tu veux pouvoir encoder ça ensemble et chronologiquement pour que quand tu vas avoir à t'en souvenir, tu puisses raconter ce qui t'est arrivé **dans le bon ordre**.

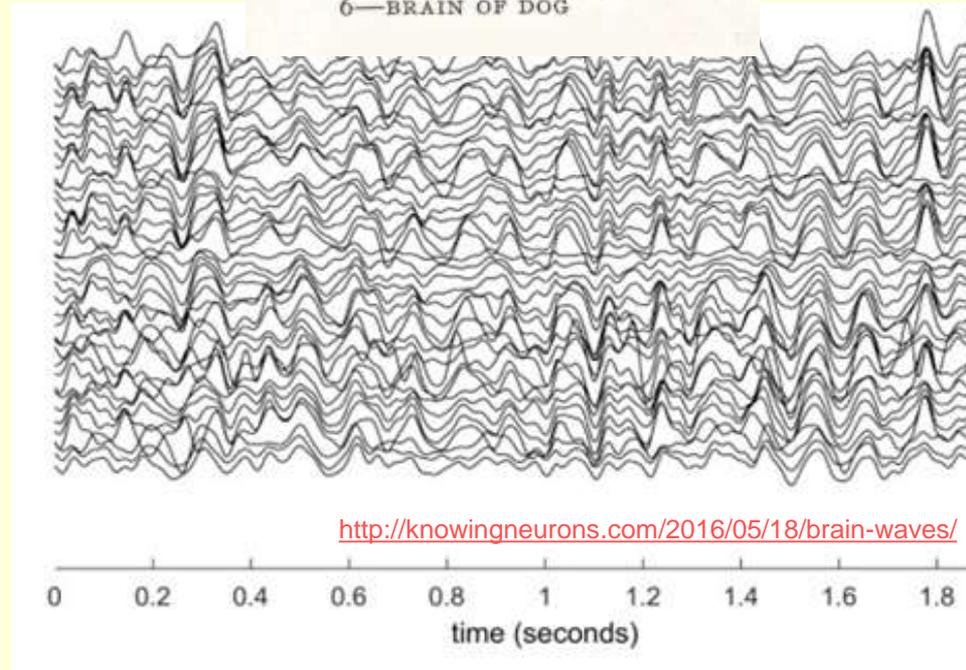
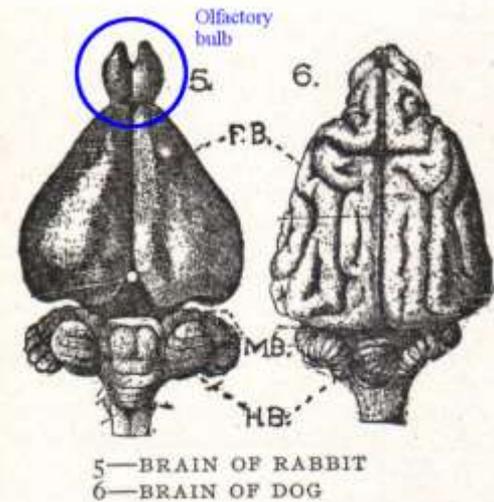
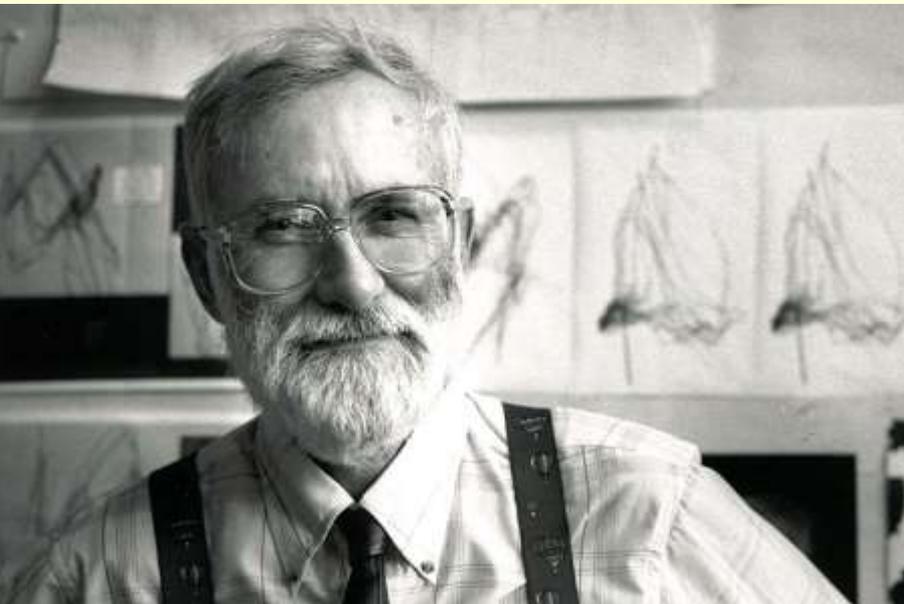
On pense que les **interactions thêta/gamma** fourniraient un genre de code pour que différentes régions du cerveau puissent se passer cette information sans mélanger tous les items.

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

15 June 2016

Joel Frohlich

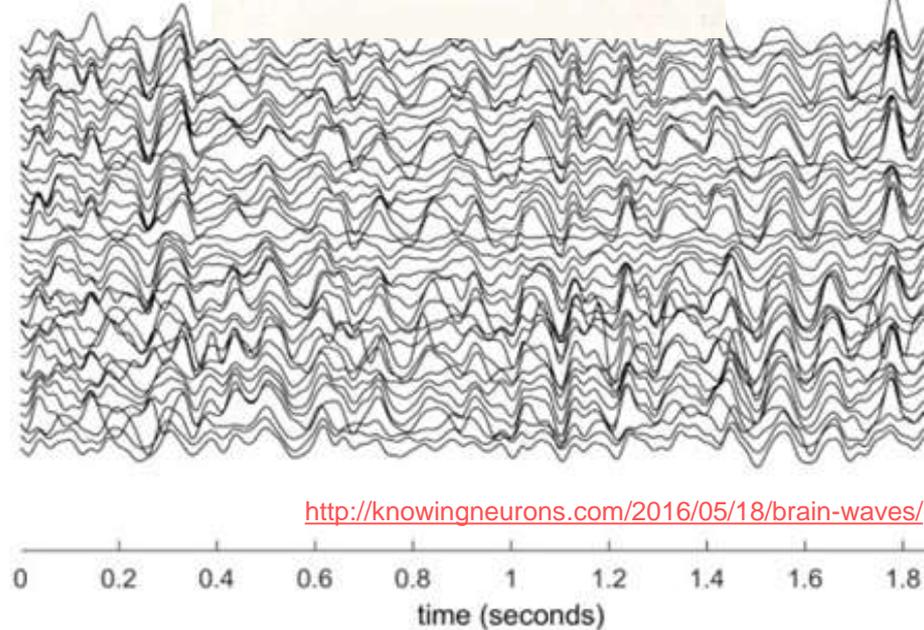
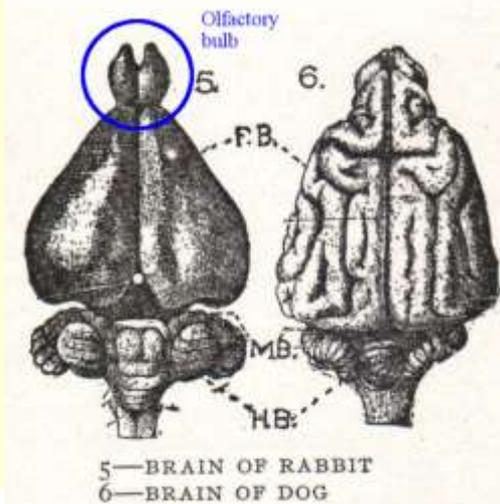
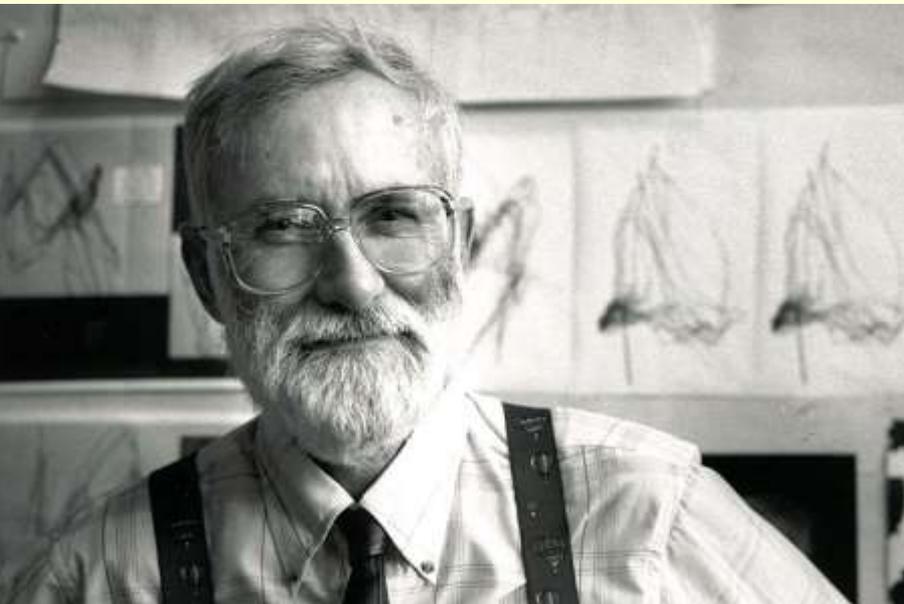
<http://knowingneurons.com/2016/06/15/chaos-meaning-rabbits/>



<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.**



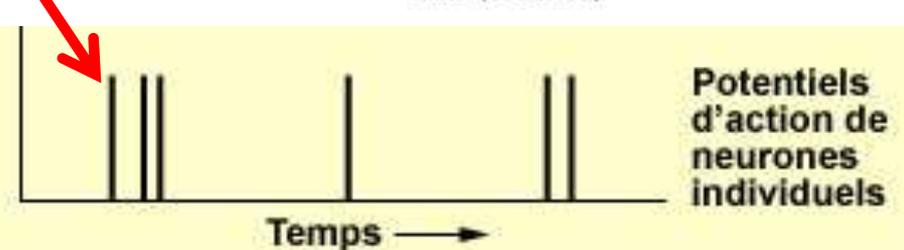
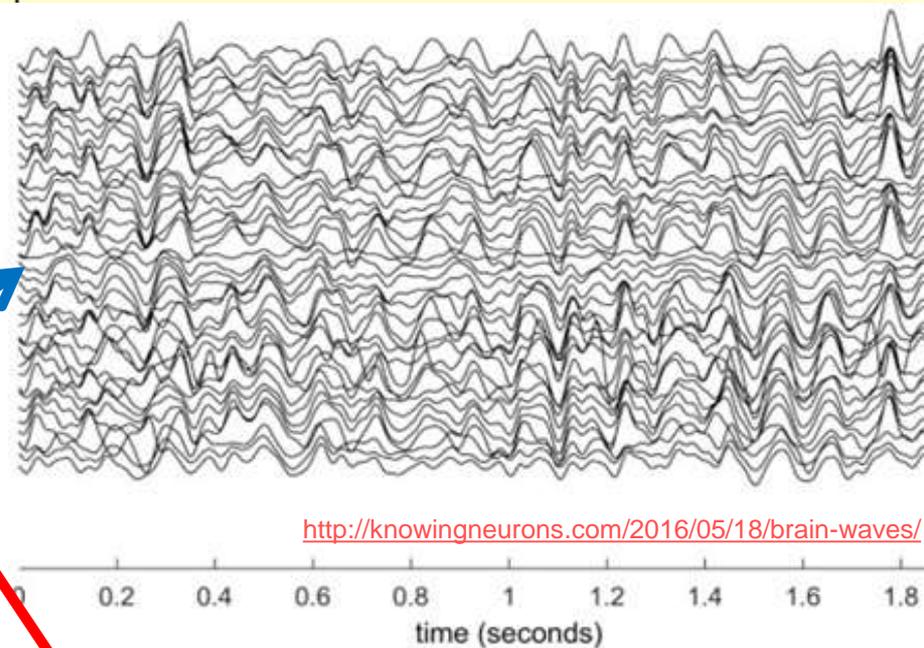
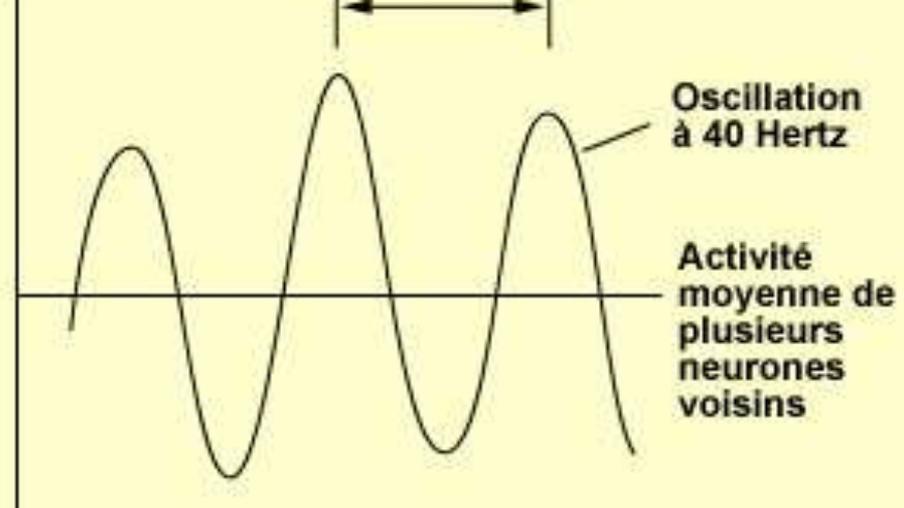
<http://knowingneurons.com/2016/05/18/brain-waves/>

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.

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.



# Freeman's Nonlinear Brain Dynamics and Consciousness

[http://www.ingentaconnect.com/content/imp/jcs/  
2018/00000025/f0020001/art00007](http://www.ingentaconnect.com/content/imp/jcs/2018/00000025/f0020001/art00007)

Journal of Consciousness Studies,  
Volume 25, Numbers 1-2, **2018**

**Walter Freeman's** theory of nonlinear neurodynamics has had a **major impact** on brain dynamics in modern cognitive neuroscience.

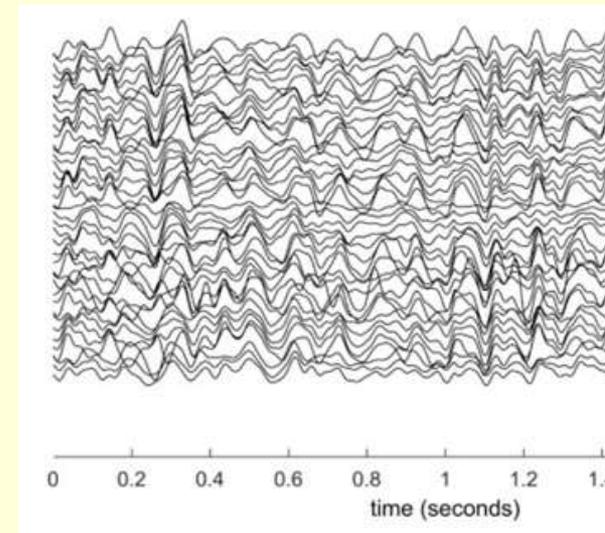
[...]

[Video : Chaos Theory](https://www.youtube.com/watch?v=eJAs9Qr359o)

<https://www.youtube.com/watch?v=eJAs9Qr359o>

**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 **empêchait** l'observateur de prévoir son comportement ou son évolution par le calcul **linéaire**.

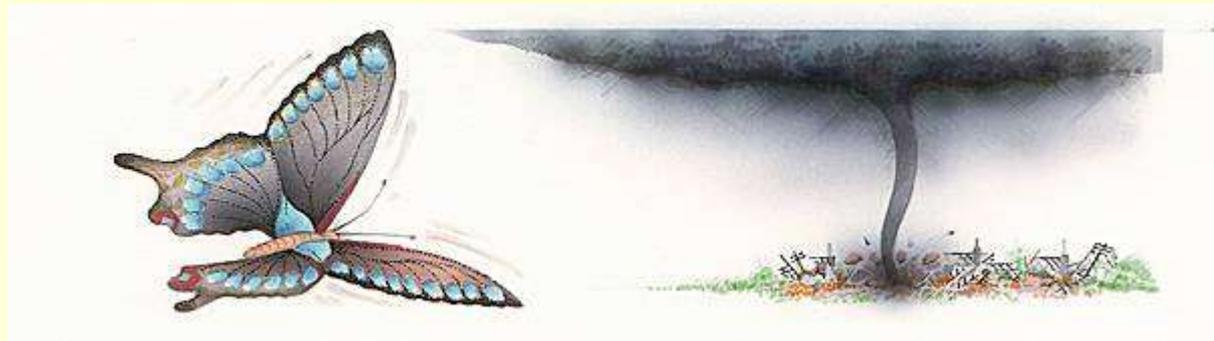


**Jusqu'au milieu du XXe siècle**, on distinguait deux types de phénomènes naturels : les phénomènes aléatoires, qui sont par conséquent imprévisibles, et les phénomènes obéissant à une loi déterministe, qui de ce fait sont prévisibles. Autrement dit, connaissant leurs conditions initiales, on pouvait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

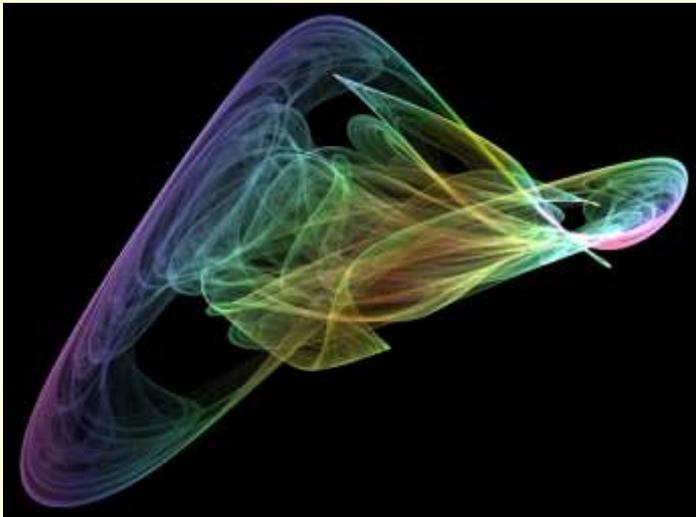
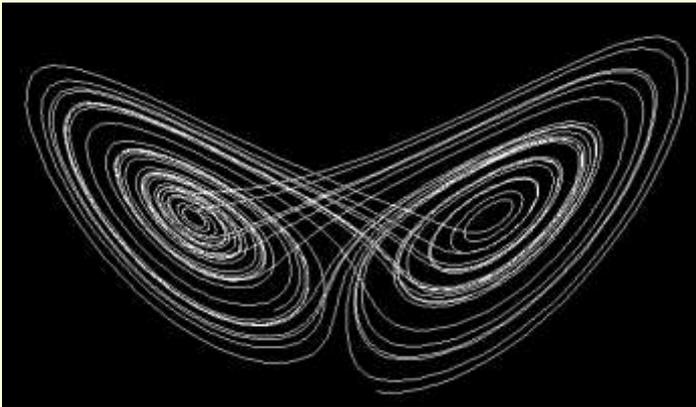
Or on s'est aperçu que certains systèmes déterministes étaient constitués d'un très grand nombre d'entités en interaction locale et simultanée, ce qui **empêchait** l'observateur de prévoir son comportement ou son évolution par le calcul **linéaire**.

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**".

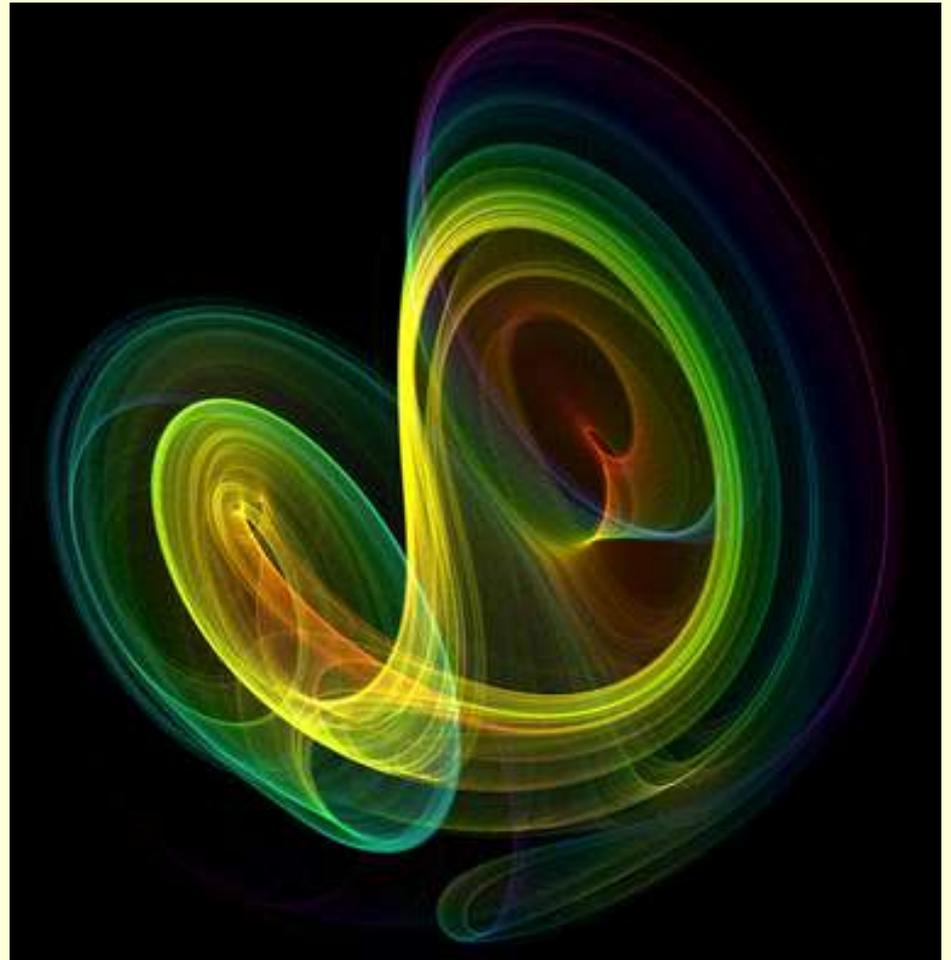
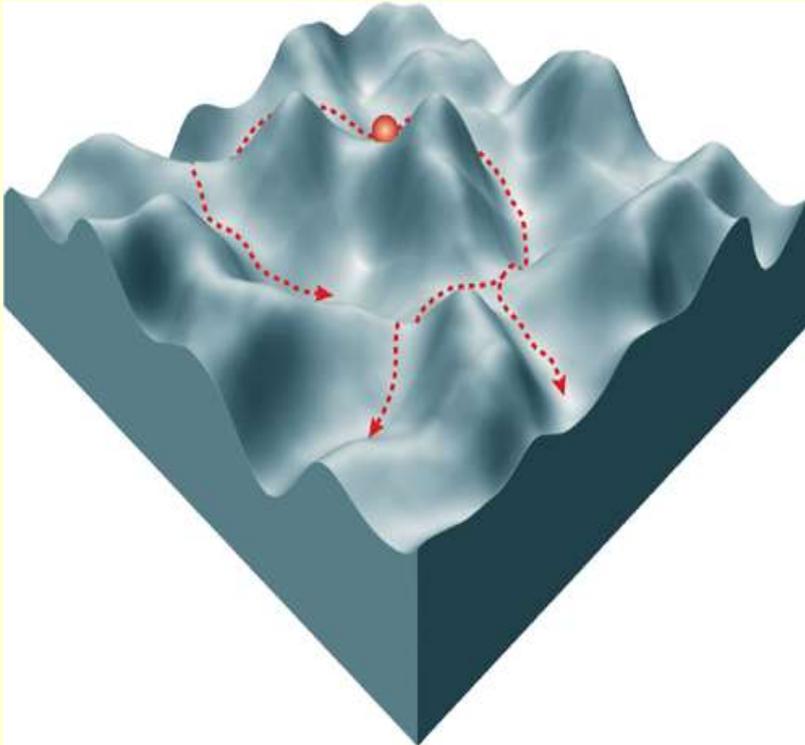
« **L'effet papillon** »

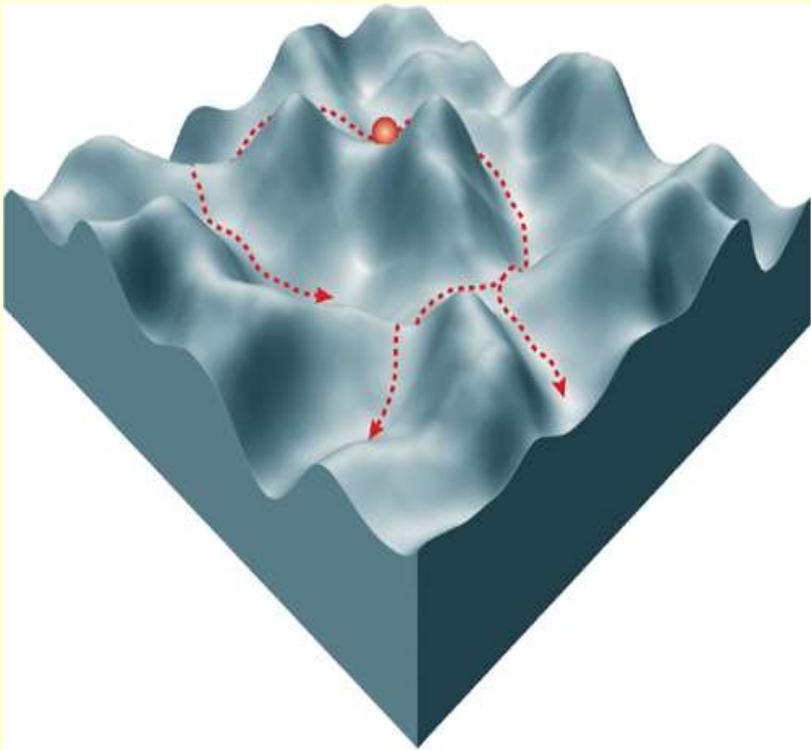


Les grandeurs qui définissent ces systèmes chaotiques, loin de varier dans le temps de manière absolument aléatoire et illimitée, apparaissent confinées, ou si l'on veut «tenues en laisse», par un élément d'ordre appelé **«attracteur étrange»**.

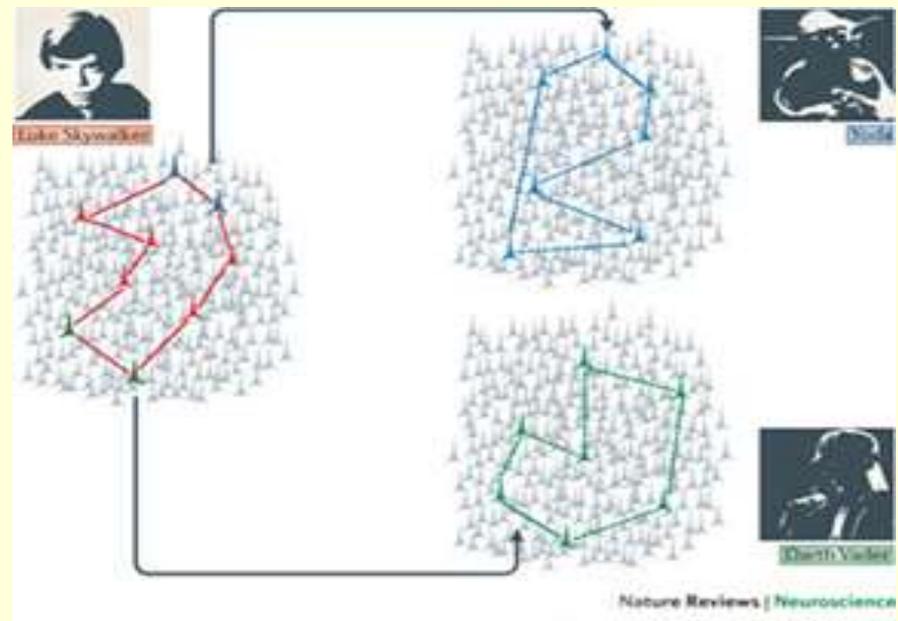


Les grandeurs qui définissent ces systèmes chaotiques, loin de varier dans le temps de manière absolument aléatoire et illimitée, apparaissent confinées, ou si l'on veut «tenues en laisse», par un élément d'ordre appelé **«attracteur étrange»**.

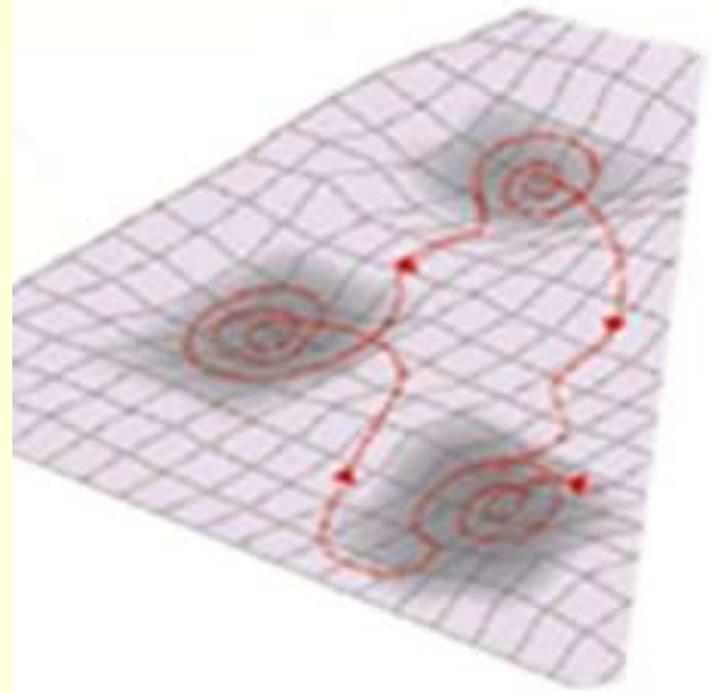




Nature Reviews | Molecular Cell Biology



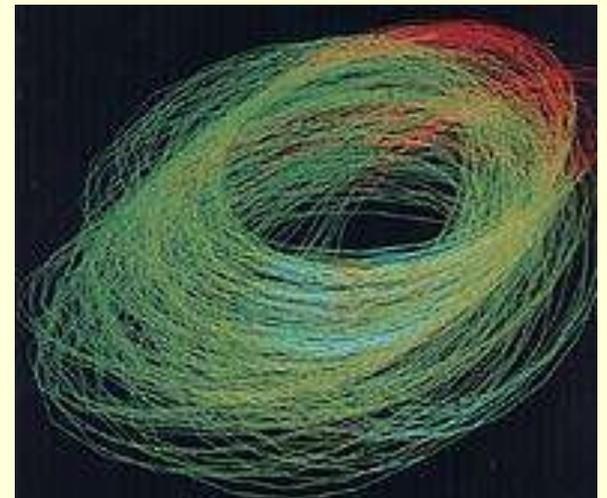
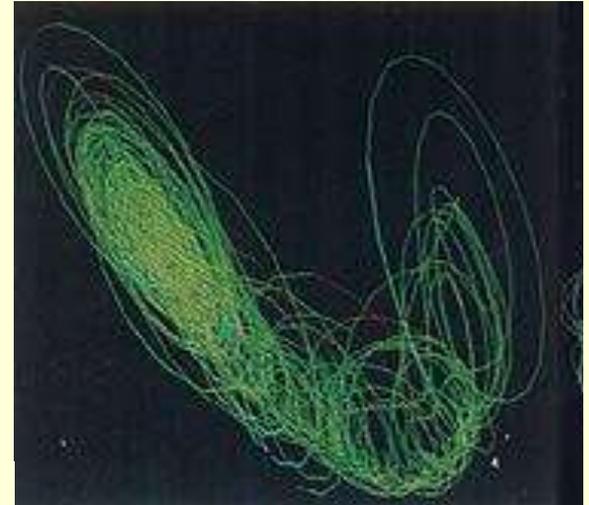
Nature Reviews | Neuroscience



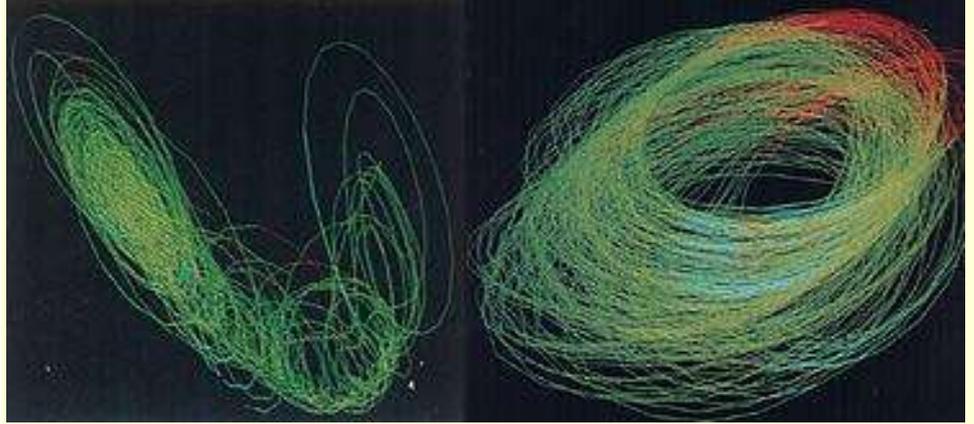
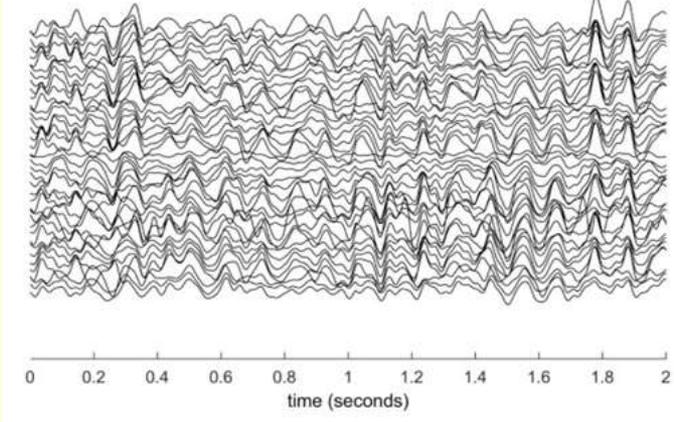
De la même manière, et c'est ce que Freeman a démontré, on peut faire un "**phase portrait**" pour visualiser l'activité simultanée de deux enregistrements électrophysiologiques.

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.

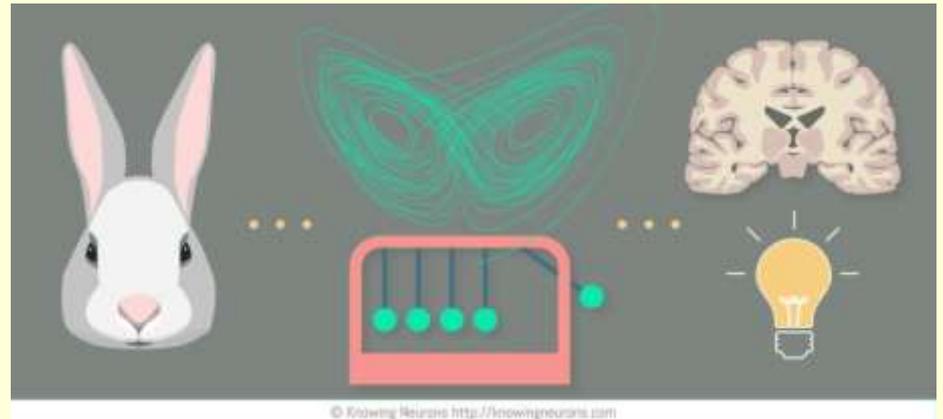


Des odeurs apprises peuvent donc faire **basculer le système d'un attracteur à un autre.**



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**.

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

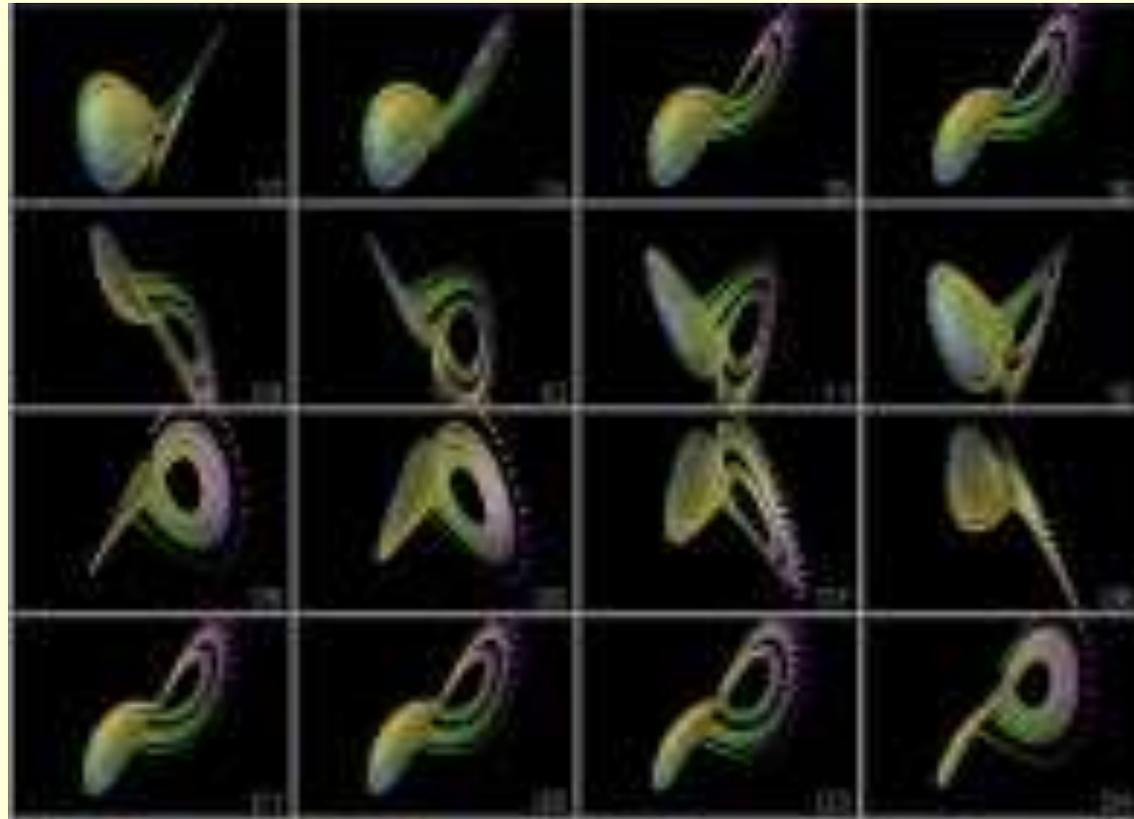


Pour lui, notre expérience du monde réside au niveau de ces patterns alors que les propriétés physiques brutes des stimuli sont rapidement écartées par le cerveau.

Et ces rythmes peuvent amener des populations entières de neurones à former un attracteur qu'on peut aussi appeler plus concrètement un **engramme**, comme on l'a vu.

Mais cet engramme est transitoire, et aussitôt formé, il est susceptible de transmettre son rythme à d'autres assemblées de neurones dans d'autres régions cérébrales, créant ainsi une **succession d'activations transitoires**.

Cela forme des **trajectoires** à travers différents attracteurs dans différentes structures cérébrales qui vont provoquer des souvenirs, des prises de décision et éventuellement des actions.



# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

Électroencéphalogramme;

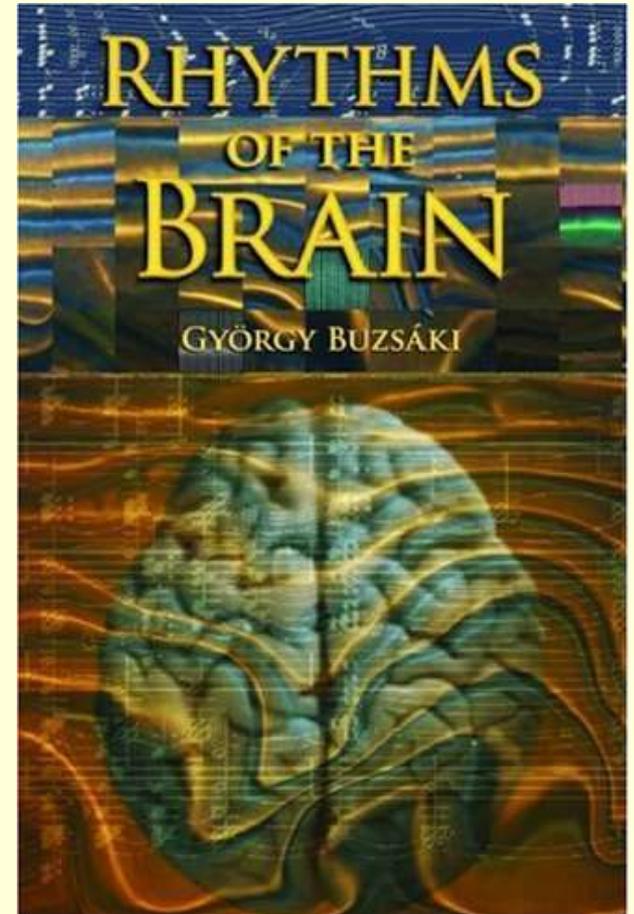
## B- Éveil, sommeil et rêve



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.

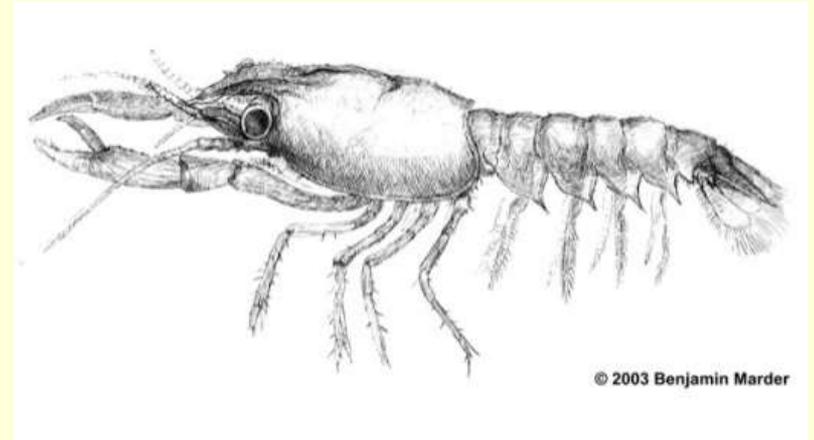


**György Buzsáki - My work**

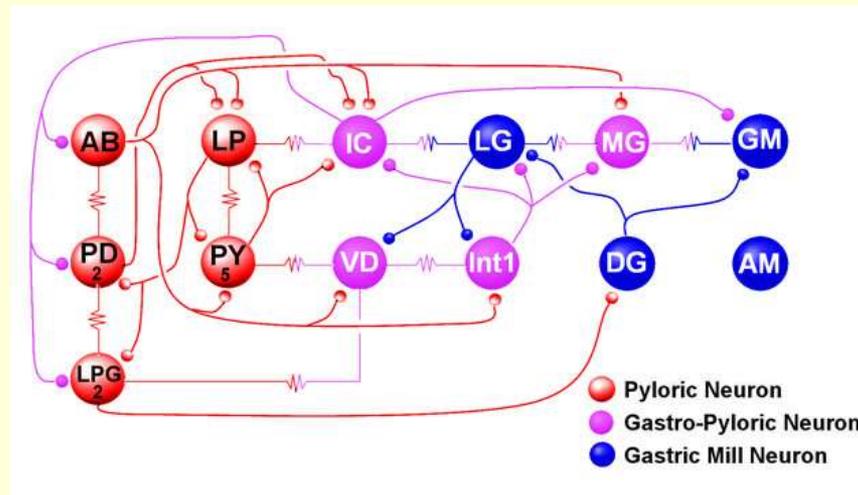
<https://www.youtube.com/watch?v=UOwCbtqVzNU>

(2:00 à 4:30)

Il faut d'abord noter que l'on observe de nombreux rythmes d'activité dans les systèmes nerveux autres que chez l'humain, en particulier chez les **invertébrés**.



C'est ainsi qu'on a pu identifier dans le système nerveux somatogastrique du homard un circuit nerveux reliant une trentaine de neurones capable de générer **deux rythmes d'activité différents et intrinsèques à ce circuit**.



## Captivating Rhythm

<http://www.brainfacts.org/brain-basics/neural-network-function/articles/2009/captivating-rhythm/>

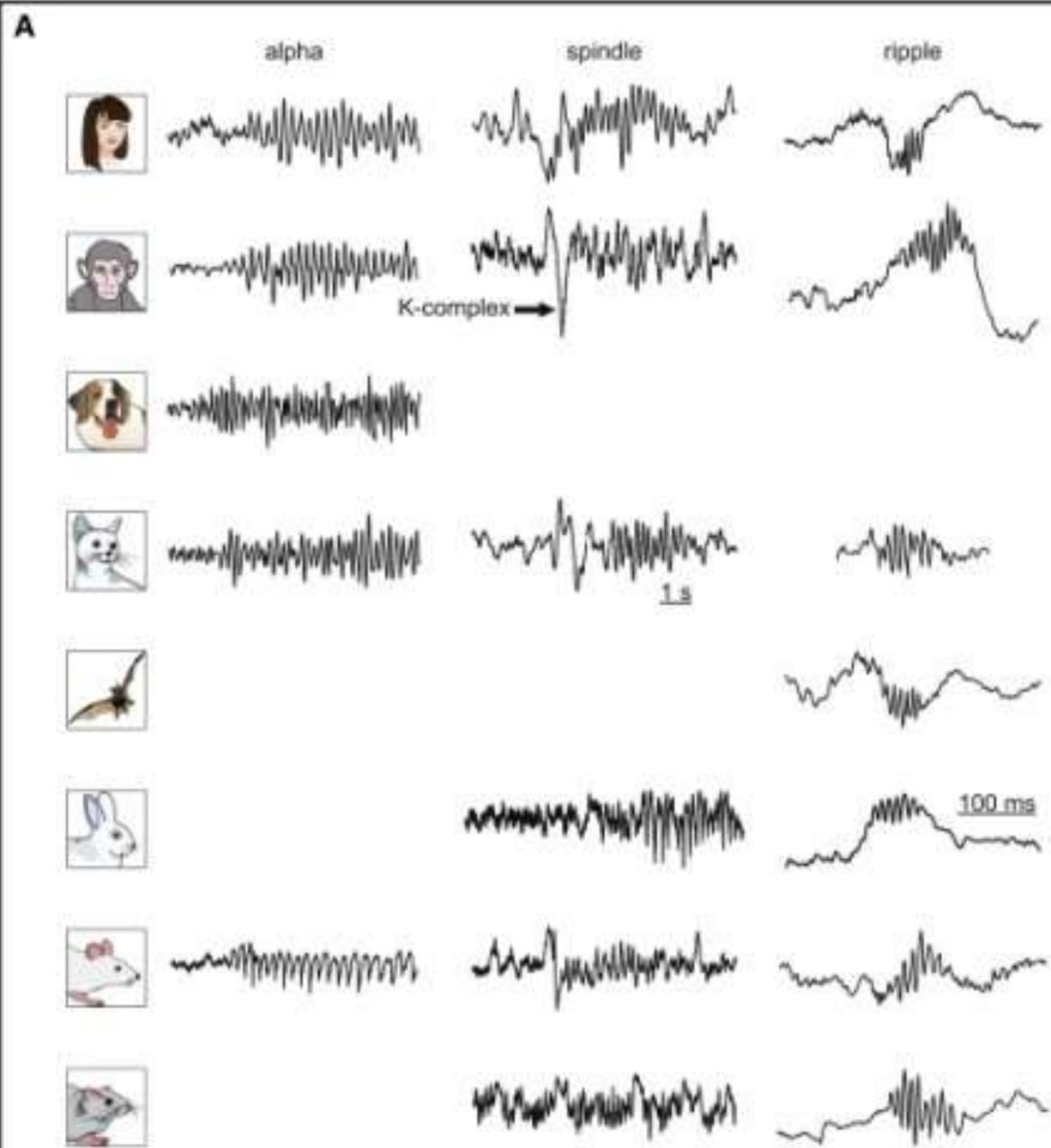
2013

Scaling Brain Size,  
Keeping Timing:

## Evolutionary Preservation of Brain Rhythms

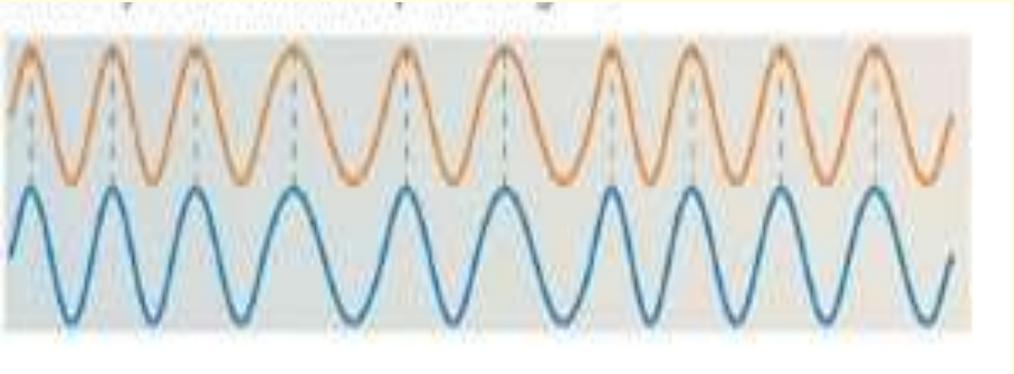
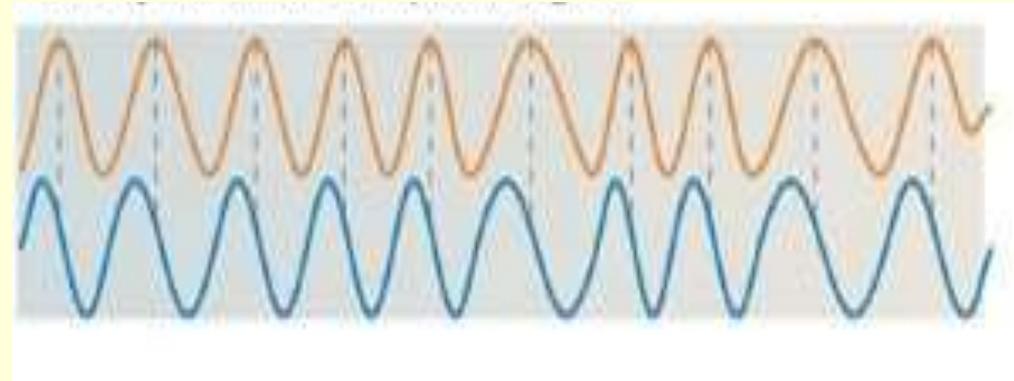
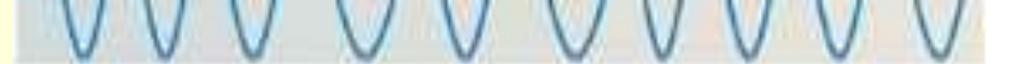
György **Buzsáki**, Nikos  
**Logothetis** and Wolf  
**Singer**

Neuron, Volume 80, Issue  
3, 751-764,



**B**

123



## Oscillations

(selon un certain rythme  
(en Hertz))

et

**Synchronisation**  
(activité simultanée)

sont des phénomènes  
différents mais souvent  
liées !

# 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

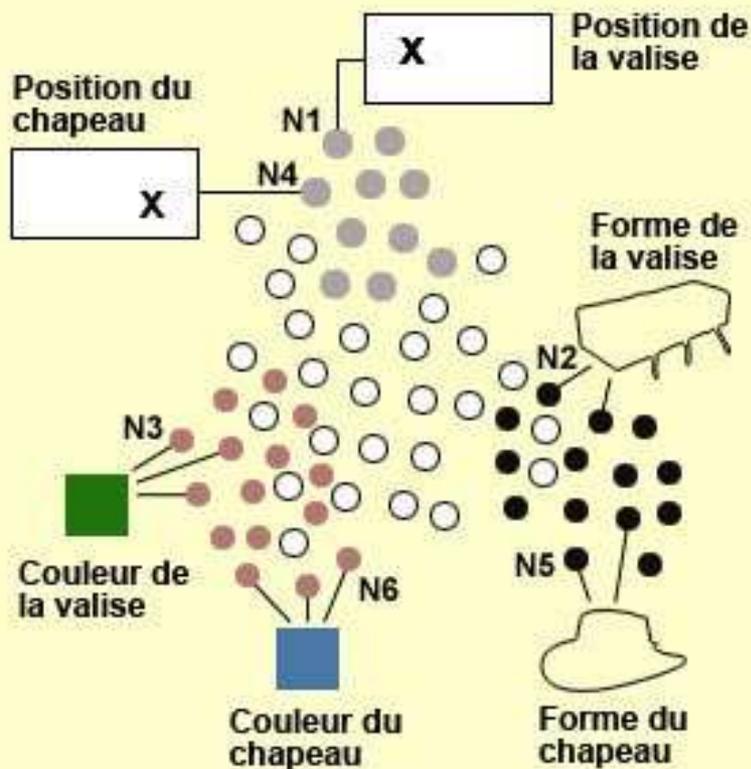
<http://brainsciencepodcast.com/bsp/brain-science-podcast-31-brain-rhythms-with-gyorgy-buzsaki.html>

**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,**

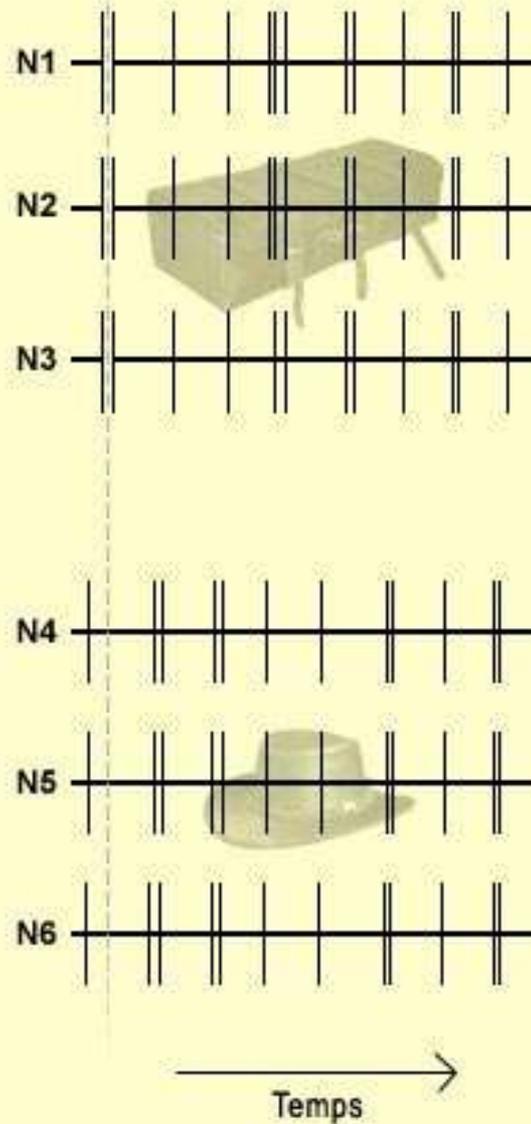
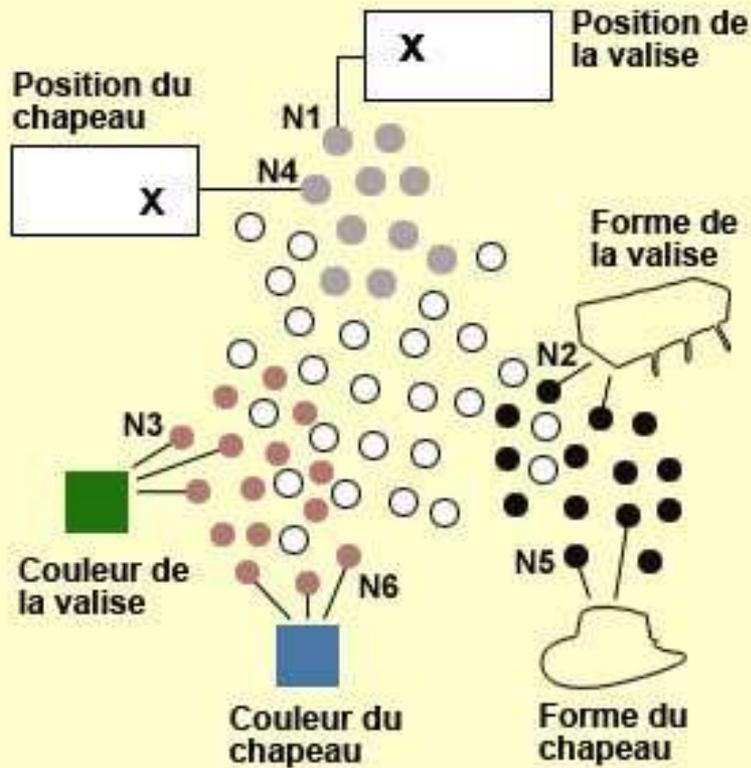
propriétés qui activent souvent des **régions distinctes et distantes**  
dans le cerveau.

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



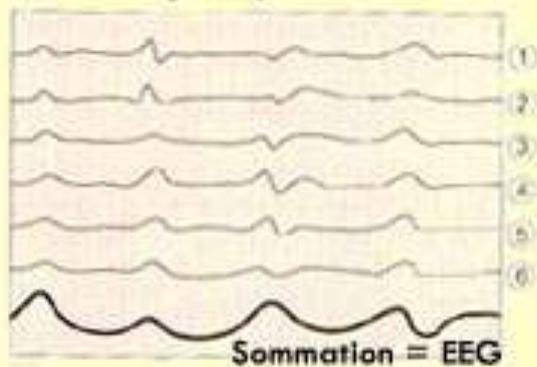
Alors on peut se demander **comment les caractéristiques d'un même objet sont-elles mises ensemble** pour former la perception consciente et distincte que l'on a de chacun des deux objets, sans en mélanger les caractéristiques ?

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

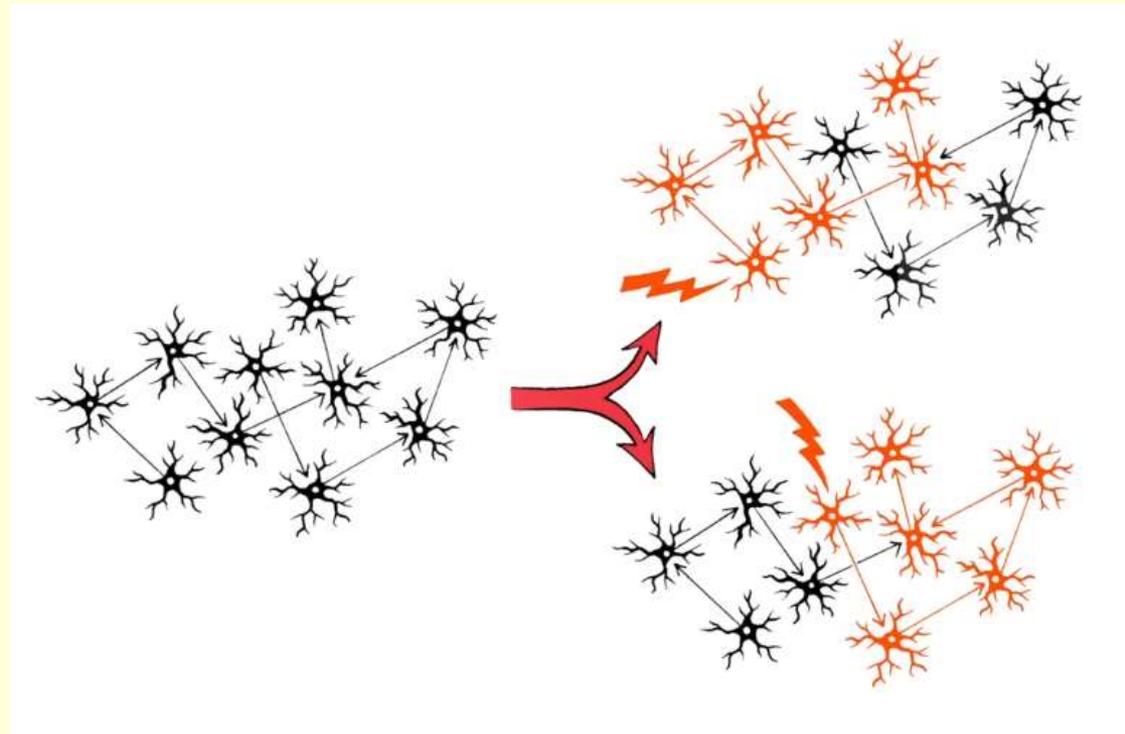
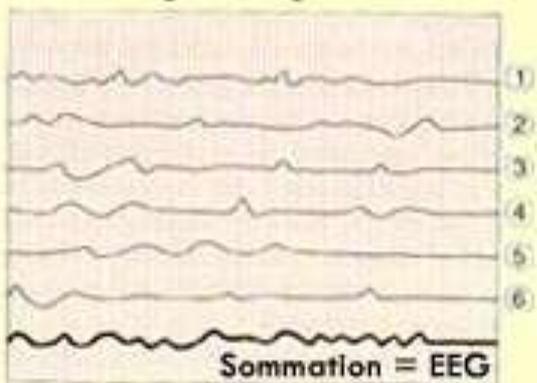


Car la synchronisation des oscillations rend possible la formation d'assemblées de neurones transitoires

Décharges synchronisées

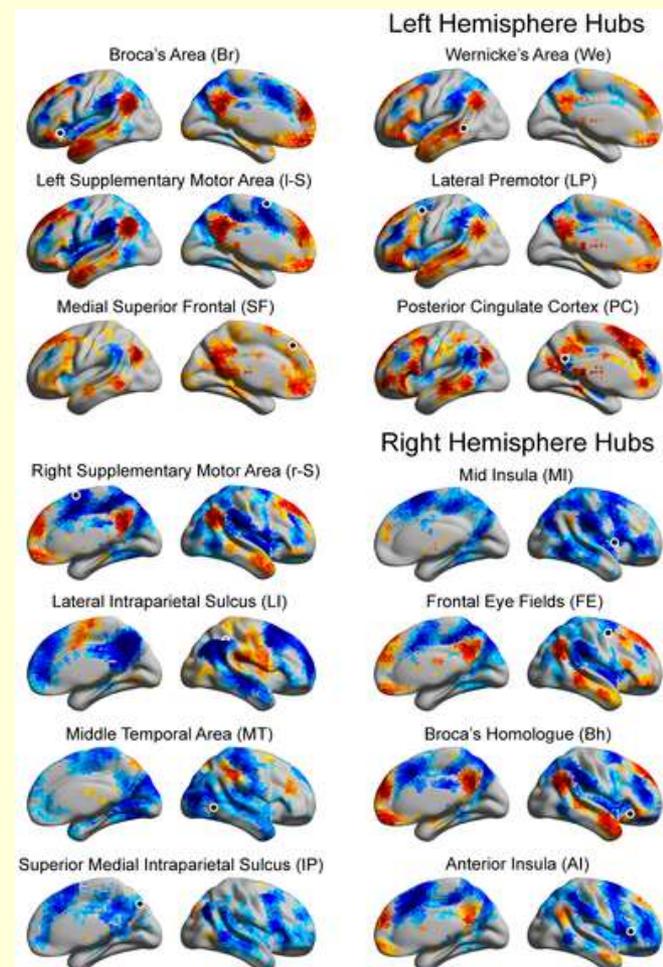
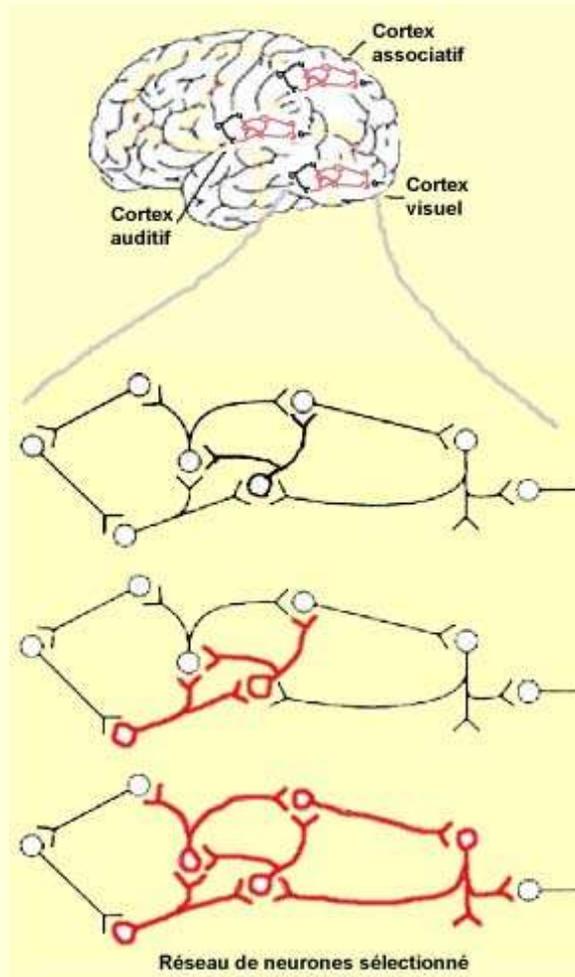
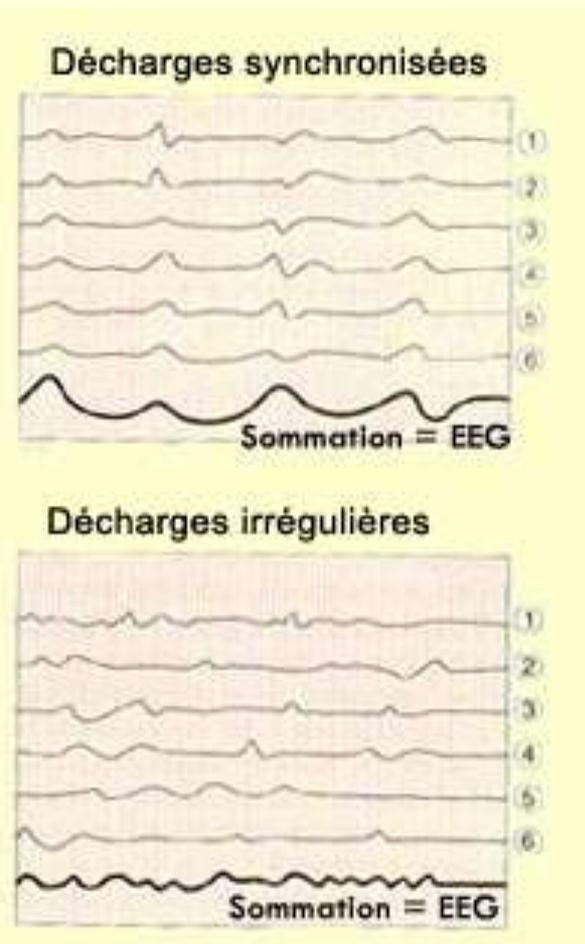


Décharges irrégulières



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

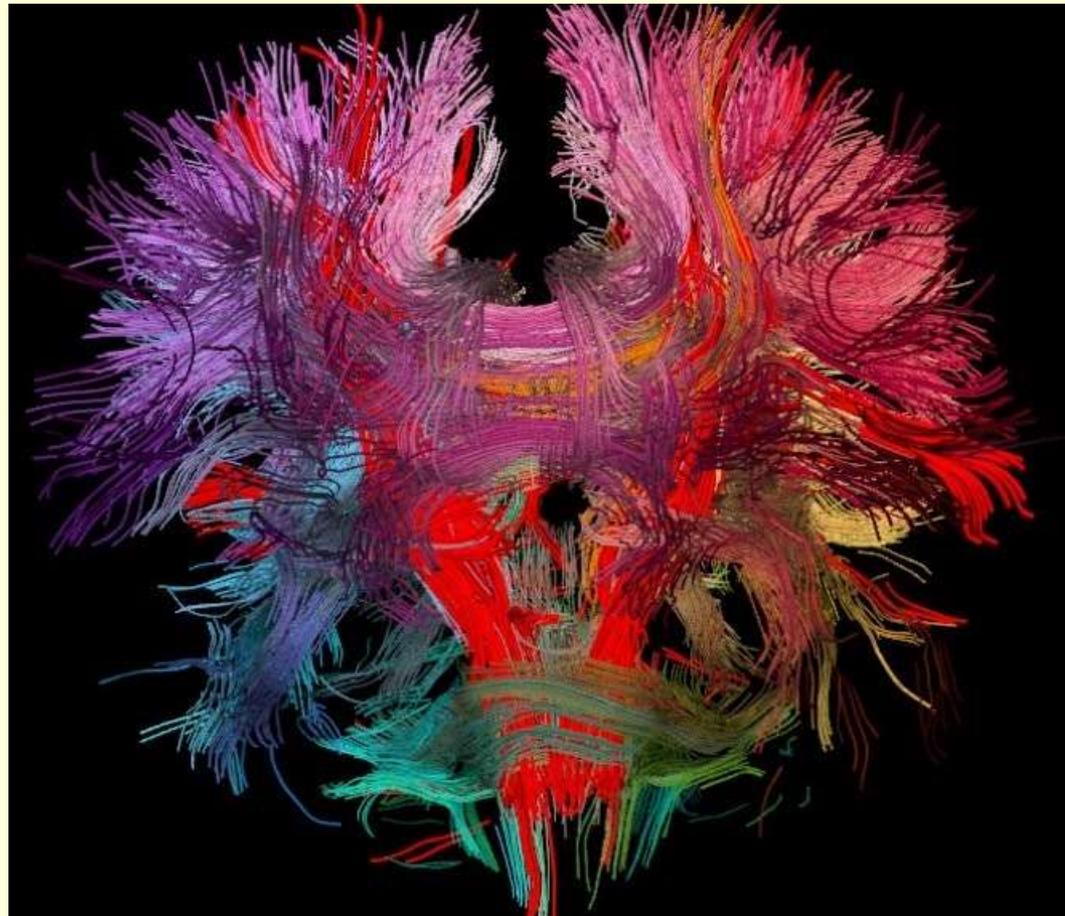
qui se produisent non seulement dans certaines structures cérébrales, mais dans des réseaux largement distribués à l'échelle du cerveau entier.



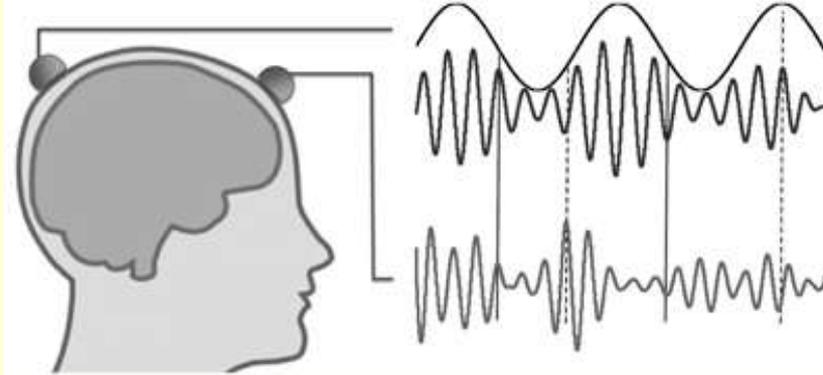
Car la synchronisation des oscillations rend possible la formation  
**d'assemblées de neurones transitoires**

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

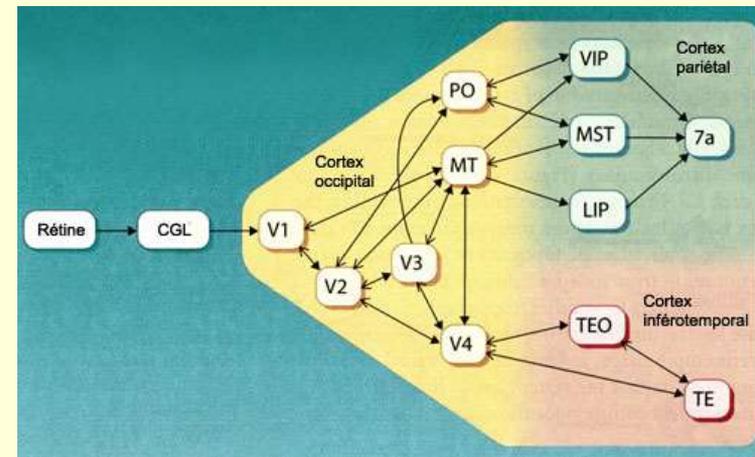
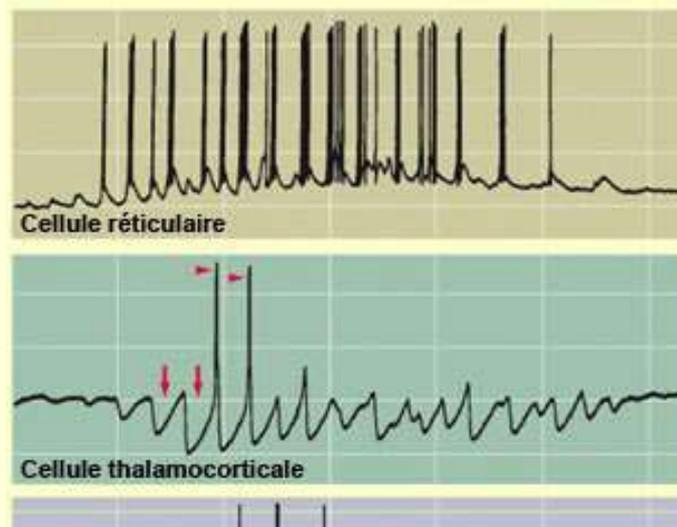
La synchronisation d'activités oscillatoires permettrait ainsi de **mettre en relation**, à un instant donné, diverses assemblées de neurones correspondant à diverses propriétés d'un objet pour nous en donner une **perception consciente unifiée**, par exemple.



Les oscillations apportent donc beaucoup d'autres **possibilité computationnelles**



par rapport aux approches non temporelles basée sur **les taux de décharge** des potentiels d'actions dans différentes structures organisées de façon hiérarchique pour les traiter.

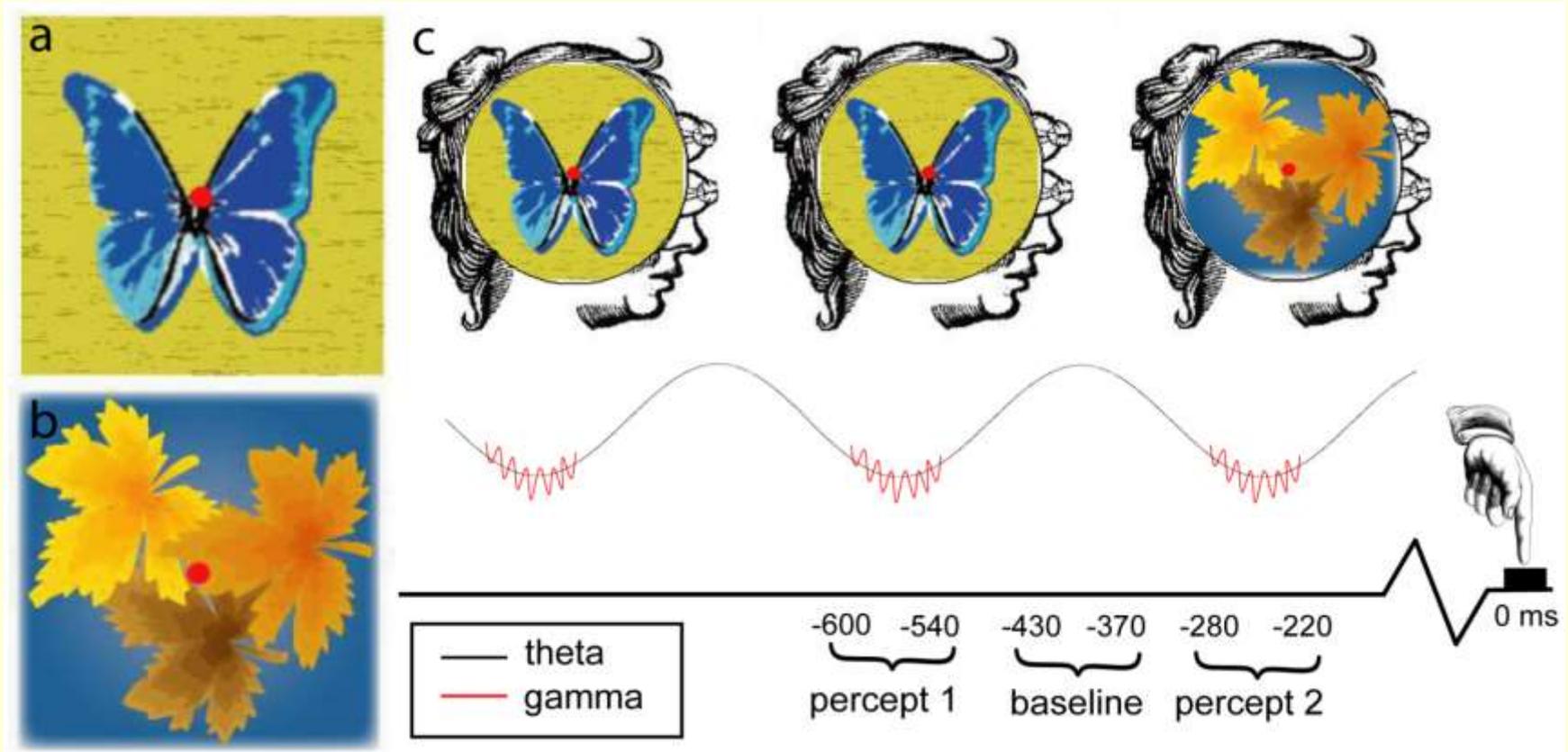


## Rôles fonctionnels possibles des oscillations:

- **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.

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.**



# 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>

“By creating a transgenic mouse in which **vesicular release from astrocytes can be reversibly blocked**, we found that astrocytes are necessary for novel object recognition behavior and to maintain functional gamma oscillations both in vitro and in awake-behaving animals. Our findings reveal an unexpected role for astrocytes in neural information processing and cognition. “

**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. »

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

Neuroscience News, September 30, **2015**

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

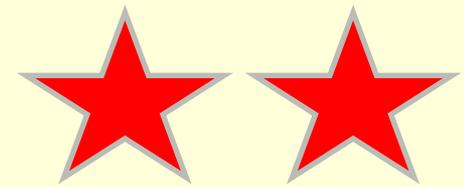
Brown University brain scientists didn't just study how recognition of familiarity and novelty arise in the mammalian brain, they actually took control, inducing rats to behave as if images they'd seen before were new, and images they had never seen were old.

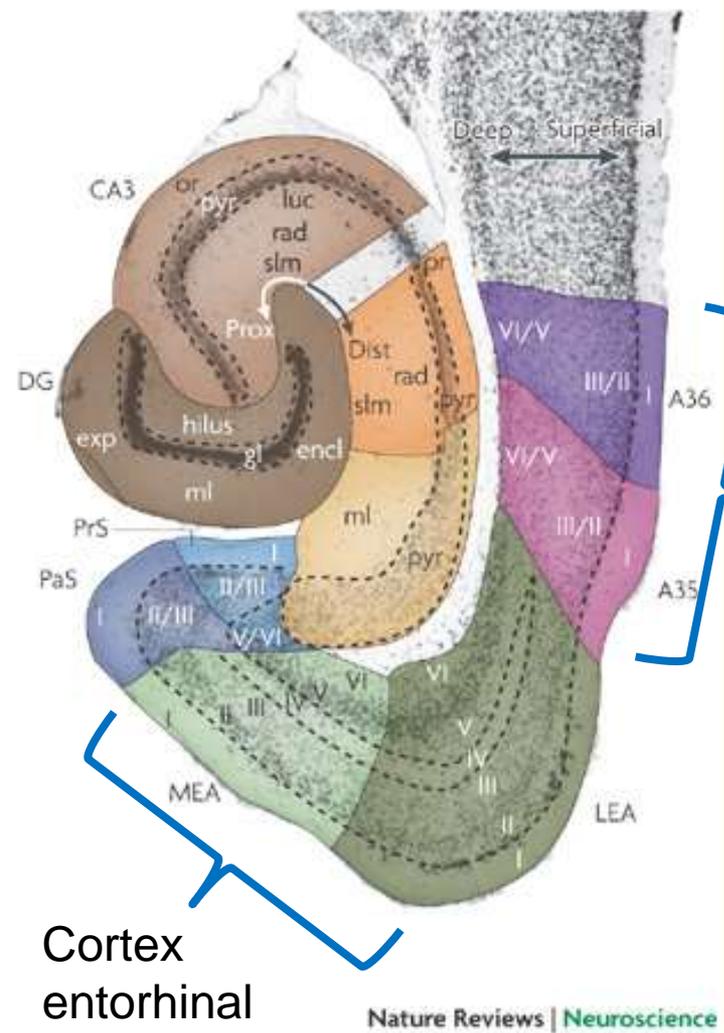
## Bidirectional Modulation of Recognition Memory

Jonathan W. Ho et al.

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

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





**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.

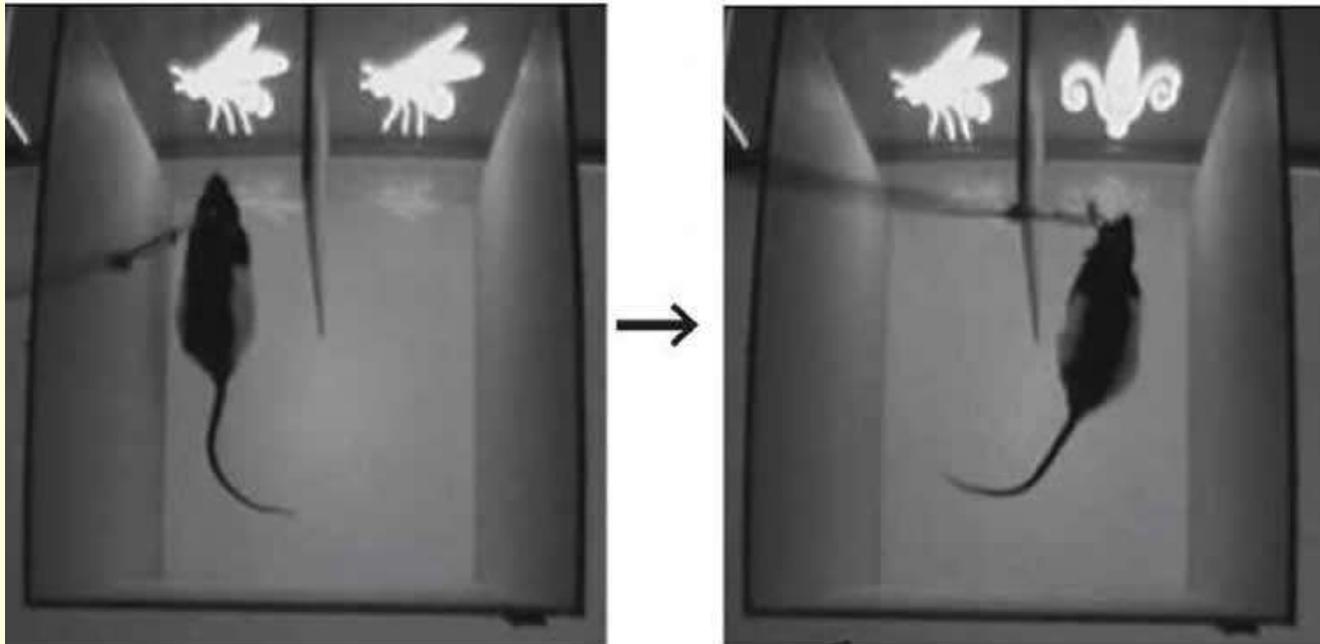
**FIGURE 1 | Representations of the hippocampal formation and the parahippocampal region in the rat brain.**

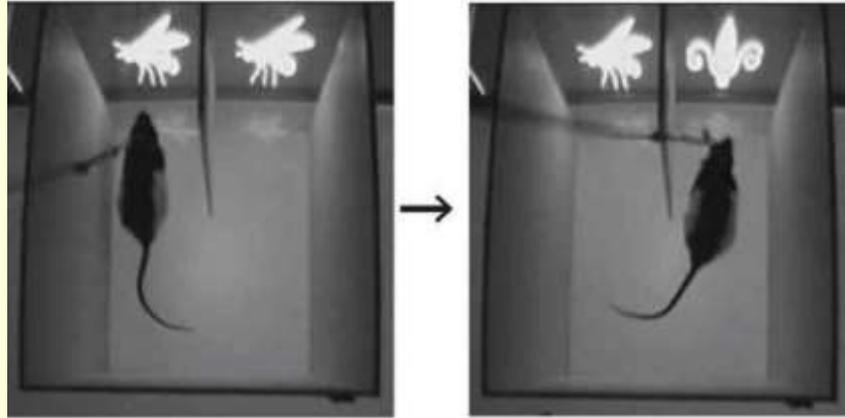
[http://www.nature.com/nrn/journal/v10/n4/fig\\_tab/nrn2614\\_F1.html](http://www.nature.com/nrn/journal/v10/n4/fig_tab/nrn2614_F1.html)

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**.

# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

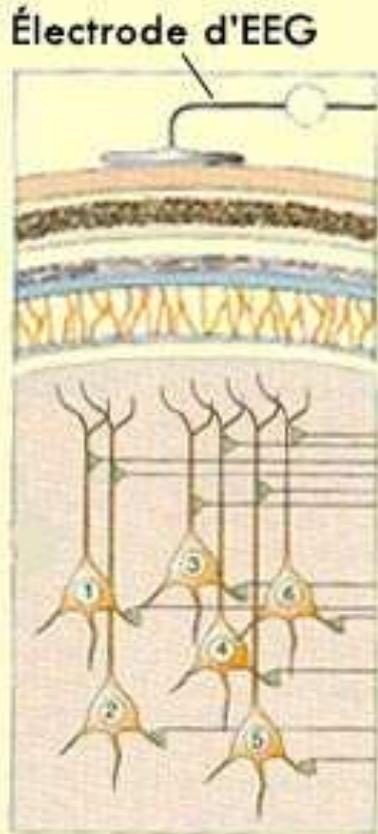
Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

Électroencéphalogramme;

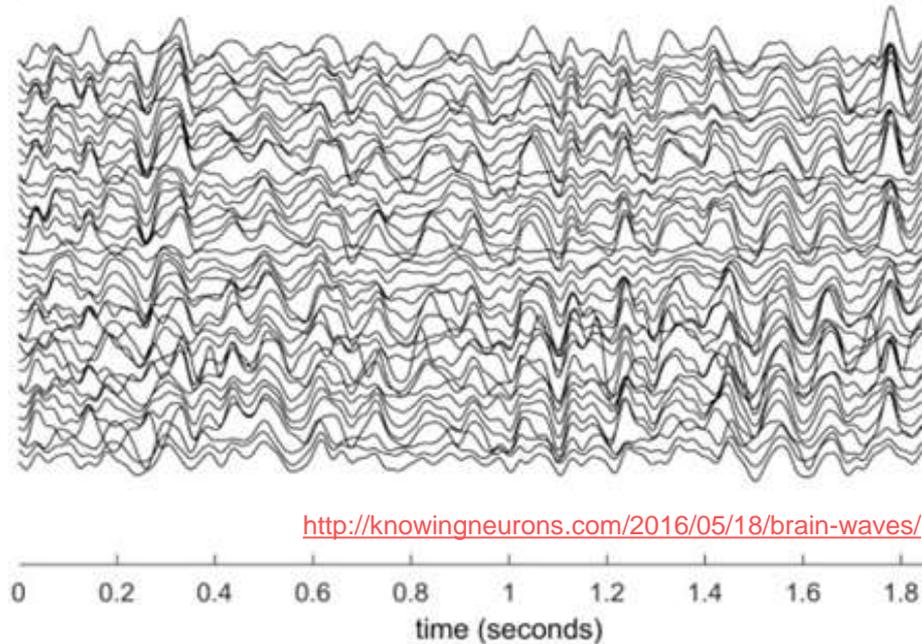
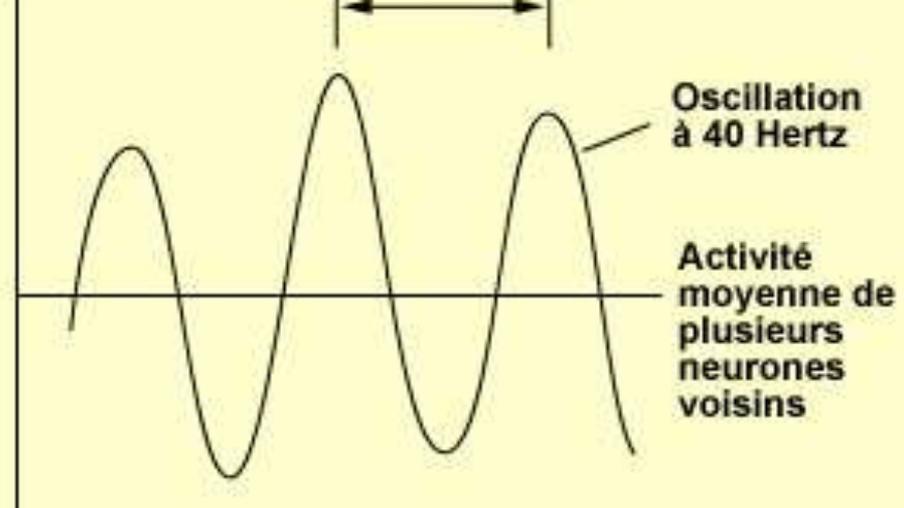
## B- Éveil, sommeil et rêve



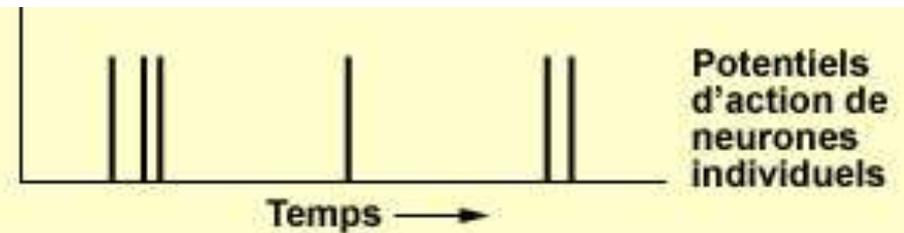
**EEG :**  
**niveau « macro »**



**“Local field potentials” :**  
**niveau « meso »**



**Potentiels d'action :**  
**niveau « micro »**

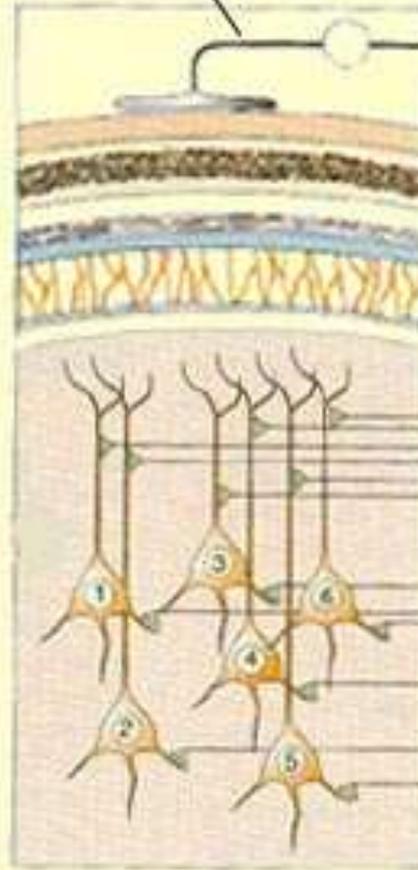




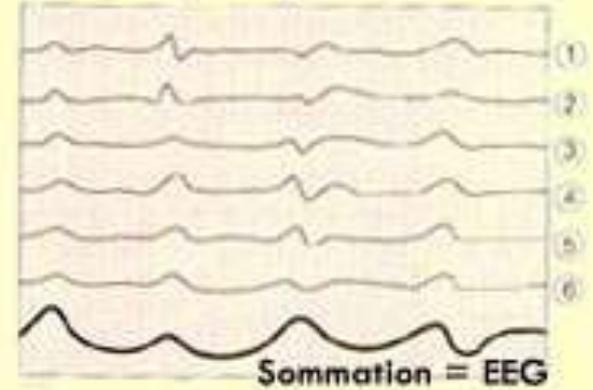
L'EEG fournit une mesure encore plus générale de l'activité des populations de neurones corticaux

(une **sommation de nombreux LFPs**).

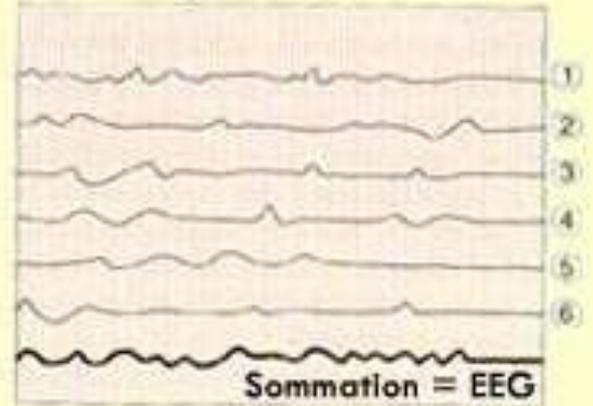
Électrode d'EEG



Décharges synchronisées



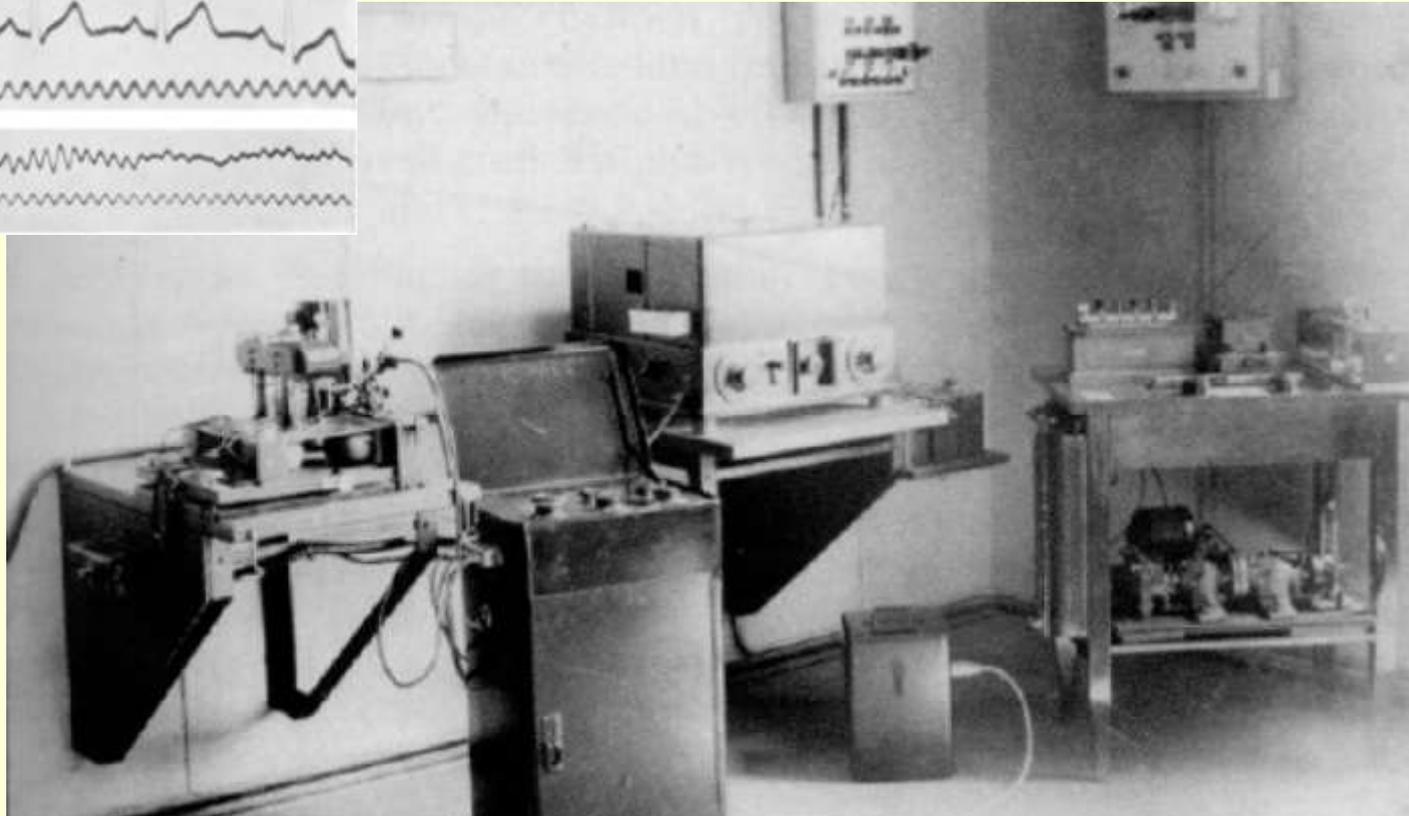
Décharges irrégulières



L'EEG capte donc toujours l'activité synchrone de populations entières de **milliers ou de millions de neurones**.

Comme le voltage diminue avec le carré de la distance, l'activité dans les **structures sous-corticales** est plus difficile à détecter.

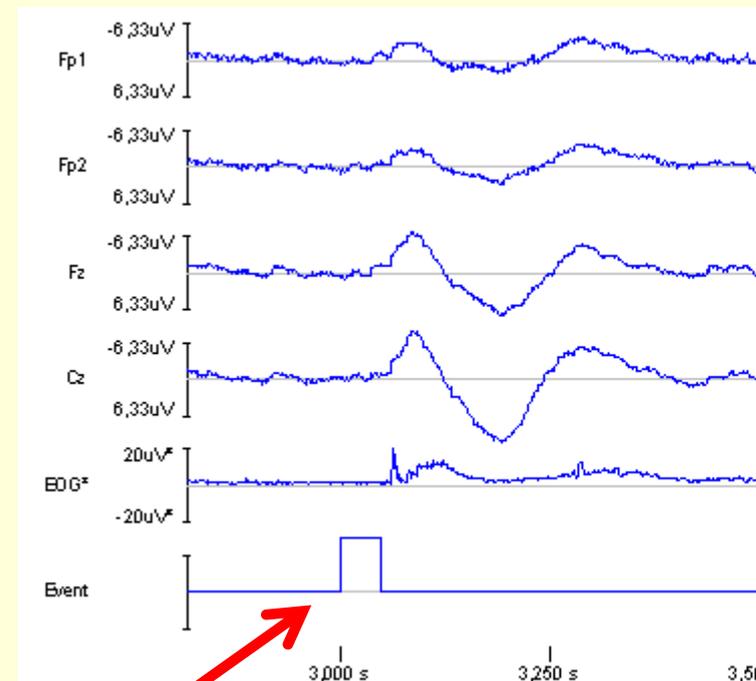
- Premier enregistrement d'un EEG chez l'humain : Hans Berger, en **1924**



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.



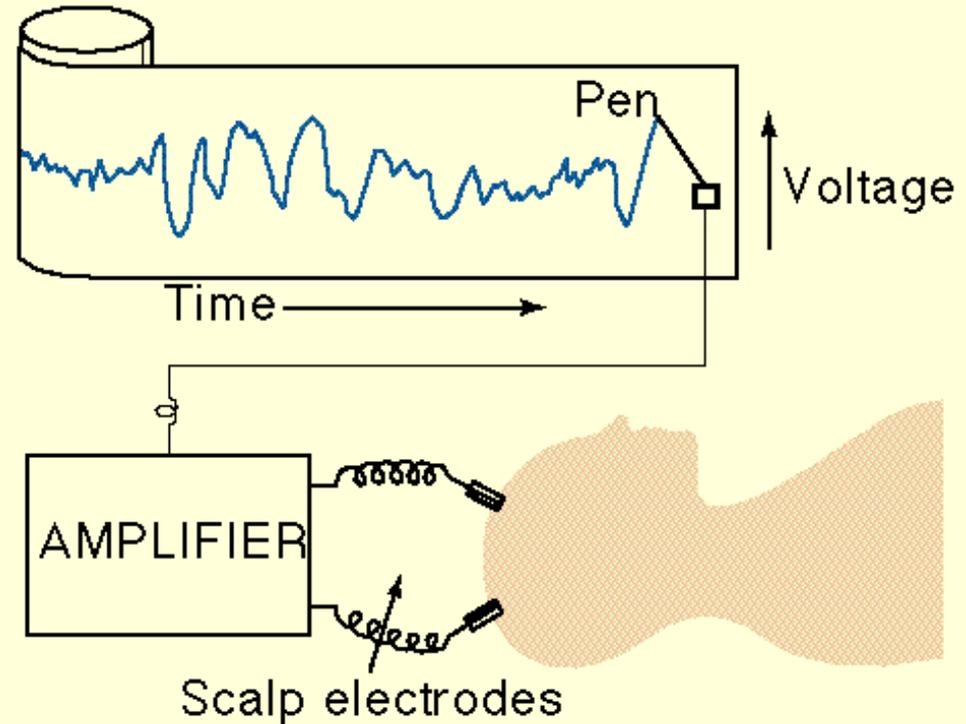
L'électroencéphalographie (EEG) est donc une technique **non invasive** pour enregistrer l'activité du cerveau.

Mesure directe de cette activité électrique, contrairement à l'imagerie cérébrale.

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

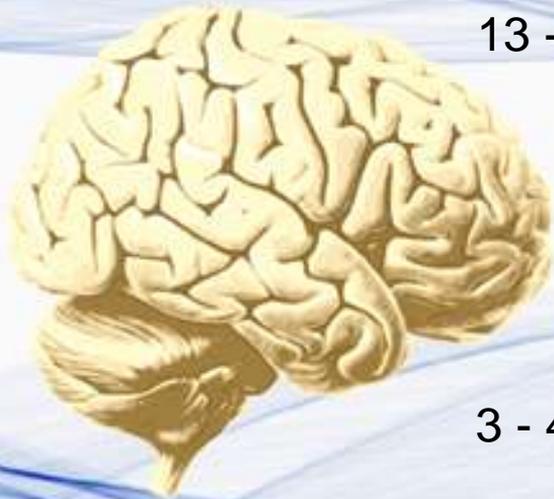
mais **bonne résolution temporelle** (millisecondes)

Electroencephalography Recording System



Les oscillations recueillies, dont la fréquence va de  $< 1 \text{ Hz}$  à  $> 100 \text{ Hz}$ , correspond à l'**activité globale** des neurones du cerveau **en temps réel** (comparé à l'IRMf où il n'y a qu'un scan total du cerveau par seconde !)

# EEG brainwaves



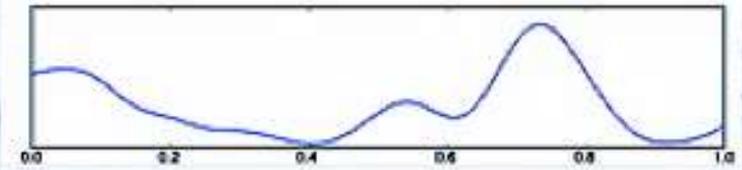
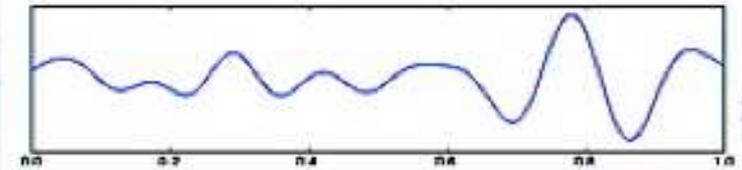
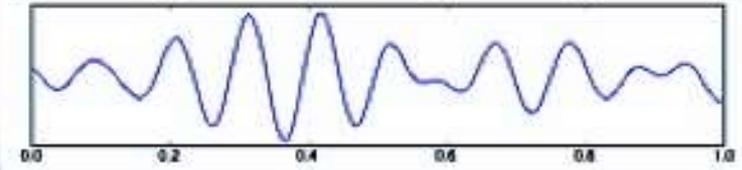
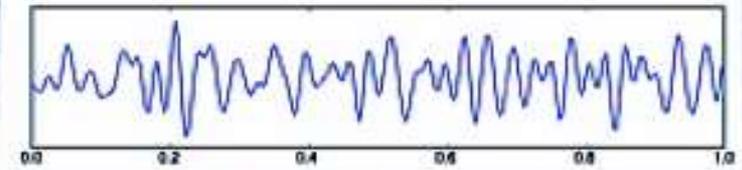
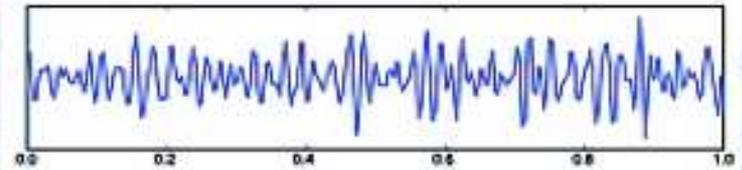
> 30 - 35 Hz **Gamma**  
Problem solving,  
concentration

13 -15 à 30 Hz **Beta**  
Busy, active mind

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

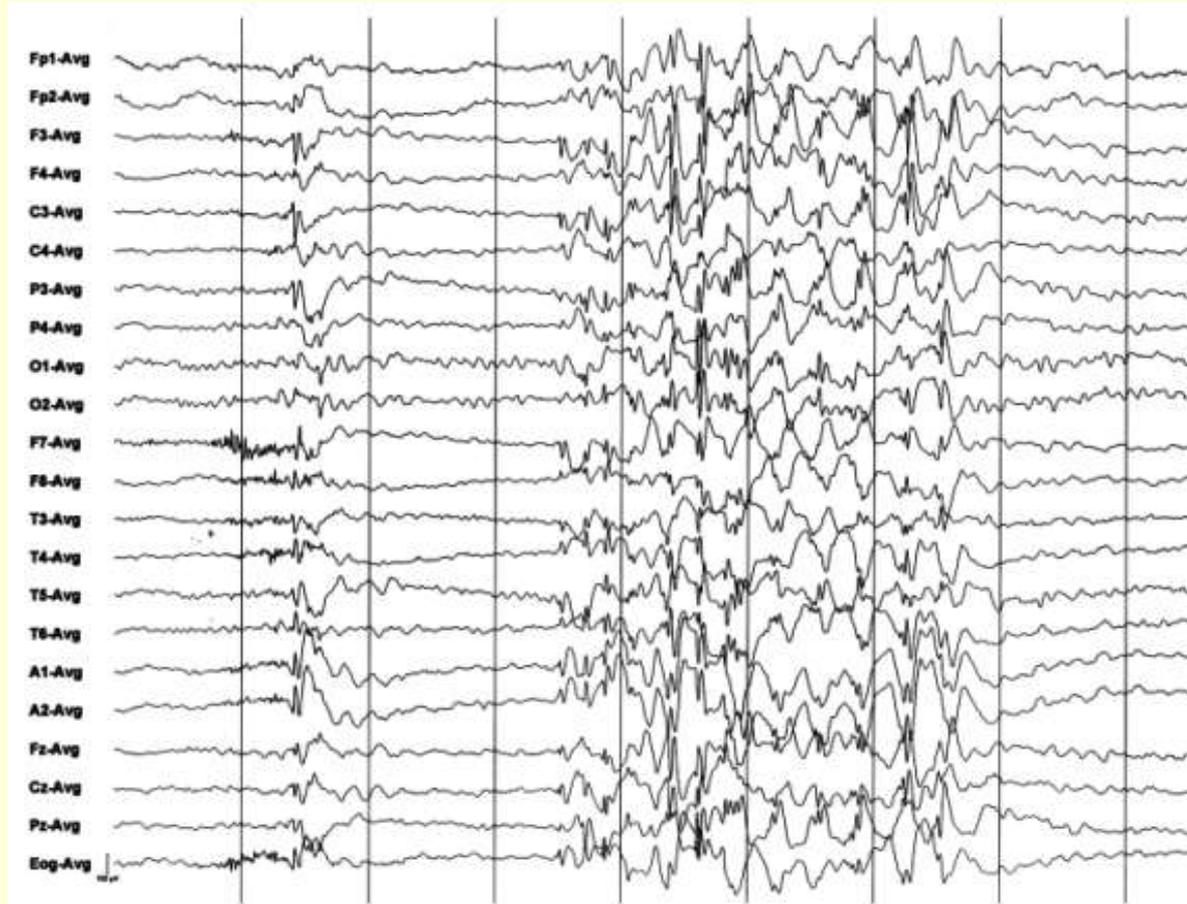
3 - 4 à 7- 8 Hz **Theta**  
Drowsiness

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





- Utilisation fréquente en neurologie : détection de foyers **épileptiques**
- Aussi : diagnostic de coma, de mort cérébrale
- Outil important pour la recherche sur **le sommeil**



# Cours 4 : Des réseaux de milliards de neurones qui oscillent et se synchronisent dans le temps

## A- Des réseaux qui oscillent à l'échelle du cerveau entier

Grâce à l'activité cérébrale endogène;

Grâce aux connexions réciproques dans les réseaux;

Oscillations et activité dynamique chaotique;

Rôles fonctionnels possible de la synchronisation des rythmes cérébraux;

Électroencéphalogramme;

## B- Éveil, sommeil et rêve





La « règle de trois », avec Roger Godbout, du Laboratoire de recherche sur le sommeil de l'hôpital Rivière-des-Prairies. **4 octobre 2015**

[http://ici.radio-canada.ca/emissions/les\\_annees\\_lumiere/2015-2016/archives.asp?nic=1&date=2015-10-04](http://ici.radio-canada.ca/emissions/les_annees_lumiere/2015-2016/archives.asp?nic=1&date=2015-10-04)

## **Pourquoi dort-on ?**

Dans les années '80 et '90, des expériences chez les animaux ont montré que la privation totale de sommeil entraîne la mort au bout de 230 à 235 heures (environ 10 jours).

Les animaux privés de sommeil s'alimentaient plus mais leur température baissait, ce qui est paradoxal et dénote un fort dérèglement du métabolisme.

Tous les animaux ont un cycle de repos (même les abeilles, relaxation muscle du cou).

Chez l'humain, on peut aussi observer ce qui se passe quand on ne dort pas assez ou, comme le disent les médecins, quand on montre les signes du **syndrome d'insuffisance du sommeil**.

C'est d'abord la vigilance, la concentration et la capacité de réfléchir qui sont diminuées.

On observe ensuite un ralentissement des réflexes, des troubles de la mémoire, de la fatigue musculaire, des sautes d'humeur, voire de l'agressivité et de la difficulté à se situer dans le temps ou l'espace.

Cela peut aller jusqu'à des **hallucinations** semblables à celles qui surviennent habituellement au moment de s'endormir, entre rêve et réalité. Anodines lorsqu'on est au lit, elles peuvent être fatales au travail ou au volant. En fait, le manque de sommeil serait la cause cachée de la majorité des "**erreurs humaines**" qui **provoquent des accidents**.

→ Il y aurait près de 10% de plus d'accidents de la route le lendemain du jour où on avance l'heure.

Chez l'humain, on peut aussi observer ce qui se passe quand on ne dort pas assez ou, comme le disent les médecins, quand on montre les signes du **syndrome d'insuffisance du sommeil**.

C'est d'abord la vigilance, la concentration et la capacité de réfléchir qui sont diminuées.

On observe ensuite un ralentissement des réflexes, des troubles de la mémoire, de la fatigue musculaire, des sautes d'humeur, voire de l'agressivité et de la difficulté à se situer dans le temps ou l'espace.

Cela peut aller jusqu'à des **hallucinations** semblables à celles qui surviennent habituellement au moment de s'endormir, entre rêve et réalité. Anodines lorsqu'on est au lit, elles peuvent être fatales au travail ou au volant. En fait, le manque de sommeil serait la cause cachée de la majorité des "**erreurs humaines**" qui **provoquent des accidents**.

À plus long terme, plusieurs études ont trouvé une relation entre la quantité et la qualité du sommeil et plusieurs problèmes de santé chroniques. C'est le cas par exemple de l'**obésité**, du **diabète** ou de l'**hypertension**.

Dans ces trois cas, le manque de sommeil perturbe des mécanismes régulateurs qui se mettent normalement en branle durant la nuit.

Aucun humain ne peut dormir moins de 4 h par nuit (sommeil « incompressible »)

Mais il y a des gros dormeurs et des petits dormeur, avec une moyenne 7h30 – 8h pour la majorité des gens.

15 à 20% des gens dorment moins de 6 heures  
10% des gens plus de 9 heures

Il semble qu'avec l'entraînement, on puisse réduire progressivement d'une heure ou deux son temps de sommeil normal sans ressentir trop de fatigue.

C'est d'ailleurs ce qui semble s'être passé dans les sociétés développées durant le dernier siècle : **les adultes de 1910 dormaient en moyenne 9 heures par nuit**, alors que celui d'aujourd'hui se contente de 7,5 à 8 heures.

**L'éclairage électrique** qui permet d'augmenter facilement la durée de jours et la valorisation croissante de valeurs liées à la productivité durant ce siècle y sont sans doute pour quelque chose.

Dans notre société obsédée par la performance, on cite souvent en exemple Napoléon, Louis XIV ou Churchill qui dormaient, dit-on, que quelques heures par nuit.

Mais curieusement, on oublie de parler de tous les autres qui, comme Einstein, avait besoin de 10, et parfois même de 12 heures de sommeil par nuit !

Différents « **style de sommeil** » aussi :

on se couche plus ou moins tard et on se lève plus ou moins tôt.

ÉVEIL



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

SOMMEIL PROFOND



RÊVE



## ÉVEIL



## SOMMEIL PROFOND



## RÊVE



Si on analyse les caractéristiques de ces deux types de sommeil et de l'éveil, on note d'importantes **différences physiologiques** un peu partout dans l'organisme.



## 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.



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

## SOMMEIL PROFOND



Durant le sommeil lent, elle est occasionnelle et involontaire.

## RÊVE



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.



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

## SOMMEIL PROFOND

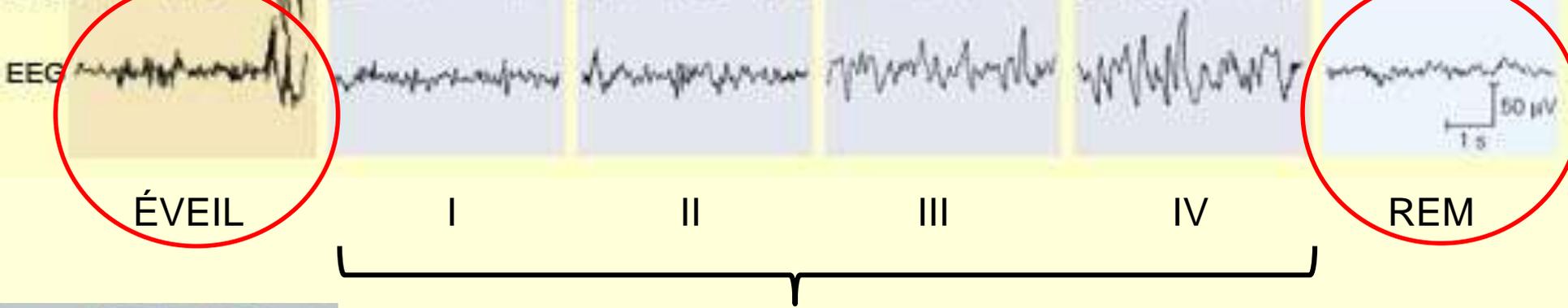


La pensée devient répétitive avec l'apparition du sommeil lent.

## RÊVE



Elle est carrément illogique et étrange durant les rêves.



SOMMEIL PROFOND



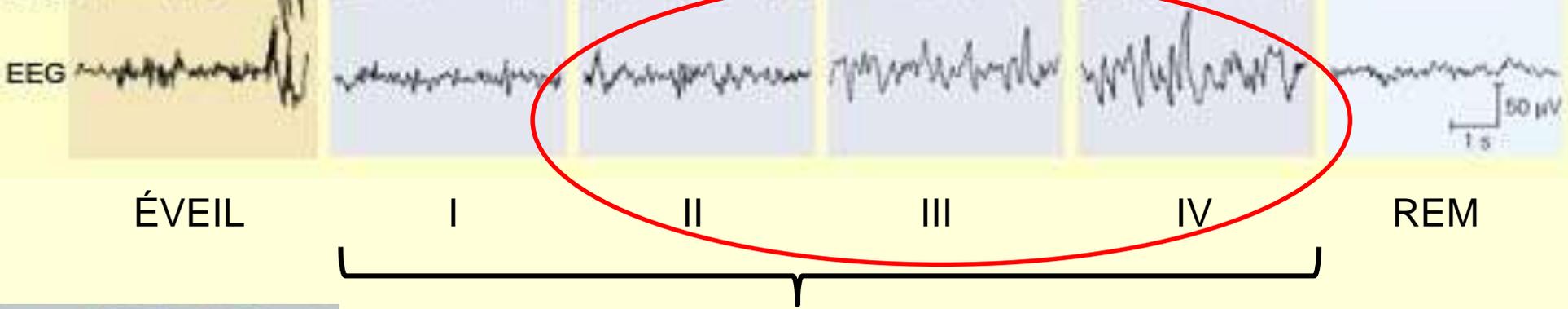
RÊVE



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

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

→ Il est intéressant de noter que le tracé de l'EEG est semblable pour l'éveil et le sommeil paradoxal avec sa faible amplitude et sa fréquence élevée.



SOMMEIL PROFOND

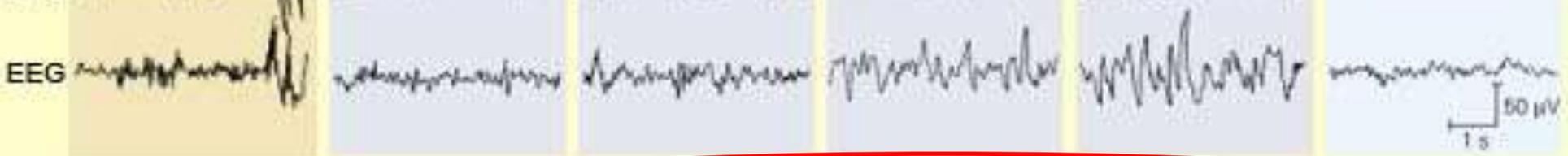


RÊVE



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

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



ÉVEIL

I

II

III

IV

REM



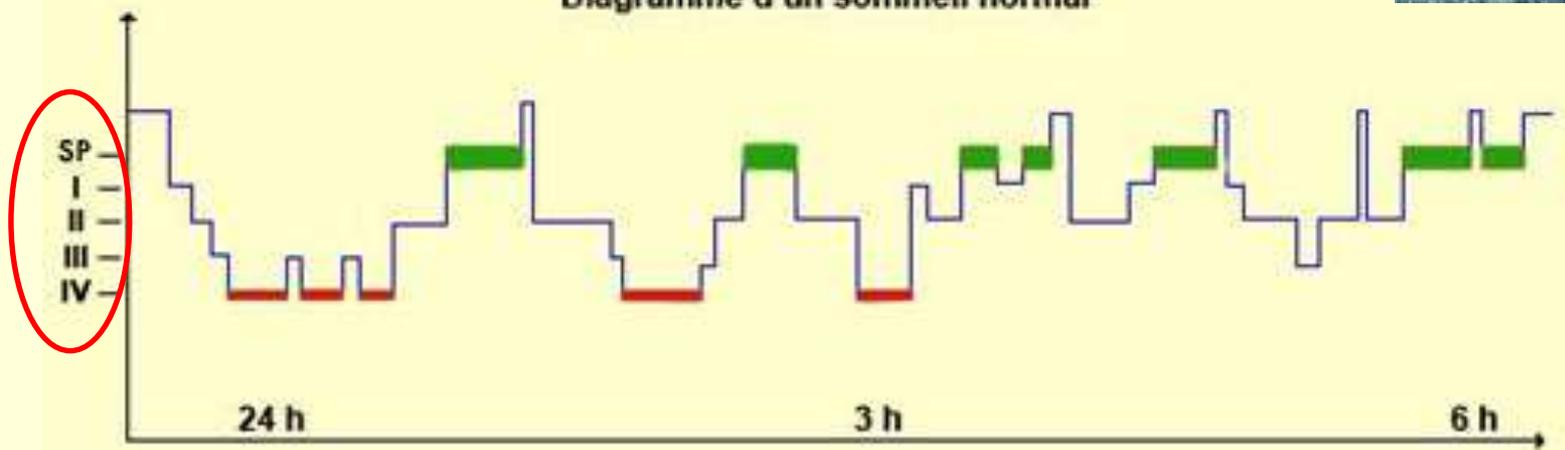
SOMMEIL PROFOND



RÊVE



Diagramme d'un sommeil normal



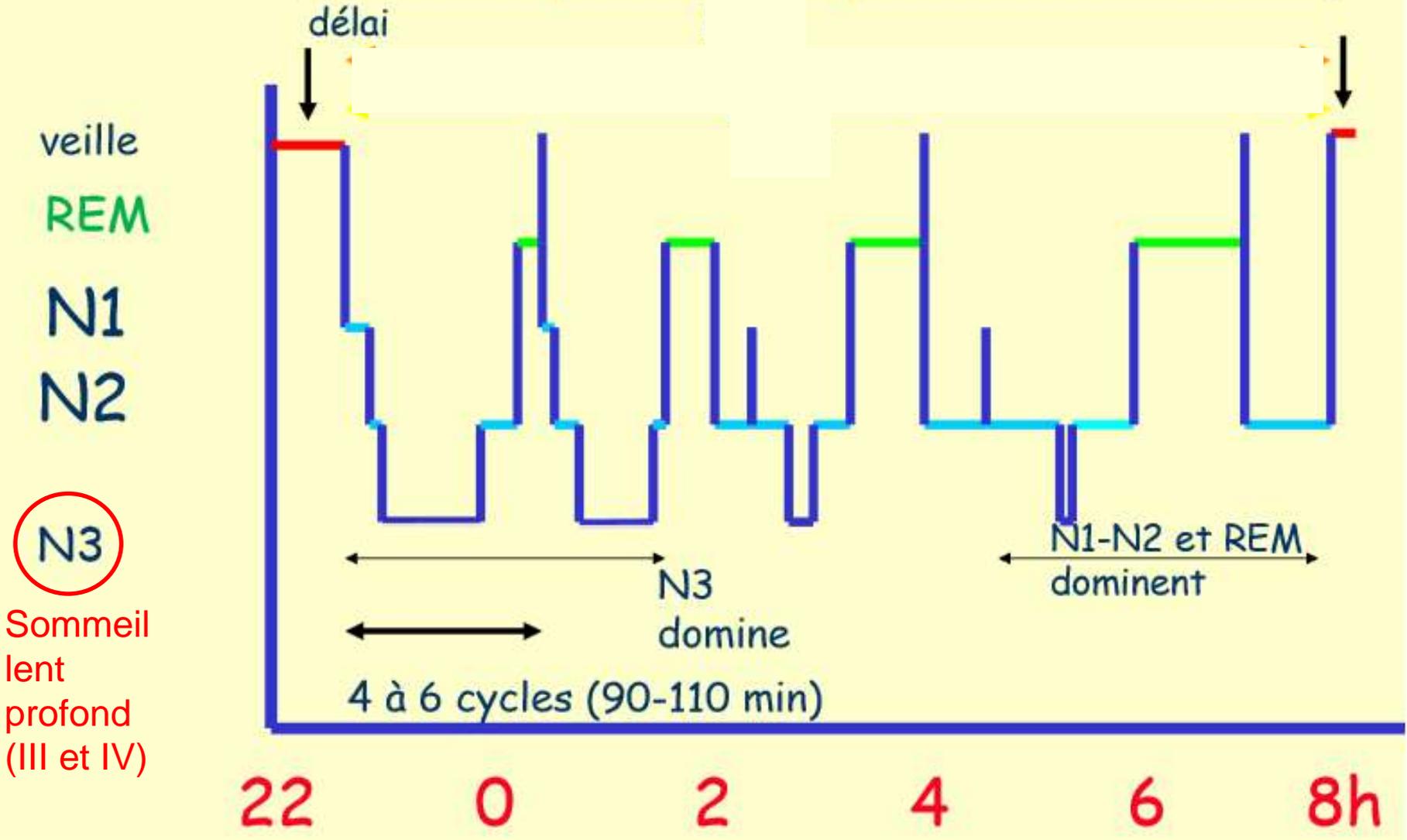
Sommeil lent : I à IV —

Sommeil paradoxal : V ■

Sommeil profond : IV ■

# Hypnogramme Normal

Light OFF Light ON  
Temps d'enregistrement



# Pourcentages et durées des stades

REM: 20-25%

Veille: < 5%

Stade N1: 2-5 %

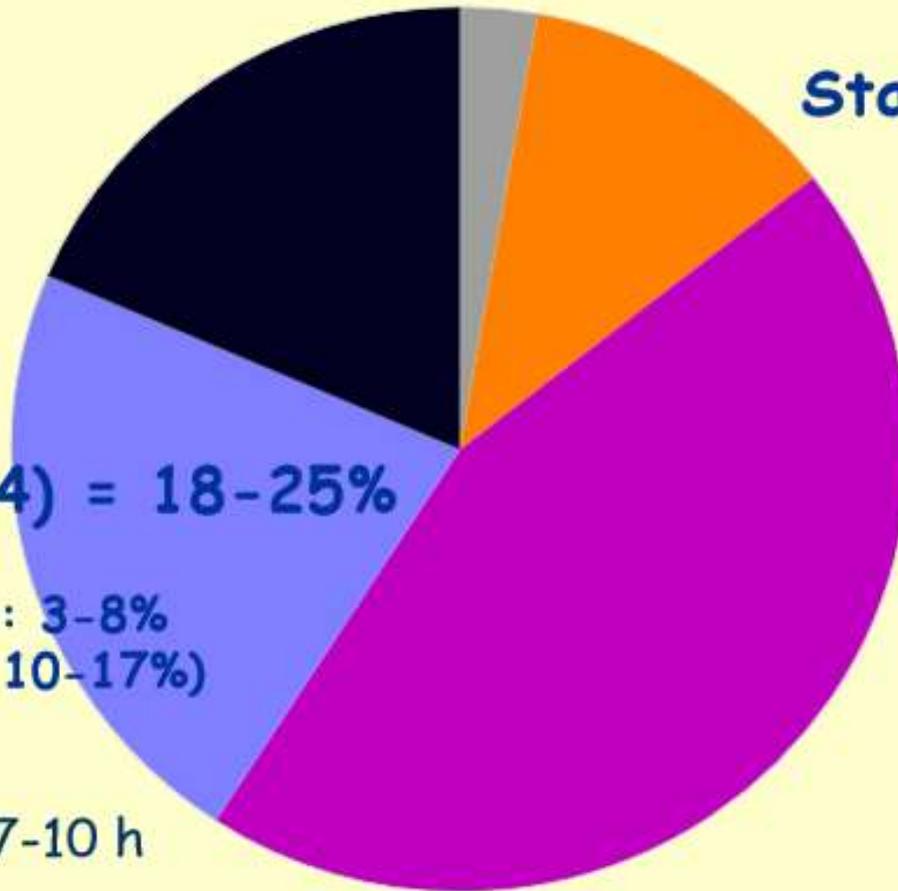
Stade N2: 45%-55%

N3 (3+4) = 18-25%

(Stade 3 : 3-8%  
Stade 4: 10-17%)

NREM : 75-80%

PTS = 7-10 h

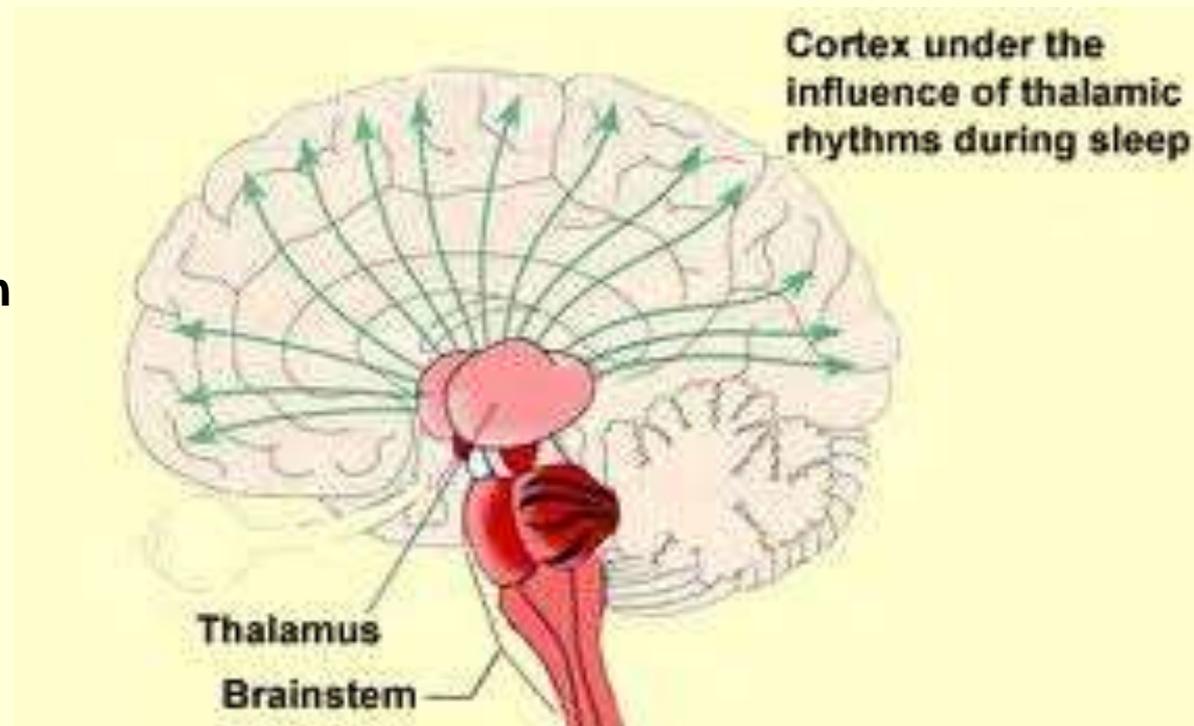


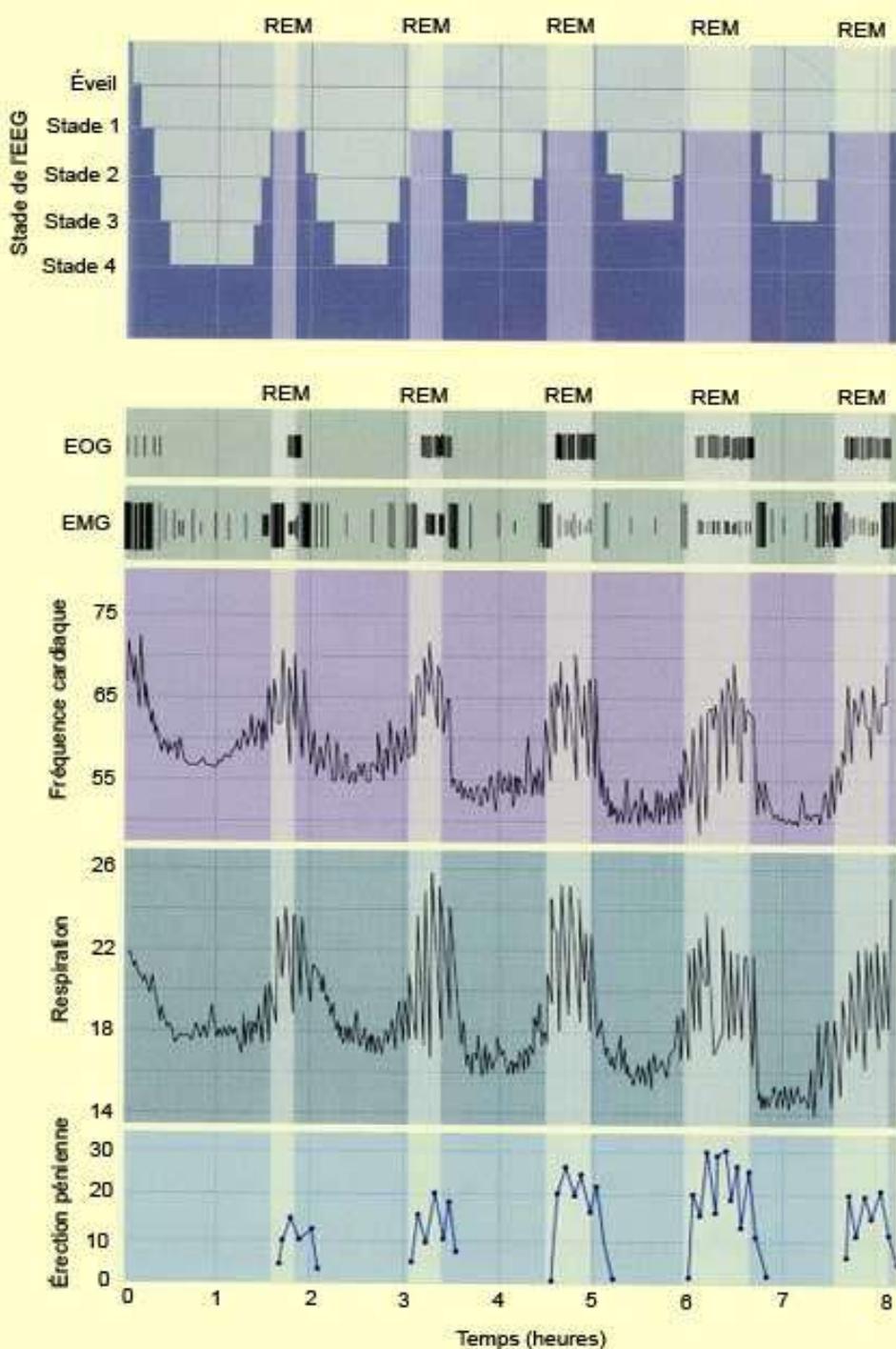
**Le sommeil lent** semble correspondre à un état fait pour le **repos**.

**Le métabolisme général de l'organisme diminue** : température, consommation d'énergie, fréquence cardiaque, respiration, fonction rénale, tout cela ralentit conformément à la prépondérance du système parasympathique durant cette phase du sommeil.

Les rythmes lents de l'électroencéphalogramme (ou EEG) durant le sommeil lent indiquent que **le cerveau semble également au repos**.

La grande synchronisation de l'activité neuronale qu'on y observe, **résultat d'une activité autonome du thalamus plutôt que de son rôle de « relais » habituel**, va dans le même sens, à savoir que la plus grande partie de l'information sensorielle n'atteint même pas le cortex durant cette phase.



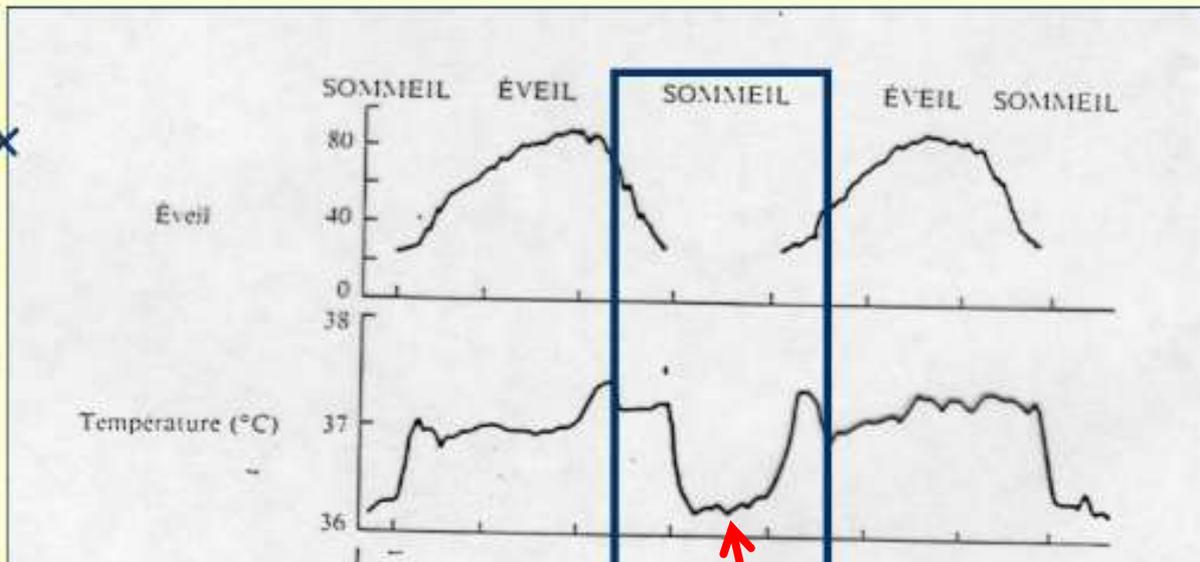


L'alternance du sommeil lent et paradoxal est aussi une alternance entre un état **économe** et un état **énergivore** du cerveau.

Les neurones corticaux, qui sont activés de façon synchrone et fonctionnent en quelque sorte au ralenti durant le sommeil lent, **réduisent en effet d'un tiers** leur consommation de glucose et d'oxygène.

En sommeil paradoxal, au contraire, les neurones sont hyperactifs et **consomment autant sinon plus** de glucose et d'oxygène que lorsque nous sommes éveillés.

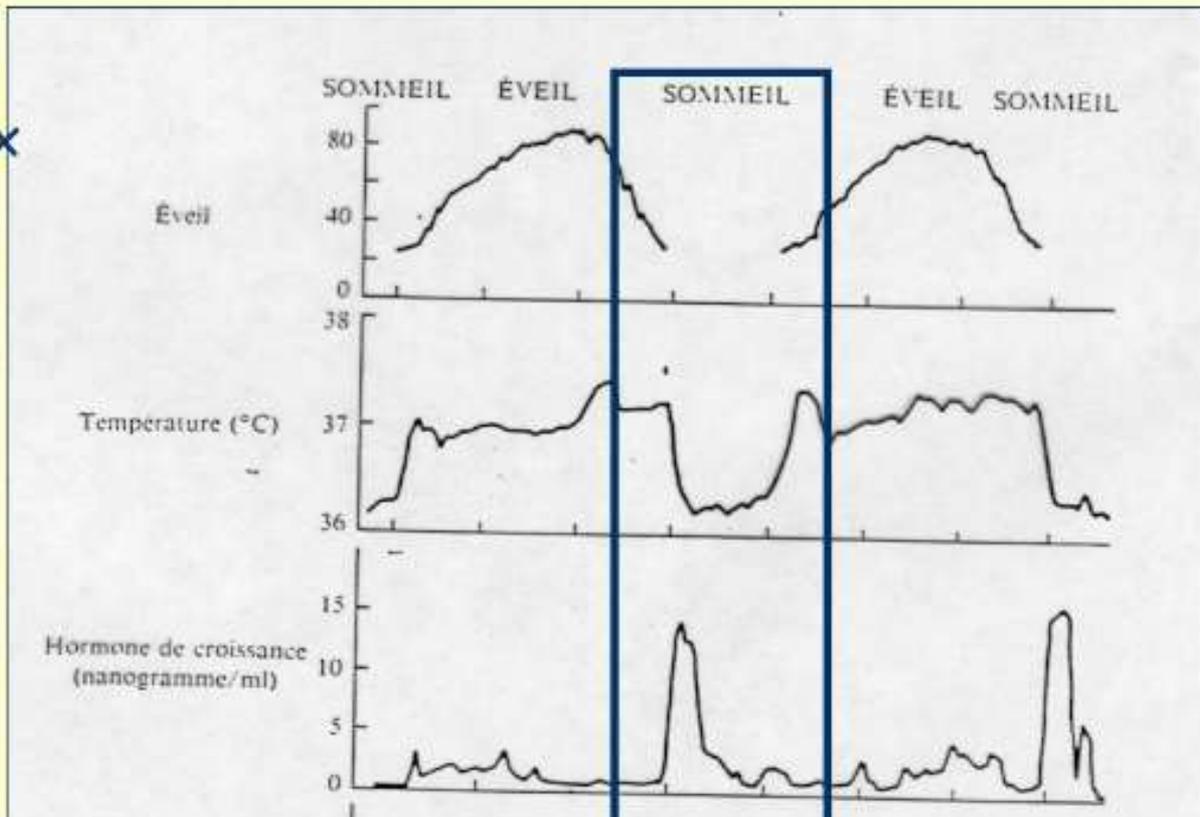
## Rythmes hormonaux



Étant donné que le sommeil rend les animaux vulnérables, il faut que les **avantages adaptatifs** qu'ils en retirent soient non négligeables.

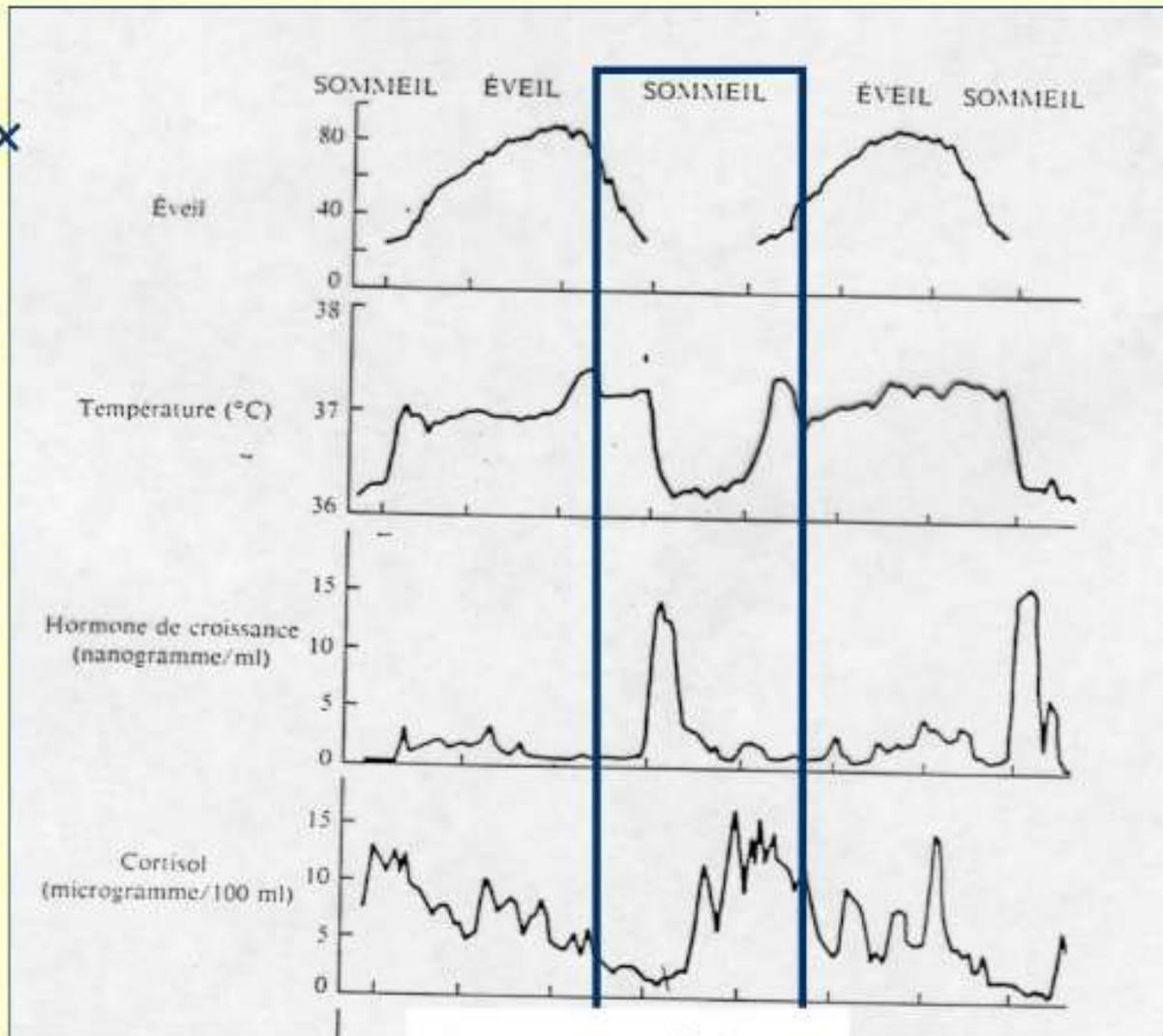
Sur le plan énergétique, comme il fait généralement plus froid la nuit, **le métabolisme moins élevé et la température du corps plus basse** que l'on enregistre durant le sommeil pourrait être l'un des avantages du sommeil nocturne.

# Rythmes hormonaux



C'est durant le **sommeil profond** qu'ont lieu les divisions cellulaires et la production de l'hormone de croissance, d'où l'importance du sommeil chez l'enfant.

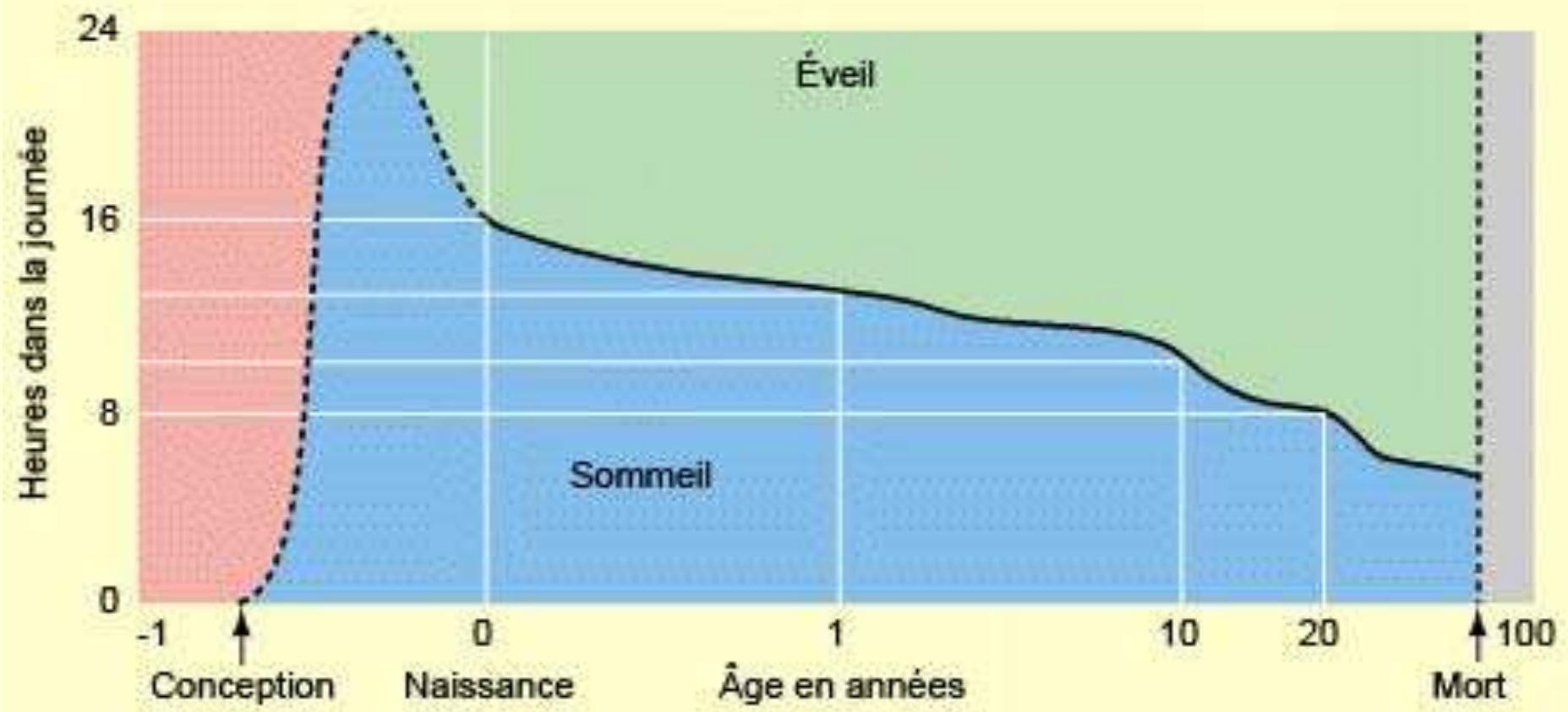
# Rythmes hormonaux



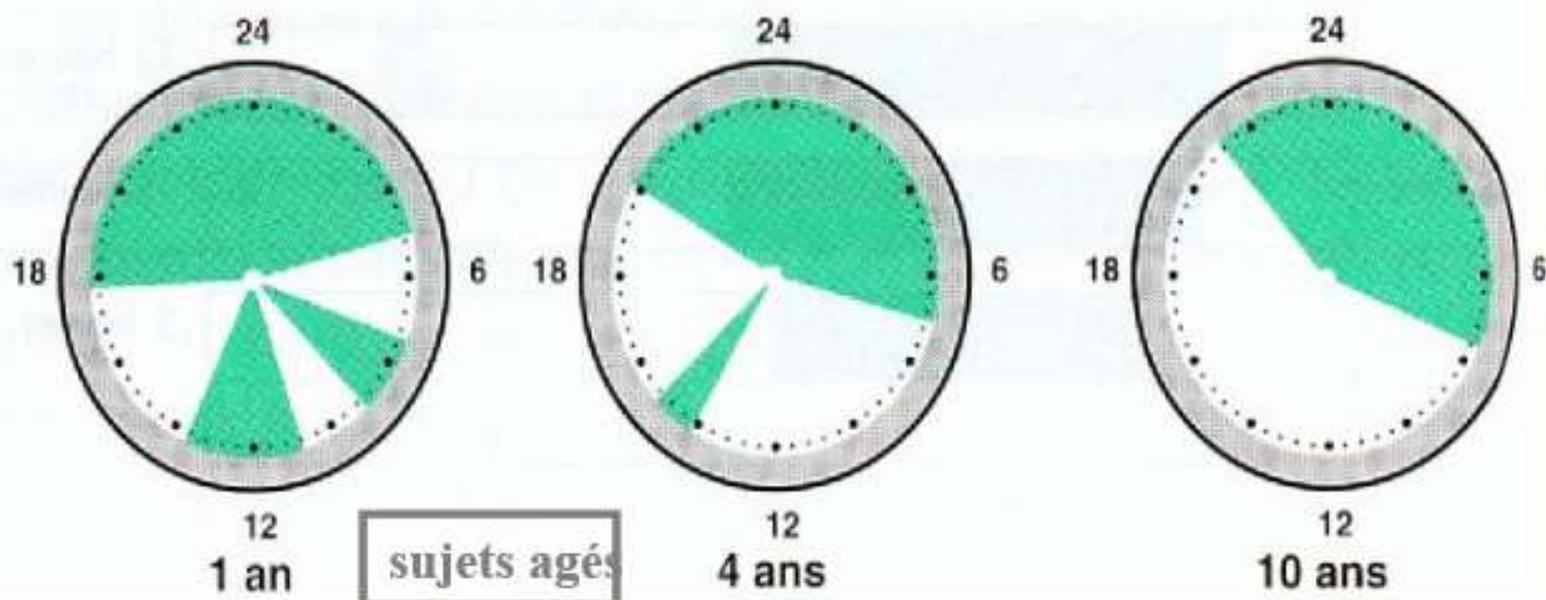
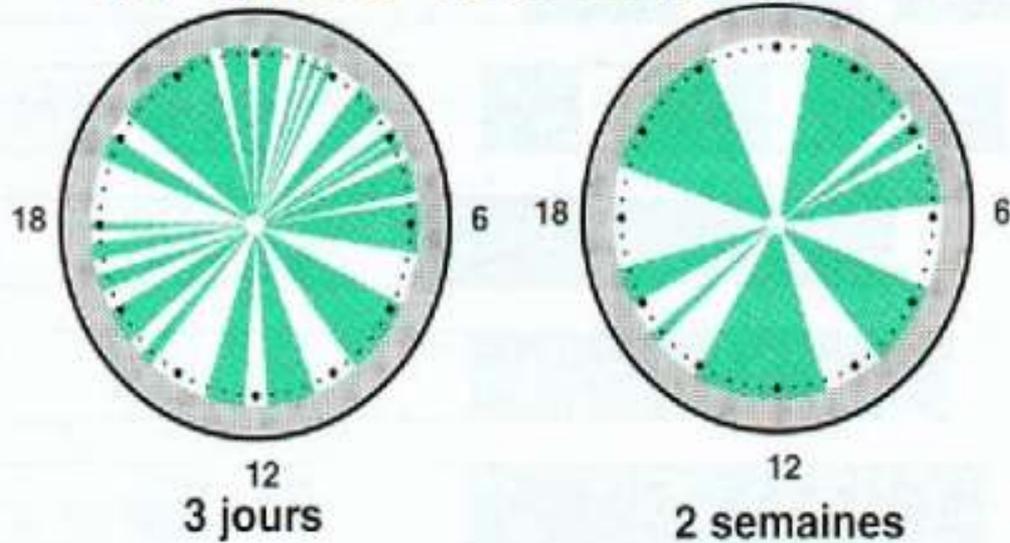
mélatonine



D'autres hormones ont aussi des pics de sécrétion durant la nuit.



# Répartition des épisodes de sommeil au cours des 24h



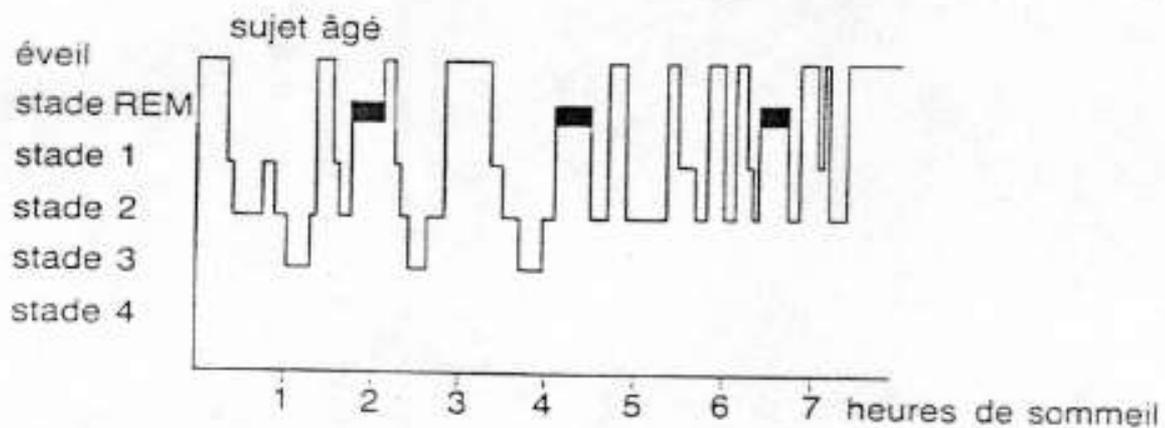
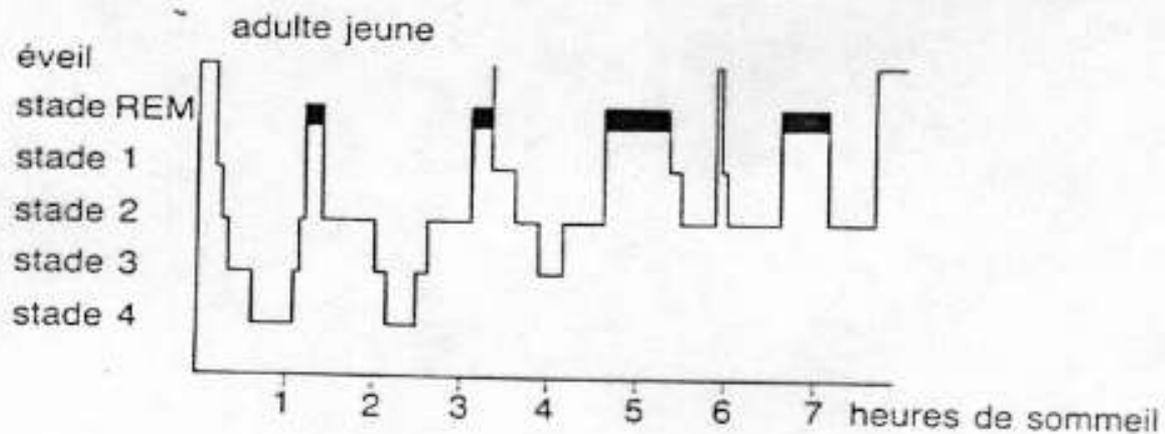
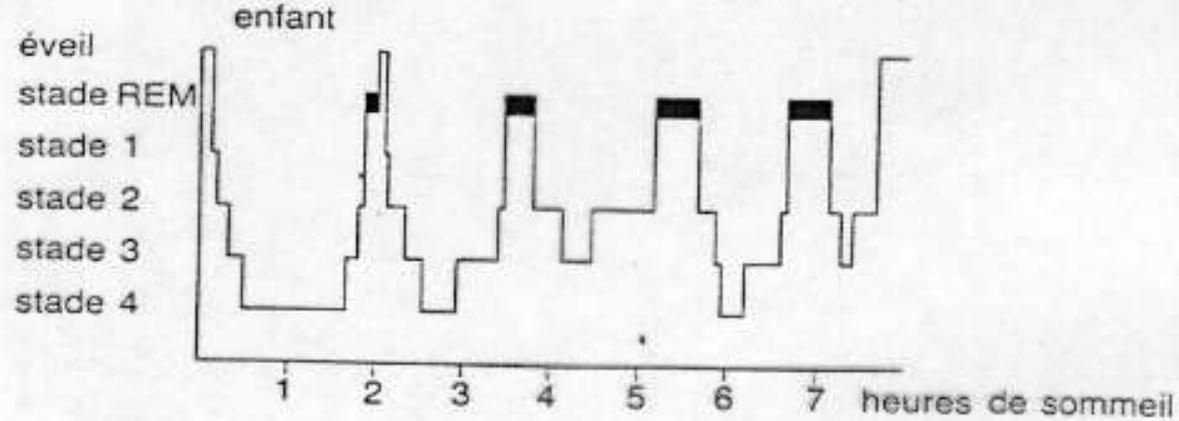


Fig. 6: Exemples d'hypnogrammes obtenus chez un enfant, un adulte jeune et un sujet âgé.

Mécanismes neuronaux produisant le sommeil :

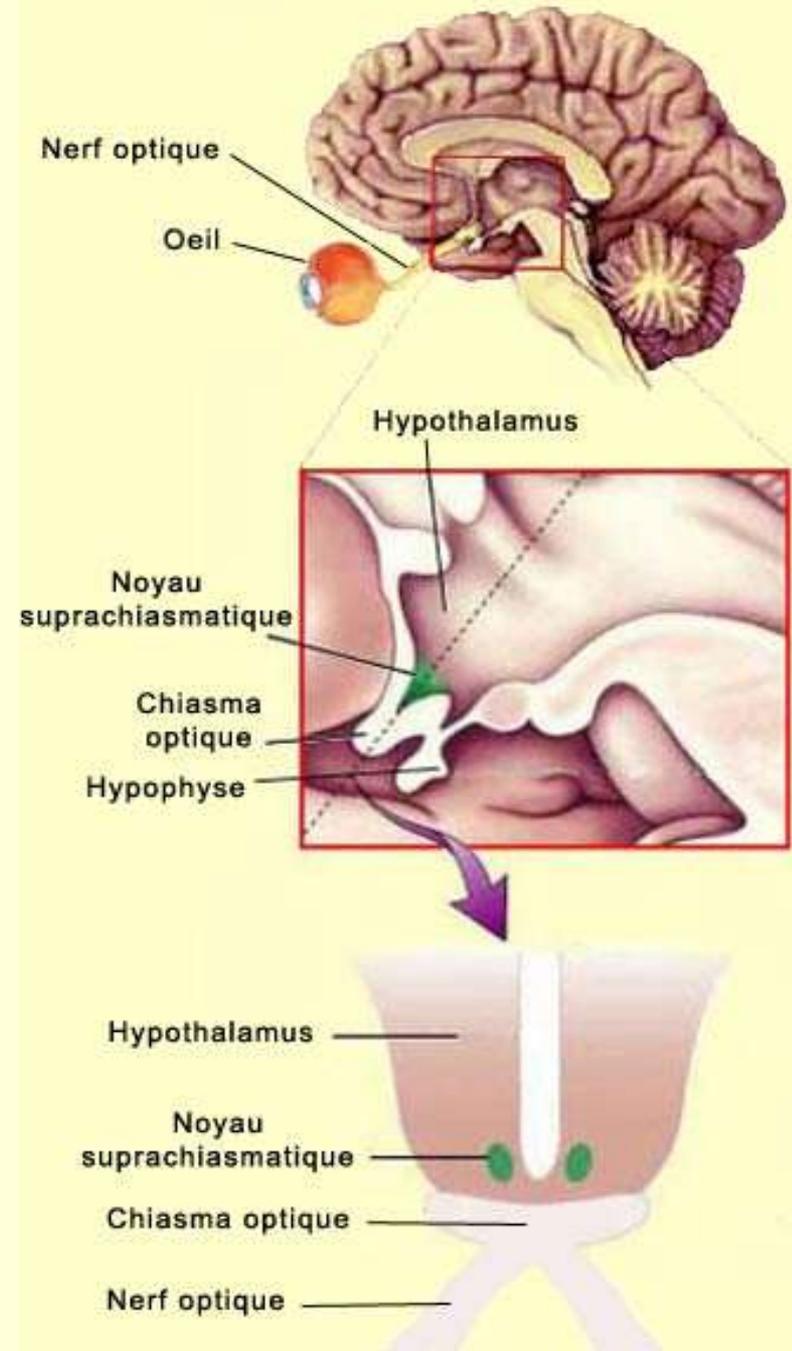
Pourquoi et comment on **s'endort** ?

Il semble que **deux** processus doivent se superposer correctement dans l'organisme pour que l'on puisse s'endormir.

Le **premier** est un rythme dit « circadien », c'est-à-dire réglé sur une période de 24 heures par notre horloge biologique, et qui orchestre la sécrétion cyclique de plusieurs hormones dont la **mélatonine**, impliquée dans le sommeil.

Cette « horloge centrale » est située dans les **noyaux suprachiasmatiques** situés juste au-dessus du chiasma optique, l'endroit où les deux nerfs optiques se croisent.

Cette position stratégique permet aux noyaux suprachiasmatiques de recevoir des prolongements du nerf optique qui lui indique le niveau d'intensité lumineuse ambiante.



Le **deuxième** processus est l'accumulation de substances « hypnogènes » durant les 16 heures de la journée, substances qui induisent une envie de dormir ne disparaissant qu'avec le sommeil.

L'endormissement ne serait donc possible que lorsque, d'une part, votre horloge biologique a amené votre organisme dans une conformation hormonale favorable au sommeil, et d'autre part que cela fait un bon moment que vous n'avez pas dormi.

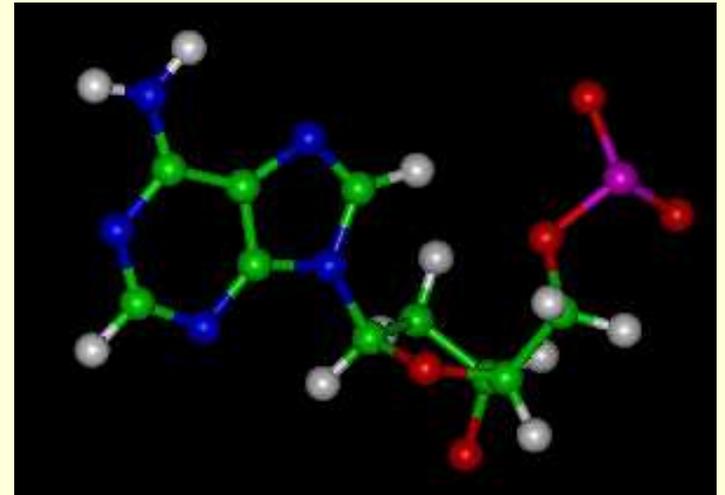
C'est aussi ce qu'on appelle **la dette de sommeil**, qui s'accumule durant toute la journée.

Et en général les deux sont en phase (mais en voyage, le décalage horaire peut les déphaser).

L'un de ces facteurs hypnogènes les plus étudiés est l'**adénosine**, une petite molécule qui agit comme neuromodulateur au niveau de très nombreuses synapses du cerveau.

Depuis très longtemps, des antagonistes naturels des récepteurs de l'adénosine sont ingérés par l'être humain pour se garder éveillé plus longtemps. La caféine du café ou la théophylline du thé, qui sont deux de ces substances, sont bien connues pour leur effet stimulant.

C'est au début des années 1980 que la raison pour laquelle tant de gens boivent du café pour se réveiller devint évidente : la caféine, la substance psychoactive du café, empêche l'adénosine de se fixer sur certains neurones du cerveau.



L'adénosine est un produit de la dégradation de l'ATP (adénosine triphosphate), la molécule qui sert de « monnaie énergétique » à nos différentes fonctions cellulaires. La production d'adénosine reflète donc le niveau d'activité des neurones et des cellules gliales.

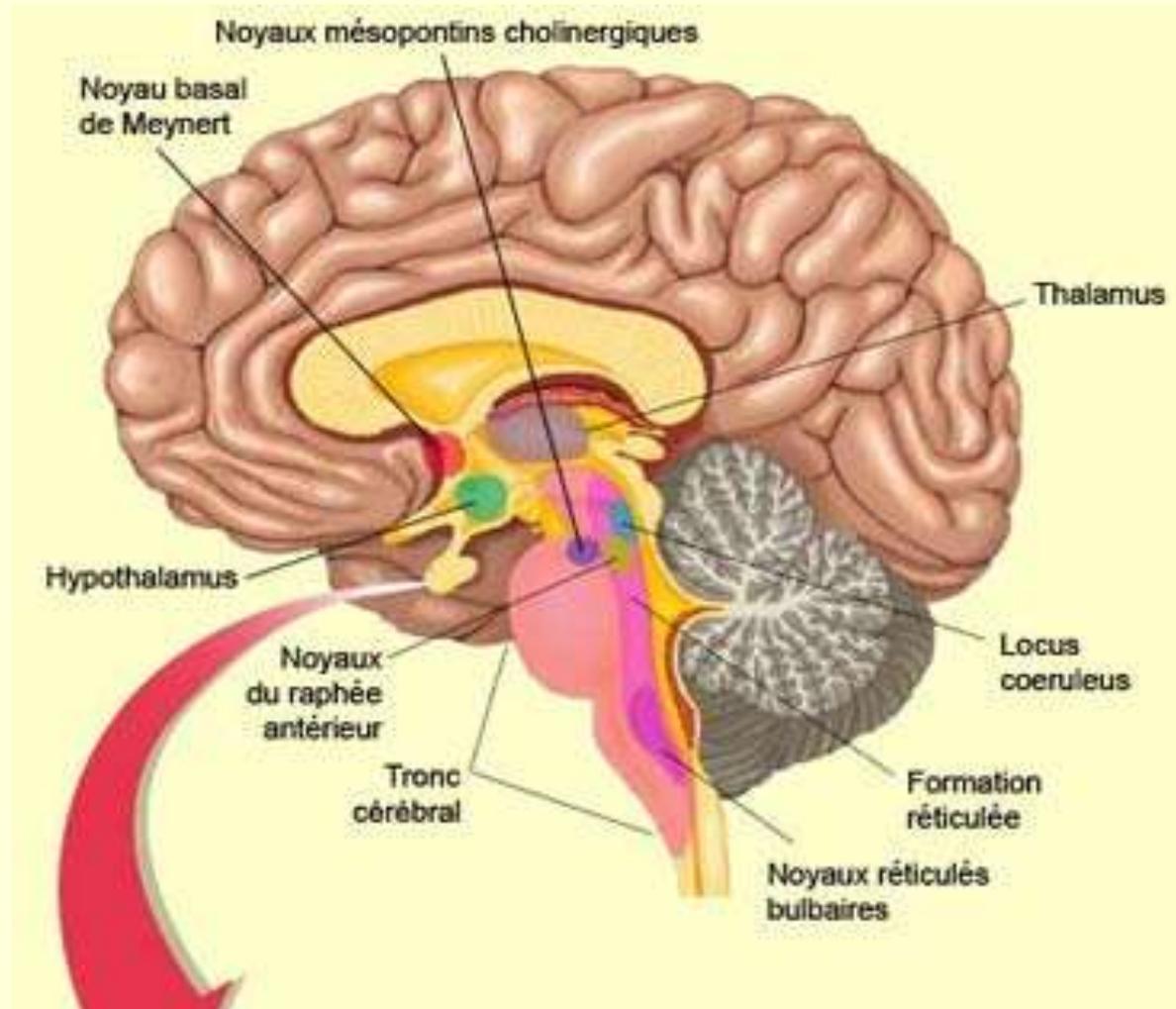
La forte activité cérébrale durant l'éveil entraîne une forte consommation d'ATP et par conséquent **l'accumulation d'adénosine**.

L'augmentation d'adénosine, en déclenchant le sommeil lent durant lequel le cerveau est moins actif, amène donc celui-ci dans une phase de récupération dont il aurait absolument besoin.

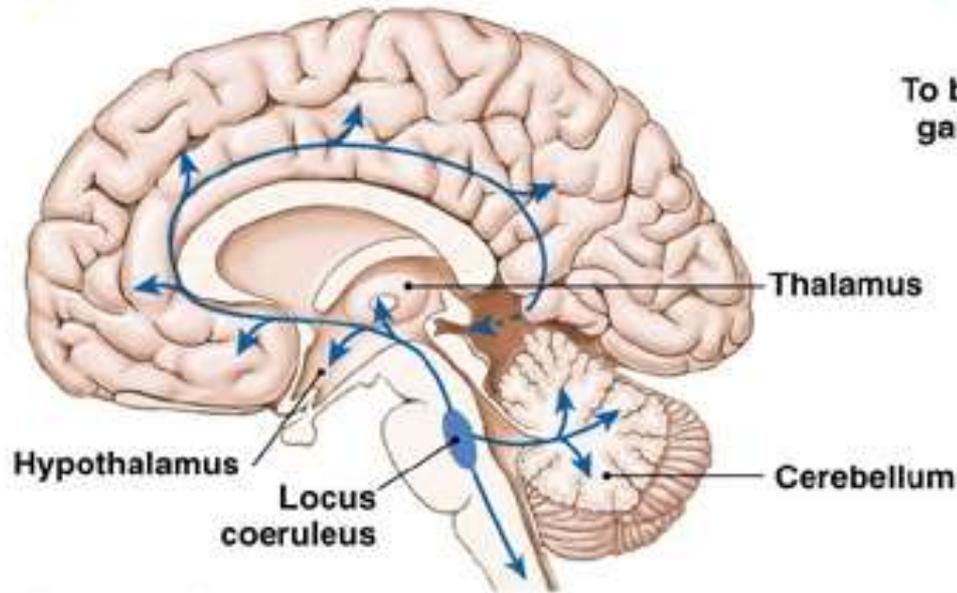
# Les régulations complexes entre éveil et sommeil

Neuromodulateurs de l'éveil

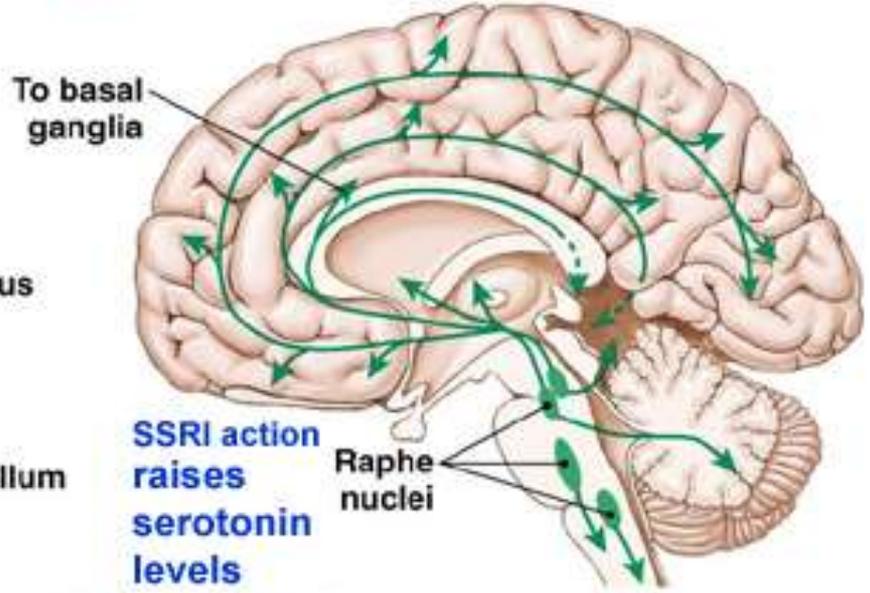
Être éveillé n'est pas le fruit du travail d'un « centre de l'éveil » dans le cerveau mais bien le résultat de l'activation d'un réseau complexe et redondant d'une **dizaine de groupes de neurones** répartis de l'hypothalamus au bulbe rachidien.



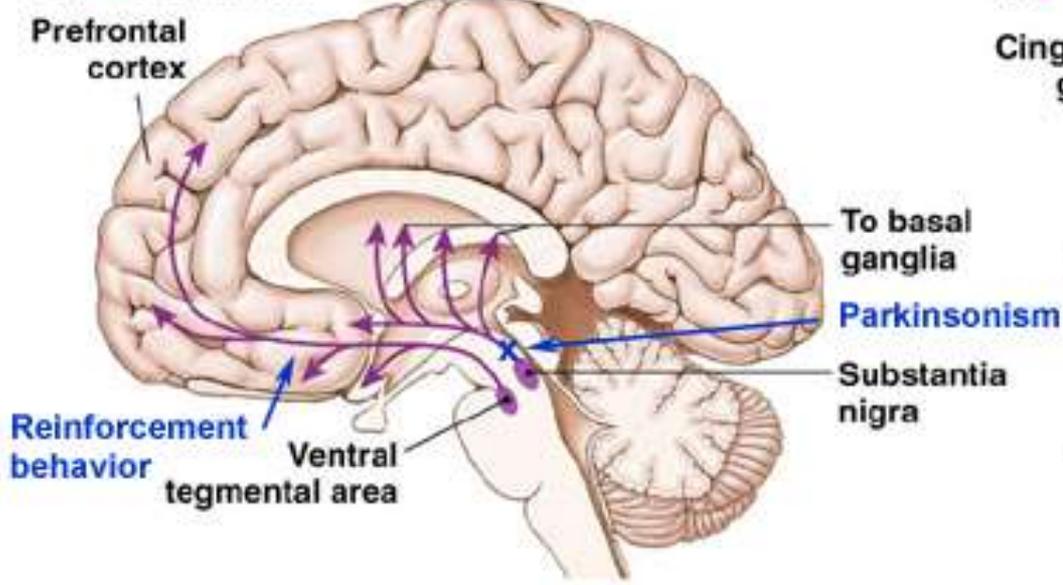
**(a) ● Norepinephrine**



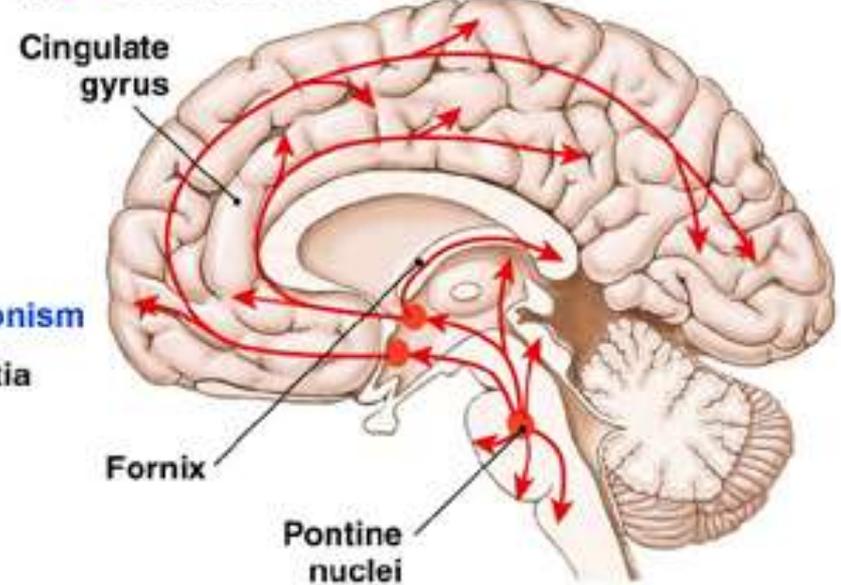
**(b) ● Serotonin**



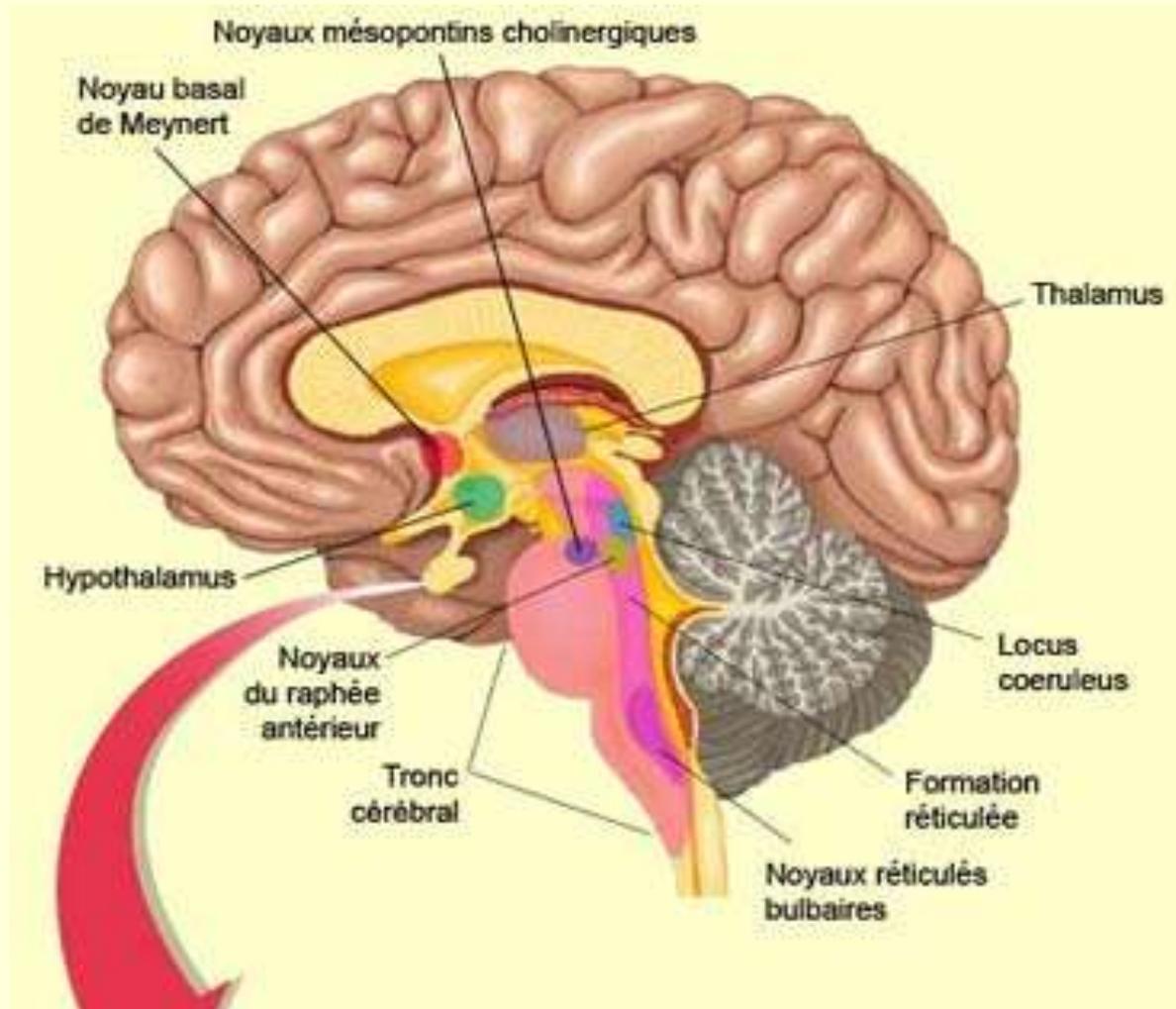
**(c) ● Dopamine**



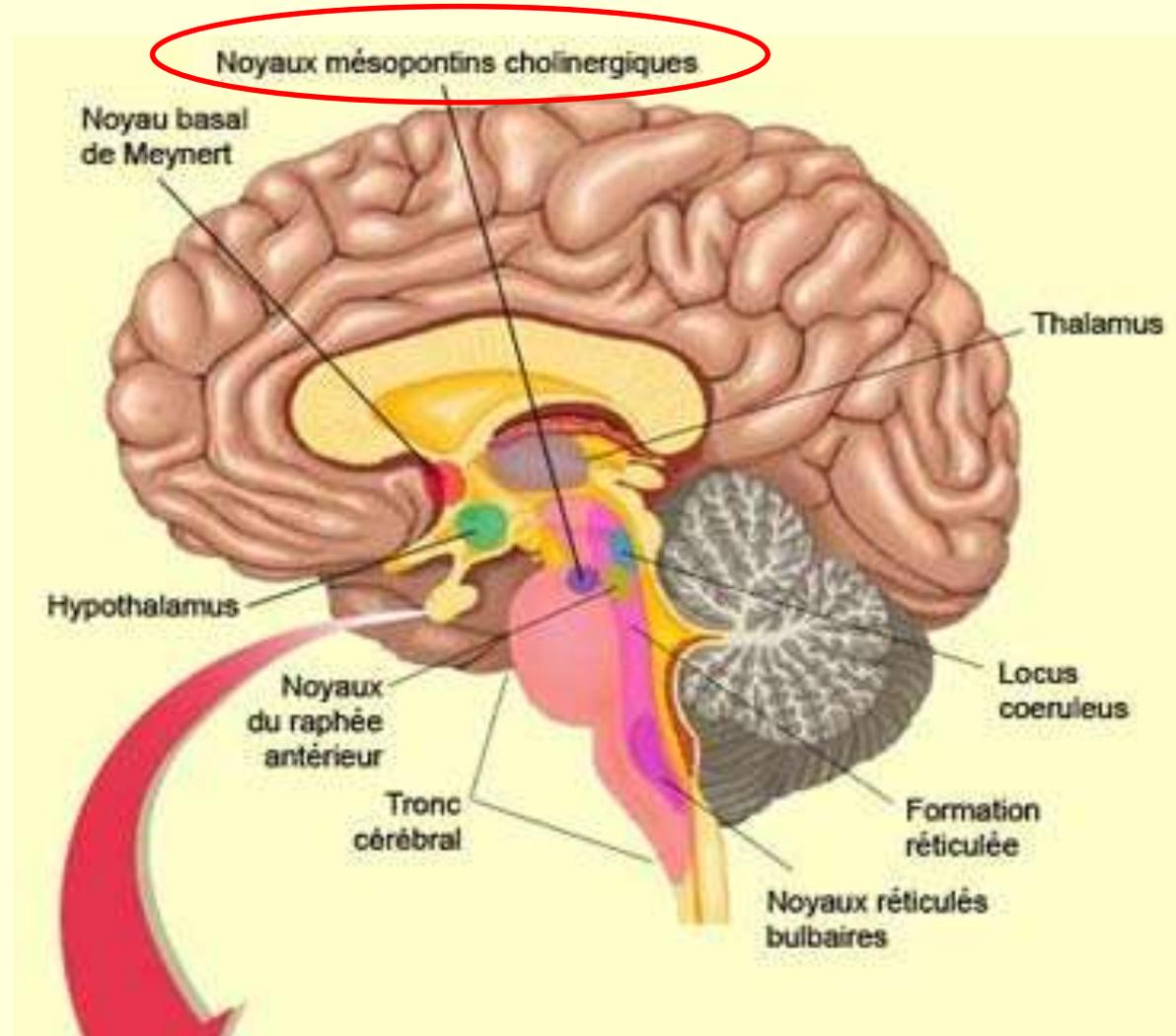
**(d) ● Acetylcholine**



Ces neurones communiquent entre eux grâce à différents neurotransmetteurs mais ont tous en commun de **diminuer ou d'arrêter leur activité pendant le sommeil.**



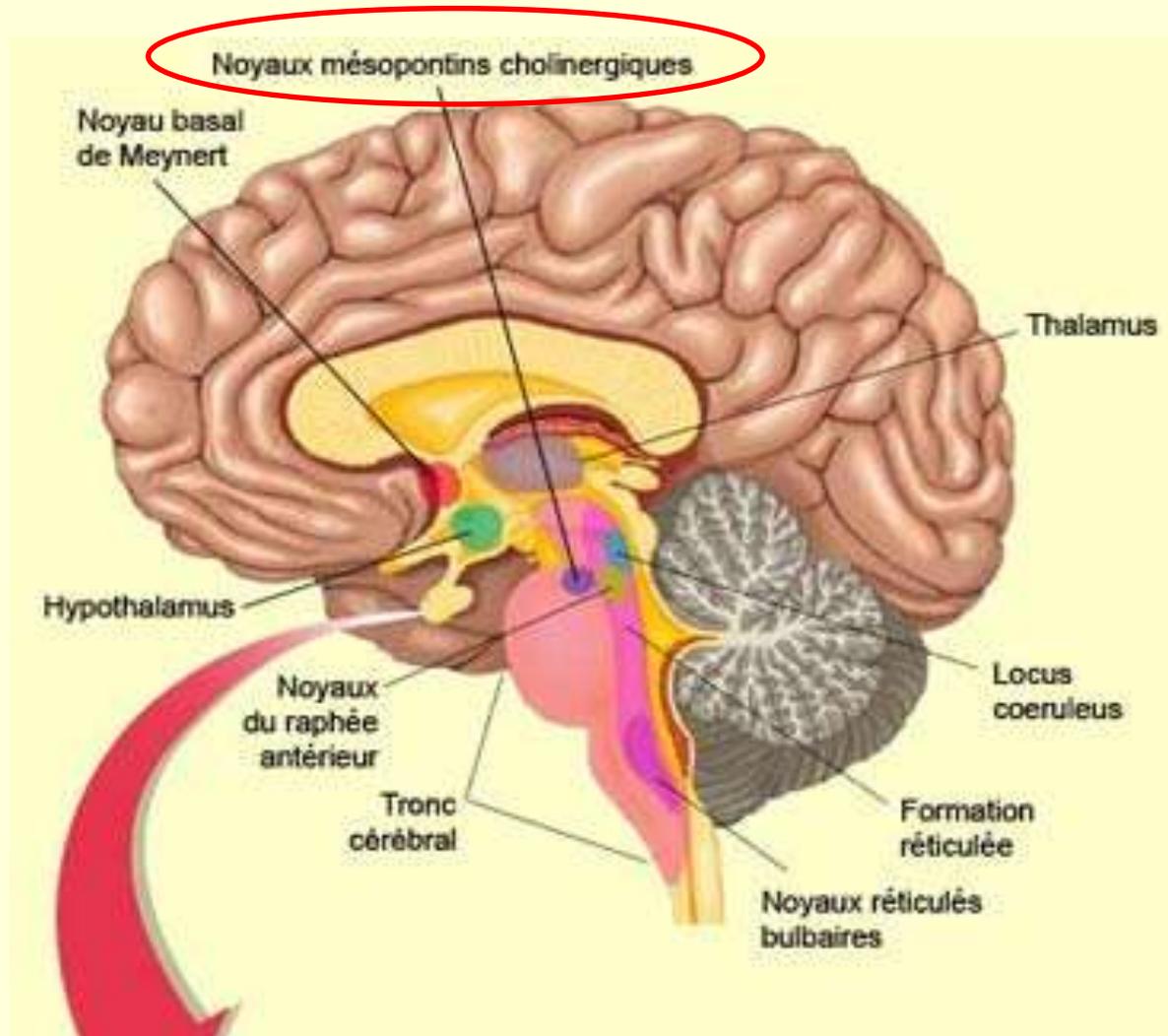
**Les noyaux mésopontins cholinergiques, qui se projettent sur le thalamus.**



**Les noyaux mésopontins cholinergiques**, qui se projettent sur le thalamus.

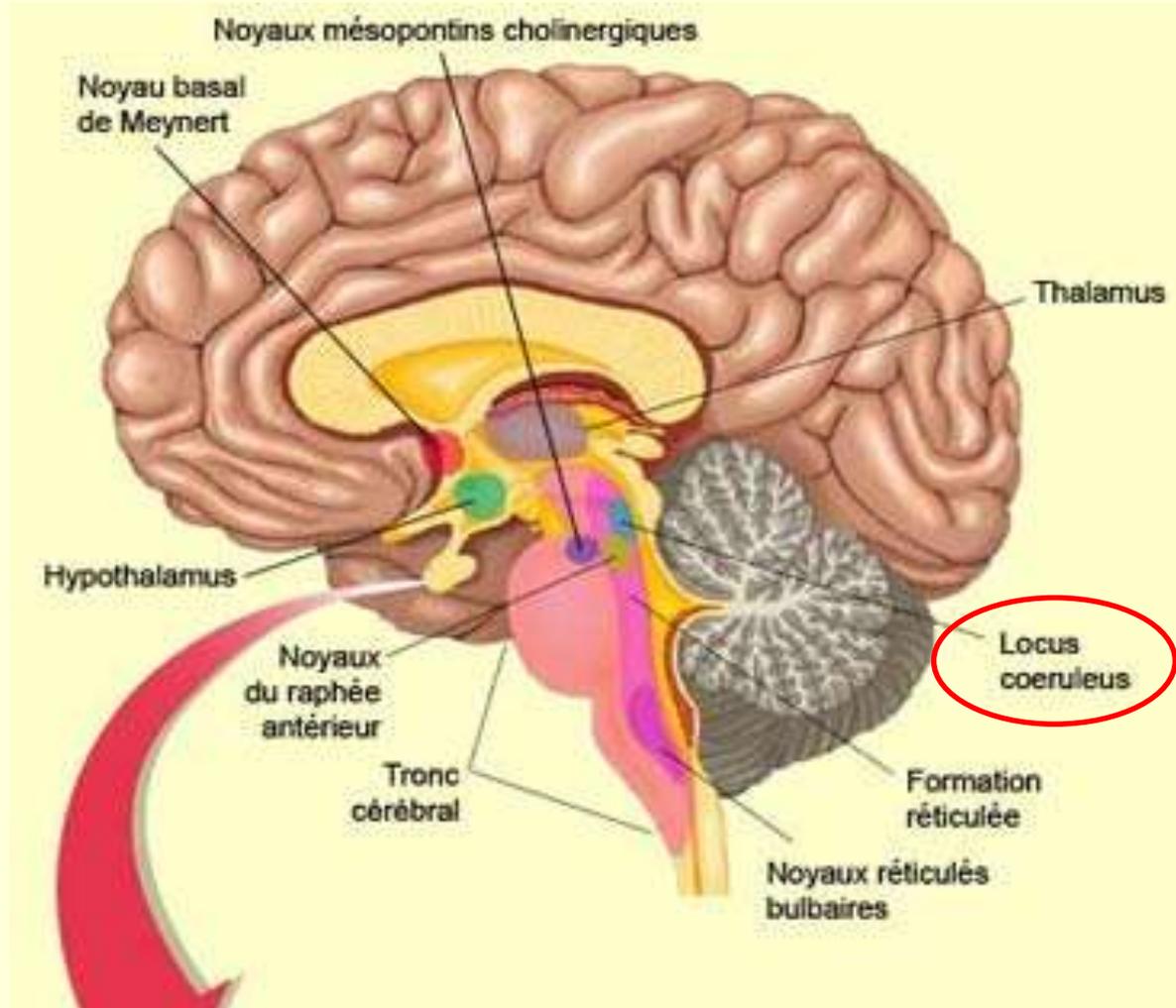
L'acétylcholine produite par ces noyaux exerce une double action : elle diminue l'activité du noyau réticulaire thalamique appartenant au système du sommeil ; et elle active les neurones thalamocorticaux impliqués dans l'éveil.

(sont aussi actifs pendant le sommeil paradoxal)

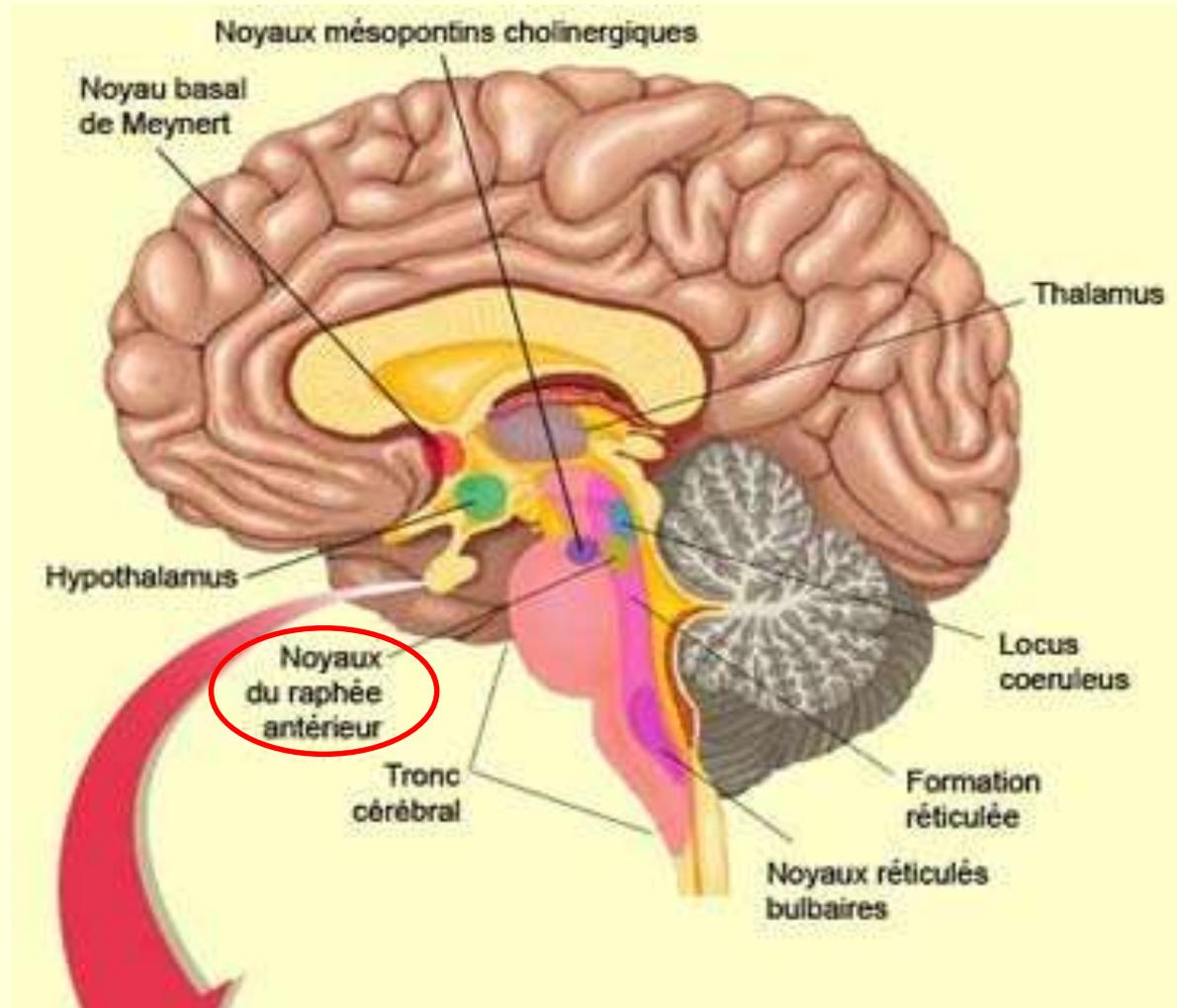


**Les noyaux du locus coeruleus**, situés dans la partie dorsale du pont, et dont les projections noradrénergiques influencent des structures cérébrales comme le thalamus, l'hippocampe et le cortex.

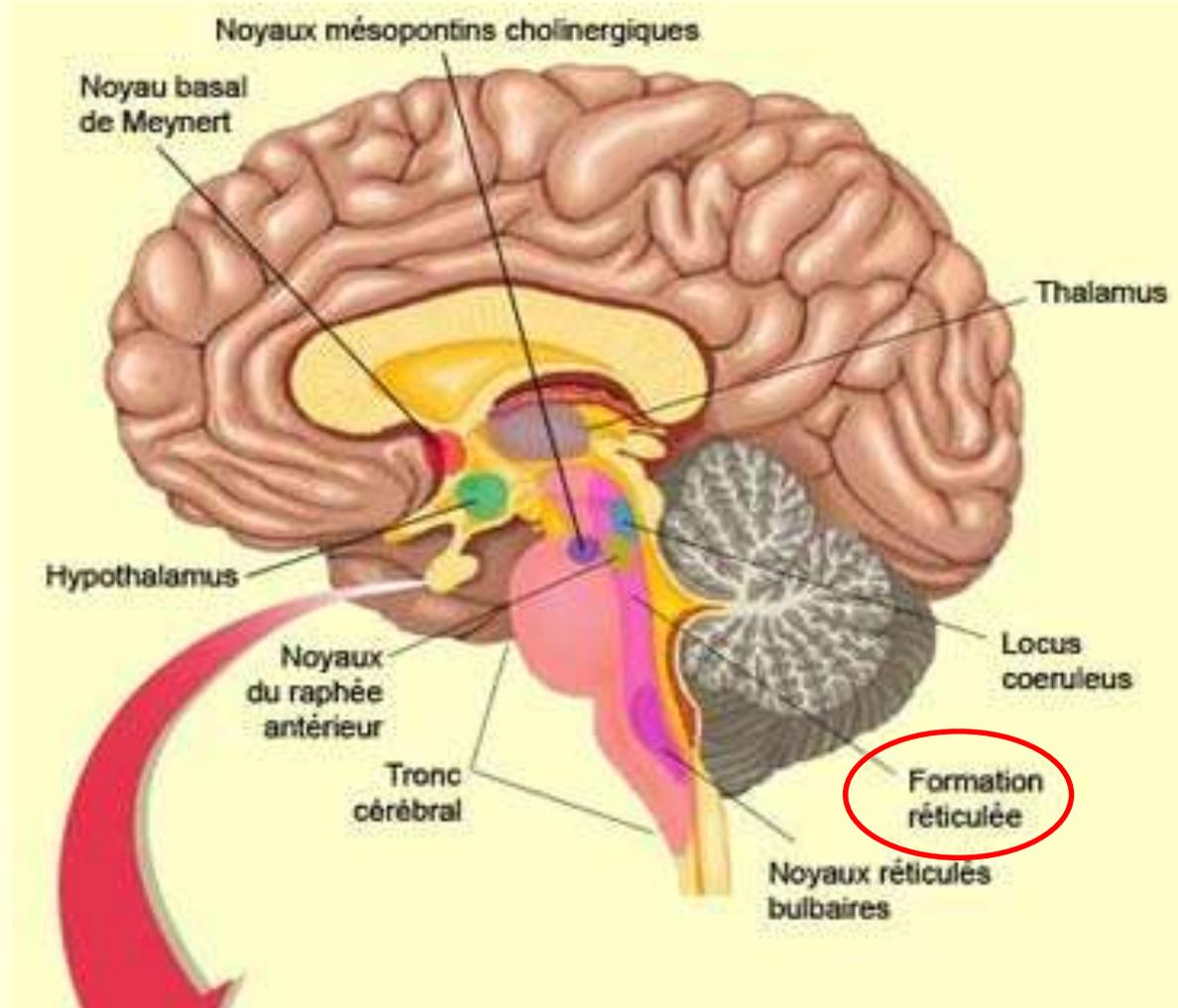
L'activité du locus coeruleus est maximale chez le sujet éveillé et actif, réduite durant un éveil calme, encore plus réduite en sommeil lent, et complètement abolie en sommeil paradoxal.



**Les noyaux sérotoninergiques du raphé antérieur** (ou supérieur), qui projettent de la sérotonine vers l'hypothalamus et le cortex. Actifs pendant l'éveil, l'effet global des noyaux du raphé antérieur est éveillant.

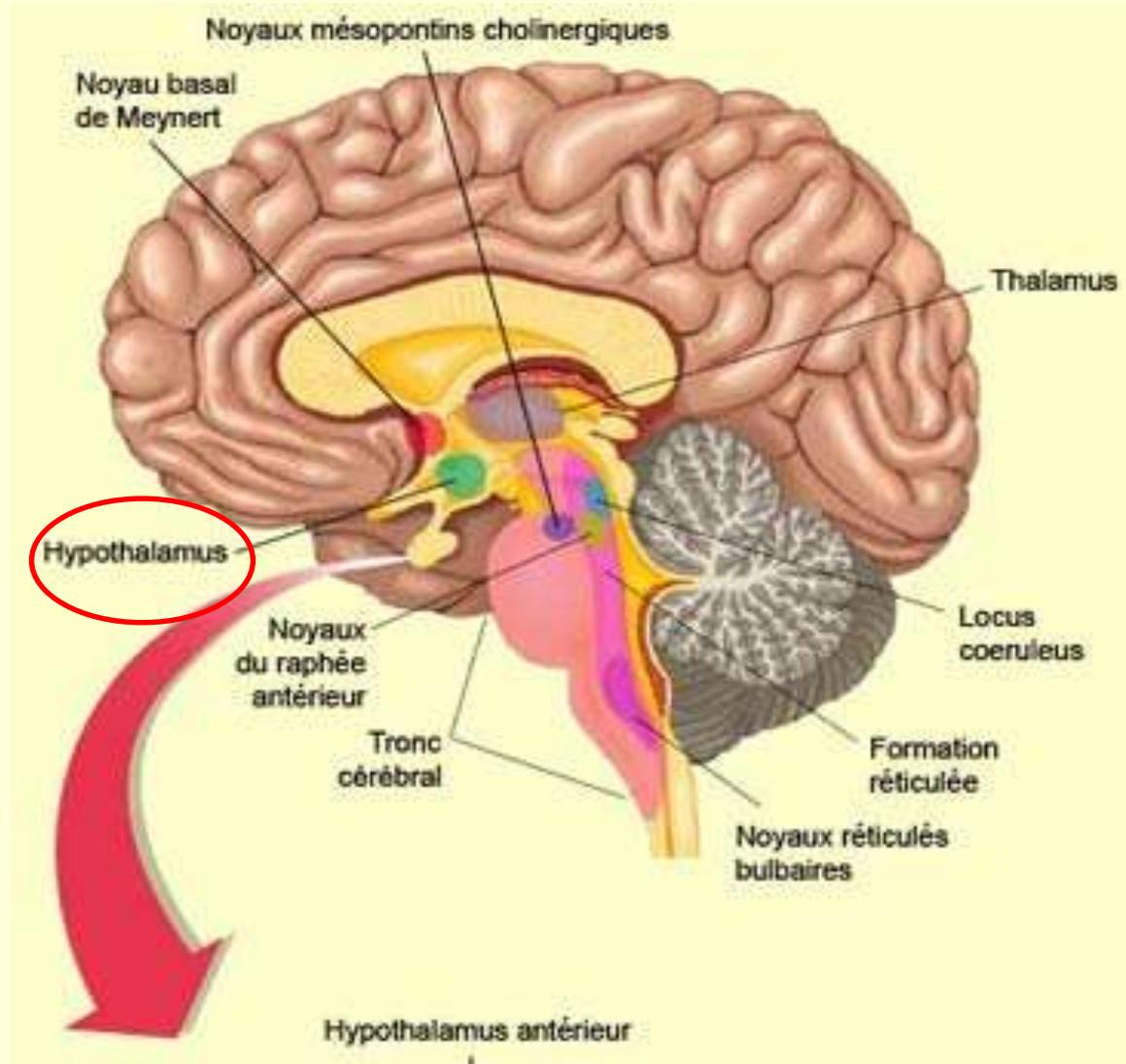


**La formation réticulée mésencéphalique**, qui se projette massivement sur les noyaux thalamiques, qui vont ensuite influencer tout le cortex. Son rôle est un de désynchronisateur du cortex au sens large, favorisant l'éveil mais aussi le sommeil paradoxal.



Dans l'hypothalamus postérieur, certains neurones à **histamine** sont actifs dès le réveil, mais sont complètement silencieux durant le sommeil paradoxal.

Ces neurones envoient leurs projections sur l'ensemble du cerveau et notamment sur les autres neurones de l'éveil qu'ils contribuent à activer.

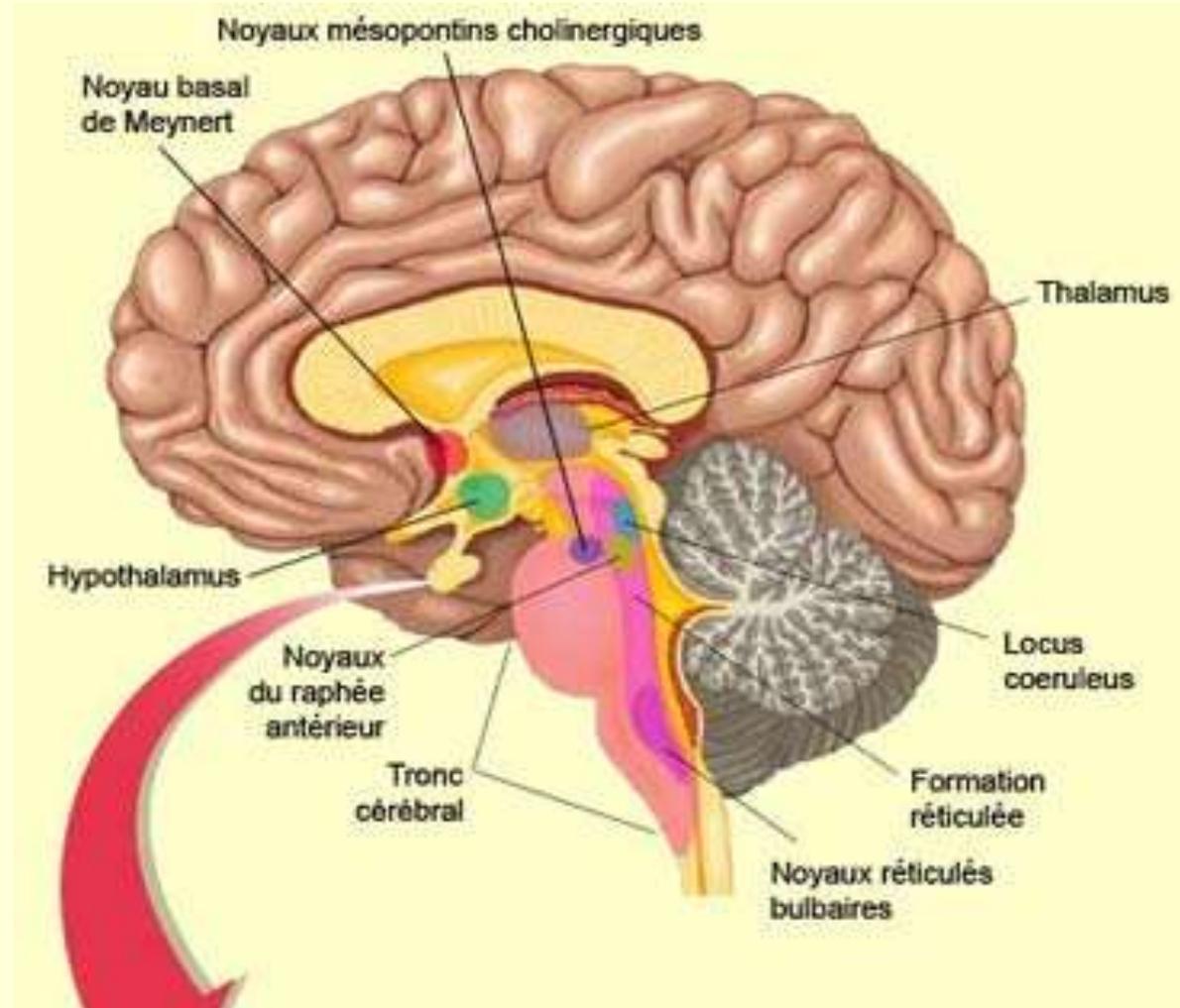


L'ensemble de ces structures du tronc cérébral reçoit des **collatérales des afférences sensorielles et végétatives** qui participent ainsi au maintien de leur activité.

Cette organisation redondante explique aussi pourquoi l'inactivation d'un seul système est suivie, après quelques jours, d'une **récupération complète de l'éveil**.

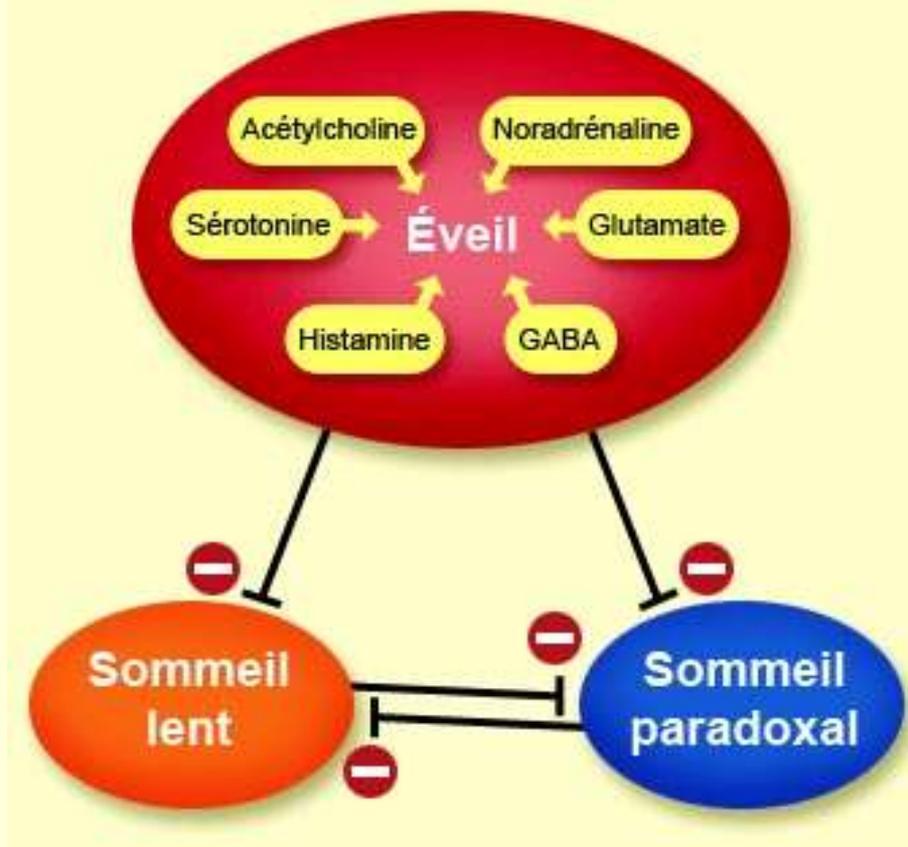
Aucune des structures décrites, prise isolément, n'est donc indispensable à l'activation corticale.

Il n'existe pas un interrupteur «on-off» **unique** de l'éveil ni du sommeil.



Les populations neuronales associées à l'éveil, au sommeil lent et au sommeil paradoxal fonctionnent donc un peu comme différents **interrupteurs** :

l'une d'entre elle entre en activité quand l'activité cesse dans l'autre, et vice versa.



Mais d'autre part, un deuxième mécanisme parallèle favorise l'éveil : **l'inhibition du sommeil**.

Et les deux types de sommeil, **lent** et **paradoxal**, semblent faire l'objet d'une inhibition séparée par des circuits de l'éveil distincts.

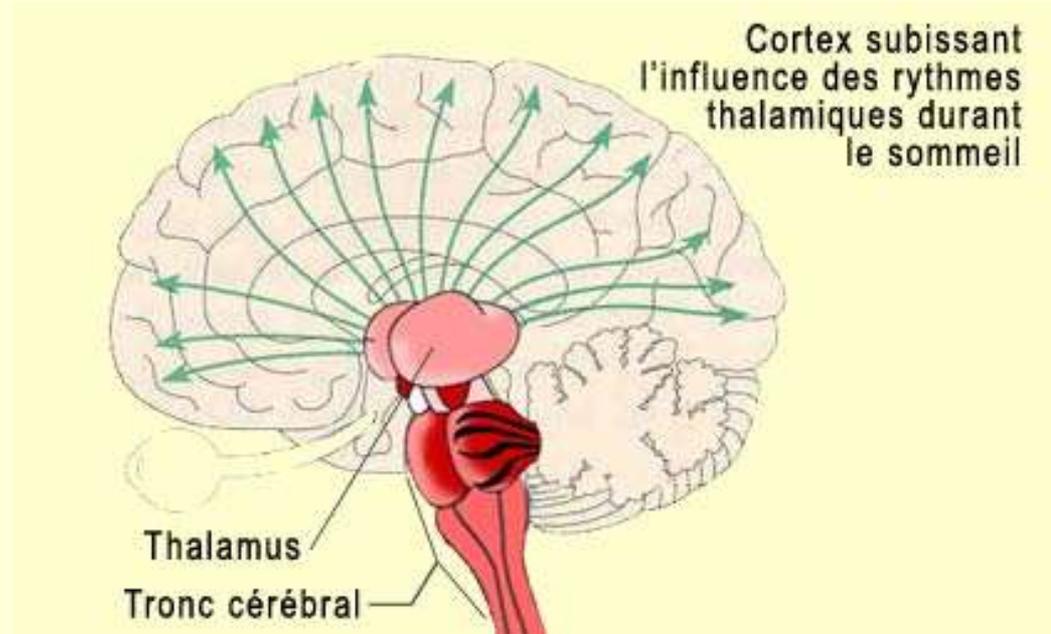
# Les régulations complexes entre éveil et sommeil

## Neuromodulateurs du **sommeil**

→ Le cerveau doit mener une véritable lutte contre lui-même en désactivant le puissant système de vigilance-éveil.

Car c'est l'ensemble de ces signaux d'éveil qui vont cesser de parvenir au cortex avec l'avènement du sommeil lent.

Ils seront interrompus au niveau du thalamus, véritable voie d'accès au cortex qui est grandement influencée par les systèmes neuromodulateurs diffus du tronc cérébral.

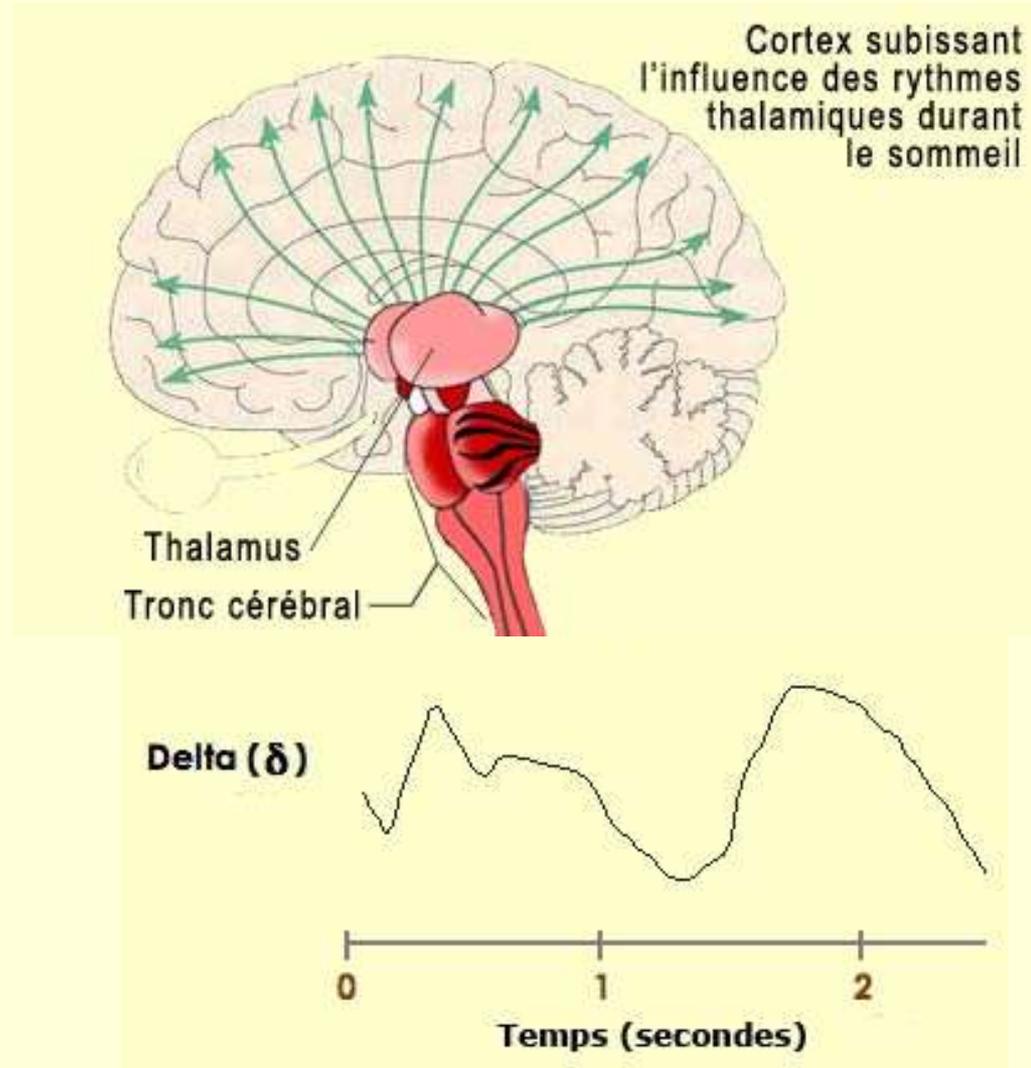


Plus précisément, c'est l'activité rythmique qui se met alors en place dans les neurones thalamo-corticaux de la région intra-laminaire du thalamus qui provoque cette déconnexion corticale des signaux internes et externes

tandis que **l'hypothalamus antérieur** inonde progressivement le cerveau de GABA (acide gamma aminobutyrique) jusqu'à la mise au silence complet de tous les systèmes d'éveil.

**Le sommeil lent** apparaît donc avec la disparition des effets cholinergiques de l'éveil qui libère les neurones « pacemaker » du noyau réticulaire thalamique.

Ceux-ci vont alors entraîner à leur rythme les neurones thalamo-corticaux qui vont à leur tour induire leurs « ondes lentes » dans tout le cortex.

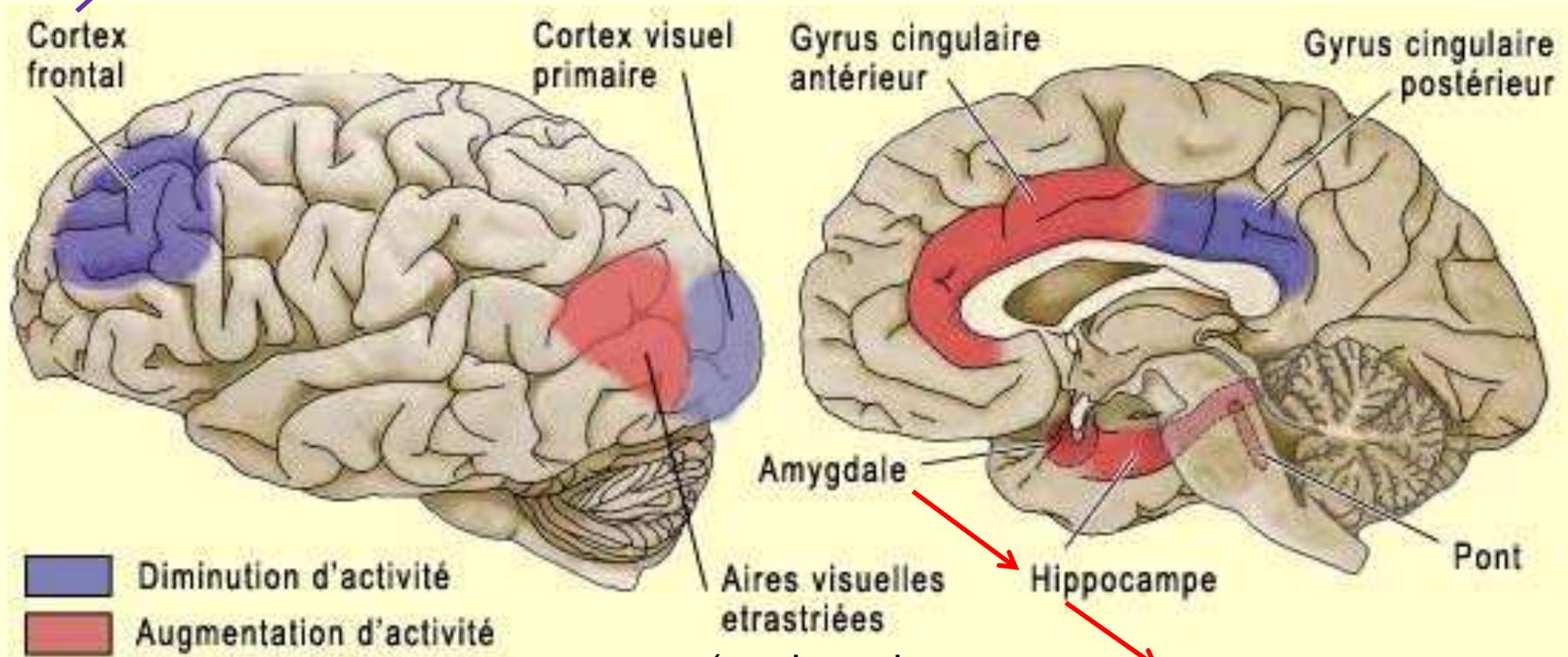


# Les régulations complexes entre éveil et sommeil

La nuit avance et l'on se met à **rêver**...

# Variation d'activité cérébrale typique durant le REM (versus l'éveil)

impliqué dans la pensée consciente et le jugement, sa faible activité pourrait rendre compte des rêves bizarre, illogiques



(analyse de scènes visuelles complexes durant le sommeil paradoxal)

« émotions »

# Pourquoi on rêve ?

L'une des hypothèses part du constat qu'à la naissance, l'enfant consacre huit heures par jour au sommeil paradoxal et un peu plus encore durant sa vie intra-utérine.

Et aussi sur le fait que chez le jeune nourrisson, la paralysie musculaire étant imparfaite durant son sommeil paradoxal, celui-ci émet volontiers des mimiques correspondant aux expressions faciales de base comme la peur, le dégoût ou l'étonnement, alors qu'il est encore incapable d'offrir un simple sourire à sa mère durant l'éveil !

Or, ces expressions faciales, on le sait, relèvent d'une programmation génétique destinée à assurer, au sein de l'espèce, une communication élémentaire. Certains pensent donc que l'expression de notre patrimoine génétique dans le système nerveux du nourrisson aurait besoin des stimulations endogènes intenses qui surviennent durant les rêves pour compléter le câblage de nos circuits cérébraux.

D'où cette **hypothèse développementale sur les rêves.**

Comment ça explique qu'on continue à rêver une fois adulte ?

D'où l'« **hypothèse de la préservation de la personnalité** » proposée par des gens comme Michel Jouvet au début des années 1990.

Elle suggère que chez l'humain adulte, **le sommeil paradoxal contribuerait à préserver la personnalité de l'individu ou à la modifier** en fonction de l'expérience vécue. Pour qu'elle soit le plus adaptée possible à son environnement.

Cette approche élargie, où le rêve contribue à la fois à maintenir les bases génétiques de la communication émotionnelle et de la personnalité, cadre bien dans une perspective évolutive.

Tout comme d'ailleurs la **théorie de la simulation de menaces** proposée au début des années 2000 par des gens comme Antti Revonsuo.

L'idée étant qu'en simulant des situations menaçantes comme dans les rêves où on est poursuivi, on peut tester des moyens d'y échapper.

Et ces simulations auraient été avec le temps étendues plus largement, incluant toutes sortes de situations sociales malaisantes qui sont plus fréquentes dans nos vies d'aujourd'hui.

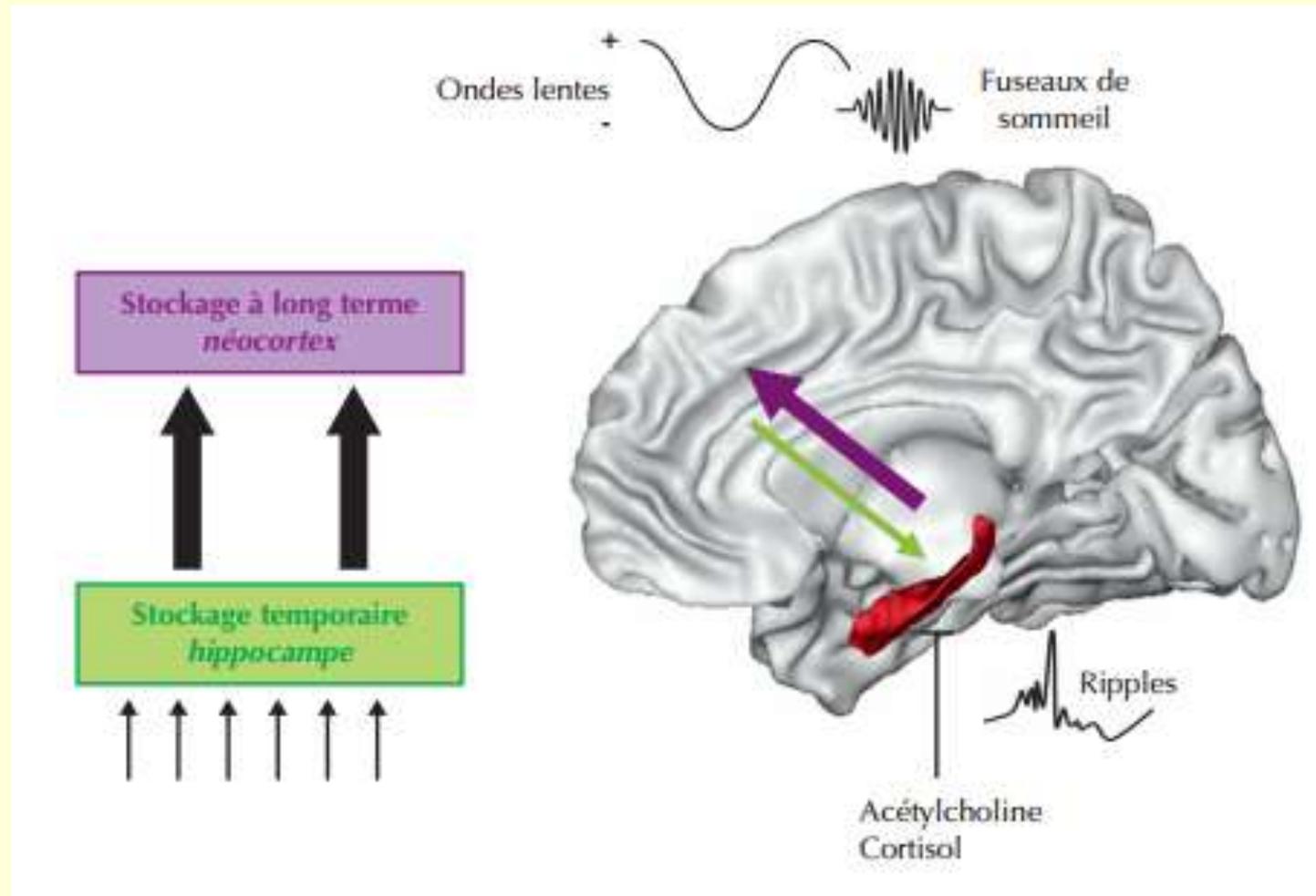
Plus récemment encore, t'as le modèle « NEXTUP » – pour **Network Exploration to Understand Possibilities** – qui vient d'être proposé par Antonio Zadra and Robert Stickgold dans leur livre de 2021 intitulé *When Brains Dream*, et qui élargit encore davantage cette idée de simulation.

Les rêves seraient ainsi une sorte de terrain de jeu où on imaginerait des situations inédites parce que formées par l'association de souvenirs disparates afin de tester nos réactions émotionnelles face à ces situations imaginaires.

Et comme émotion et signification sont intimement liés, comme on va le voir la prochaine fois, les rêves nous permettraient d'évaluer et d'extraire du sens de ces histoires-là, ce qui nous aiderait à adopter dans la vraie vie des comportements plus adaptés à des situations probables parce qu'issues du mélange de souvenirs récents et plus anciens.

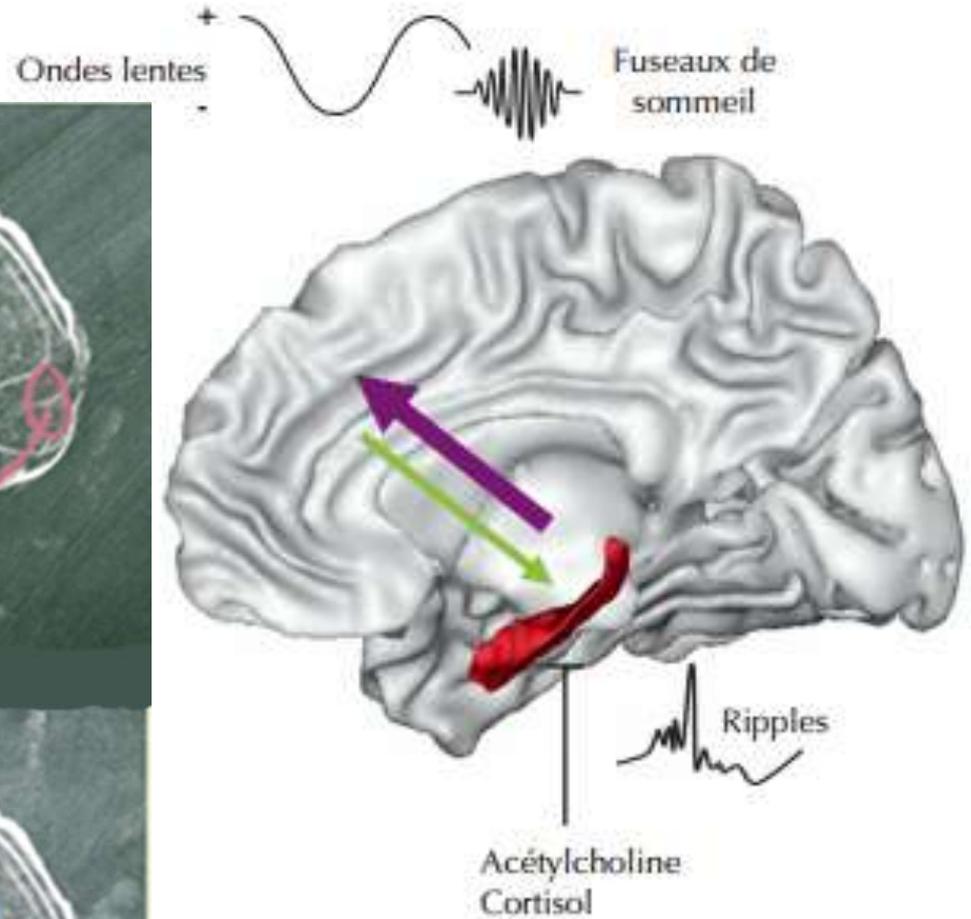
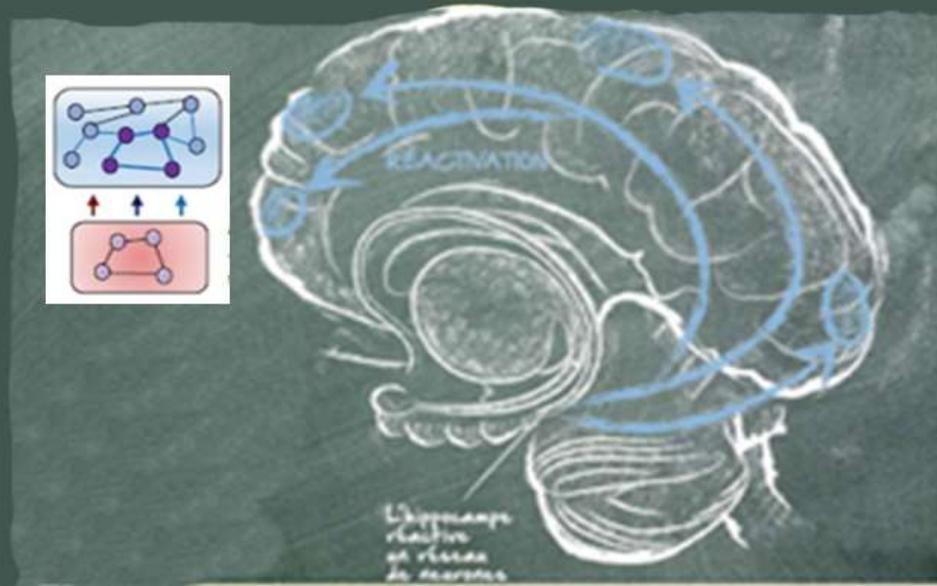
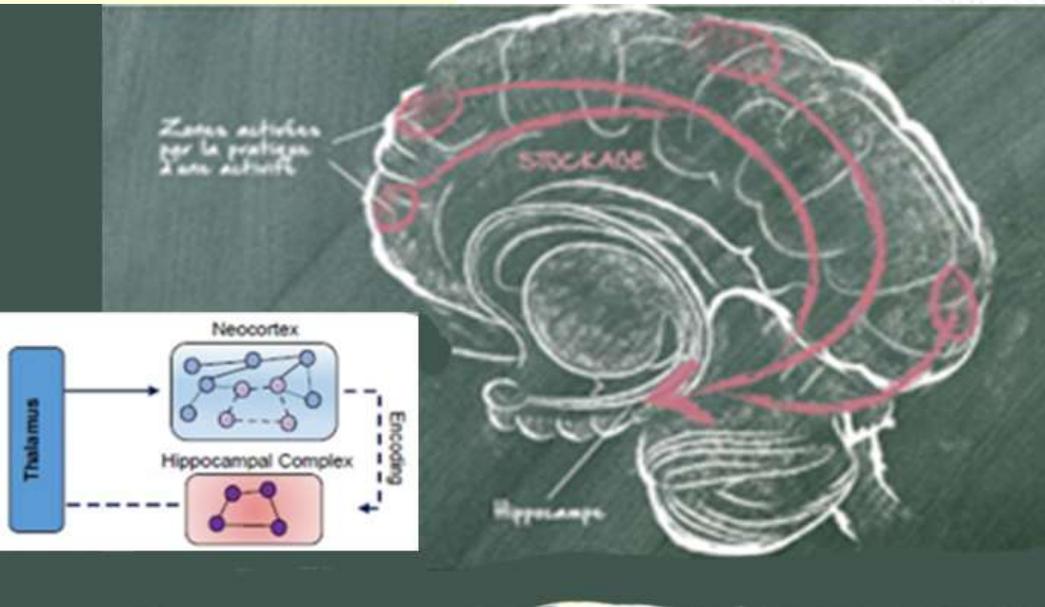
Mais un mélange qui semble se faire surtout au niveau sémantique, par analogies de sens, ce qui donnerait à nos rêves cet aspect métaphorique.

# Rôle du sommeil dans la **consolidation** de la mémoire :

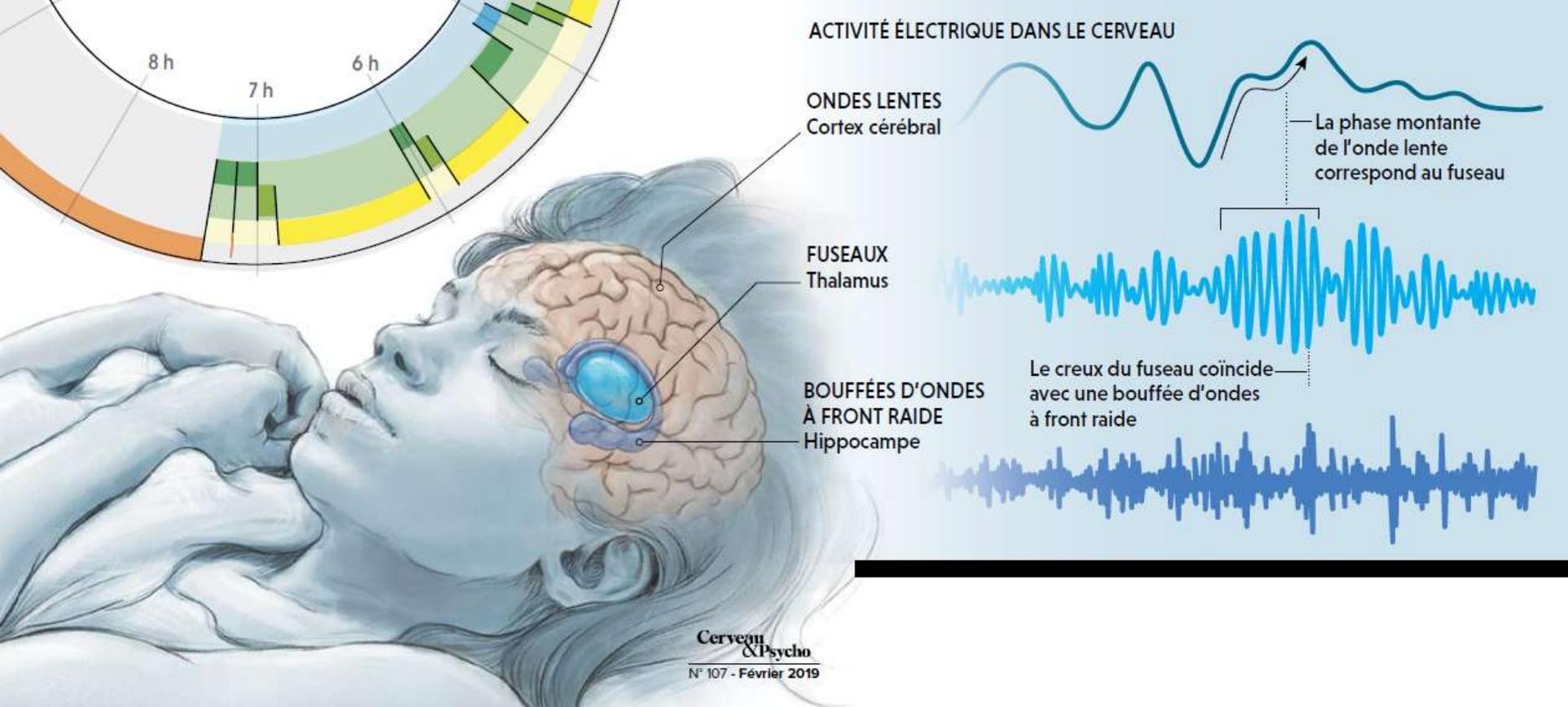


# Rôle du sommeil dans la **consolidation** de la mémoire :

## Éveil

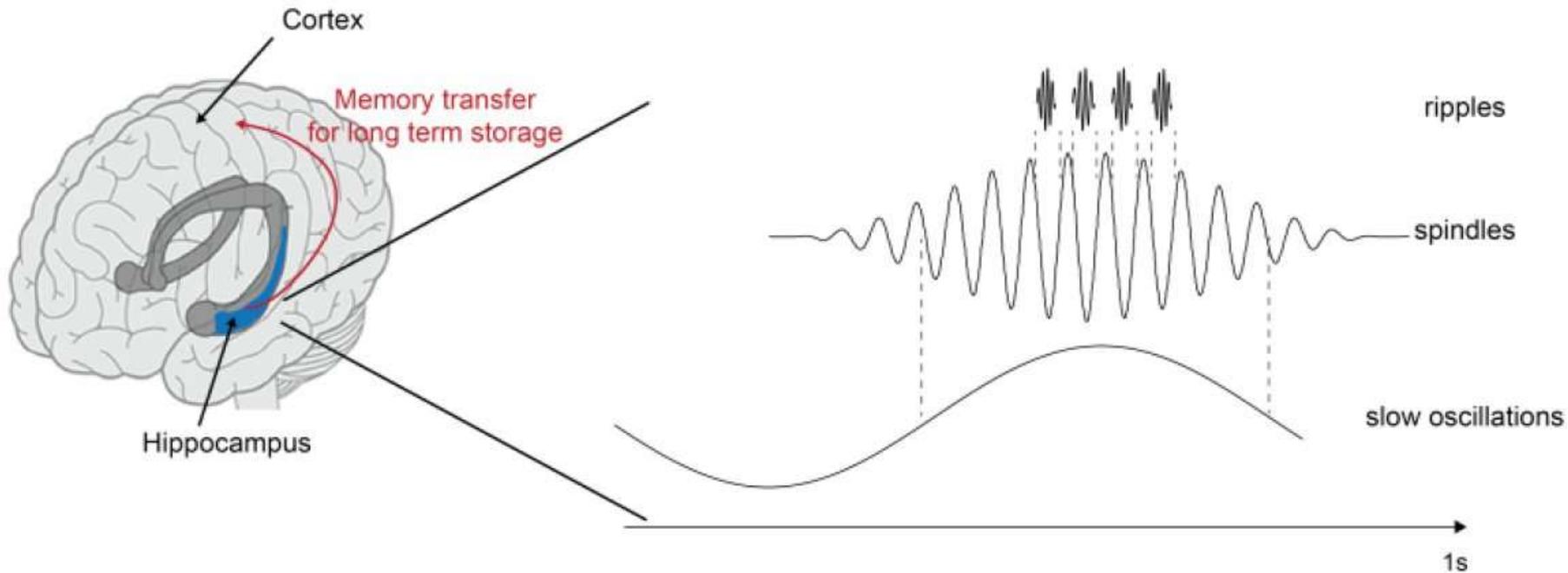


## Sommeil



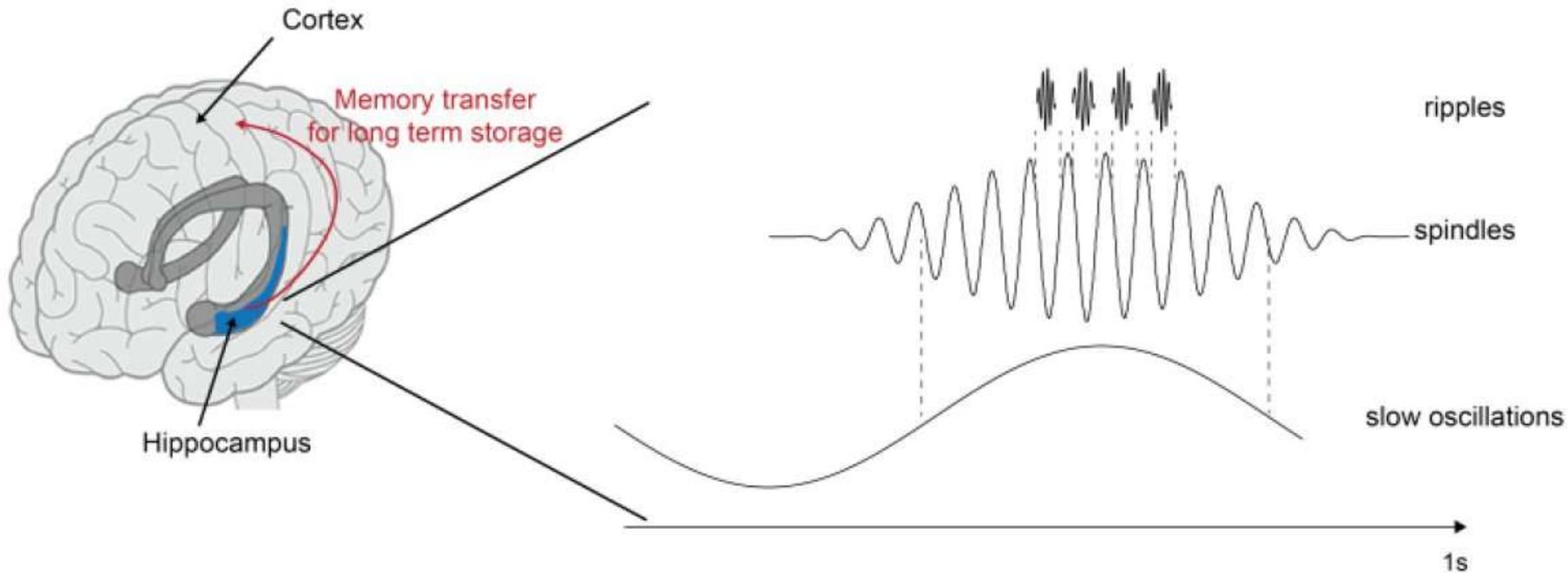
Les rythmes cérébraux fournissent des indices sur la façon dont le sommeil aide à stocker des souvenirs.

Chaque ondes lentes ou ondes delta, comptant de 0,5 à 4 oscillations par seconde, comporte une phase **descendante**, durant laquelle les neurones sont **silencieux**, et une phase **montante**, durant laquelle ils **reprennent leur activité**.



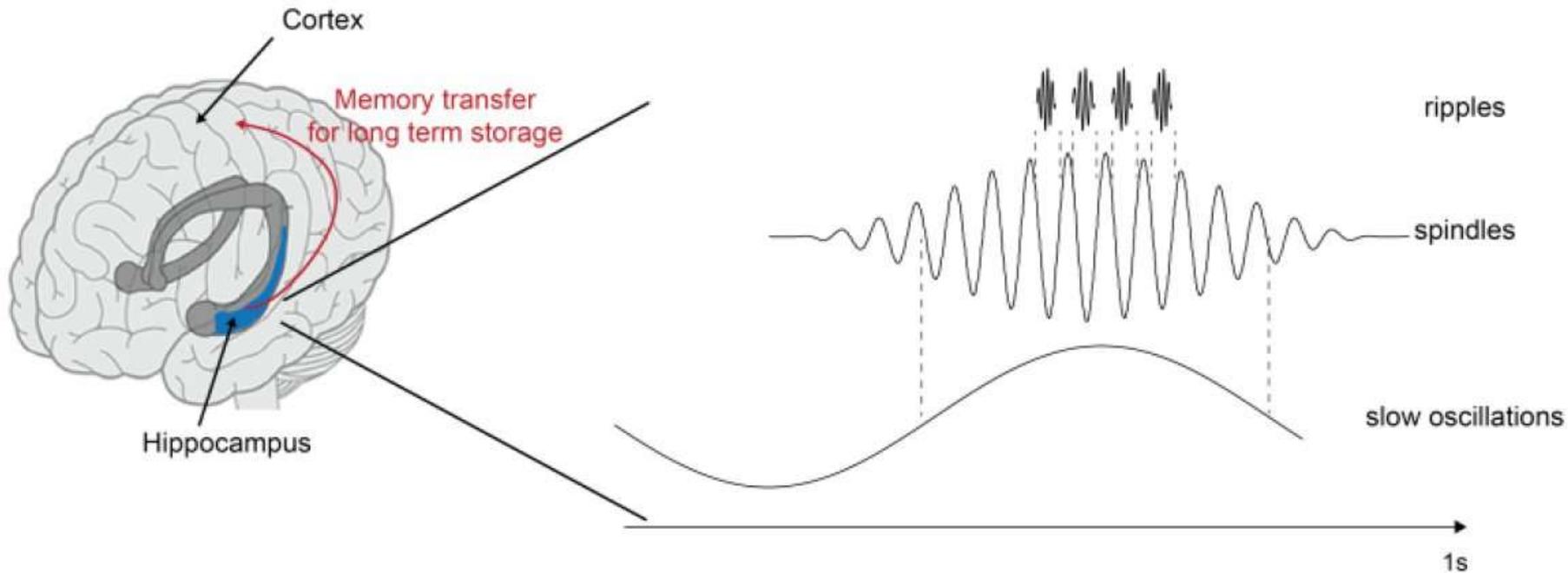
La phase ascendante coïncide souvent avec des « **fuseaux de sommeil** » émis par le thalamus, de brèves accélérations de 12 à 15 oscillations par seconde pendant 0,5 à 2 secondes.

Ils surviennent à leur propre rythme, environ toutes les 5 secondes, et coordonnent l'activité de bouffées d'ondes de haute fréquence (150 à 200 hertz) nommées **ondes à front raide**. Localisées dans l'hippocampe, ces oscillations coïncident avec la réactivation neuronale des souvenirs.



Pendant tout ce temps, les **ondes lentes** continuent de jouer le **rôle de chef d'orchestre** : leurs oscillations mesurées dans le cortex coordonnent le rythme des fuseaux du sommeil et des bouffées d'ondes à front raide.

Un dialogue entre l'hippocampe et le cortex **impliquant tous ces rythmes cérébraux** déclenche le processus dit de consolidation, un processus qui permet aussi de dégager des points communs et d'en extraire l'information essentielle, précieuse pour **anticiper de nouvelles situations**.



“we see that SOs, spindles and ripples are **functionally coupled** in the hippocampus. And we hypothesize that they provide **fine-tuned temporal frames** for the transfer of memory traces to the neocortex.”

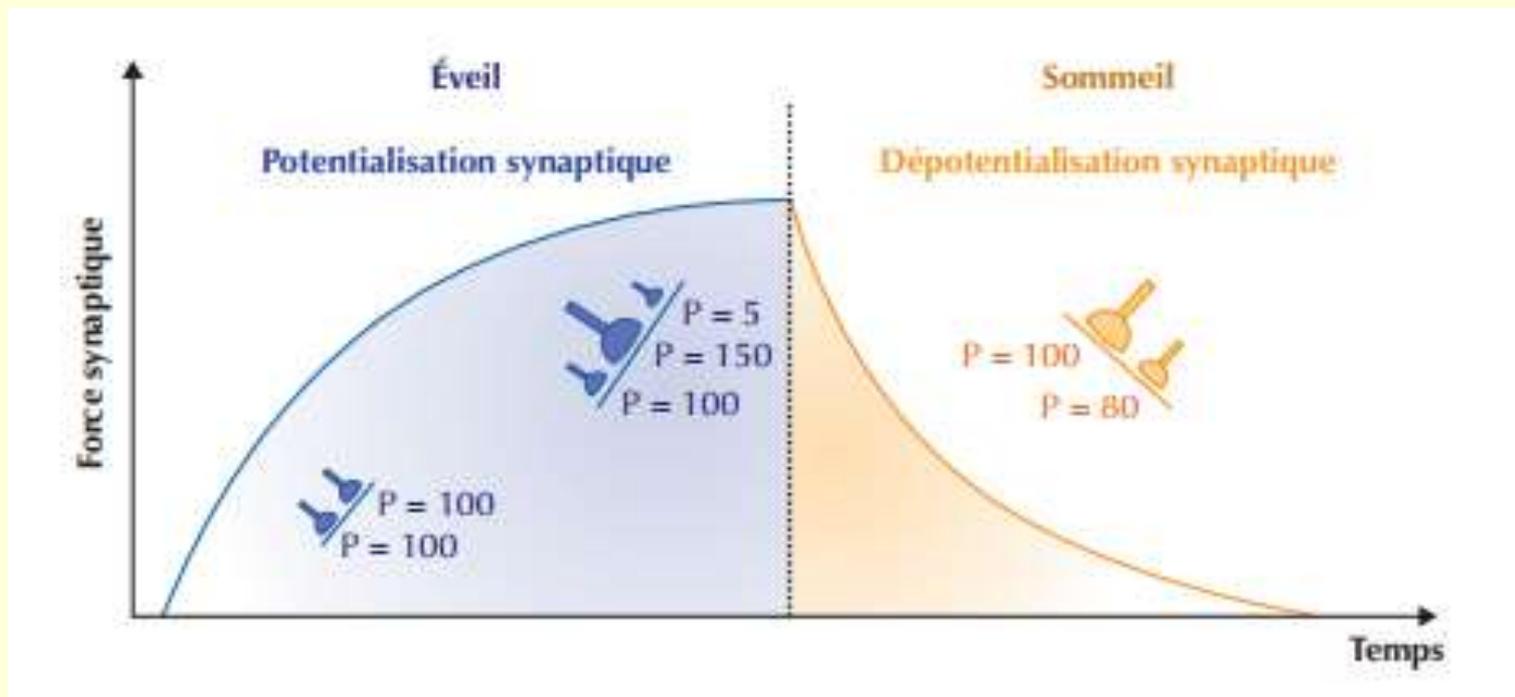
## Brain consolidates memory with three-step brainwave

September 21, 2015

<https://www.sciencedaily.com/releases/2015/09/150921133948.htm>

# Sommeil et « reset neuronal » [recalibrage synaptique] :

- Diminution de l'ordre de 20% des surfaces de contact synaptiques durant le sommeil;
- Diminution du nombre de récepteur au glutamate dans les synapses excitatrices durant le sommeil



2015 Jan 16.

## **Sleep, Memory & Brain Rhythms**

Brendon O. Watson and György Buzsáki

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4474162/>

“ This theory then postulates that sleep performs a **combination** of **consolidation** and **homeostasis** [**recalibrage synaptique**] that promotes optimal knowledge retention as well as optimal waking brain function.”

« Le sommeil est le prix à payer par notre cerveau pour sa plasticité, sa capacité d'apprendre. »

Les travaux de Jeff Liff pointent vers une fonction essentielle :  
**l'élimination des déchets** produits durant le jour par le cerveau,  
et qui se ferait surtout la nuit.

**Jeff Liff: One more reason to get a good night's sleep**

<https://tedsummaries.com/2014/10/15/jeff-iliff-one-more-reason-to-get-a-good-nights-sleep/>

13 février 2019

## Le système glymphatique : les égouts du cerveau

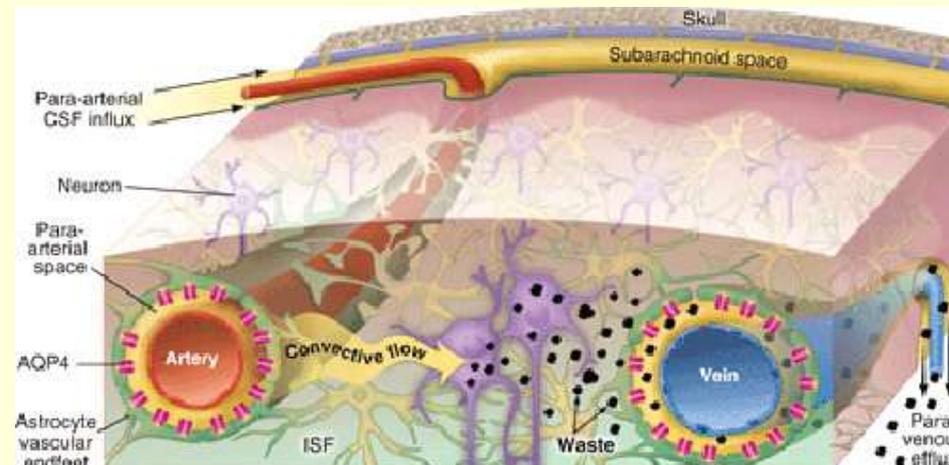
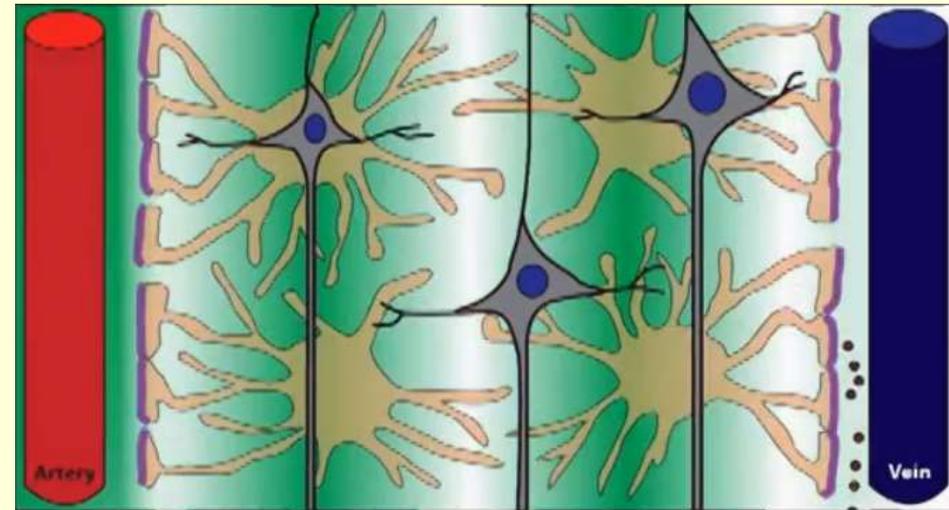
<http://www.blog-lecerveau.org/blog/2019/02/13/7884/>

Durant le **sommeil** l'espace intercellulaire **s'accroît jusqu'à 60 %** permettant une meilleure circulation du fluide.

(les cellules du cerveau se contractent et ouvrent par le fait même un espace le long des vaisseaux par où le liquide céphalo-rachidien va s'écouler)

L'évacuation de la protéine  **$\beta$ -amyloïde** se révèle « **deux fois plus efficace** » chez les souris **endormies** que chez les souris éveillées.

<https://www.lessymboles.com/je-dors-donc-jelimine/>



# Deep sleep cleanses the brain

28.2.2019

[https://www.helsinki.fi/en/news/health-news/deep-sleep-cleanses-the-brain?utm\\_source=facebook&utm\\_medium=social\\_owned&utm\\_campaign=news&fbclid=IwAR0uKuQ5xodbcmEOts85vAukNMy-9GB4ilsEB8r3OkCqbqPIShSviuKNN8o](https://www.helsinki.fi/en/news/health-news/deep-sleep-cleanses-the-brain?utm_source=facebook&utm_medium=social_owned&utm_campaign=news&fbclid=IwAR0uKuQ5xodbcmEOts85vAukNMy-9GB4ilsEB8r3OkCqbqPIShSviuKNN8o)

Six different drug combinations were used to anaesthetise mice in the study.

The researchers found that drug combinations containing **dexmedetomidine**, which reduces the noradrenergic signalling of the brain, achieved a state of deep, **slow-wave sleep** closely resembling natural sleep.

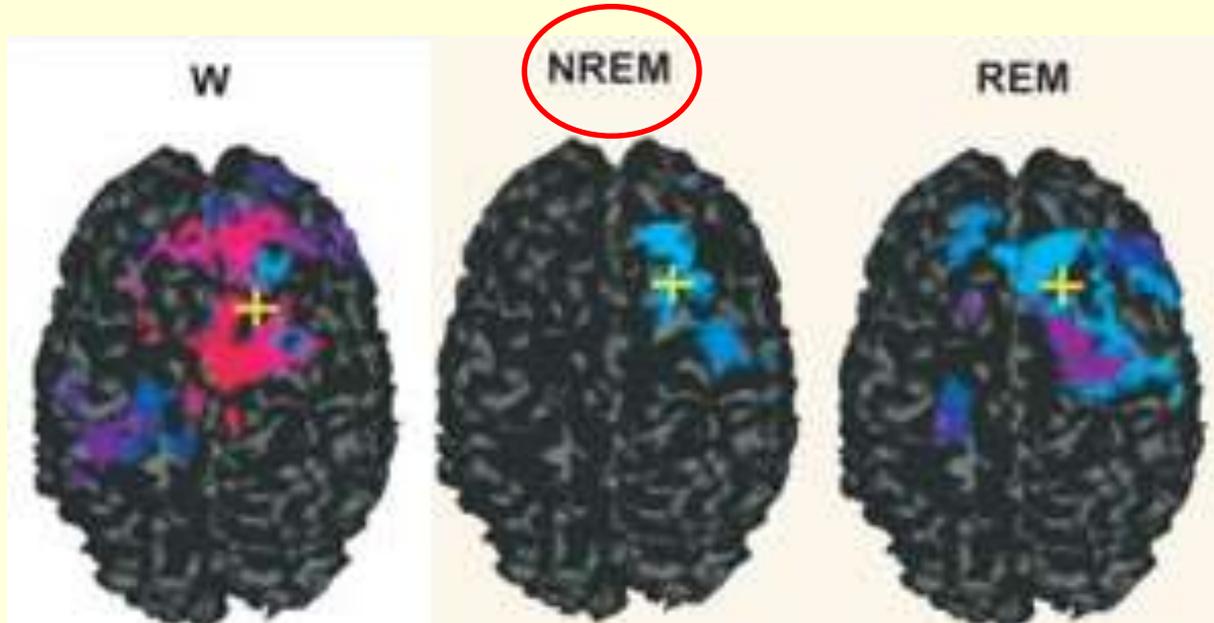
“Dexmedetomidine **improved glymphatic clearance** and is already in clinical use.

Voilà déjà une fonction importante qui justifie de bonnes nuits de sommeil.

Sans compter que d'autres études ont démontré qu'une diminution du sommeil est associé à une augmentation de protéines bêta-amyloïde dans le cerveau.

Sommeil et (perte de) conscience

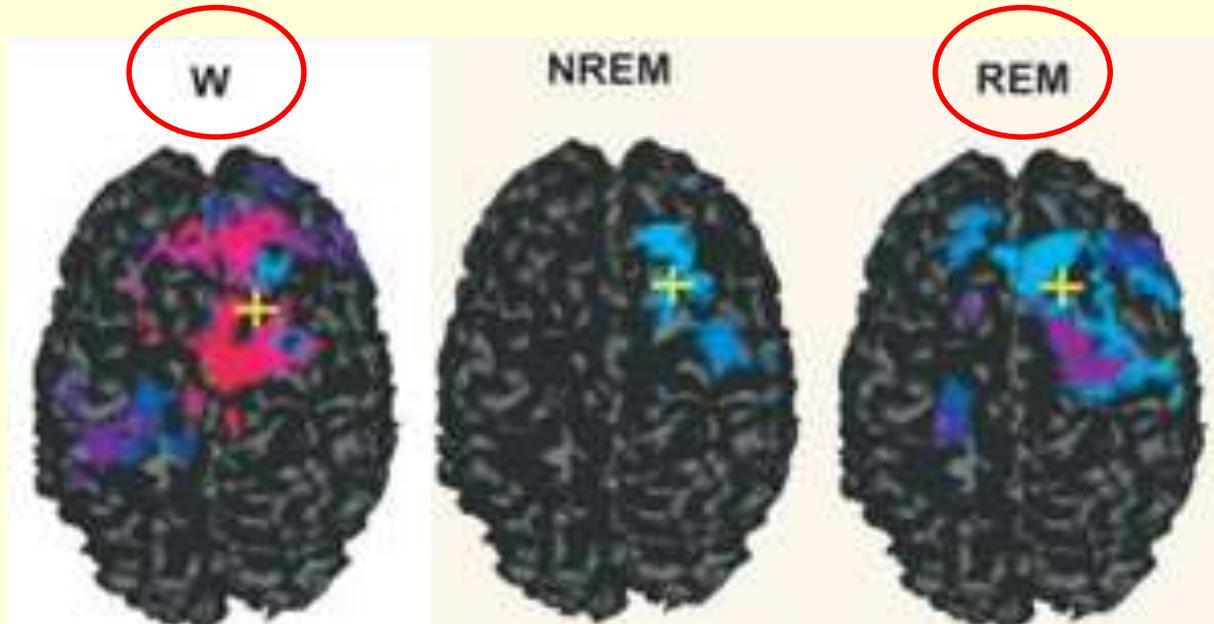
En 2010, Giulio Tononi et son équipe ont publiée dans la revue *Cognitive Neuroscience* une étude où l'on a employé la stimulation magnétique transcrânienne (SMT) dans trois états suivants :



pendant qu'ils enregistraient l'activité cérébrale évoquée par ce stimulus par électroencéphalogramme (EEG).

**L'activité cérébrale en sommeil profond est plus locale et stéréotypée**, indiquant possiblement une dégradation du dialogue incessant entre le thalamus et de larges pans du cortex durant l'éveil.

En 2010, Giulio Tononi et son équipe ont publiée dans la revue *Cognitive Neuroscience* une étude où l'on a employé la stimulation magnétique transcrânienne (SMT) dans trois états suivants :



À l'inverse, **durant le sommeil paradoxal**, période où l'on rêve, donc où l'on a l'impression d'avoir des sensations conscientes et de vivre plein d'aventures, la SMT produisait des **patterns d'activation corticaux plus étendu qui étaient similaire à ceux observés à l'état de veille.**



Cela correspond aussi à ce que Douglass Godwin et son équipe ont observé en analysant la connectivité fonctionnelle du cerveau de leurs sujets lorsqu'ils disaient avoir perçu consciemment une image qui leur était brièvement présentée :

une **réduction soudaine de la modularité fonctionnelle du cerveau** au profit d'une communication neuronale à grande échelle dans l'ensemble des circuits cérébraux.

Benali et ses collègues ont observé, avec une technique d'imagerie cérébrale mesurant la connectivité fonctionnelle entre différentes régions du cerveau, une **fragmentation modulaire de l'activité cérébrale quand on s'endort en sommeil profond** et qu'on perd ce qu'on appelle la conscience.

Et ils font l'hypothèse que **cette réorganisation en de plus en plus de petites unités d'intégration modulaire** qui apparaît avec le sommeil profond empêche le cerveau de faire cette intégration globale qui semble nécessaire à la conscience.

## Conralateral brain

[https://en.wikipedia.org/wiki/Contralateral\\_brain](https://en.wikipedia.org/wiki/Contralateral_brain)

<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23931149/>

### **The evolution of contralateral control of the body by the brain: is it a protective mechanism?**

[Lorne Whitehead](#)<sup>1</sup>, [Saleh Banihani](#) (2014)

[Contralateral control, the arrangement whereby most of the human motor and sensory fibres cross the midline in order to provide control for contralateral portions of the body, presents a puzzle from an evolutionary perspective. What caused such a counterintuitive and complex arrangement to become dominant? In this paper we offer a new perspective on this question by showing that in a complex interactive control system there could be a significant net survival advantage with contralateral control, associated with the effect of injuries of intermediate severity. In such cases an advantage could arise from a combination of non-linear system response combined with correlations between injuries on the same side of the head and body. We show that a simple mathematical model of these ideas emulates such an advantage. Based on this model, we conclude that effects of this kind are a plausible driving force for the evolution of contralateral control.](https://publ</a>ict</p></div><div data-bbox=)