

## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ Figure 49.1 Comment les scientifiques distinguent-ils les neurones dans le cerveau ?

## CONCEPTS CLÉS

- 49.1 Les systèmes nerveux sont constitués de circuits de neurones et de cellules de soutien
- 49.2 L'encéphale des vertébrés comporte des régions spécialisées
- 49.3 Le cortex cérébral contrôle les mouvements volontaires et les fonctions cognitives
- 49.4 La mémoire et l'apprentissage reposent sur des changements dans les connexions synaptiques
- 49.5 Des dérèglements moléculaires sont à l'origine de nombreuses affections du système nerveux

## Un centre de commande et de contrôle

Que se passe-t-il dans votre cerveau lorsque vous résolvez un problème mathématique ou que vous écoutez de la musique ? Pendant longtemps, les scientifiques n'imaginaient pas pouvoir répondre à cette question. On estime que le cerveau humain contient  $10^{11}$  (100 milliards) neurones organisés en circuits si complexes que, à côté d'eux, les ordinateurs les plus puissants paraissent rudimentaires. Toutefois, grâce à de nouvelles technologies fort prometteuses, les scientifiques ont commencé à élucider les mécanismes cellulaires qui traitent l'information dans le cerveau, nous dévoilant ainsi les processus qui sous-tendent les pensées et les émotions.

Des techniques d'imagerie puissantes récemment mises au point permettent désormais d'observer le cerveau en pleine activité. Les scientifiques peuvent ainsi visualiser plusieurs régions du cerveau humain d'un sujet en train d'accomplir diverses tâches, comme parler, bouger la main, regarder des images ou se représenter mentalement un objet ou le visage d'une autre personne. Ils peuvent ensuite analyser ces données pour déterminer s'il y a corrélation avec telle tâche ou telle activité dans les différentes régions du cerveau.

L'une des plus récentes techniques d'exploration du cerveau est une méthode qui permet l'expression de combinaisons aléatoires de protéines fluorescentes dans les cellules de l'encéphale et grâce à laquelle chaque cellule apparaît dans une couleur différente. Le résultat de cette technique de marquage est un « brainbow » (mot anglais associant *brain* et *rainbow*, « cerveau » et « arc-en-ciel ») comme celui de la figure 49.1, qui montre les neurones du cerveau d'une souris. Sur cette image, chaque neurone exprime une des combinaisons de couleurs possibles

– plus de 90 – à partir de 4 protéines fluorescentes. À l'aide de la technique *brainbow*, les chercheurs en neurologie espèrent élaborer des cartes détaillées des connexions qui acheminent l'information entre les différentes régions du cerveau.

Dans le présent chapitre, nous étudierons l'organisation et l'évolution des systèmes nerveux des animaux en examinant le fonctionnement de groupes de neurones dans les circuits spécialisés chargés d'accomplir différentes tâches. Ensuite, nous nous pencherons sur la spécialisation des régions de l'encéphale des vertébrés, puis nous verrons comment l'activité cérébrale permet de conserver et d'organiser de l'information. Enfin, nous examinerons des résultats de recherches récentes portant sur des affections du système nerveux.

CONCEPT **49.1**

## Les systèmes nerveux sont constitués de circuits de neurones et de cellules de soutien

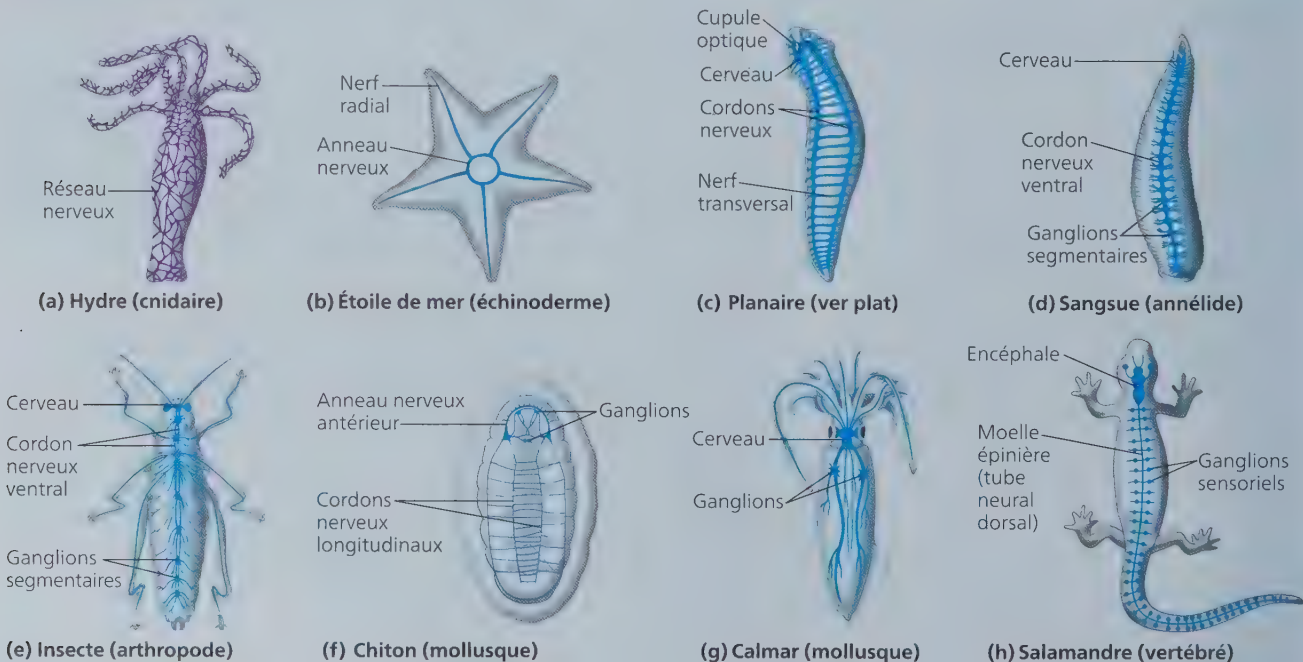
La capacité de percevoir et de réagir est apparue il y a des milliards d'années chez les procaryotes, améliorant leurs chances de survie et leur succès reproducteur dans des environnements changeants. Plus tard au cours de l'évolution, la modification de ce simple processus de perception et de réaction a fourni aux organismes multicellulaires un mécanisme permettant la communication entre les cellules. À l'époque de l'explosion du Cambrien, il y a 500 millions d'années (voir le concept 32.2), l'apparition de systèmes nerveux spécialisés a permis aux animaux de mieux percevoir leur environnement et de réagir plus rapidement.

Les plus simples animaux dotés d'un système nerveux sont les éponges, les hydres et d'autres cnidaïres. Chez la plupart des cnidaïres, les neurones qui commandent la contraction et l'expansion de la cavité gastrovasculaire sont disposés en *réseaux nerveux* diffus (**figure 49.2a**). Chez les animaux plus complexes, les axones de plusieurs cellules nerveuses sont souvent groupés en faisceaux qui forment des **nerfs**. Ces prolongements neuro-naux filamenteux acheminent et organisent le flux d'information dans les voies spécifiques du système nerveux. Par exemple, les étoiles de mer possèdent un ensemble de nerfs radiaux reliés à un anneau nerveux central (**figure 49.2b**). Dans chacune des branches de l'étoile de mer, les nerfs radiaux sont reliés à un réseau nerveux duquel ils reçoivent des signaux et auquel ils envoient des signaux qui contrôlent la contraction des muscles.

Les animaux qui ont un corps allongé et une symétrie bilatérale possèdent des systèmes nerveux encore plus complexes. Ils présentent notamment une *céphalisation*, laquelle est une tendance évolutive à la formation de faisceaux de neurones sensitifs et d'interneurones dans un cerveau situé près de l'extrémité antérieure du corps. Les nerfs qui se prolongent vers l'extrémité postérieure permettent à ces neurones antérieurs de communiquer avec des cellules se trouvant ailleurs dans le corps.

Chez beaucoup d'animaux, les neurones responsables de l'intégration forment un **système nerveux central (SNC)**, tandis que les neurones responsables du transport de l'information vers le système nerveux et en provenance de celui-ci forment un **système nerveux périphérique (SNP)**. Chez les vers non segmentés, comme la planaire illustrée à la **figure 49.2c**, un petit cerveau et des cordons nerveux longitudinaux constituent le plus simple SNC nettement délimité. Chez certains de ces vers non segmentés, le système nerveux est entièrement issu de quelques cellules seulement, comme c'est le cas chez le

**▼ Figure 49.2** L'organisation de différents systèmes nerveux. (a) Une hydre contient des neurones individuels (en violet) organisés en un réseau nerveux diffus. (b à h) Les animaux dotés de systèmes nerveux plus complexes contiennent des groupes de neurones (en bleu) organisés en nerfs et, souvent, en un ganglion et en un encéphale.



nématode *Caenorhabditis elegans*. Chez cette espèce, un ver adulte (hermaphrodite) a exactement 302 neurones, ni plus ni moins. Les invertébrés plus complexes, comme les vers segmentés (figure 49.2d) et les arthropodes (figure 49.2e), possèdent un bien plus grand nombre de neurones; leur comportement est régi par un cerveau perfectionné et des cordons nerveux ventraux contenant des **ganglions**. Les ganglions sont des faisceaux de neurones segmentaires qui fonctionnent comme des points de relais dans la transmission de l'information.

Au sein d'un groupe d'animaux, il existe une corrélation entre l'organisation du système nerveux et le mode de vie. Par exemple, chez les mollusques sessiles ou aux mouvements lents tels que les palourdes et les chitons, la céphalisation est peu importante, voire inexistante, et les organes sensoriels sont relativement simples (figure 49.2f). Par contre, parmi les invertébrés, les mollusques prédateurs dont le mode de vie est actif, comme les calmars et les pieuvres (figure 49.2g), sont ceux qui possèdent le système nerveux le plus complexe. Grâce à leurs grands yeux qui forment des images et à leur cerveau contenant des millions de neurones, les pieuvres sont capables d'apprendre à reconnaître des formes visuelles et d'accomplir des tâches complexes, comme dévisser le couvercle d'un bocal pour y prendre de la nourriture.

Chez les vertébrés (figure 49.2h), le SNC est constitué de l'encéphale et de la moelle épinière. Les nerfs et les ganglions sont les structures clés du SNP. La spécialisation des diverses régions caractérise les deux systèmes, comme nous le verrons plus loin dans le présent chapitre.

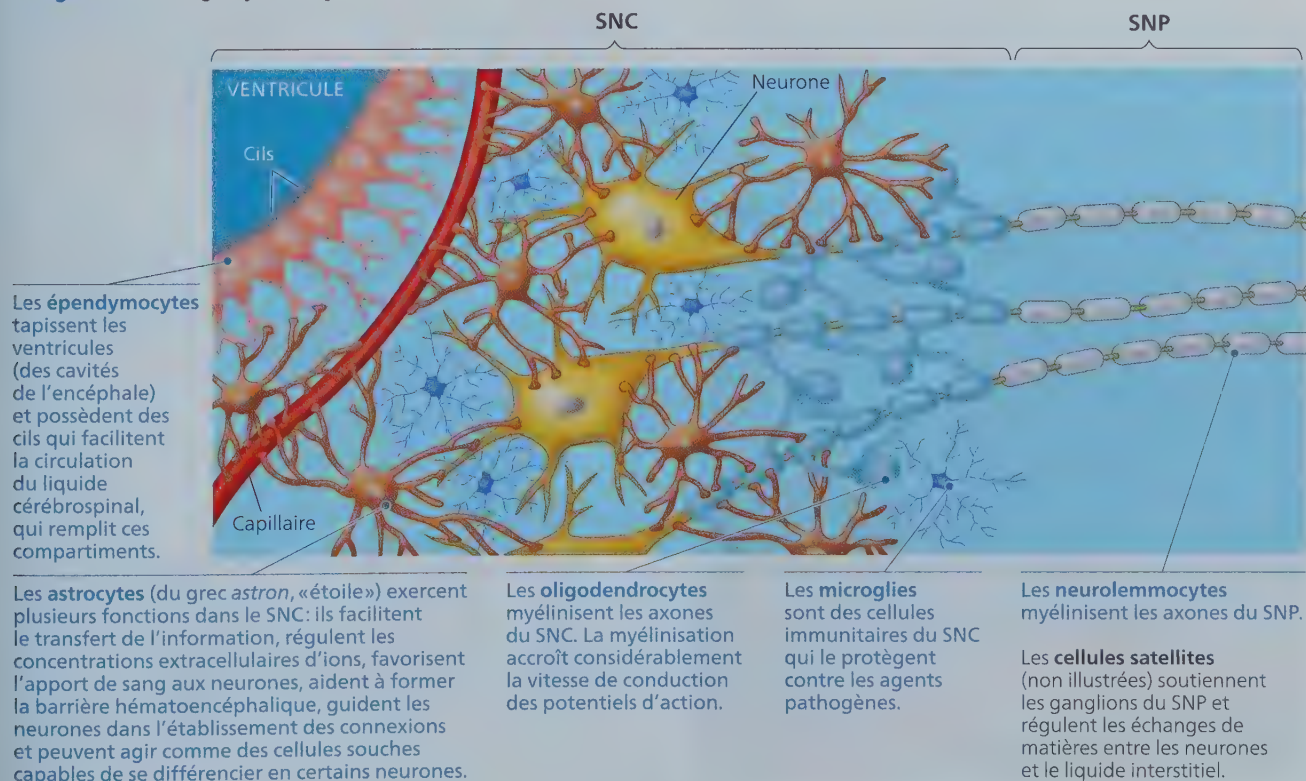
## Les gliocytes

Comme nous l'avons vu au concept 48.1, les systèmes nerveux des vertébrés et de la plupart des invertébrés renferment des neurones, mais aussi des **gliocytes**, ou **cellules gliales**. Les neurolemmocytes qui produisent les gaines de myéline enveloppant les axones du SNP constituent un exemple de gliocytes, tout comme les oligodendrocytes, homologues des neurolemmocytes dans le SNC. La figure 49.3 montre les principaux gliocytes dans le système nerveux d'un adulte et donne un aperçu de la façon dont ils assurent l'apport nutritif, le soutien et la régulation du fonctionnement des neurones.

Dans l'embryon, deux types de gliocytes jouent un rôle capital dans le développement du système nerveux : les cellules gliales radiales et les astrocytes. Les *cellules gliales radiales* forment des fibres protéiques le long desquelles les neurones nouvellement formés migrent à partir du tube neural pour former la structure qui deviendra le SNC (voir la figure 47.14). Plus tard, les gliocytes appelés *astrocytes*, qui sont adjacents aux capillaires de l'encéphale, participent à la formation de la *barrière hématoencéphalique*, une barrière physiologique qui empêche la plupart des substances transportées par le sang d'entrer dans le SNC.

Les cellules gliales radiales et les astrocytes peuvent aussi jouer le rôle de cellules souches, lesquelles se divisent indéfiniment pour se renouveler elles-mêmes et produire des cellules plus spécialisées. Des études sur les souris révèlent que les cellules souches contenues dans l'encéphale donnent ainsi naissance à des neurones qui parviennent à maturité, migrent en divers endroits et s'incorporent au circuit du système nerveux

▼ **Figure 49.3** Les gliocytes du système nerveux des vertébrés.



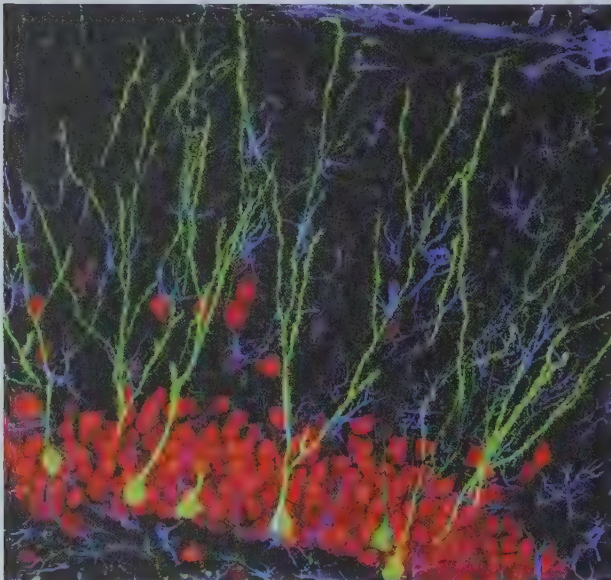
adulte (**figure 49.4**). À l'heure actuelle, les chercheurs tentent de voir comment utiliser ces cellules souches pour remplacer les tissus encéphaliques devenus dysfonctionnels.

## L'organisation du système nerveux des vertébrés

Le SNC des vertébrés dérive du tube neural dorsal creux de l'embryon, tube qui est l'une des caractéristiques des cordés (voir la figure 34.3). La cavité du tube neural donne naissance à l'étroit *canal central* de la moelle épinière et aux quatre *ventricules* de l'encéphale (**figure 49.5**). Les ventricules et le canal central sont remplis de *liquide cébrospinal* (LCS), ou céphalorachidien, issu de la filtration du sang artériel dans l'encéphale. Le LCS approvisionne l'encéphale en éléments nutritifs et en hormones, et assure l'élimination des déchets; il circule dans le canal central de la moelle épinière et dans les ventricules, puis retourne dans les veines. Chez les mammifères, le LCS protège mécaniquement, en raison de l'incompressibilité des liquides, l'encéphale et la moelle épinière en circulant entre deux des *méninges*, des enveloppes de tissus conjonctifs qui entourent le SNC.

Outre ces espaces remplis de liquide, l'encéphale et la moelle épinière contiennent de la substance grise et de la substance blanche (voir la figure 49.5). La **substance grise** comprend surtout des corps cellulaires de neurone. La **substance blanche** se compose de faisceaux d'axones. Dans la moelle épinière, la substance blanche forme la couche externe, ce qui correspond à sa fonction de médiation entre le SNC et les neurones sensitifs et moteurs du SNP. Dans l'encéphale, la substance blanche se trouve principalement dans la masse cérébrale, un emplacement logique également au regard de sa fonction dans la

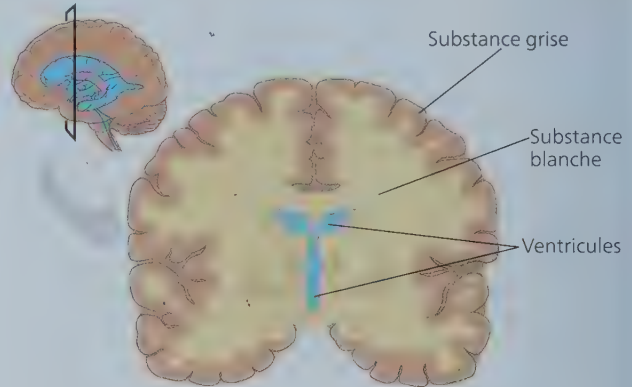
▼ **Figure 49.4** La formation de nouveaux neurones dans l'encéphale d'une souris adulte. Sur cette photographie prise au microscope photomicroscopique, les nouveaux neurones formés à partir de cellules souches adultes sont marqués avec une protéine fluorescente verte (GFP), et tous les autres neurones, avec un colorant rouge qui se lie à l'ADN.



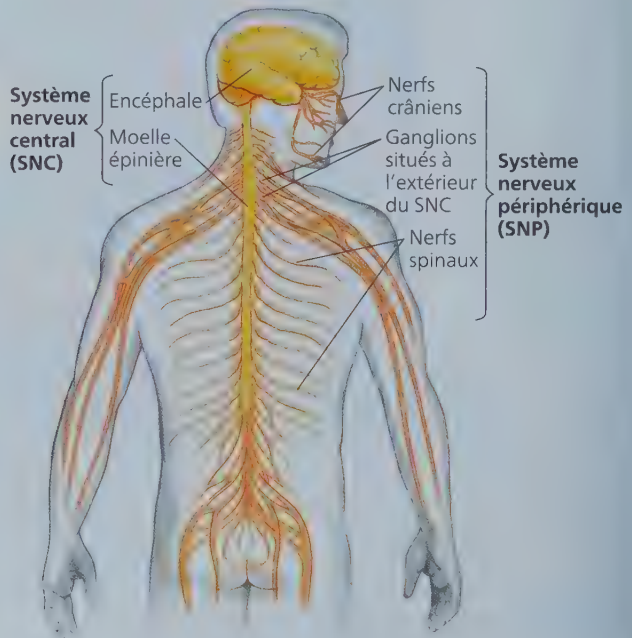
communication entre les neurones de l'encéphale qui participent à l'apprentissage, aux émotions, au traitement de l'information sensorielle et à la production de commandes.

Chez les vertébrés, la moelle épinière s'étend longitudinalement à l'intérieur de la colonne vertébrale (**figure 49.6**). Elle fait parvenir de l'information à l'encéphale, qui lui en transmet également, et produit les modes de locomotion de base. En outre, la moelle épinière agit indépendamment de l'encéphale dans les circuits nerveux simples responsables des **réflexes**, c'est-à-dire les réactions automatiques de l'organisme à certains stimulus.

▼ **Figure 49.5** Les ventricules, la substance grise et la substance blanche. Les ventricules, enfouis profondément dans l'encéphale, contiennent du liquide cébrospinal. Presque toute la substance grise se trouve à la surface de l'encéphale; elle entoure la substance blanche.



▼ **Figure 49.6** Un exemple de système nerveux des vertébrés. L'encéphale et la moelle épinière (en jaune) constituent le SNC. Les nerfs crâniens, les nerfs spinaux (qui partent de la moelle épinière) et les ganglions composent le SNP (en orange).



Un réflexe est une réaction rapide et involontaire qui protège le corps sous l'effet d'un stimulus. Les réflexes sont rapides parce que l'information sensorielle est utilisée pour activer directement les neurones moteurs sans que l'information ait à remonter la moelle épinière jusqu'à l'encéphale et à en revenir. Par exemple, si vous mettez la main sur un objet très chaud par inadvertance, un réflexe vous fait retirer vivement celle-ci avant même que la sensation de douleur soit traitée par votre cerveau. De même, si vos genoux cèdent lorsque vous saisissez un objet plus lourd que prévu, la tension provoquée dans vos genoux déclenchera un réflexe qui contractera les muscles des cuisses et vous permettra de rester debout et de porter l'objet. Lors de l'examen physique, le médecin déclenche le réflexe patellaire (ou rotulien) avec un marteau afin de tester les réponses nerveuses du patient (figure 49.7).

## Le système nerveux périphérique

Le SNP assure la transmission de l'information reçue ou envoyée par le SNC et joue un rôle important dans la régulation des mouvements d'un animal et de son milieu interne (figure 49.8). L'information sensorielle se rend au SNC par des neurones du SNP qu'on dit *afférents* (d'un mot latin signifiant «apporter»). Après avoir été traitée dans le SNC, l'information se rend aux muscles, aux glandes et aux cellules endocrines grâce à des neurones *efférents* (d'un mot latin signifiant «emporter») du SNP. La plupart des nerfs contiennent à la fois des neurones afférents et efférents.

Le SNP comprend deux composantes efférentes : le système nerveux somatique (moteur) et le système nerveux autonome

(voir la figure 49.8). Les neurones du **système nerveux somatique** transmettent les signaux aux muscles squelettiques. Le contrôle moteur peut être volontaire, comme lorsque vous levez la main pour poser une question, ou involontaire, comme dans le cas du réflexe patellaire contrôlé par la moelle épinière. Au contraire, la régulation des muscles lisses et du muscle cardiaque par le **système nerveux autonome** est généralement involontaire. Les subdivisions sympathique et parasympathique du système nerveux autonome coordonnent le fonctionnement des organes des systèmes digestif, cardiovasculaire, urinaire et endocrinien. Un réseau de neurones distinct, qui porte désormais le nom de **système nerveux entérique**, exerce un contrôle direct et partiellement indépendant sur le tube digestif, le pancréas et la vésicule biliaire.

Les systèmes sympathique et parasympathique du système nerveux autonome ont des rôles essentiellement antagonistes (opposés) dans la régulation des fonctions des organes (figure 49.9). Le **système nerveux sympathique**, lorsqu'il est activé, augmente la dépense d'énergie et prépare l'individu à l'action (réaction de lutte ou de fuite). Ainsi, le cœur bat plus vite, la digestion s'arrête, le foie convertit le glycogène en glucose, et la sécrétion d'adrénaline et de noradrénaline par la médulla surrénale est déclenchée. À l'inverse, l'activation du **système nerveux parasympathique** commande des réactions contraires, à peu de chose près : l'organisme revient à l'état de calme et aux fonctions d'entretien («repos et digestion»). Par exemple, la fréquence cardiaque diminue, la digestion reprend et la production de glycogène augmente. Toutefois, en ce qui a trait à la régulation de l'activité reproductrice, une fonction

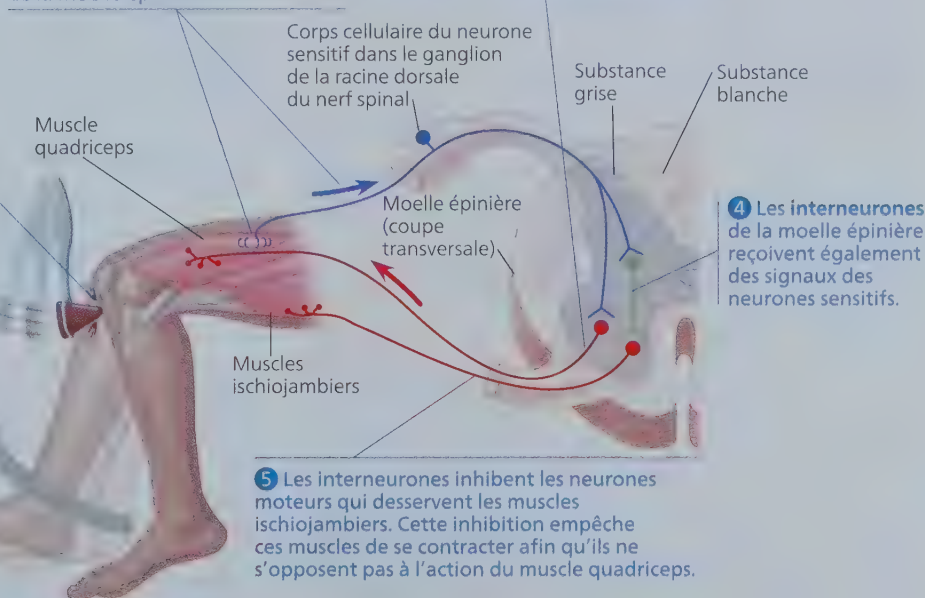
### ► Figure 49.7 Le réflexe patellaire.

Pour simplifier, le schéma ne représente qu'un neurone de chaque type, mais le réflexe fait intervenir de nombreux neurones de chaque type.

2 Des récepteurs sensoriels détectent un étirement soudain dans le muscle quadriceps, et des neurones sensitifs transmettent l'information aux neurones de la moelle épinière.

3 En réponse aux signaux des neurones sensitifs, les neurones moteurs transmettent au muscle quadriceps la commande de contraction, qui fait relever la jambe.

1 Le réflexe patellaire (montré ici dans la jambe droite) est déclenché par une percussion du ligament patellaire relié au muscle quadriceps.



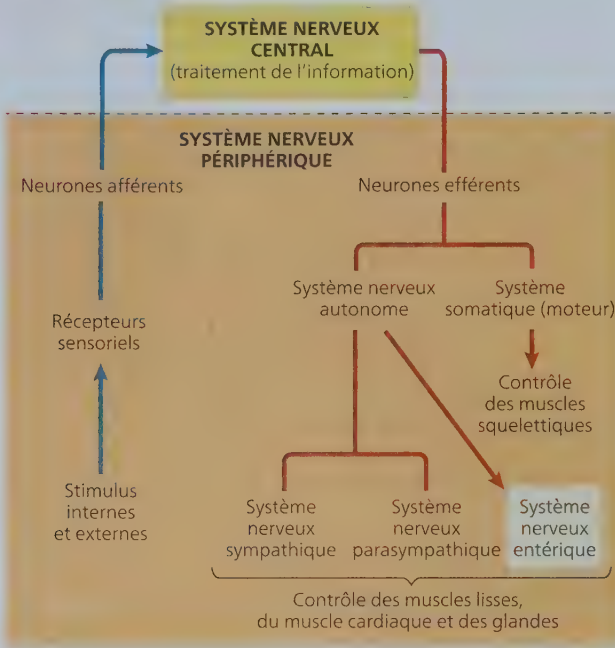
4 Les interneurons de la moelle épinière reçoivent également des signaux des neurones sensitifs.

5 Les interneurons inhibent les neurones moteurs qui desservent les muscles ischiojambiers. Cette inhibition empêche ces muscles de se contracter afin qu'ils ne s'opposent pas à l'action du muscle quadriceps.

Légende ● Neurone sensitif ● Neurone moteur ● Interneurone

**FAITES DES LIENS** ► À partir des signaux nerveux envoyés aux muscles ischiojambiers et quadriceps dans cet exemple du réflexe patellaire, proposez un modèle de régulation de l'activité des muscles lisses dans l'œsophage durant le réflexe de déglutition (voir la figure 41.9).

▼ **Figure 49.8** La hiérarchie fonctionnelle du système nerveux périphérique des vertébrés.

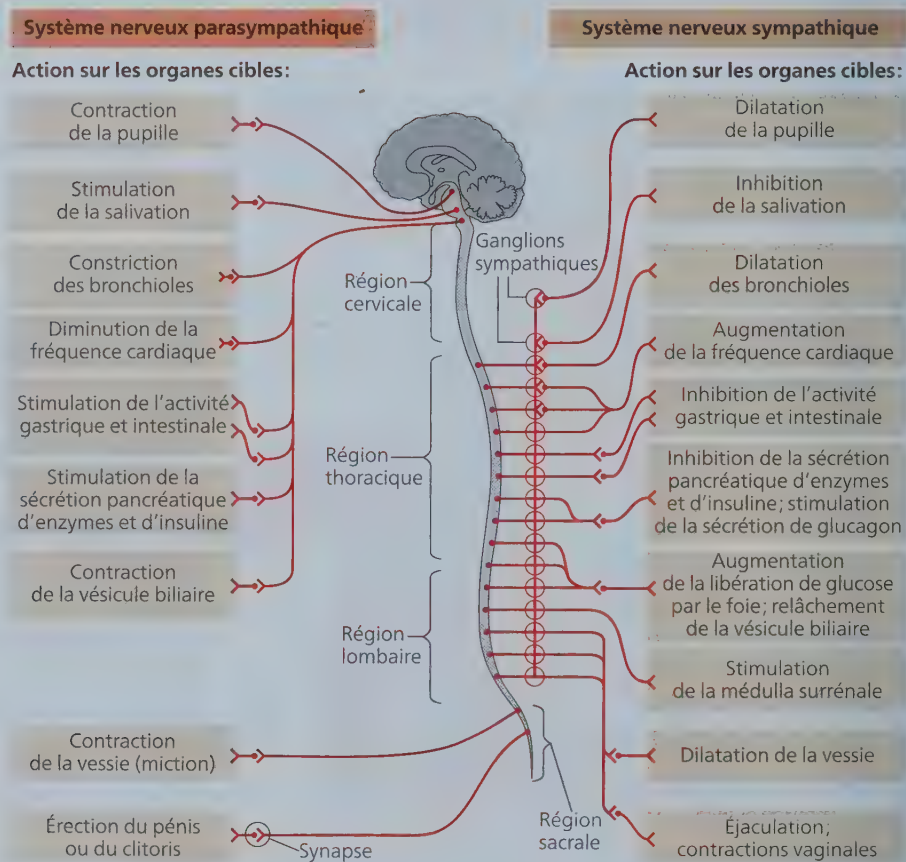


qui n'est pas homéostatique, le système nerveux parasympathique joue un rôle complémentaire plutôt qu'antagoniste avec le système nerveux sympathique, comme le montre la partie du bas de la figure 49.9).

Ces deux subdivisions se distinguent non seulement par leur fonctionnement global, mais aussi par leur organisation et par les signaux qu'elles transmettent. Les nerfs parasympathiques quittent le SNC à la base de l'encéphale ou de la moelle épinière et forment des synapses dans les ganglions près d'un organe interne ou à l'intérieur de celui-ci. Quant aux nerfs sympathiques, ils quittent habituellement le SNC à mi-chemin le long de la moelle épinière et forment des synapses dans les ganglions situés juste à l'extérieur de la moelle épinière.

Dans les deux subdivisions, la voie de transmission de l'information fait souvent intervenir un neurone préganglionnaire et un neurone postganglionnaire. Les *neurones préganglionnaires*, dont les corps cellulaires se trouvent dans le SNC, libèrent le neurotransmetteur acétylcholine (voir le concept 48.4). Quant aux *neurones postganglionnaires*, ceux de la division parasympathique libèrent de l'acétylcholine également, mais presque tous ceux de la division sympathique produisent de la noradrénaline. C'est par l'intermédiaire de ces neurotransmetteurs différents que les subdivisions sympathique et parasympathique exercent des effets opposés sur des organes comme les poumons, le cœur, les intestins et la vessie.

▶ **Figure 49.9** Les subdivisions du système nerveux autonome : systèmes nerveux parasympathique et sympathique. La plupart des voies de chacun des systèmes comportent deux neurones. L'axone du premier neurone s'étend du corps cellulaire dans le SNC à un ensemble de neurones du SNP dont les corps cellulaires sont regroupés en un ganglion. Les axones de ces neurones du SNP transmettent les instructions aux organes internes, où ils forment des synapses avec les cellules des muscles lisses, du muscle cardiaque ou des glandes.



L'homéostasie repose souvent sur la collaboration entre les systèmes nerveux somatique et autonome. Par exemple, en réaction à une baisse de température, l'hypothalamus commande, par l'intermédiaire du système nerveux somatique, le frisson, pour augmenter la production de chaleur. Au même moment, pour réduire la perte de chaleur, il transmet une commande au système nerveux autonome, qui cause la constriction des vaisseaux sanguins.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 49.1

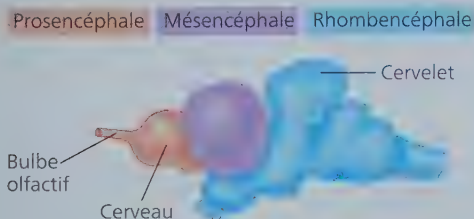
1. Quelle division du système nerveux autonome serait la plus susceptible d'être activée si, en arrivant en classe, une étudiante apprend qu'elle a oublié de se préparer pour l'examen qu'elle doit faire dans cinq minutes ? Expliquez votre réponse.
2. **ET SI ?** ► Imaginez qu'une personne a un accident qui lui sectionne un petit nerf essentiel au mouvement de quelques doigts de sa main droite. À votre avis, cette lésion aura-t-elle aussi un effet sur la sensation des doigts ?
3. **FAITES DES LIENS** ► La plupart des tissus régulés par le système nerveux autonome reçoivent des signaux sympathiques et parasympathiques des neurones postganglionnaires. Les réactions sont habituellement locales. La médulla surrénale, elle, reçoit uniquement les signaux du système sympathique, et seulement des neurones préganglionnaires. Pourtant, les réactions se font sentir dans tout le corps. Expliquez pourquoi (voir la figure 45.19).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 49.2

### L'encéphale des vertébrés comporte des régions spécialisées

Nous allons maintenant nous pencher sur l'encéphale des vertébrés, qui se divise en trois grandes régions : le prosencéphale, le mésencéphale et le rhombencéphale (illustrés ci-dessous pour un actinoptérygien, un poisson à nageoires rayonnées).



Chaque région exerce une fonction spécialisée. Le **prosen-céphale** (ou cerveau antérieur), composé du *bulbe olfactif* et du *cerveau*, s'occupe du traitement de l'information olfactive (odeurs), de la régulation du sommeil, de l'apprentissage et des tâches complexes. Le **mésencéphale** (ou cerveau moyen), situé au centre de l'encéphale, coordonne le traitement de l'information sensorielle. Le **rhombencéphale** (ou cerveau postérieur), dont une partie forme le cervelet, contrôle les activités involontaires telles que la circulation sanguine et coordonne les activités motrices comme la locomotion.

**ÉVOLUTION** Lorsqu'on compare les vertébrés en descendant l'arbre phylogénétique, on remarque que les tailles relatives des différentes régions de l'encéphale varient (**figure 49.10**). On constate également que ces différences de taille témoignent de différences dans l'importance des fonctions des régions encéphaliques respectives. Pensons, par exemple, aux poissons à nageoires rayonnées (actinoptérygiens), qui explorent leur environnement au moyen de leur olfaction, de leur vision et de leur ligne latérale. (La ligne latérale est un organe sensoriel qui permet de percevoir les courants de l'eau, les stimuli électriques et la position du corps.) Le bulbe olfactif, qui détecte les odeurs dans l'eau, est relativement volumineux chez ces poissons, de même que le mésencéphale, qui traite l'information visuelle et l'information provenant de la ligne latérale. En comparaison, le cerveau, qui est essentiel aux tâches complexes et à l'apprentissage, est relativement petit. Chez chaque espèce, l'évolution donne lieu à une étroite adéquation entre la structure et la fonction : on observe une corrélation entre la taille de chaque région de l'encéphale et son importance respective pour le fonctionnement du système nerveux de l'espèce et, par le fait même, pour sa survie et sa reproduction.

Cette corrélation entre la taille et la fonction des régions de l'encéphale s'applique également au cervelet. Les actinoptérygiens comme le thon (famille des scombridés) contrôlent le mouvement en trois dimensions dans les eaux libres et possèdent donc un cervelet relativement volumineux. Le cervelet est beaucoup plus petit chez les espèces dont les mouvements de nage sont plus simples, comme la lamproie (famille des pétrymyzontidés, appartenant à la classe des céphalaspidoformes).

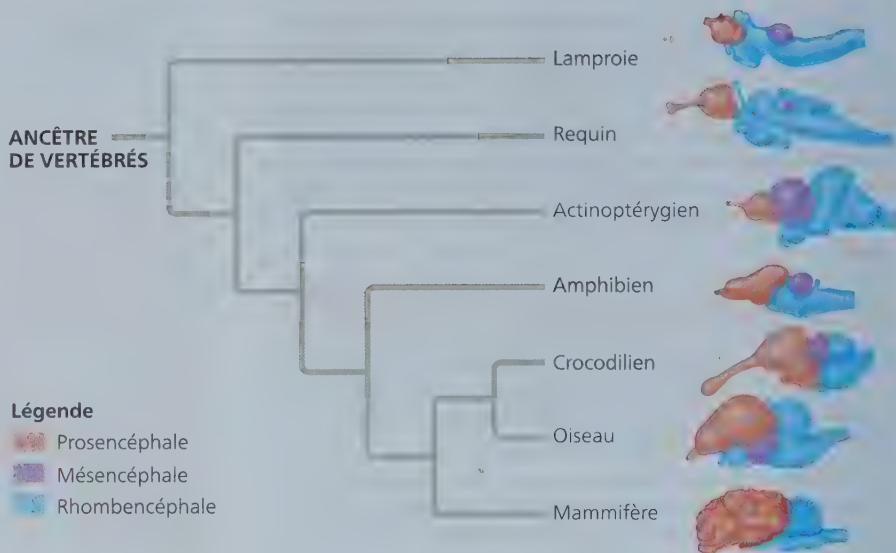
La comparaison des oiseaux et des mammifères avec des groupes qui ont divergé de l'ancêtre commun des vertébrés permet de faire ressortir deux tendances. Premièrement, le prosencéphale des oiseaux et des mammifères occupe une plus grande portion de l'encéphale que chez les amphibiens, les poissons et d'autres vertébrés. Deuxièmement, par rapport à la taille du corps, l'encéphale des oiseaux et des mammifères est beaucoup plus volumineux que celui des autres groupes. En effet, le rapport de la taille de l'encéphale à la masse corporelle est 10 fois plus grand chez les oiseaux et les mammifères que chez leurs ancêtres. Ces différences concernant la taille globale de l'encéphale et la taille relative du prosencéphale reflètent la capacité supérieure des oiseaux et des mammifères quant à la cognition et au raisonnement avancé, des caractères sur lesquels nous reviendrons plus loin dans le chapitre.

Chez les humains, les 100 milliards de neurones de l'encéphale permettent 100 billions de connexions. Comment un si grand nombre de cellules et de connexions peut-il être organisé en circuits et en réseaux capables de traiter, de stocker et de retrouver de l'information de manière aussi poussée et aussi fine ? Pour répondre à cette question, commençons par examiner la **figure 49.11**, qui décrit l'architecture générale de l'encéphale humain. Elle explique comment ses structures apparaissent au cours du développement embryonnaire, précise leur taille, leur forme et leur emplacement chez l'adulte, et résume leurs principales fonctions.

Pour mieux comprendre la correspondance entre l'organisation de l'encéphale et sa fonction, nous étudierons d'abord les cycles d'activité de l'encéphale et la physiologie des émotions. Ensuite, au concept 49.3, nous examinerons de plus près les régions spécialisées de l'encéphale.

► **Figure 49.10** La structure et l'évolution de l'encéphale des vertébrés.

On a représenté selon la même échelle de grandeur ces exemples d'encéphales de vertébrés afin de faire ressortir les différences de taille relatives des principales structures. Les différences apparues au cours de l'évolution des vertébrés sont en corrélation avec l'importance des différentes fonctions de l'encéphale chez différents groupes de vertébrés.



## L'éveil et le sommeil

S'il vous est déjà arrivé de vous endormir en écoutant une conférence (ou en lisant un livre), alors vous savez que l'attention et la vigilance peuvent changer rapidement. Le tronc cérébral et le cerveau contrôlent le sommeil et l'éveil. L'éveil est un état de conscience du monde extérieur. Le sommeil est un état durant lequel une personne continue de recevoir des stimulus, mais sans en être consciente.

Contrairement aux apparences, le sommeil est un état actif, du moins pour l'encéphale. Lorsqu'on applique des électrodes à divers endroits sur le cuir chevelu, on peut enregistrer l'activité électrique de l'encéphale sous la forme d'ondes cérébrales. Le tracé obtenu, appelé électroencéphalogramme (EEG), montre que la fréquence des ondes cérébrales varie au fil du sommeil, à mesure que l'encéphale franchit différentes étapes.

Le sommeil est essentiel à la survie, mais on sait encore très peu de choses sur sa fonction. Une des hypothèses veut que le sommeil et les rêves contribuent à la consolidation de l'apprentissage et de la mémoire. À l'appui de cette hypothèse, des données ont montré que des personnes qu'on garde éveillées durant 36 heures ont de la difficulté à se rappeler à quel moment certains événements sont survenus, même si elles se stimulent avec de la caféine. D'autres expériences indiquent que certaines régions du cerveau qui sont activées par une tâche d'apprentissage peuvent se réactiver durant le sommeil.

La *formation réticulaire*, un réseau diffus qui se compose principalement de neurones du pont et du bulbe rachidien, contribue à la régulation du sommeil et de l'éveil (**figure 49.12**). Ces neurones déterminent le moment des périodes de sommeil paradoxal caractérisées par des mouvements oculaires rapides (MOR) et par des rêves intenses. Le sommeil est également régi par l'horloge biologique, notre prochain sujet, et par des régions du prosencéphale qui en régulent l'intensité et la durée.

Au cours de l'évolution, certains animaux ont acquis des adaptations qui leur permettent une activité considérable durant le sommeil. Par exemple, les dauphins à gros nez (genre *Tursiops*) dorment en nageant, remontant à la surface périodiquement pour respirer de l'air. Comment cela est-il possible ?

Comme chez les humains et les autres mammifères, le prosencéphale des dauphins est physiquement et fonctionnellement divisé en deux moitiés, les hémisphères droit et gauche. Après avoir observé que les dauphins dormaient avec un œil ouvert et l'autre fermé, les chercheurs ont émis l'hypothèse suivante : dormir avec un seul œil fermé signifie qu'un seul hémisphère de l'encéphale dort. Les EEG de chaque hémisphère de dauphins endormis ont confirmé cette hypothèse (**figure 49.13**).

## La régulation de l'horloge biologique

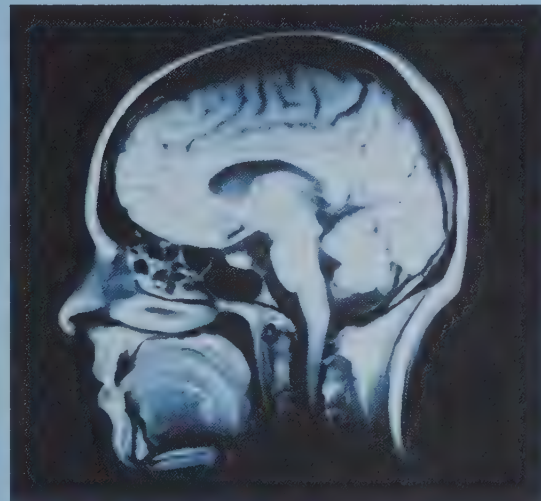
Les cycles veille-sommeil ne sont qu'un exemple de rythme circadien, qui est le cycle quotidien de l'activité biologique. Ces cycles s'observent chez toutes sortes d'organismes, des bactéries aux humains, en passant par les végétaux. Comme chez d'autres organismes, les rythmes circadiens des mammifères dépendent d'une **horloge biologique**, un mécanisme moléculaire qui dirige l'expression génétique et l'activité cellulaire périodiques. L'horloge biologique est habituellement synchronisée avec les cycles jour-nuit de l'environnement, mais elle peut suivre un cycle d'à peu près 24 heures même en l'absence de signaux environnementaux (voir la figure 40.9). Par exemple, chez des humains maintenus dans un environnement exempt de fluctuations, le cycle veille-sommeil dure 24,2 heures et varie très peu d'un individu à l'autre.

Qu'est-ce qui lie normalement l'horloge biologique d'un animal aux cycles jour-nuit de l'environnement ? Chez les mammifères, les rythmes circadiens sont coordonnés par des amas de neurones situés dans l'hypothalamus (voir la figure 49.11). Ces neurones forment une structure appelée **noyau supra-chiasmatique** (NSC). (Certains amas de neurones du SNC sont appelés « noyaux ».) En recevant l'information visuelle qui renseigne sur l'intensité de la lumière, ce noyau supra-chiasmatique permet à l'horloge mammalienne de rester synchrone avec le cycle naturel du jour et de la nuit. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous allez interpréter les données d'une expérience et proposer des expériences portant sur le rôle du NSC dans les rythmes circadiens du hamster doré.

L'encéphale est l'organe le plus complexe du corps humain. Protégé par les os épais du crâne, il comprend diverses structures distinctes, dont certaines sont visibles sur l'imagerie par résonance magnétique (IRM) de la tête d'un adulte, comme celle montrée ici, à droite. Les figures ci-dessous schématisent le développement des structures dans l'embryon. Leurs principales fonctions sont décrites dans le corps du texte.

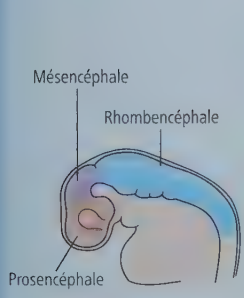
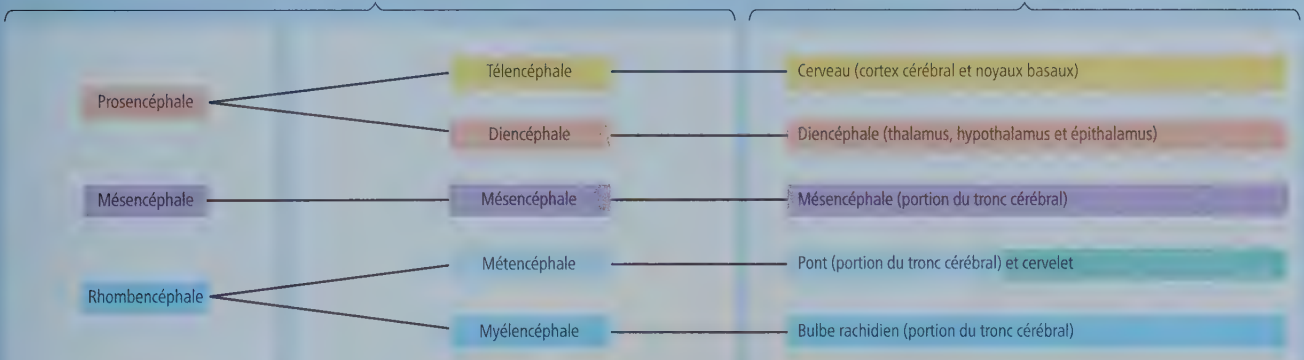
### Le développement de l'encéphale humain

Durant le développement de l'embryon humain, le tube neural forme trois renflements (le prosencéphale, le mésencéphale et le rhombencéphale) qui deviendront l'encéphale adulte. Le mésencéphale ainsi que des régions du rhombencéphale donnent naissance au **tronc cérébral**, une tige reliée à la moelle épinière à la base de l'encéphale. Le reste du rhombencéphale donne naissance au **cervelet**, situé directement derrière le tronc cérébral. Entre-temps, le prosencéphale devient le diencéphale, comprenant les tissus neuroendocriniens de l'encéphale, et le télencéphale, dont est issu le **cerveau**. Aux deuxième et troisième mois, la croissance rapide et importante du télencéphale amène la partie extérieure du cerveau, appelée cortex cérébral, à recouvrir une grande partie du reste de l'encéphale.

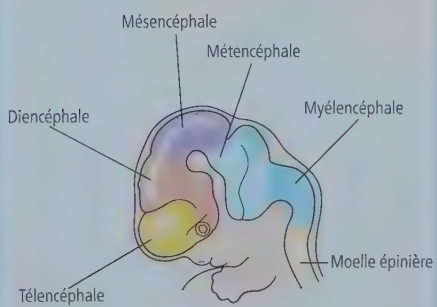


Régions de l'encéphale embryonnaire

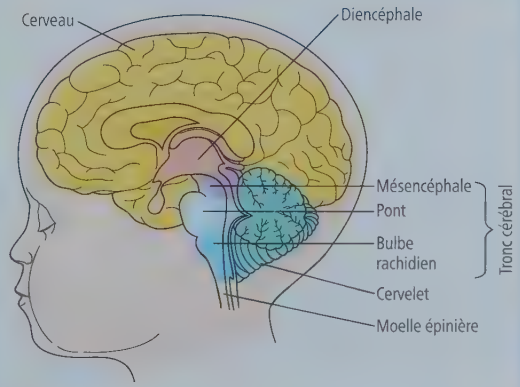
Structures de l'encéphale chez l'enfant et l'adulte



Embryon d'un mois



Embryon de cinq semaines

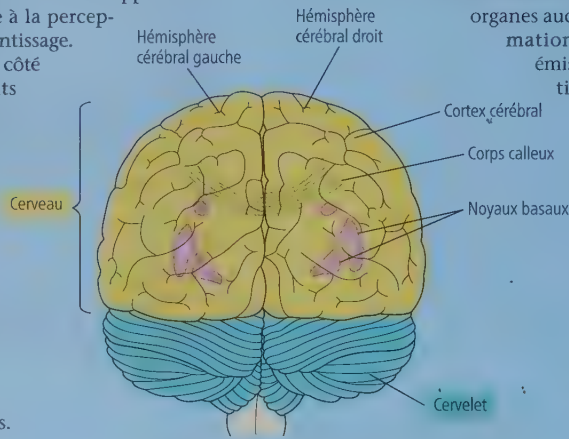


Enfant

Suite ►

**Le cerveau**

Le cerveau contrôle la contraction des muscles squelettiques et constitue le centre de l'apprentissage, des émotions, de la mémoire et de la perception. Il est divisé en deux *hémisphères cérébraux* : l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche. La couche extérieure du cerveau est appelée **cortex cérébral**, une structure essentielle à la perception, aux mouvements volontaires et à l'apprentissage. L'hémisphère gauche reçoit l'information du côté droit du corps et commande les mouvements de ce même côté. C'est l'inverse pour l'hémisphère droit. Une épaisse bande d'axones constitue le **corps calleux**, qui établit la communication entre les hémisphères droit et gauche. Des amas de neurones appelés **noyaux basaux** sont situés profondément dans la substance blanche. Les **noyaux basaux** sont d'importants centres de planification et d'apprentissage de l'enchaînement des mouvements. Les lésions causées à cette région peuvent entraîner la paralysie cérébrale, une affection due à une altération de la transmission des commandes motrices aux muscles.



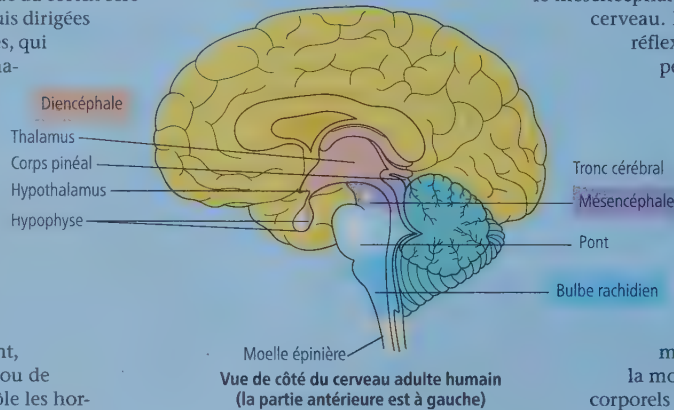
Vue de l'arrière du cerveau adulte humain

**Le cervelet**

Le cervelet coordonne le mouvement et l'équilibre, et aide à l'apprentissage ainsi qu'à la mémorisation des habiletés motrices. Il reçoit de l'information sensitive sur la position des articulations et le degré d'étirement des muscles, ainsi que des données provenant des organes auditifs et visuels. Il reçoit aussi de l'information relative aux commandes motrices émises par le cerveau. Il intègre ces informations sensibles et motrices afin de les coordonner et de corriger certaines erreurs susceptibles de se produire pendant les activités motrices et perceptuelles. La coordination motrice entre la main et l'œil en est un exemple. En cas de lésion du cervelet, les yeux peuvent suivre un objet que la main déplace, mais ne s'arrêtent pas au même endroit que l'objet quand la main interrompt le mouvement. En outre, le mouvement de la main s'approchant de l'objet sera erratique.

**Le diencephale**

Le diencephale donne naissance au thalamus, à l'hypothalamus et à l'épithalamus. Le thalamus et l'hypothalamus sont deux importants centres d'intégration. Le **thalamus** est le principal centre de relais pour l'information sensitive qui va au cerveau. Les données provenant de tous les organes sensoriels ainsi que du cortex cérébral sont triées dans le thalamus, puis dirigées vers les centres supérieurs appropriés, qui poursuivront leur traitement. Le thalamus est constitué de deux masses, chacune de taille et de forme équivalant approximativement à celles d'une noix. Structure beaucoup plus petite, l'**hypothalamus** est un centre de contrôle qui contient le thermostat du corps ainsi que son horloge biologique. En contrôlant l'hypophyse, il régle la faim et la soif, il joue un rôle dans les comportements sexuels et l'accouplement, et il déclenche la réaction de lutte ou de fuite. Aussi, l'hypothalamus contrôle des hormones de la neurohypophyse et celles de libération ou d'inhibition qui agissent sur l'adénohypophyse. L'**épithalamus** comprend le corps pinéal, qui produit la mélatonine, et le plexus choroïde, l'un des divers regroupements de capillaires qui produisent le liquide cébrospinal à partir du sang.



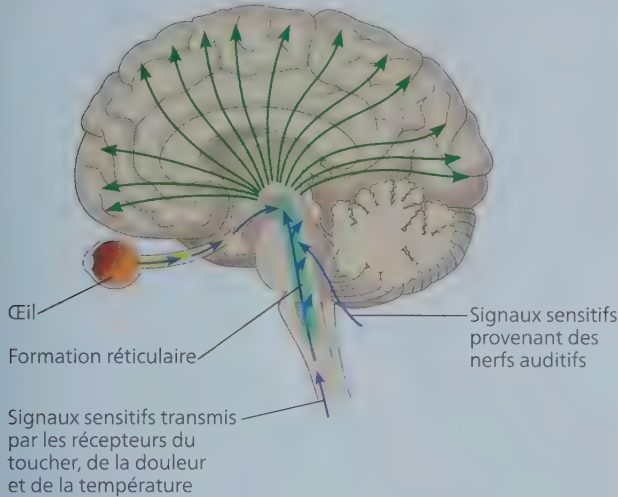
**Le tronc cérébral**

Le tronc cérébral comprend le mésencéphale, le **pont** et le **bulbe rachidien**. Le mésencéphale reçoit et intègre plusieurs types d'information sensorielle et envoie celle-ci à des régions spécifiques du prosencéphale.

Tous les axones sensoriels associés à l'audition se terminent dans le mésencéphale ou le traversent pour se rendre au cerveau. En outre, ce dernier coordonne les réflexes visuels, comme celui de la vision périphérique : la perception d'un objet du coin de l'œil déclenche l'action de tourner la tête automatiquement vers cet objet sans que l'encéphale doive en produire une image. Une des principales fonctions du pont et du bulbe rachidien consiste à transférer l'information entre le SNP et le mésencéphale et le prosencéphale. La plupart des axones qui transmettent les commandes motrices du cortex cérébral à la moelle épinière pour des mouvements corporels d'envergure changent de côté dans le bulbe rachidien. On parle alors de *décussation*. Ainsi,



l'hémisphère droit régit une grande partie des mouvements effectués par le côté gauche, et l'hémisphère gauche, une partie importante des mouvements faits par le côté droit. Le bulbe rachidien contient des centres qui régulent diverses fonctions viscérales (automatiques et homéostatiques), notamment la respiration, l'activité cardiovasculaire, la déglutition, le vomissement et la digestion. Le pont participe aussi à certaines de ces activités ; il régle, par exemple, les centres respiratoires dans le bulbe rachidien.





▼ **Figure 49.12 La formation réticulaire.** On croyait autrefois que la formation réticulaire se composait d'un seul réseau diffus de neurones, mais on sait aujourd'hui qu'elle se compose de plusieurs amas distincts de neurones. Ces amas ont notamment pour fonction de filtrer les signaux sensitifs (flèches bleues), bloquant l'information de routine transmise continuellement au système nerveux, avant de diriger les signaux filtrés vers le cortex cérébral (flèches vertes).



▼ **Figure 49.13 Les dauphins peuvent être à la fois endormis et éveillés.** Les EEG ont été enregistrés séparément pour les deux hémisphères des dauphins. Pour chaque moment enregistré, le tracé montre une activité de faible fréquence dans un hémisphère et une activité de haute fréquence, associée à l'éveil, dans l'autre hémisphère.

#### Légende

-  Ondes de faible fréquence, caractéristiques du sommeil
-  Ondes de forte fréquence, caractéristiques de l'éveil

Emplacement	Temps: 0 heure	Temps: 1 heure
Hémisphère gauche		
Hémisphère droit		

## Les émotions

Alors qu'une seule structure de l'encéphale régule l'horloge biologique, la génération et l'expérience des émotions dépendent de plusieurs structures de l'encéphale, dont le corps amygdaloïde, l'hippocampe et certaines parties du thalamus. Comme le montre la **figure 49.14**, ces structures bordent le tronc cérébral mammalien et forment donc ensemble le *système limbique* (du latin *limbus*, «bordure»).

Un des rôles du système limbique au regard des émotions consiste à conserver nos expériences émotionnelles sous forme de souvenirs que des circonstances semblables peuvent rappeler. C'est pourquoi, par exemple, lorsque vous vivez une situation qui vous rappelle un événement effrayant, il se peut que votre

fréquence cardiaque augmente et que vous vous mettiez à transpirer ou à éprouver de la peur, même s'il ne se passe rien d'effrayant ou de menaçant en réalité. La conservation de la mémoire émotionnelle et le rappel des souvenirs font partie des fonctions du **corps amygdaloïde**, une masse de noyaux (amas de neurones) en forme d'amande située près de la base du cerveau.

Souvent, différentes régions de l'encéphale participent à la naissance d'une émotion. Par exemple, dans les pleurs et le rire, le système limbique interagit avec les aires sensibles du prosencéphale. De même, des structures du prosencéphale associent des contenus émotionnels aux comportements primaires qui doivent assurer la survie (tels que l'alimentation, l'agressivité et la sexualité) et qui font intervenir les structures du tronc cérébral.

Pour étudier la fonction du corps amygdaloïde humain, les scientifiques présentent à des sujets adultes une image qu'ils font suivre d'un stimulus désagréable, par exemple une faible décharge électrique. Après plusieurs essais, les participants à l'étude présentent un *éveil autonome*, c'est-à-dire une activation du système autonome (qu'on mesure par une augmentation de la fréquence cardiaque ou de la sudation), s'ils revoient l'image. Les sujets ayant une lésion cérébrale qui touche uniquement le corps amygdaloïde peuvent se rappeler l'image parce que leur mémoire explicite est intacte, mais ils ne présentent aucun éveil autonome, ce qui indique que la lésion au corps amygdaloïde cause une altération de la mémoire émotionnelle.

## L'imagerie cérébrale fonctionnelle

Au cours des dernières années, le corps amygdaloïde et d'autres structures de l'encéphale ont été étudiés à l'aide de méthodes d'imagerie fonctionnelle. En étudiant l'encéphale pendant qu'un sujet exécute une tâche donnée (comme se représenter mentalement le visage d'une personne), les chercheurs peuvent établir des correspondances entre certaines tâches et des régions particulières de l'encéphale.

Il existe plusieurs techniques d'imagerie cérébrale. La première technique couramment utilisée a été la tomographie par émission de positons (TEP), dans laquelle l'injection de glucose radioactif dans le sang d'un sujet permet d'enregistrer l'activité métabolique. L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) est la méthode la plus utilisée à l'heure actuelle. Dans cette méthode, le sujet est allongé, la tête placée au centre d'un gros aimant en forme de beignet. Quand on analyse l'encéphale par balayage à l'aide d'ondes électromagnétiques (tomodensitométrie), la variation de la concentration sanguine d'oxygène (O<sub>2</sub>) dans les parties actives de l'encéphale produit des signaux qu'on peut enregistrer.

Dans une expérience utilisant l'IRMf (**figure 49.15**), des chercheurs ont mis en évidence des différences dans l'activité cérébrale associée à la musique que les sujets décrivent comme joyeuse ou triste. Les résultats étaient frappants: ces deux émotions contraires sollicitaient deux régions différentes de l'encéphale. Les sujets qui écoutaient de la musique triste présentaient une activité accrue dans le corps amygdaloïde. À l'inverse, l'écoute de musique joyeuse activait le *noyau accumbens*, une structure cérébrale qui joue un rôle important dans la perception du plaisir.

Comme nous l'avons vu au début du chapitre, les méthodes d'imagerie fonctionnelle ont transformé notre compréhension

Concevoir une expérience utilisant des hamsters mutants

LE NSC CONTRÔLE-T-IL LE RYTHME CIRCADIEN CHEZ LES HAMSTERS ?

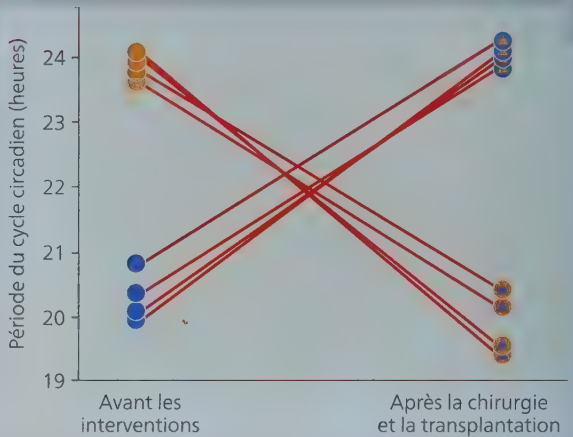
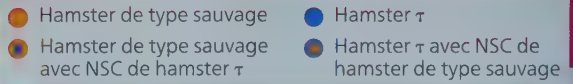
En observant le comportement d'animaux de laboratoire à qui on avait retiré chirurgicalement le noyau suprachiasmatique (NSC), des scientifiques ont montré que cette structure est essentielle aux rythmes circadiens. Leurs expériences n'ont toutefois pas permis de déterminer si les rythmes provenaient du NSC ou d'ailleurs. Pour répondre à cette question, des scientifiques ont transplanté du tissu cérébral entre hamsters dorés (*Mesocricetus auratus*) normaux et mutants. Alors que les hamsters de type sauvage (normaux) ont un cycle circadien qui dure 24 heures en l'absence de signaux externes, les hamsters homozygotes pour la mutation  $\tau$  (tau) ont un cycle dont la durée est de 20 heures environ. Dans le présent exercice, vous allez évaluer le plan de cette expérience et en proposer d'autres qui permettraient d'en découvrir davantage.

**MÉTHODE** Les chercheurs ont procédé à l'ablation chirurgicale du NSC de hamsters de type sauvage et de hamsters  $\tau$ . Quelques semaines plus tard, chacun de ces hamsters a reçu un greffon de NSC provenant d'un hamster possédant le génotype opposé. Les scientifiques ont ensuite mesuré la période du cycle circadien des receveurs de greffons pendant trois semaines afin de déterminer la périodicité de l'activité rythmique des hamsters avant et après la chirurgie. Ils ont représenté les résultats de chaque journée dans un diagramme comme celui de la figure 40.9a, puis ils ont calculé la période du cycle circadien.

**RÉSULTATS** Chez 80 % des hamsters privés chirurgicalement de NSC, la transplantation de tissu du NSC provenant d'un autre hamster a rétabli le rythme circadien. Le diagramme de droite représente l'effet net des deux interventions sur le rythme circadien (destruction du NSC et son remplacement) chez les hamsters ayant reçu une transplantation du NSC qui a rétabli le rythme circadien. Chaque droite rouge relie les deux résultats relatifs à chaque hamster.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES

1. Dans une expérience contrôlée, des chercheurs manipulent une seule variable à la fois. Dans cette étude, quelle était la variable manipulée ? Pourquoi les chercheurs ont-ils utilisé plus d'un hamster lors de chaque intervention ? Quels caractères individuels les chercheurs ont-ils vraisemblablement gardés constants d'un groupe de traitement à l'autre ?



Source des données: M. R. Ralph, R. G. Foster, F. C. Davis et M. Menaker, Transplanted suprachiasmatic nucleus determines circadian period, *Science* 247: 975-978 (1990).

2. Pour les hamsters de type sauvage qui ont reçu les transplantations de type  $\tau$ , quel aurait été un contrôle expérimental approprié ?
3. Quelles tendances générales le diagramme ci-dessus révèle-t-il au sujet de la période du cycle circadien des animaux receveurs de greffes ? Ces tendances sont-elles différentes dans le cas des receveurs de type sauvage et de type  $\tau$  ? À partir de ces données, que pourriez-vous conclure au sujet du rôle du NSC dans la détermination de la période du rythme circadien ?
4. Chez 20 % des hamsters, l'activité rythmique ne se rétablissait pas après la transplantation. Nommez quelques raisons qui expliqueraient cette observation. Si votre conclusion au sujet du rôle du NSC est basée sur les données issues de 80 % des hamsters, cette conclusion est-elle fiable, à votre avis ?
5. Supposez que les chercheurs ont constaté qu'un des hamsters mutants n'a pas d'activité rythmique (autrement dit, que son cycle d'activité circadien ne présente pas de régularité). Proposez des expériences de transplantation de NSC qui utiliseraient des mutants de ce type avec (a) des hamsters de type sauvage et (b) des hamsters  $\tau$ . Prédisez les résultats de ces expériences à la lumière de la conclusion que vous avez indiquée à la question 3.

de l'encéphale humain, sans compter qu'elles ont trouvé des applications importantes en médecine. Dans les hôpitaux, l'IRMf contribue à la surveillance des victimes d'accident vasculaire cérébral (AVC), à la localisation des anomalies associées aux migraines et à l'amélioration des chirurgies de l'encéphale.

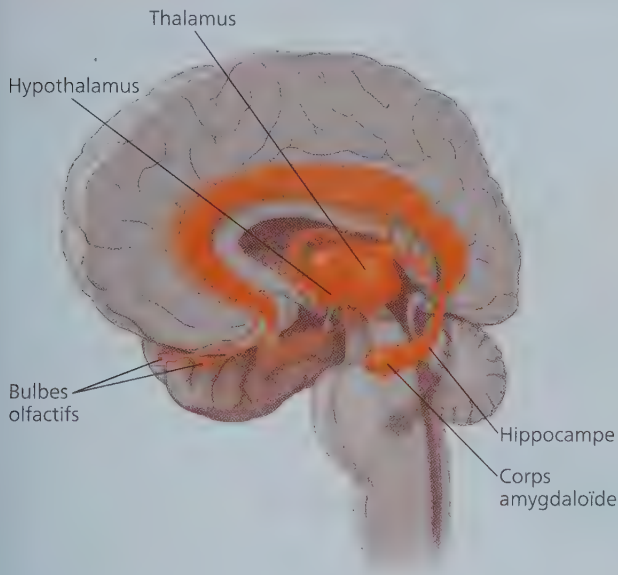
RETOUR SUR LE CONCEPT 49.2

1. Lorsque vous saluez de la main, quelle partie de votre encéphale amorce l'action ?

2. Les personnes en état d'ébriété ont du mal à toucher leur nez quand elles ont les yeux fermés. Que pouvez-vous en déduire au sujet d'une des régions de l'encéphale touchées par l'alcool ?
3. **ET SI ?** ► Imaginez que vous examinez deux groupes de personnes présentant des lésions au SNC. Dans un des groupes, la lésion a provoqué un coma (état prolongé d'inconscience); dans l'autre, elle a causé une paralysie générale (perte de la fonction musculaire squelettique dans tout le corps). Par rapport à la position du mésencéphale et du pont, dites où se trouve la lésion dans chaque groupe de patients. Expliquez votre réponse.

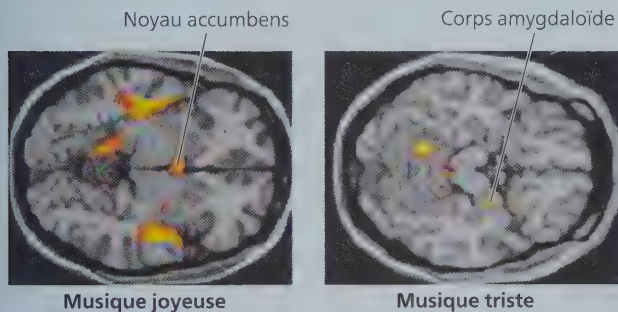
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 49.14** Le système limbique de l'encéphale humain (montré ici sans l'hémisphère gauche).



▼ **Figure 49.15** L'imagerie fonctionnelle de l'encéphale actif.

Ici, une IRMf permet de visualiser les régions de l'encéphale dont l'activité est associée à la musique que les sujets décrivent comme joyeuse ou triste. (Chaque image montre l'activité dans un seul plan du cerveau, vu de dessus.)



**HABILETÉS VISUELLES** ► Les deux images montrent l'activité cérébrale dans des plans horizontaux différents. Comment le savez-vous ? Que pouvez-vous conclure au sujet de l'emplacement du noyau accumbens et du corps amygdaloïde ?

CONCEPT **49.3**

## Le cortex cérébral contrôle les mouvements volontaires et les fonctions cognitives

Nous allons maintenant nous pencher sur le cerveau, une partie de l'encéphale essentielle au langage, à la cognition, à la mémoire et à la conscience de l'environnement. Comme le montre la figure 49.11, le cerveau est la structure la plus volumineuse de l'encéphale humain. Comme l'encéphale dans son ensemble, le cerveau comporte des régions spécialisées. Les fonctions cognitives résident en majeure partie dans le cortex, la couche

extérieure du cerveau. À l'intérieur du cortex, les *aires sensibles* reçoivent et traitent l'information sensorielle, les *aires associatives* intègrent l'information et les *aires motrices* transmettent l'information aux autres parties du corps.

Lorsque les neurobiologistes veulent localiser les fonctions particulières du cortex, ils se réfèrent souvent à quatre régions, ou lobes, comme repères physiques. Chaque lobe (frontal, temporal, occipital et pariétal) est nommé d'après l'os crânien adjacent et intervient dans des activités cérébrales spécifiques (**figure 49.16**).

### Le traitement de l'information

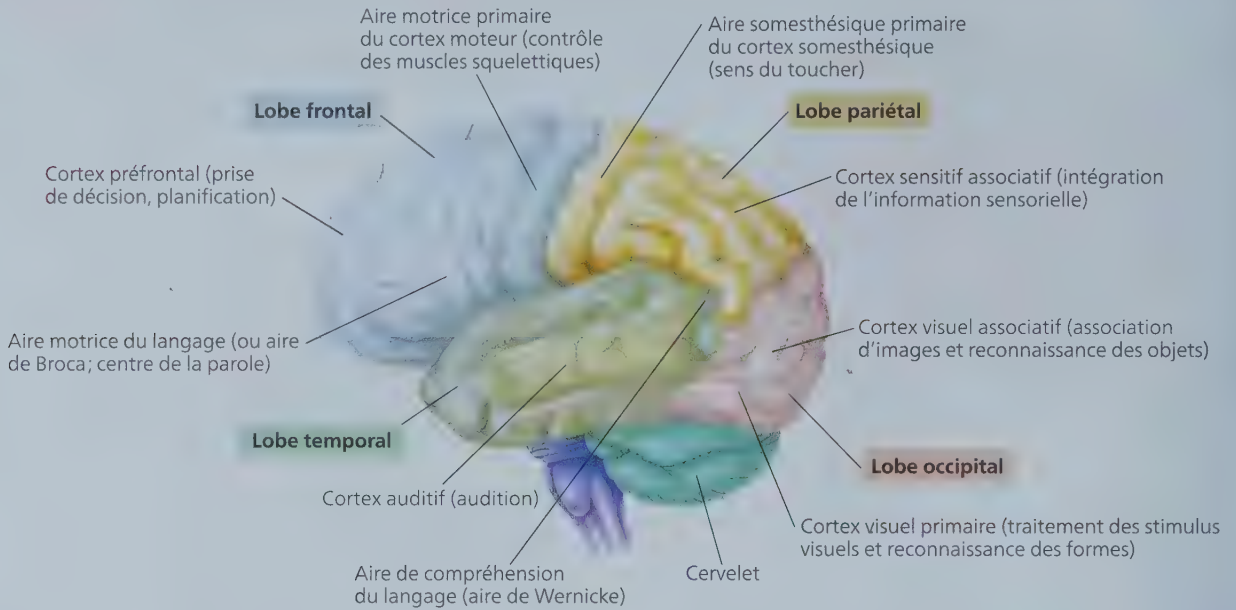
D'un point de vue général, le cortex cérébral humain reçoit de l'information sensorielle de deux sources : une partie de l'information sensorielle vient de récepteurs individuels situés dans les mains, le cuir chevelu et ailleurs dans le corps. Ces récepteurs somatiques sensoriels, ou *récepteurs somesthésiques* (du grec *soma*, « corps »), acheminent de l'information relative au toucher, à la douleur, à la pression, à la température ainsi qu'à la position des muscles et des membres. Une autre partie de l'information sensorielle provient de récepteurs regroupés dans des organes sensoriels spécialisés, par exemple les yeux et le nez.

La majeure partie de l'information sensorielle est relayée par le thalamus vers les aires sensibles primaires des lobes du cortex cérébral. L'information reçue par les aires sensibles primaires est transmise aux aires associatives adjacentes, qui peuvent traiter des éléments particuliers des stimulus sensoriels reçus. Par exemple, dans le lobe occipital du cortex visuel primaire, certains groupes de neurones des aires visuelles primaires sont particulièrement sensibles aux rayons lumineux qui présentent une certaine orientation. Dans l'aire associative visuelle, l'information relative à ces caractéristiques est intégrée dans une région affectée à la reconnaissance d'images complexes, comme les visages.

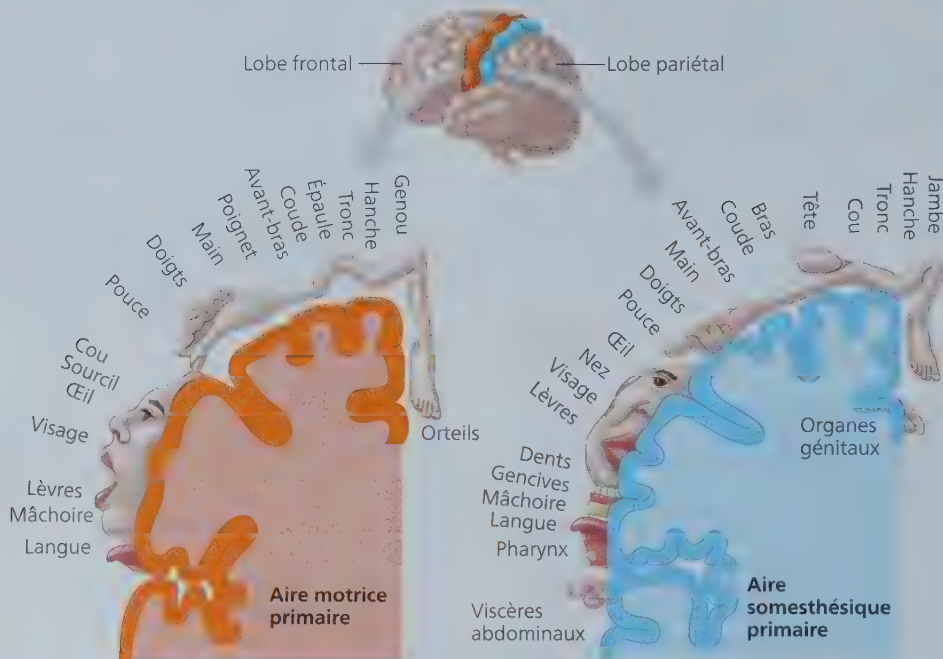
Une fois traitée, l'information sensorielle se rend au cortex préfrontal, lequel aide à planifier les actions et les mouvements. Le cortex cérébral peut alors émettre des commandes motrices qui produisent des comportements précis : bouger un membre ou dire bonjour, par exemple. Ces commandes sont des potentiels d'action produits par les neurones dans l'aire motrice primaire du cortex moteur, qui se situe à l'arrière du lobe frontal (voir la figure 49.16). Les potentiels d'action se propagent le long des axones jusqu'au tronc cérébral et à la moelle épinière, où ils excitent des neurones moteurs, qui à leur tour stimulent les cellules des muscles squelettiques.

Dans le cortex somesthésique et le cortex moteur, les neurones sont ordonnés en fonction de la partie du corps qui leur transmet les stimulus sensoriels ou reçoit d'eux les commandes motrices (**figure 49.17**). Ainsi, les neurones qui traitent l'information sensorielle provenant des jambes et des pieds sont situés dans la région du cortex somesthésique la plus près de la ligne médiane. Ceux qui commandent les muscles des jambes et des pieds se trouvent, quant à eux, dans la région correspondante de l'aire motrice. Dans la figure 49.17, notez que la portion du cortex consacrée à chaque partie du corps n'est pas en rapport avec la taille réelle de cette partie. Dans le cas du cortex moteur, elle illustre plutôt le degré de participation neuronale nécessaire ou, dans le cas du cortex somesthésique, le nombre de neurones sensitifs amenant des axones à la partie du corps concernée. Par conséquent, la portion du cortex moteur correspondant au

▼ **Figure 49.16 Le cortex cérébral humain.** Chacun des quatre lobes du cortex cérébral est spécialisé dans certaines fonctions, dont quelques-unes sont indiquées ici. Certaines régions de l'hémisphère gauche du cerveau (montré ici) ont des fonctions différentes de celles de l'hémisphère droit (non montré).



▼ **Figure 49.17 Représentation des parties du corps correspondant aux aires motrices et somesthésiques primaires du cortex cérébral.** La portion de cortex cérébral qui est consacrée à chacune des parties du corps est associée à la représentation graphique de cette même partie.



**HABILITÉS VISUELLES** ► Pourquoi la main est-elle plus grosse que l'avant-bras dans les deux parties de cette figure ?

visage est beaucoup plus grande que la portion associée au tronc, ce qui témoigne de l'importante sollicitation des muscles faciaux dans la communication.

La présente description se rapporte avant tout aux humains, mais on notera que les régions qui traitent l'information sensorielle varient d'un vertébré à l'autre. Ainsi, chez les actinoptérygiens, le mésencéphale, relativement volumineux (voir la figure 49.10), est le principal siège du traitement des stimulus visuels et des réponses qu'ils déclenchent. Les différences dans les régions qui traitent l'information sensorielle reflètent une tendance évidente dans l'évolution : lorsqu'on parcourt l'arbre phylogénétique, depuis les requins jusqu'aux actinoptérygiens, puis aux amphibiens, aux reptiles et, enfin, aux mammifères, on constate que le prosencéphale participe de plus en plus au traitement de l'information sensorielle.

## Le langage et la parole

Le début de la cartographie des fonctions cognitives supérieures, associées à des aires spécifiques du cerveau, date des années 1800, lorsque des médecins ont commencé à étudier les effets de lésions causées par des blessures, des AVC ou des tumeurs dans certaines régions du cortex cérébral. Le médecin français Pierre Broca (1824-1880) a procédé à des autopsies pour examiner le cerveau de patients capables de comprendre le langage mais incapables de s'exprimer. Il a découvert que bon nombre d'entre eux présentaient des lésions dans une petite région du lobe frontal gauche, aujourd'hui appelée *aire de Broca*, ou *aire motrice du langage*, qui commande les muscles du visage. Le médecin allemand d'origine polonaise Karl Wernicke (1848-1905) a montré que les lésions touchant la partie postérieure du lobe temporal, aujourd'hui appelée *aire de Wernicke*, ou *aire de compréhension du langage*, pouvaient faire disparaître la capacité de comprendre le langage mais pas celle de parler. Depuis, la TEP a confirmé que l'aire motrice du langage est active quand on parle et que l'aire de compréhension du langage est active quand on écoute parler (figure 49.18).

## La latéralisation des fonctions corticales

Les aires de Broca et de Wernicke sont situées dans l'hémisphère cortical gauche. Cela signifie que le côté gauche du cerveau joue un rôle plus important que le côté droit dans le langage. L'hémisphère gauche est le siège de capacités particulières pour les mathématiques et les opérations logiques, alors que l'hémisphère droit semble se spécialiser dans le traitement des images et de la communication non verbale. La reconnaissance des visages et des formes, les relations spatiales, le contenu émotionnel du langage et des expressions corporelles, la perception des formes et de l'espace, la production du contenu émotionnel du langage et le traitement simultané de divers types d'information sont donc des fonctions dans lesquelles l'hémisphère droit intervient de façon prépondérante. L'établissement de ces différences dans la fonction des hémisphères porte le nom de **latéralisation**.

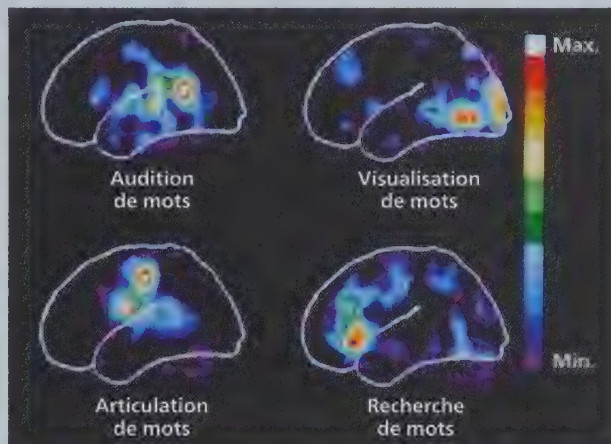
Les deux hémisphères échangent normalement de l'information par l'intermédiaire des fibres du corps calleux (voir la figure 49.11). L'observation des patients épileptiques dont on a sectionné le corps calleux en vue de faire échec à leurs crises révèle l'importance de ces échanges (il s'agit d'une intervention

de dernier recours pour les formes les plus graves d'épilepsie, une affection se manifestant par des convulsions). Les personnes ayant subi cette intervention ont un «cerveau dédoublé». Lorsqu'elles voient un mot familier dans leur champ de vision gauche, elles ne peuvent le lire parce que l'information sensorielle qui se propage du champ de vision gauche à l'hémisphère droit ne peut atteindre les centres du langage dans l'hémisphère gauche. Chez elles, chaque hémisphère fonctionne indépendamment de l'autre.

## La fonction du lobe frontal

En 1848, un accident de travail horrible a permis de mieux comprendre le rôle du cortex préfrontal dans le tempérament et la prise de décision. Phineas Gage supervisait la construction d'une voie ferrée, au Vermont, lorsque, à la suite d'une explosion de dynamite, une tige de métal de 3 cm de diamètre lui a transpercé le crâne. La tige, entrée juste sous l'œil gauche, ressortit par le dessus de la boîte crânienne après avoir endommagé une grande partie de son lobe frontal (figure 49.19). Contre toute attente, Gage s'est rétabli ; il a même survécu

▼ **Figure 49.18** Cartographie des aires associées au langage dans le cortex cérébral. Ces images obtenues grâce à la tomographie par émission de positons (TEP) montrent la quantité d'activité du côté gauche du cerveau d'une personne au cours de quatre activités, toutes associées au langage. On remarque que l'activité est plus intense dans l'aire de compréhension du langage quand on entend des mots, dans l'aire motrice du langage quand on parle, dans le cortex visuel quand on lit des mots et dans le cortex préfrontal quand on cherche des mots (sans les lire).



► **Figure 49.19** Le traumatisme crânien de Phineas Gage.



durant 12 ans, mais sa personnalité s'était radicalement transformée. Il est devenu émotionnellement détaché, impatient et inconstant dans son comportement.

D'autres données appuient l'hypothèse du lien entre les lésions du lobe frontal de Gage et les changements survenus dans sa personnalité. Tout d'abord, on sait que les patients chez qui on diagnostique des tumeurs dans le lobe frontal souffrent parfois des mêmes symptômes. Leurs capacités intellectuelles et leur mémoire semblent intactes, mais la prise de décision est perturbée et les réactions émotionnelles sont diminuées. Deuxièmement, on constate les mêmes symptômes lorsqu'on supprime le lien entre le cortex préfrontal et le système limbique. (Cette intervention chirurgicale, appelée lobotomie frontale, était autrefois un traitement couramment utilisé pour soigner les personnes présentant des troubles de comportement graves, mais elle a été ensuite délaissée par la pratique médicale.) Ces observations montrent que les lobes frontaux jouent un rôle considérable dans les fonctions souvent dites « exécutives ».

## L'évolution de la cognition chez les vertébrés

**ÉVOLUTION** Chez presque tous les vertébrés, l'encéphale renferme les mêmes structures de base (voir la figure 49.10). Étant donné cette organisation uniforme, comment la cognition supérieure, c'est-à-dire la perception et le raisonnement qui constituent la connaissance, a-t-elle pu évoluer chez certaines espèces ? On a longtemps cru que la *cognition* supérieure requerrait un cortex cérébral comportant beaucoup de circonvolutions (ou *gyrus*), comme celui des humains, des autres primates et des cétacés (baleines, dauphins et marsouins). Chez les humains, en effet, le cortex cérébral représente 80 % de la masse de l'encéphale.

Comme le cortex cérébral des oiseaux ne possède pas de nombreuses circonvolutions, on croyait que leurs capacités cognitives étaient beaucoup plus limitées que celles des primates et des cétacés. Toutefois, des expériences récentes ont réfuté cette idée. Par exemple, les geais buissonniers (*Aphelocoma californica*) sont capables de se rappeler quels aliments ils ont cachés en premier. Quant aux corbeaux calédoniens (*Corvus moneduloides*), ils fabriquent et utilisent des outils avec beaucoup d'adresse, alors que l'on croyait que cette capacité était le privilège des humains et de quelques singes anthropoïdes. Par ailleurs, les perroquets gris (*Psittacus erithacus*) comprennent des concepts abstraits et numériques; ils sont capables de distinguer ce qui est « pareil » et « différent », et saisissent le concept de « rien ».

La région anatomique qui semble responsable du traitement supérieur de l'information chez les oiseaux est un regroupement de noyaux dans le *pallium*, la partie supérieure ou externe de l'encéphale (figure 49.20a). Ce regroupement est différent de celui observé dans le cortex cérébral humain (figure 49.20b), où il est constitué de six couches aplaties de neurones. L'évolution a donc donné lieu à deux types d'organisation de la partie externe de l'encéphale, chacune assurant une fonction cérébrale complexe et flexible.

Comment le *pallium* aviaire et le cortex cérébral humain sont-ils apparus au cours de l'évolution ? Selon le consensus actuel, l'ancêtre commun des oiseaux et des mammifères avait un *pallium* dans lequel les neurones étaient organisés en noyaux, comme c'est encore le cas aujourd'hui chez les oiseaux. Tôt dans l'évolution mammalienne, ce regroupement de neurones s'est transformé en arrangement par couches. La capacité

de connexion s'est toutefois maintenue, de sorte que, par exemple, le thalamus achemine au *pallium* de l'oiseau et au cortex cérébral de l'humain l'information sensorielle relative à la vue, à l'odeur et au toucher.

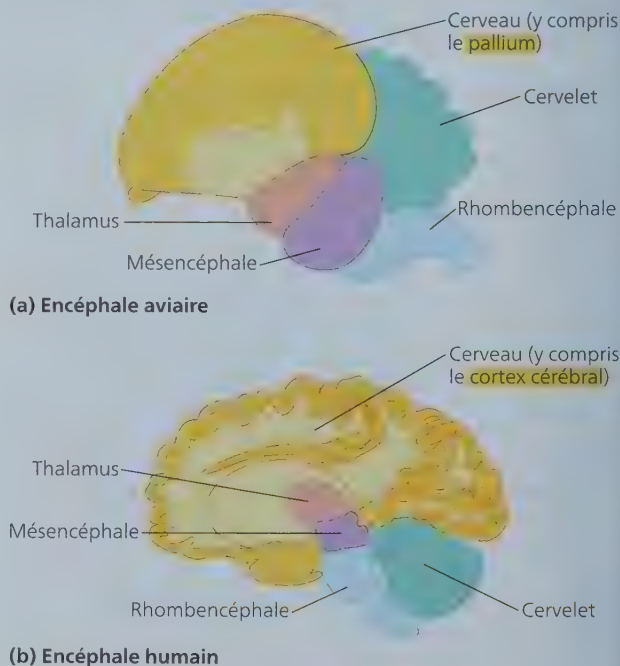
Le traitement supérieur de l'information dépend non seulement de l'organisation globale de l'encéphale, mais aussi des changements qui se produisent à très petite échelle et qui permettent l'apprentissage et la mémoire. Dans la prochaine section, nous nous pencherons sur ces transformations telles qu'elles surviennent chez les humains.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 49.3

1. En quoi l'étude de sujets souffrant de lésions dans certaines régions du cerveau peut-elle renseigner sur la fonction normale de ces régions ?
2. L'aire de Broca et l'aire de Wernicke sont des aires cérébrales qui jouent un rôle déterminant dans le langage. Quel rapport y a-t-il entre le rôle de chacune de ces aires et son emplacement dans le cortex cérébral ?
3. **ET SI ?** ► Si on demandait à une personne dont le corps calleux a été sectionné de regarder la photo d'un visage connu, d'abord dans son champ de vision gauche puis dans son champ de vision droit, pourquoi aurait-elle de la difficulté à associer un nom à ce visage, quel que soit le champ de vision utilisé ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 49.20** Comparaison des régions responsables de la cognition supérieure dans l'encéphale des oiseaux et des humains. Même s'ils sont structurellement différents, (a) le *pallium* cérébral d'un oiseau chanteur et (b) le cortex cérébral d'un humain jouent des rôles semblables dans les activités cognitives supérieures et établissent beaucoup de connexions similaires avec les autres structures cérébrales.



## La mémoire et l'apprentissage reposent sur des changements dans les connexions synaptiques

La formation du système nerveux se déroule par étapes. Tout d'abord, l'expression génétique régulée et la transduction du signal déterminent l'emplacement des neurones dans l'embryon en développement. Par la suite, les neurones se font concurrence pour survivre, plus précisément pour obtenir les facteurs de croissance que les tissus assurant leur croissance produisent en quantité limitée. Les neurones qui ne se rendent pas au bon emplacement cessent de recevoir ces facteurs et subissent l'apoptose. Le résultat net est la survie préférentielle des neurones qui jouissent d'un emplacement adéquat dans le système nerveux. La concurrence est si forte que la moitié des neurones formés dans l'embryon ont disparu au terme de cette étape.

L'élimination des synapses est la dernière phase de l'organisation du système nerveux. Un neurone en développement forme de nombreuses synapses, davantage qu'il n'en a besoin pour fonctionner correctement. Une fois qu'un neurone a commencé à être actif, son activité stabilise certaines synapses et en déstabilise d'autres. À la fin du développement embryonnaire, plus de la moitié des synapses initiales a été éliminée. Chez l'humain, l'élimination des connexions non nécessaires, un processus appelé « élagage synaptique », se poursuit après la naissance et durant toute l'enfance.

Ensemble, le développement neuronal, la mort neuronale et l'élimination des synapses établissent le réseau de base des cellules et des connexions requises dans le système nerveux durant toute la vie.

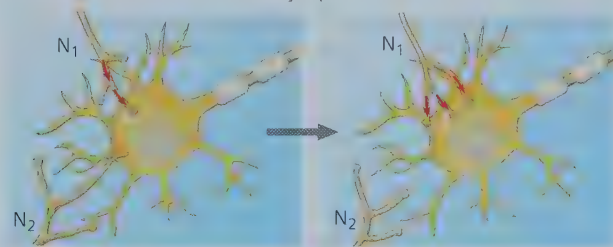
### La plasticité neuronale

Même si l'organisation d'ensemble du SNC s'établit durant le développement embryonnaire, les connexions entre les neurones peuvent subir des modifications. Cette capacité que possède le système nerveux à se remodeler, particulièrement sous l'effet de sa propre activité, porte le nom de **plasticité neuronale**.

Une bonne partie du remodelage du système nerveux a lieu aux synapses. Les synapses appartenant à des circuits qui relient l'information de manière utile sont maintenues, tandis que celles qui acheminent de l'information sans contexte peuvent être éliminées. Autrement dit, lorsque l'activité d'une synapse est en corrélation avec celle d'autres synapses, des changements peuvent se produire qui renforcent la connexion synaptique. À l'inverse, quand l'activité d'une synapse n'est pas en lien avec celle d'autres synapses, il arrive que ses connexions s'affaiblissent.

La **figure 49.21a** illustre comment des événements définis par l'activité synaptique peuvent donner lieu à l'ajout ou à la perte d'une synapse. Si on se représente les signaux qui circulent dans le système nerveux comme les voitures se déplaçant sur une autoroute, on peut comparer ces changements à l'ajout ou au retrait d'une rampe d'accès. Le résultat net est l'augmentation de signaux entre certaines paires de neurones et la diminution de ceux-ci entre d'autres paires. Comme le montre la **figure 49.21b**, certains changements peuvent aussi renforcer ou affaiblir la communication à une synapse. Dans notre analogie

▼ **Figure 49.21** La plasticité neuronale. Les connexions synaptiques peuvent changer avec le temps. Elles se renforcent ou s'affaiblissent selon l'intensité de l'activité à la synapse.



(a) Les connexions entre neurones sont renforcées ou affaiblies selon l'activité. Une activité intense à la synapse du neurone postsynaptique avec le neurone présynaptique  $N_1$ , provoque la mobilisation de corpuscules terminaux supplémentaires de ce neurone. L'absence d'activité à la synapse avec le neurone présynaptique  $N_2$  entraîne une perte de connexions fonctionnelles avec ce neurone.



(b) Si deux synapses sur le même neurone postsynaptique sont souvent actives en même temps, alors la force de la réaction postsynaptique peut augmenter aux deux synapses.

avec la circulation routière, ces changements se comparent à l'élargissement ou au rétrécissement d'une voie d'accès.

Une altération de la plasticité neuronale pourrait être à l'origine de l'autisme, un trouble du développement apparaissant durant la petite enfance, dont les principales manifestations sont une difficulté à communiquer et à interagir socialement et des comportements stéréotypés et répétitifs. Un nombre croissant de recherches indique que l'autisme serait causé par une altération du remodelage synaptique défini par l'activité.

Bien qu'on ne connaisse pas encore les causes sous-jacentes de l'autisme, cette maladie et d'autres qui lui sont apparentées présentent une forte composante génétique. Des recherches approfondies ont écarté tout lien avec les agents de conservation des vaccins, que certains considéraient comme un facteur de risque potentiel. Une meilleure compréhension de l'altération de la plasticité neuronale à laquelle l'autisme est associé permettra de mieux comprendre et traiter ce trouble.

### La mémoire et l'apprentissage

La plasticité neuronale est essentielle à la formation des souvenirs. Sans nécessairement en être conscients, nous effectuons sans cesse des comparaisons entre les événements présents, immédiats, et ceux qui se sont produits quelques instants avant seulement. Nous conservons momentanément l'information dans la **mémoire à court terme**, puis elle disparaît quand elle est devenue inutile. Par contre, si nous voulons retenir un nom ou un numéro de téléphone, nous activons les mécanismes de la **mémoire à long terme**. Par la suite, si nous souhaitons

nous rappeler ce nom ou ce numéro de téléphone, nous pouvons l'évoquer grâce à cette mémoire à long terme et le replacer dans la mémoire à court terme.

La mémoire à long terme et la mémoire à court terme font toutes deux appel à la conservation de l'information dans le cortex cérébral. Dans la mémoire à court terme, cette information est accessible par des liens temporaires formés dans l'hippocampe. Lorsque des souvenirs sont transférés dans la mémoire à long terme, les liens formés dans l'hippocampe sont remplacés par des connexions dans le cortex cérébral lui-même. Comme nous l'avons vu plus tôt, il semble qu'une partie de cette consolidation ait lieu durant le sommeil. Par ailleurs, la réactivation de l'hippocampe qui est nécessaire pour consolider des souvenirs semble constituer la base d'au moins une partie de nos rêves.

Selon notre connaissance actuelle de la mémoire, l'hippocampe est essentiel à l'acquisition de nouveaux souvenirs à long terme, mais pas à leur conservation. Cette hypothèse explique bien les symptômes de personnes qui ont subi des lésions à l'hippocampe : elles sont incapables d'acquérir de nouveaux souvenirs durables, tout en se rappelant aisément les événements antérieurs à leur accident. En effet, l'altération de la fonction normale de l'hippocampe les emprisonne dans le passé.

Du point de vue de l'évolution, quel avantage y a-t-il à avoir une organisation de la mémoire à court terme qui soit différente de celle de la mémoire à long terme ? L'hypothèse actuelle veut que le laps de temps qui s'écoule avant la formation de connexions dans le cortex cérébral permet aux souvenirs à long terme de s'intégrer graduellement aux connaissances et aux expériences qui sont déjà conservées, afin que soient possibles des associations plus significatives. En ce sens, le transfert d'information de la mémoire à court terme à la mémoire à long terme est favorisé par l'association de nouvelles données avec de l'information déjà stockée dans la mémoire à long terme. Il est ainsi plus facile d'apprendre un nouveau jeu de cartes si on a déjà l'habitude de jouer aux cartes.

Les activités motrices telles que nouer ses lacets ou écrire sont en général apprises par la répétition. On peut ensuite les exécuter sans faire un effort conscient pour se rappeler les étapes précises à suivre. Le rappel de compétences et de méthodes (par exemple quand on apprend à faire de la bicyclette) semble faire intervenir des mécanismes cellulaires très semblables à ceux qui sont associés à la croissance et au développement de l'encéphale. Les neurones mettent alors en place de nouvelles connexions. En revanche, la mémorisation des numéros de téléphone, des faits et des endroits (qui peut se faire très rapidement et n'exiger qu'une exposition à l'élément en question) pourrait dépendre de changements dans la force des connexions nerveuses existantes. Nous allons maintenant voir comment la force des connexions peut changer.

## La potentialisation à long terme

En étudiant la physiologie de la mémoire, des chercheurs ont concentré leur attention sur les processus qui peuvent altérer une connexion synaptique et, ce faisant, la rendre plus ou moins efficace. Nous nous attarderons ici à la **potentialisation à long terme (PLT)**, qui consiste en une augmentation durable de la force de la transmission synaptique.

D'abord observée dans des tranches minces de tissu de l'hippocampe, la PLT fait intervenir un neurone présynaptique qui

libère de l'acide glutamique, un neurotransmetteur excitateur. Pour que la PLT se produise, une série de potentiels d'action brefs et répétés doit avoir lieu dans ce neurone présynaptique. De plus, ces signaux doivent survenir au corpuscule terminal au moment même où la cellule postsynaptique reçoit un stimulus dépolarisant d'une autre synapse. L'effet net est le renforcement d'une synapse dont l'activité coïncide avec celle d'un autre signal (voir la figure 48.17a).

La PLT fait appel à deux types de récepteurs d'acide glutamique, dont le nom correspond à chacune des deux molécules qu'on peut utiliser pour activer artificiellement ce récepteur (AMPA ou NMDA). Comme l'explique la **figure 49.22**, l'ensemble de récepteurs, situés sur la membrane postsynaptique, change en réaction à une synapse active et à un stimulus dépolarisant. Il en résulte une PLT, c'est-à-dire une augmentation stable de l'amplitude des potentiels postsynaptiques à la synapse. Comme elle peut durer des jours ou des semaines, la PLT représente peut-être un processus fondamental de stockage des souvenirs ou d'apprentissage.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 49.4

1. Nommez deux mécanismes qui peuvent accroître la circulation de l'information entre deux neurones chez un adulte.
2. Les personnes qui souffrent d'une lésion cérébrale localisée ont considérablement contribué à l'étude de plusieurs fonctions cérébrales, mais il est peu probable qu'elles puissent aider à approfondir nos connaissances concernant la conscience. Pourquoi ?
3. **ET SI ?** ▶ Imaginez qu'une personne souffrant d'une lésion à l'hippocampe est incapable d'acquérir de nouveaux souvenirs à long terme. Pourquoi l'acquisition de souvenirs à court terme est-elle susceptible d'être altérée également ?

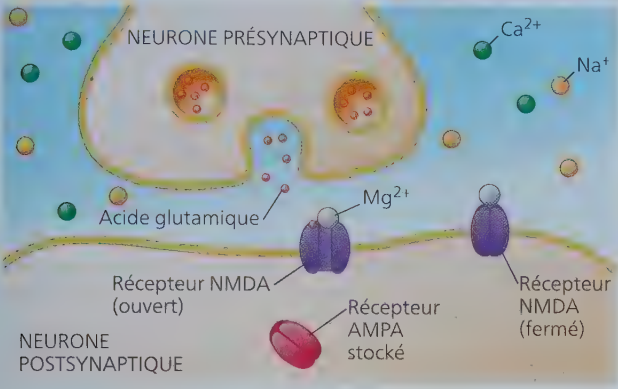
*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

### CONCEPT 49.5

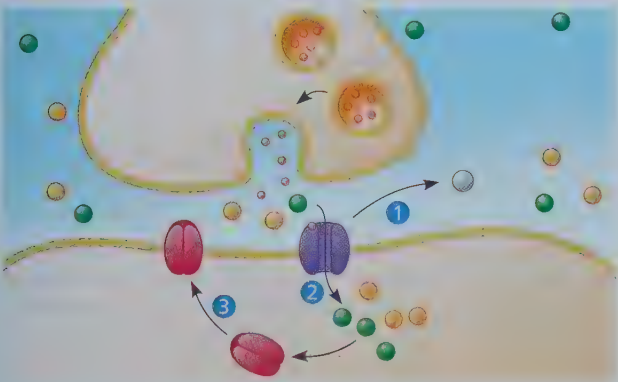
## Des dérèglements moléculaires sont à l'origine de nombreuses affections du système nerveux

Les affections du système nerveux, notamment la schizophrénie, la dépression, la toxicomanie, la maladie d'Alzheimer et la maladie de Parkinson, représentent un problème de santé publique majeur. Collectivement, elles sont responsables d'un plus grand nombre d'hospitalisations que les maladies du cœur ou le cancer. Pendant de nombreuses années, le seul traitement pour les personnes atteintes d'une maladie mentale était l'internement dans des établissements où la plupart demeuraient jusqu'à la fin de leurs jours. Aujourd'hui, plusieurs affections qui se manifestent par des troubles de l'humeur ou du comportement peuvent être traitées avec des médicaments, de sorte que la moyenne des séjours dans les hôpitaux psychiatriques n'est plus que de deux ou trois semaines. Plusieurs difficultés demeurent, cependant, pour prévenir ou traiter les troubles du système nerveux, surtout dans le cas de la maladie d'Alzheimer et d'autres maladies qui s'accompagnent d'une dégénérescence du système nerveux.

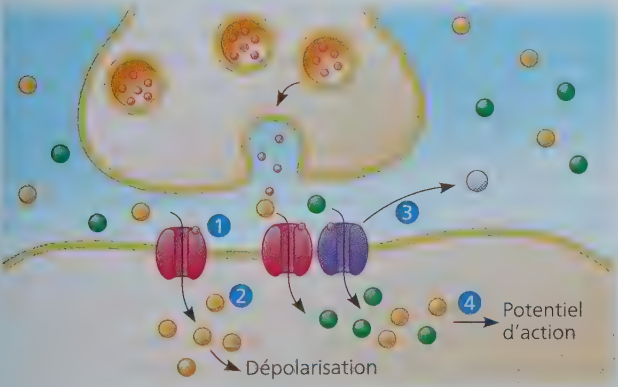
▼ **Figure 49.22** La potentialisation à long terme dans l'encéphale.



(a) La synapse avant la potentialisation à long terme (PLT). Les récepteurs NMDA s'ouvrent en réaction à l'acide glutamique, mais sont bloqués par le  $Mg^{2+}$ .



(b) L'établissement de la PLT. L'activité dans les synapses adjacentes (non montrées) dépolairise la membrane postsynaptique, ce qui entraîne la libération de  $Mg^{2+}$  par les récepteurs NMDA ①. Les récepteurs non bloqués répondent à l'acide glutamique en laissant entrer du  $Na^+$  et du  $Ca^{2+}$  ②. L'arrivée de  $Ca^{2+}$  déclenche l'insertion, dans la membrane postsynaptique, des récepteurs AMPA stockés ③.

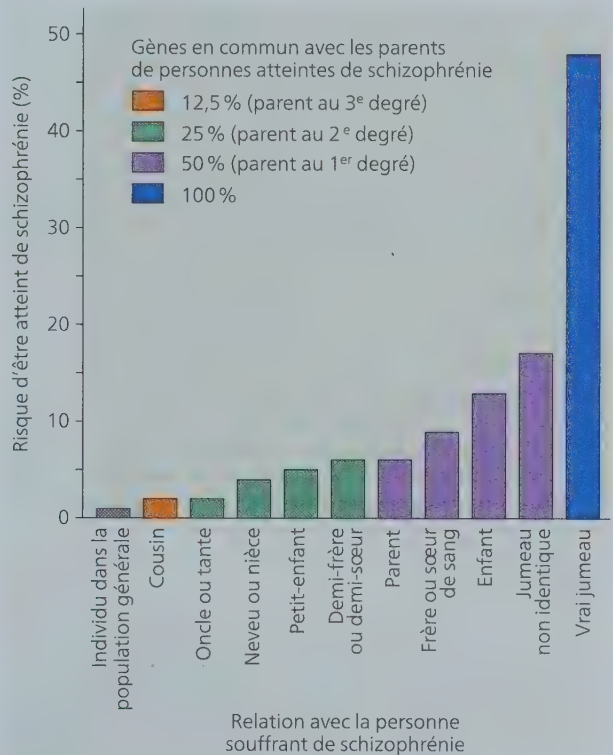


(c) Synapse présentant une PLT. La libération d'acide glutamique active les récepteurs AMPA ① qui déclenchent la dépolairisation ②. La dépolairisation ouvre les récepteurs NMDA ③. Ensemble, les récepteurs AMPA et NMDA déclenchent des potentiels postsynaptiques assez intenses pour amorcer des potentiels d'action sans signal provenant d'autres synapses ④. Des mécanismes supplémentaires (non montrés) contribuent à la PLT, notamment la modification du récepteur par des protéines kinases.

D'importantes recherches sont en cours pour identifier les gènes qui causent les affections du système nerveux ou y contribuent. L'identification de ces gènes permettra probablement de déterminer les causes de ces maladies, d'en prédire l'évolution et de mettre au point des traitements efficaces. Toutefois, les gènes ne sont pas l'unique facteur à prendre en compte chez les personnes atteintes de ces affections du système nerveux. Les facteurs environnementaux comptent également pour beaucoup. Malheureusement, ils sont généralement très difficiles à cerner.

Pour distinguer les variables génétiques et environnementales, les chercheurs étudient souvent les familles. Dans ces études, ils déterminent les liens génétiques entre les membres de la famille, identifient ceux qui sont atteints et ceux qui ont grandi ensemble. Ces études fournissent des renseignements particulièrement précieux lorsqu'un des membres atteints a un vrai jumeau ou encore un frère adoptif ou une sœur adoptive sans lien génétique. Dans le cas de la schizophrénie, notre prochain sujet, les études portant sur les familles font état d'une forte composante héréditaire. Toutefois, comme le montre la **figure 49.23**, ce trouble est également influencé par des facteurs environnementaux puisqu'une personne dont tous les

▼ **Figure 49.23** Les facteurs génétiques associés à la schizophrénie. Les cousins, les oncles et les tantes d'une personne atteinte de schizophrénie courent deux fois plus de risques de souffrir de la maladie que des personnes non apparentées. Dans le cas des parents plus proches, les risques sont beaucoup plus grands.



**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Quelle est la probabilité qu'une personne souffre de schizophrénie si son jumeau non identique est atteint de ce trouble? En quoi cette probabilité différera-t-elle si le séquençage d'ADN révèle que ces jumeaux ont en commun les variantes génétiques qui contribuent à la schizophrénie?

gènes sont identiques à ceux de son jumeau ou de sa jumelle schizophrénique n'a environ qu'un risque de 48 % d'être atteinte de la maladie.

## La schizophrénie

Environ 1 % de la population mondiale souffre de **schizophrénie**, un trouble mental grave caractérisé par des épisodes psychotiques au cours desquels la personne atteinte a une perception déformée de la réalité. En général, les symptômes de la schizophrénie comprennent les hallucinations (la plupart du temps sous forme de « voix » que seul le malade entend) et les délires (par exemple, l'idée que les autres complotent contre lui). Contrairement à la croyance populaire, les personnes atteintes de schizophrénie ne présentent pas nécessairement une personnalité multiple. Le terme *schizophrénie* (du grec *schizo*, « fendre », et *phren*, « esprit ») fait plutôt référence à la fragmentation de fonctions cérébrales normalement intégrées.

Selon l'hypothèse actuelle, la schizophrénie serait notamment causée par l'altération des voies neuronales dont la dopamine est le neurotransmetteur. Cette hypothèse s'appuie entre autres sur le fait que beaucoup des médicaments qui atténuent les symptômes de la schizophrénie bloquent les récepteurs de dopamine. Par ailleurs, l'amphétamine, une drogue qu'on appelle communément *speed*, stimule la libération de la dopamine et peut provoquer la même combinaison de symptômes que la schizophrénie. La schizophrénie pourrait également altérer la communication médiée par l'acide glutamique. En effet, le PCP (phénylcyclidine), une drogue illicite aussi appelée *angel dust*, bloque les récepteurs d'acide glutamique et provoque des symptômes marqués semblables à ceux de la schizophrénie.

Heureusement, beaucoup de médicaments permettent d'atténuer les principaux symptômes de cette maladie. Même si plusieurs des premiers traitements entraînaient des effets secondaires néfastes, les médicaments plus récents sont tout aussi efficaces et comportent beaucoup moins d'effets indésirables. À l'heure actuelle, la recherche porte sur les mutations génétiques responsables de la schizophrénie ; elle pourrait apporter de nouvelles connaissances sur les causes de cette maladie et déboucher sur la mise au point de nouveaux traitements. D'ailleurs, d'après de récentes études génétiques, il existerait un lien entre la schizophrénie et des formes particulières de la protéine du complément C4, un composant du système immunitaire, dont la production anormalement élevée serait associée à la destruction des synapses de différents circuits neuronaux.

## La dépression

La dépression est une affection qui se caractérise par l'abattement ainsi que par des troubles du sommeil, de l'appétit et de l'énergie. On connaît deux grandes formes de dépression : la dépression majeure et le trouble bipolaire. Pendant des périodes qui durent souvent plusieurs mois, les personnes qui font une **dépression majeure** n'éprouvent plus de plaisir ni d'intérêt à faire des activités qui leur étaient autrefois agréables. La dépression majeure est un des troubles neurologiques les plus répandus ; un adulte sur sept en souffre à un moment ou à un autre de sa vie, dont deux fois plus de femmes que d'hommes.

Le **trouble bipolaire**, ou maniacodépression, consiste en des changements d'humeur extrêmes (alternance des états de surexcitation et des états d'abattement) et touche environ 1 % de la population mondiale. La phase maniaque est caractérisée par une forte estime de soi, un surcroît d'énergie, un foisonnement d'idées, une volubilité excessive et la témérité. Dans les formes bénignes, cette phase est parfois associée à une grande créativité, et certains artistes, musiciens ou écrivains de renom (dont Vincent Van Gogh, Robert Schumann, Virginia Woolf et Ernest Hemingway, pour ne nommer que ceux-là) ont connu des périodes intensément productives au cours de leurs phases maniaques. Quant à la phase dépressive, elle amène une perte de la motivation, de l'estime de soi et de la capacité de ressentir du plaisir, ainsi que des troubles du sommeil. Les symptômes de cette phase sont parfois si graves que certaines personnes atteintes tentent de se suicider.

La dépression majeure et le trouble bipolaire font partie des troubles neurologiques pour lesquels il existe des traitements. La plupart des médicaments qui combattent la dépression, dont la fluoxétine (Prozac), augmentent l'activité des amines biogènes de l'encéphale.

## Le système de récompense de l'encéphale et la toxicomanie

L'encéphale contient un circuit neuronal appelé *système de récompense* qui influe fortement sur les émotions. Ce système motive les activités favorables à la survie et à la reproduction, comme manger quand on a faim, boire quand on a soif et avoir un rapport sexuel quand on en a envie. Ainsi que le montre la **figure 49.24**, l'information transmise au système de récompense est reçue par des neurones situés près de la base de l'encéphale, dans l'*aire tegmentale ventrale* (ATV). Lorsqu'ils sont activés, les corpuscules terminaux de ces neurones dopaminergiques libèrent de la dopamine dans certaines régions du cerveau, notamment dans les noyaux accumbens et dans le cortex préfrontal (voir les figures 49.15 et 49.16).

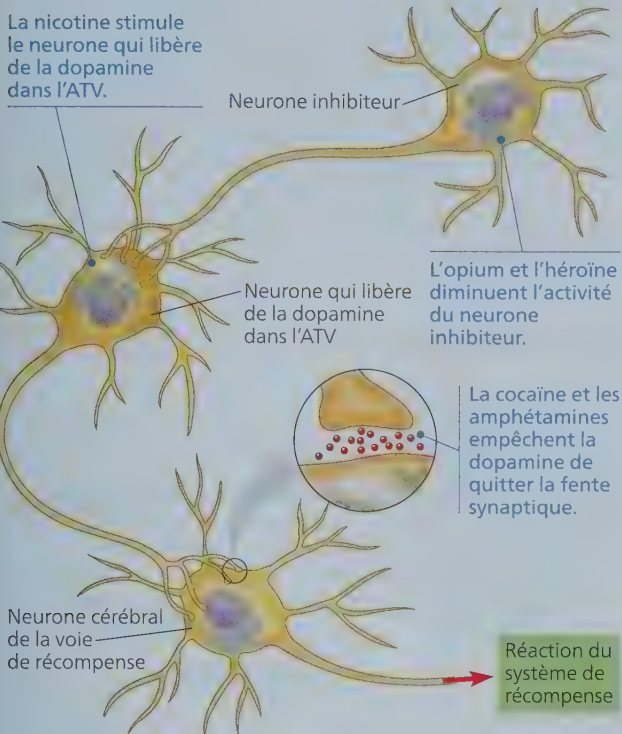
Le système de récompense est considérablement perturbé par la toxicomanie, un trouble marqué par la consommation compulsive d'une drogue et l'incapacité de limiter celle-ci. Les substances toxicomanogènes comprennent les stimulants, comme la cocaïne et l'amphétamine, et les sédatifs, comme l'héroïne. Toutes ces substances accentuent l'activité de la voie de la dopamine (voir la figure 49.24). À mesure que la toxicomanie s'installe, le circuit du système de récompense est le siège de changements durables. Il en résulte le besoin de consommer la substance, que le plaisir y soit associé ou non.

Les animaux de laboratoire sont très précieux pour l'étude et la modélisation de la toxicomanie. Les rats, par exemple, se mettent à consommer de la cocaïne, de l'héroïne ou des amphétamines si on met à leur disposition un système distributeur relié à un levier dans leur cage. Ils présenteront un comportement toxicomane dans ces circonstances, c'est-à-dire qu'ils continueront à consommer la drogue plutôt que de chercher à s'alimenter, même au point de s'affamer.

En comprenant mieux le système de récompense de l'encéphale ainsi que les diverses formes de toxicomanie, les scientifiques espèrent mettre au point des méthodes de prévention et de traitement plus efficaces.

▼ **Figure 49.24** Les effets des substances toxicomanogènes sur le système de récompense de l'encéphale mammalien.

Les substances toxicomanogènes altèrent la transmission des signaux dans les voies formées par les neurones de l'aire tegmentale ventrale (ATV), une région située près de la base de l'encéphale.



**FAITES DES LIENS** ► Quel effet aurait la dépolarisation des neurones de l'ATV, à votre avis (voir le concept 48.3)? Expliquez votre réponse.

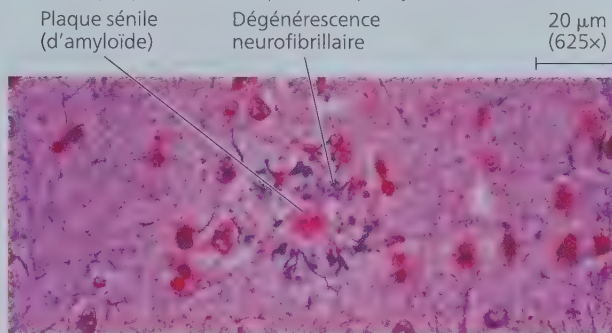
## La maladie d'Alzheimer

L'affection aujourd'hui connue sous le nom de **maladie d'Alzheimer** se caractérise par une détérioration des fonctions mentales, ou **démence**, dont les principales manifestations sont la confusion et la perte de la mémoire. Son incidence est liée à l'âge : elle s'élève à environ 10 % à 65 ans et à environ 35 % à 85 ans. À mesure que la maladie évolue, les victimes perdent progressivement leur autonomie et finissent par ne plus être en mesure de s'habiller, de se laver et de s'alimenter par elles-mêmes. Elles perdent leur capacité de reconnaître les personnes et peuvent devenir méfiantes et hostiles, même à l'endroit des membres de leur famille.

L'autopsie des personnes atteintes de la maladie d'Alzheimer met en évidence deux caractéristiques : la présence de plaques séniles et la dégénérescence neurofibrillaire, comme le montre la **figure 49.25**. On constate également un rapetissement marqué des tissus de l'encéphale, qui reflète la mort de neurones dans plusieurs régions de l'encéphale, notamment l'hippocampe et le cortex cérébral.

Les plaques séniles sont des amas de  $\beta$ -amyloïde, un peptide insoluble résultant du clivage de la portion extracellulaire d'une protéine membranaire normalement présente dans les neurones. Des enzymes membranaires, appelées *secrétases*, catalysent le clivage, entraînant l'accumulation de la  $\beta$ -amyloïde en plaques

▼ **Figure 49.25** Les signes microscopiques de la maladie d'Alzheimer. La maladie d'Alzheimer se caractérise par la présence d'une dégénérescence neurofibrillaire dans les tissus cérébraux situés autour de plaques séniles composées de  $\beta$ -amyloïde (MP).



à l'extérieur des neurones. Ces dernières semblent provoquer la mort des neurones voisins.

La dégénérescence neurofibrillaire résulte de la formation, à l'intérieur des neurones, d'écheveaux de filaments constitués de la protéine tau. (Cette protéine n'est aucunement apparentée à la mutation tau qui perturbe le rythme circadien chez les hamsters.) La protéine tau participe normalement à l'assemblage et au maintien des microtubules qui transportent les nutriments le long des axones. Dans la maladie d'Alzheimer, la protéine tau subit des changements qui la font se lier avec elle-même, d'où les écheveaux de filaments. Les observations montrent qu'une altération de la protéine tau est associée à l'apparition précoce de la maladie d'Alzheimer, une forme beaucoup moins courante que celle qui apparaît au cours de la vieillesse.

La maladie d'Alzheimer ne se guérit pas, mais des médicaments récemment mis au point sont relativement efficaces pour soulager certains symptômes. Les médecins commencent également à utiliser l'imagerie cérébrale fonctionnelle pour diagnostiquer la maladie d'Alzheimer chez les patients qui présentent des signes précoces de démence.

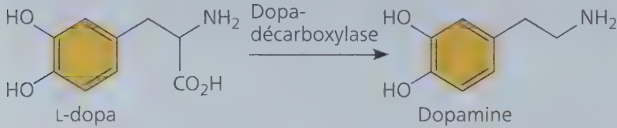
## La maladie de Parkinson

La **maladie de Parkinson** est un trouble moteur caractérisé par des tremblements musculaires, un manque d'équilibre, une posture repliée et une démarche traînante. Les muscles faciaux deviennent rigides et donnent aux personnes atteintes une expression figée. Des déficits cognitifs peuvent également apparaître. Comme la maladie d'Alzheimer, la maladie de Parkinson est une affection cérébrale dégénérative dont le risque augmente avec l'âge. L'incidence de la maladie de Parkinson est d'environ 1 % à 65 ans et d'environ 5 % à 85 ans. Environ 25 000 personnes en sont atteintes au Québec, et on en compte plus de 100 000 en France.

La maladie de Parkinson se caractérise par la disparition, dans le mésencéphale, des neurones qui normalement libèrent de la dopamine aux synapses des noyaux basaux. Comme dans la maladie d'Alzheimer, des protéines s'accumulent en agrégats. Dans la plupart des cas, la maladie de Parkinson n'a pas de cause clairement discernable. Toutefois, une forme rare de la maladie qui apparaît chez des adultes relativement jeunes a une forte composante génétique. Les études moléculaires des mutations associées à cette forme précoce révèlent une altération des gènes

nécessaires pour certaines fonctions mitochondriales. Les scientifiques tentent actuellement de savoir si cette défectuosité mitochondriale contribue aussi à la forme plus courante et plus tardive de la maladie.

À l'heure actuelle, la maladie de Parkinson est traitable mais incurable. Divers moyens sont employés pour faire échec à ses symptômes, notamment la chirurgie du cerveau et la stimulation cérébrale profonde. On fait également appel à un médicament lié à la dopamine : la L-dopa. Contrairement à la dopamine, la L-dopa est capable de franchir la barrière hémato-encéphalique. Une fois la L-dopa dans l'encéphale, l'enzyme dopa-décarboxylase la convertit en dopamine, ce qui diminue la gravité des symptômes de la maladie de Parkinson :



Un autre traitement possible consiste à implanter des neurones sécrétant de dopamine soit dans le mésencéphale, soit dans les noyaux basaux. Les expériences en laboratoire sont prometteuses à cet égard : la transplantation de ces cellules chez des rats atteints d'une affection analogue à la maladie de Parkinson provoquée en laboratoire a conduit au rétablissement du contrôle moteur. On ne sait pas encore si cette forme de traitement régénérateur donnera les mêmes résultats chez les humains.

## Les perspectives

En 2014, les National Institutes of Health ainsi que d'autres organismes gouvernementaux américains ont mis en route un projet d'une durée de 12 ans appelé BRAIN Initiative (Brain : **B**rain **R**esearch through **A**dvancing **I**nnovative **N**euro**T**echnologies). Il a pour objectif de faire progresser les connaissances de la même façon que l'ont fait d'autres projets d'envergure dans le passé, comme le programme Apollo et la cartographie du génome humain. Le projet BRAIN consistera à cartographier les circuits de l'encéphale, à mesurer l'activité dans ces circuits et à découvrir comment cette activité est traduite en pensées et en comportements. Comme dans les projets du premier atterrissage sur la Lune et du génome humain, le développement et l'application de technologies novatrices seront indispensables.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 49.5

1. Comparez la maladie d'Alzheimer et la maladie de Parkinson.
2. En quoi l'activité de la dopamine est-elle liée à la schizophrénie, à la toxicomanie et à la maladie de Parkinson ?
3. **ET SI ?** ► Si vous pouviez détecter la forme précoce de la maladie d'Alzheimer, vous attendriez-vous à trouver des changements cérébraux semblables, quoique moins étendus, à ceux observés chez des patients décédés de la maladie ? Expliquez votre réponse.

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

## RÉVISION DU CHAPITRE 49



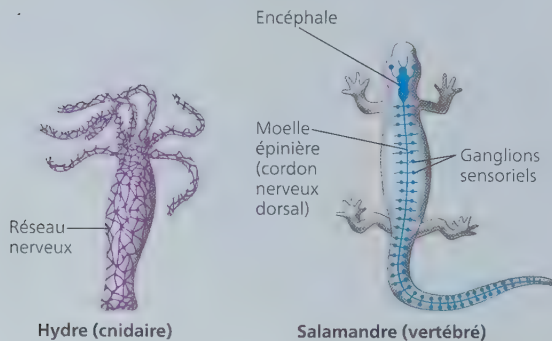
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

## Résumé des concepts clés

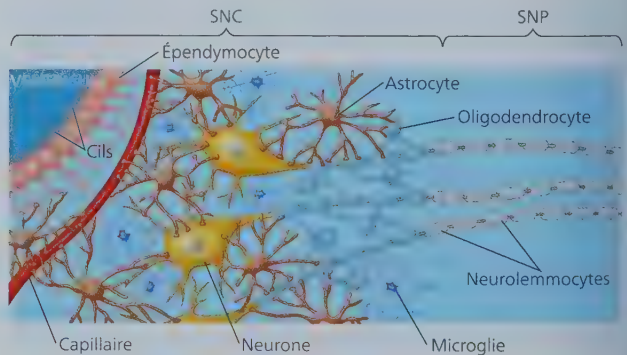
### CONCEPT 49.1

#### Les systèmes nerveux sont constitués de circuits de neurones et de cellules de soutien (p. 1194 à 1199)

- Chez les invertébrés, la diversité des systèmes nerveux s'étend des réseaux nerveux simples aux systèmes très centralisés comprenant un cerveau complexe et des cordons nerveux ventraux.



- Chez les vertébrés, le **système nerveux central (SNC)** se compose de l'encéphale et de la moelle épinière. Le SNC intègre l'information, tandis que les **nerfs** du **système nerveux périphérique (SNP)** transmettent les signaux sensitifs et moteurs entre le SNC et le reste du corps. Les circuits les plus simples du système nerveux contrôlent les **réflexes**, dans lesquels l'information sensorielle reçue est liée à l'information motrice transmise, sans intervention de l'encéphale.



- Les neurones afférents acheminent de l'information sensorielle au SNC, tandis que les neurones efférents se trouvent soit dans le **système nerveux somatique**, qui achemine l'information

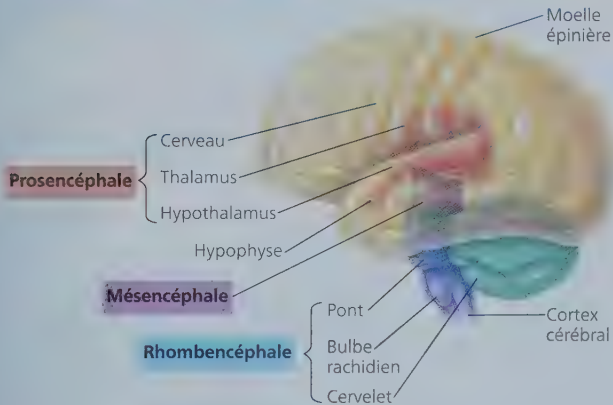
aux muscles squelettiques, soit dans le **système nerveux autonome**, qui régule les muscles lisses et le muscle cardiaque. Le système nerveux autonome comprend lui-même trois subdivisions: le **système nerveux sympathique** et le **système nerveux parasympathique**, qui ont en général des effets antagonistes sur les organes cibles, et le **système nerveux entérique**, qui régule l'activité de plusieurs organes digestifs.

- Les neurones des vertébrés sont soutenus par divers types de **gliocytes**, dont les astrocytes, les oligodendrocytes, les neurolemmocytes et les épendymocytes. Certains gliocytes servent de cellules souches capables de se différencier en neurones matures.

? En quoi le circuit d'un réflexe permet-il une réponse rapide ?

## CONCEPT 49.2

### L'encéphale des vertébrés comporte des régions spécialisées (p. 1199 à 1205)



- Le cerveau se divise en deux hémisphères, chacun composé de **substance grise** corticale qui recouvre la **substance blanche** ainsi que les noyaux basaux. Les noyaux basaux sont d'importants centres de planification et d'apprentissage des mouvements. Le **pont** et le **bulbe rachidien** sont des relais pour l'information acheminée entre le SNP et le cerveau. La formation réticulaire, un réseau de neurones dans le **tronc cérébral**, régule le sommeil et l'éveil. Le **cervelet** participe à la coordination des fonctions motrices, perceptuelles et cognitives. Le **thalamus** est le principal centre de relais de l'information sensitive qui arrive au **cerveau** et de l'information motrice qui en part. L'**hypothalamus** régule l'homéostasie et les comportements vitaux fondamentaux. Dans l'hypothalamus, un groupe de neurones appelés **noyaux supra-chiasmatiques (NSC)** fonctionne comme un régulateur des rythmes circadiens. Le **corps amygdaloïde** joue un rôle clé dans la reconnaissance et le rappel d'un certain nombre d'émotions.

? Quels sont les rôles du mésencéphale, du cervelet, du thalamus et du cerveau dans la vision et les réactions aux stimulus visuels ?

## CONCEPT 49.3

### Le cortex cérébral contrôle les mouvements volontaires et les fonctions cognitives (p. 1205 à 1208)

- Chacun des hémisphères du **cortex cérébral** est divisé en quatre lobes: le lobe frontal, le lobe temporal, le lobe occipital et le lobe pariétal. Chacun contient des aires sensitives primaires et des aires associatives. Les aires associatives intègrent l'information provenant de différentes aires sensitives. L'aire de Broca et l'aire de Wernicke jouent un rôle essentiel dans la production et la compréhension du langage. Ces fonctions sont concentrées dans l'hémisphère

cérébral gauche, comme les mathématiques et les opérations logiques. L'hémisphère droit se spécialise plutôt dans la reconnaissance des formes et des dimensions émotionnelles des expressions corporelles, de même que dans la production du contenu émotionnel du langage.

- Dans les aires somesthésiques et motrices primaires du cortex cérébral, les neurones sont ordonnés en fonction de la partie du corps qui leur transmet les stimulus sensoriels ou reçoit d'eux les commandes motrices.
- Chez les primates et les cétacés, dotés d'une cognition supérieure, le cortex cérébral comporte beaucoup de circonvolutions. Chez les oiseaux, une région appelée pallium contient des amas de noyaux dont les fonctions sont similaires à celles du cortex cérébral des mammifères. Certains oiseaux peuvent résoudre des problèmes et comprendre des abstractions, ce qui indique une cognition supérieure.

? Après un accident, un patient présente un trouble du langage et une paralysie d'un des côtés de son corps. À votre avis, quel côté est paralysé ? Expliquez votre réponse.

## CONCEPT 49.4

### La mémoire et l'apprentissage reposent sur des changements dans les connexions synaptiques (p. 1209 et 1210)

- Durant le développement embryonnaire, il y a plus de neurones et de synapses qu'à l'âge adulte. La mort cellulaire programmée des neurones ainsi que l'élimination des synapses dans les embryons établissent la structure de base du système nerveux. Chez l'adulte, un remodelage du système nerveux peut se produire par suite de la perte ou de l'ajout de synapses ou encore d'un renforcement ou d'un affaiblissement de la communication à certaines synapses. Cette capacité de remodelage est appelée **plasticité neuronale**. La **mémoire à court terme** dépend des connexions temporaires dans l'hippocampe. Dans la **mémoire à long terme**, ces connexions temporaires sont remplacées par des connexions dans le cortex cérébral.

? L'apprentissage de plusieurs langues est habituellement plus facile durant l'enfance que plus tard dans la vie. En quoi cela concorde-t-il avec notre connaissance du développement neuronal ?

## CONCEPT 49.5

### Des dérèglements moléculaires sont à l'origine de nombreuses affections du système nerveux (p. 1210 à 1214)

- La **schizophrénie** se caractérise par des hallucinations, des délires et d'autres symptômes. Elle serait causée notamment par une altération des voies neuronales qui utilisent la dopamine comme neurotransmetteur. On utilise des médicaments qui augmentent l'activité des amines biogènes dans le cerveau pour traiter le **trouble bipolaire** et la **dépression majeure**. La toxicomanie se caractérise par une consommation compulsive de drogues par suite d'une altération de l'activité du système de récompense de l'encéphale, qui ne motive plus les comportements favorables à la survie ou à la reproduction.
- La **maladie d'Alzheimer** et la **maladie de Parkinson** sont des affections neurodégénératives habituellement liées au vieillissement. La maladie d'Alzheimer est une forme de démence qui provoque dans l'encéphale une dégénérescence neurofibrillaire et la formation de plaques séniles. La maladie de Parkinson est un trouble moteur causé par la mort des neurones dopaminergiques et associé à la présence d'agrégats de protéines.

? Le fait que les amphétamines et le PCP provoquent des effets similaires aux symptômes de la schizophrénie donne à penser que la maladie a des causes complexes. Expliquez.

# Évaluation

## NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. L'activation de la division parasympathique du système nerveux autonome :
  - a) accélère la fréquence cardiaque.
  - b) favorise la digestion.
  - c) déclenche la libération d'adrénaline.
  - d) amorce la conversion du glycogène en glucose.
2. Parmi les structures ou les régions suivantes, laquelle *n'est pas associée correctement* à sa fonction ?
  - a) Système limbique : contrôle moteur de la parole.
  - b) Bulbe rachidien : centre de régulation homéostatique.
  - c) Cervelet : coordination des mouvements et de l'équilibre.
  - d) Corps amygdaloïde : mémoire émotionnelle.
3. Les patients qui présentent une lésion dans l'aire de Wernicke ont de la difficulté à :
  - a) coordonner le mouvement de leurs membres.
  - b) parler.
  - c) reconnaître les visages.
  - d) comprendre le langage.
4. Le cortex cérébral joue un rôle majeur dans toutes les fonctions suivantes, *sauf* une. Laquelle ?
  - a) La mémoire à court terme.
  - b) La mémoire à long terme.
  - c) Le rythme circadien.
  - d) Retenir son souffle.

## NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

5. Après un AVC, un patient peut voir des objets n'importe où devant lui, mais il prête attention uniquement à ceux qui sont dans son champ de vision droit. Lorsqu'on lui demande de décrire ces objets, il a de la difficulté à évaluer leur taille et leur distance. Quelle partie de l'encéphale est probablement endommagée par l'AVC ?
  - a) Le lobe frontal gauche.
  - b) Le lobe frontal droit.
  - c) Le lobe pariétal gauche.
  - d) Le corps calleux.
6. Une lésion touchant l'hypothalamus perturbera probablement :
  - a) la régulation de la température corporelle.
  - b) la mémoire à court terme.
  - c) les fonctions exécutives, comme la prise de décision.
  - d) le tri de l'information sensorielle.
7. **FAITES UN DESSIN** ► Le réflexe qui vous fait retirer votre main quand vous vous piquez au doigt dépend d'un circuit neuronal simple à deux synapses dans la moelle épinière. (a) À l'aide d'un cercle qui représente une coupe transversale de la moelle épinière, dessinez le circuit, puis indiquez les types de neurones, la direction dans laquelle l'information circule dans chacun ainsi que l'emplacement des synapses. (b) Faites également un schéma simple de l'encéphale et indiquez où la douleur serait perçue.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.