

La communication nerveuse



FORMATION
CONTINUE

MME ELISABETH PLANCHET
SUN - E-PÉDAGOGIE (MÉDIATISATION)

Table des matières



Introduction	5
I - I - Les supports anatomiques du message nerveux	7
A. A. Le système nerveux, une organisation bien hiérarchisée.....	7
B. B. Les réflexes, des réactions à des stimulations de l'environnement.....	9
II - II - Le neurone, acteur principal de la conduction du message	11
A. A. Structures des neurones.....	11
B. Exercice : Exploitation.....	12
C. B. Les neurones mobilisés au cours d'un réflexe myotatique.....	14
D. Schéma bilan.....	15
III - III - Nature et propagation du message nerveux	17
A. A. Le potentiel d'action, signal élémentaire du message nerveux.....	17
B. B. Propagation et codage du message nerveux.....	19
IV - IV - La transmission du message nerveux à d'autres cellules	21
A. A. Structure d'une synapse, la zone de communication.....	21
B. Exploitation.....	23
C. B. Les mécanismes de la transmission synaptique.....	23
D. C. Diversité des synapses dans le circuit neuronique du réflexe myotatique.....	24
E. Schéma bilan.....	26
V - V - Motricité volontaire et Plasticité cérébrale	29
A. A. De la volonté au mouvement.....	29
B. B. La plasticité cérébrale.....	31

Introduction



Chez les vertébrés, le fonctionnement de l'organisme nécessite une communication entre les différents organes. Ainsi, toute réaction de l'organisme à une modification de son milieu (extérieur ou intérieur) implique une communication intracellulaire. Cela implique la détection de stimuli par des structures spécialisées, et l'émission d'un message transmis à des cellules cibles répondant de manière adaptée. Cette communication intracellulaire peut se faire par :

- **voie endocrinienne** : sécrétion d'hormones dans le sang ; action lente mais soutenue
- **voie nerveuse** : influx nerveux (message électrique) ; action rapide mais brève

Ces deux types de messages bien que différents sont étroitement liés. La communication nerveuse est assurée par le **système nerveux** qui remplit trois fonctions : sensorielles, intégratives et motrices.

- **Quelles sont les propriétés originales des neurones, en rapport avec la communication cellulaire ?**
- **Quelles sont les caractéristiques du message nerveux qui en font un langage informatif à transmission rapide? Comment se propage-t-il le long d'une fibre nerveuse ?**
- **Comment le message nerveux est-il transmis d'un neurone à une autre cellule ?**

I - Les supports anatomiques du message nerveux

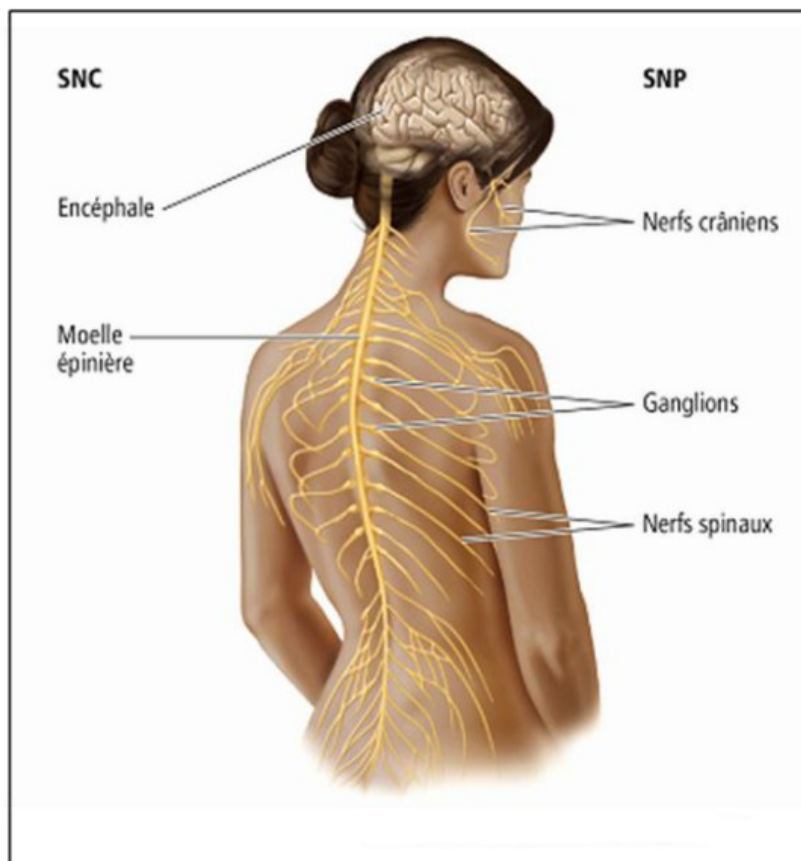


A. Le système nerveux, une organisation bien hiérarchisée	7
B. Les réflexes, des réactions à des stimulations de l'environnement	9

A. A. Le système nerveux, une organisation bien hiérarchisée



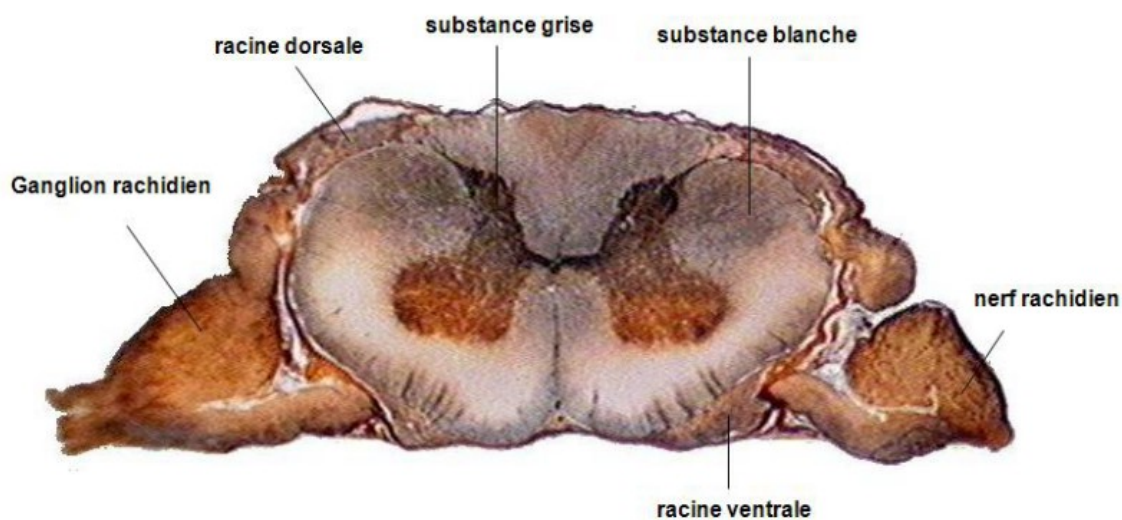
Le système nerveux des vertébrés est constitué principalement de deux ensembles : le système nerveux central (SNC) et le système nerveux périphérique (SNP)



SNC et SNP

Le **système nerveux central** (SNC) est constitué de **centres nerveux** formant l'axe cérébro-spinal :

- **encéphale** dont la plus grande partie est formée par le cerveau constitué de 2 hémisphères
- **moelle épinière** logée dans le canal rachidien parcourant la colonne vertébrale.



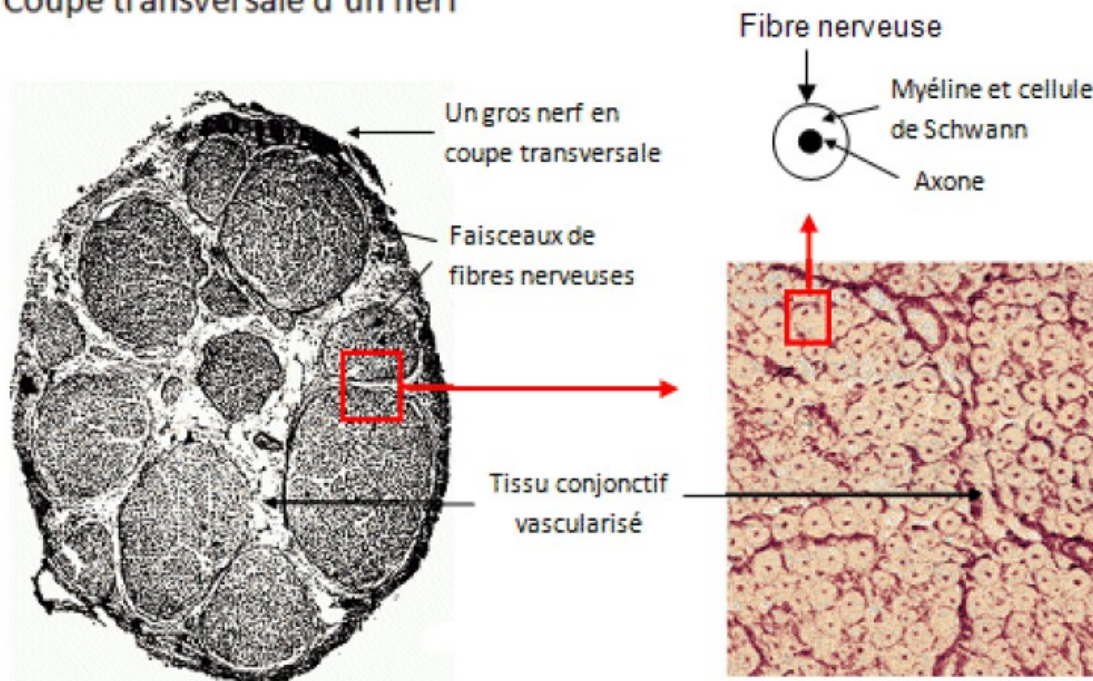
Coupe transversale de moelle épinière humaine

Le **système nerveux périphérique** (SNP) représenté par les **nerfs** qui sont

constitués par un grand nombre de **fibres nerveuses** regroupées en faisceaux. Chaque fibre nerveuse est un prolongement cytoplasmique d'un **neurone** entouré d'une gaine protectrice, **la gaine de myéline**.

N.B. : Les nerfs rattachés à la moelle épinière sont appelés nerfs spinaux (anciennement appelés nerfs rachidiens).

Coupe transversale d'un nerf



B. B. Les réflexes, des réactions à des stimulations de l'environnement



L'exécution de mouvements nécessite la contraction de muscles précis. Cette contraction est toujours commandée par le système nerveux central, mais les mouvements réalisés peuvent être :

- **volontaires** : précédés d'une intention d'exécuter le mouvement
- **involontaires** et automatiques (sans intention de les exécuter) : ce sont les **réflexes**.

Un **réflexe** est une réaction motrice involontaire, stéréotypée en réponse à une stimulation qui peut-être d'origine diverse (piqûre, acidité, décharge électrique, brûlure...).

Le déclenchement d'une contraction involontaire d'un muscle déclenchée par son propre étirement est appelé le **réflexe myotatique** (rotulien ou achilien). Ce type de réflexe est impliqué dans le maintien de la posture. C'est un outil de diagnostic permettant d'apprécier le fonctionnement du **système neuromusculaire**.

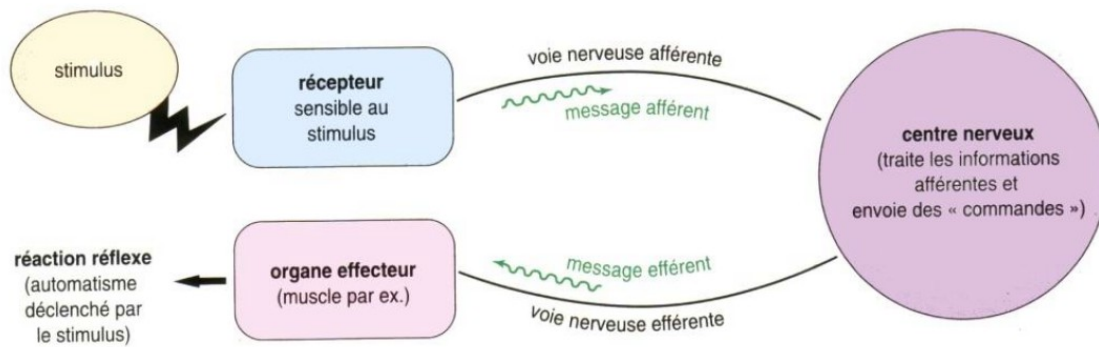
L'ensemble des différents acteurs intervenant lors d'un réflexe myotatique est appelé **arc réflexe myotatique**. Il est constitué :

- de **récepteurs sensoriels** transformant le stimulus en un message nerveux
- de **fibres nerveuses sensibles** transmettant les messages nerveux du

I - Les supports anatomiques du message nerveux

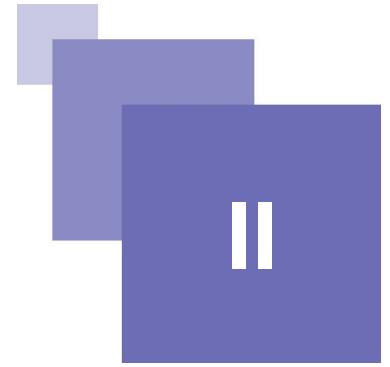
récepteur sensoriel aux centres nerveux : ces messages sensitifs sont dits afférents.

- d'un **centre nerveux** (la moelle épinière) traitant les messages nerveux **afférents**.
- de **fibres nerveuses motrices** transmettant les messages nerveux du centre nerveux aux effecteurs : ces messages moteurs sont dits **efférents** (porteurs d'ordre).
- d'un **organe effecteur** (le muscle) dont les fibres reçoivent le message nerveux moteur, et en se contractant, produisent la réponse réflexe.



Circuit général d'un réflexe

II - Le neurone, acteur principal de la conduction du message



A. Structures des neurones	11
Exercice : Exploitation	12
B. Les neurones mobilisés au cours d'un réflexe myotatique	14
Schéma bilan	15

Dans l'antiquité, les animaux sont définis comme étant capable d'un mouvement rapide, dirigé et complexe, contrairement aux végétaux, dont les mouvements sont moins perceptibles. Les animaux possèdent en fait un type cellulaire qui leur est propre : **le neurone ou cellule nerveuse**. Les neurones sont regroupés en fibres nerveuses, regroupées elles-mêmes en nerfs. Les cellules nerveuses sont assemblées en un tissu, **le tissu nerveux**, et transportent des messages rapidement à d'autres cellules de l'organisme. Les neurones ne sont pas indépendants les uns des autres, ils établissent entre eux des liaisons et forment des chaînes de neurones.

A. A. Structures des neurones



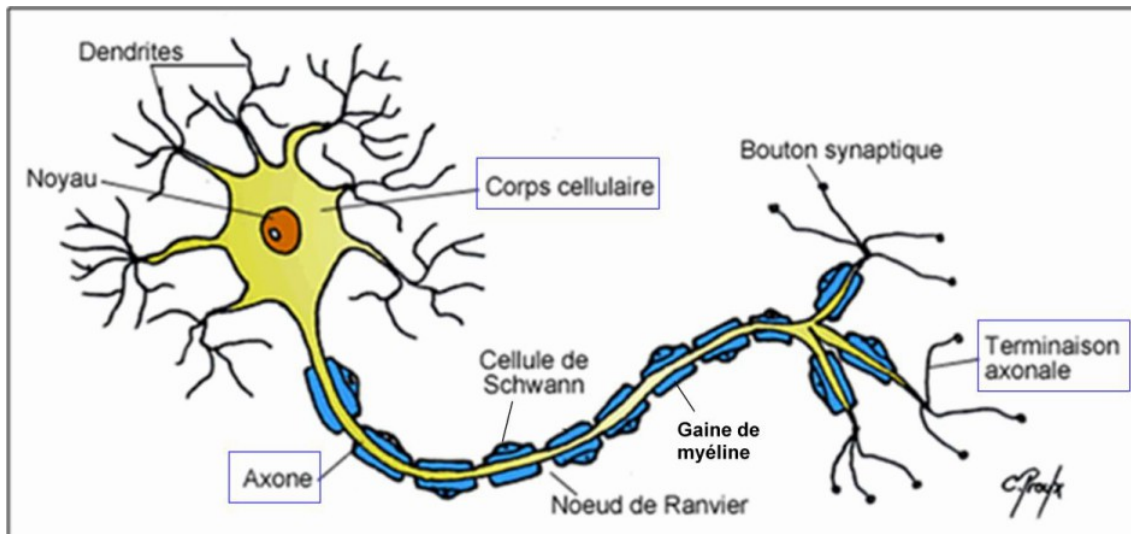
Les **neurones** sont des cellules très spécialisées constituant les éléments de base du système nerveux et sont en fait le **prolongement d'une fibre nerveuse**.

D'une façon générale, un **neurone** comporte trois grandes parties :

- **Le corps cellulaire** contenant le noyau et tous les éléments nécessaires à la vie cellulaire (mitochondrie, RER...) et présentant des prolongements (expansions cellulaires courtes et ramifiées) appelés **dendrites**. L'ensemble « corps cellulaire-dendrites » reçoit et fait la synthèse des messages qui lui parviennent.
- **L'axone** (prolongement unique, non ramifié et de longueur variable) servant à conduire un message en provenance du corps cellulaire vers d'autres cellules (neurones, cellules musculaires).
- **L'extrémité de l'axone** se ramifiant en de très nombreuses terminaisons

II - Le neurone, acteur principal de la conduction du message

permettant au neurone de réaliser des milliers de connexions (= synapses) avec d'autres cellules.

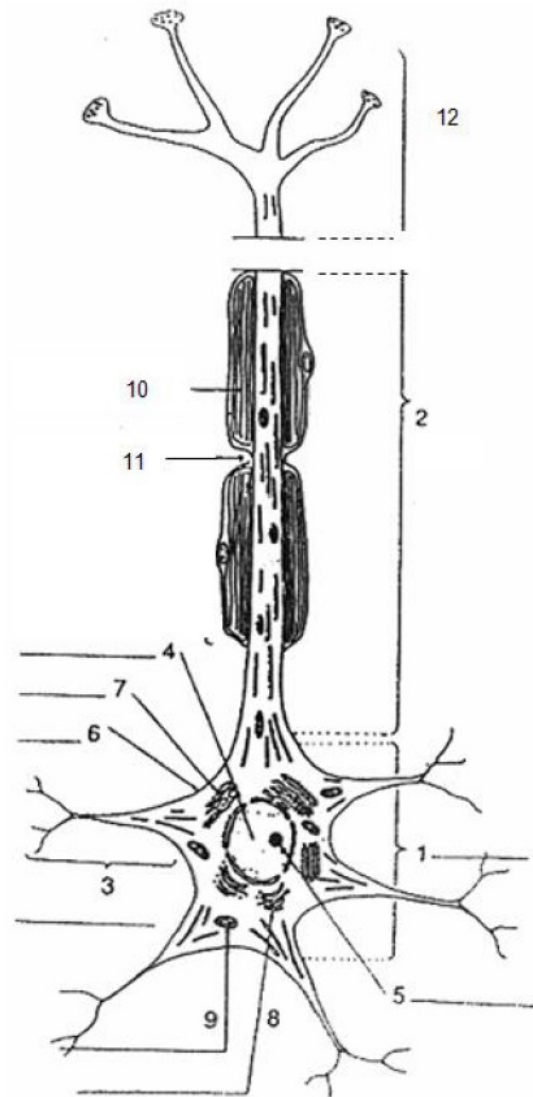


Structure générale d'un neurone

B. Exercice : Exploitation

Indiquez le nom correspondant à chaque numéro présent sur cette coupe schématique de neurone

II - Le neurone, acteur principal de la conduction du message



- 1 - Extrémité de l'axone (terminaison axonique)
- 2 - Mitochondrie
- 3 - Nucléole
- 4 - REG
- 5 - Membrane plasmique
- 6 - Dendrite
- 7 - Gaine de myéline
- 8 - Axone
- 9 - Appareil de Golgi
- 10 - Nœud de Ranvier
- 11 - Corps cellulaire
- 12 - Noyau

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

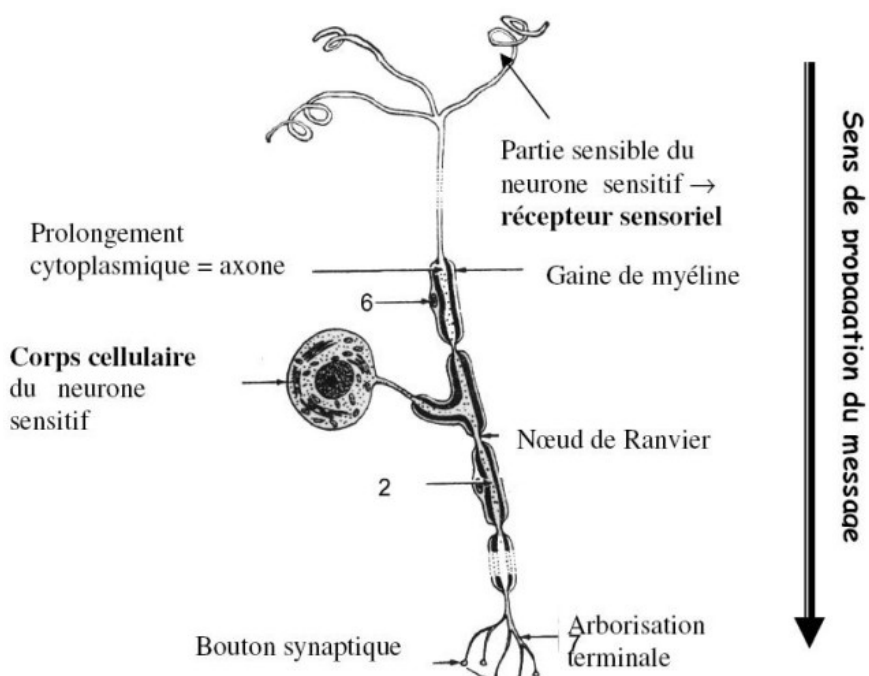
C. B. Les neurones mobilisés au cours d'un réflexe myotatique



Le rôle des neurones est donc de **générer** et de **transmettre rapidement** (de l'ordre de la milliseconde) les signaux (les messages nerveux) qu'ils reçoivent. Ces messages nerveux sont propagés que dans un seul sens (du corps cellulaire vers l'axone).

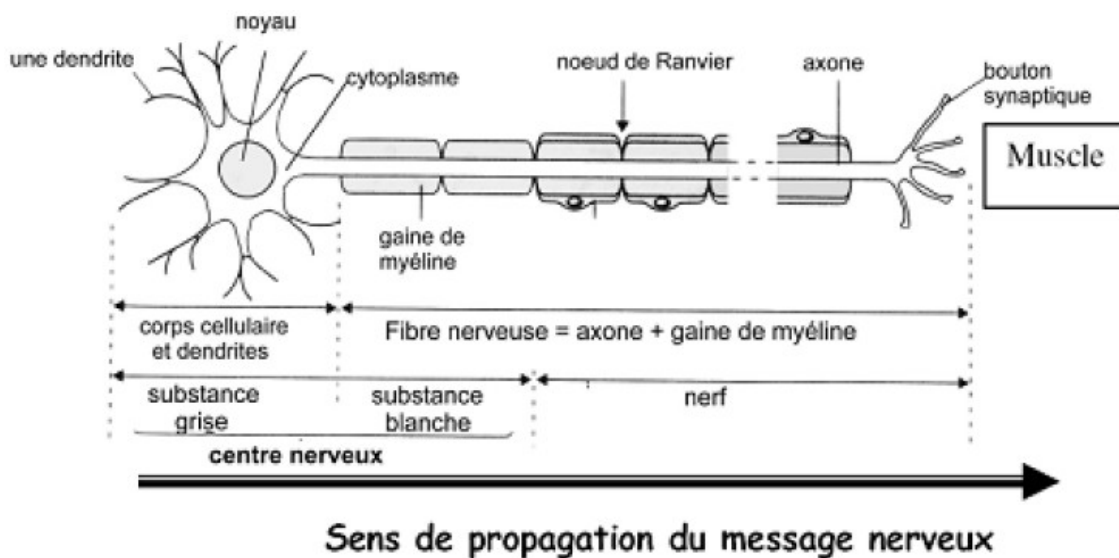
Tous les neurones ne sont pas identiques : suivant leur fonction, ils ont des formes très variées. Dans le cas d'un **réflexe myotatique**, il existe deux types de neurones qui interviennent successivement :

- **les neurones sensitifs** (en forme de T) ou **neurones afférents**, dont le corps cellulaire se trouve dans les ganglions des racines dorsales de la moelle épinière. Les extrémités de ces neurones sont en liaison avec des récepteurs sensoriels et leurs prolongements cytoplasmiques constituent les fibres nerveuses afférentes. Ainsi, le réflexe myotatique est qualifié de **réflexe médullaire**, car la stimulation est envoyée à la moelle épinière.



Structure d'un neurone sensitif

- **les neurones moteurs** (motoneurones) ou **neurones efférents** relient directement la moelle épinière aux cellules musculaires. Les motoneurones commandent la contraction des muscles. Les corps cellulaires de ces neurones sont localisés dans la substance grise de la moelle ; leurs axones empruntent les racines ventrales des nerfs rachidiens, constituant les fibres nerveuses efférentes.



Structure d'un neurone moteur

Ainsi, la **moelle épinière** est en fait constituée :

- en son centre d'une **substance grise**, zone riche en corps cellulaires de neurones et en fibres nerveuses dépourvues de myéline.
- à la périphérie d'une **substance blanche**, zone formée essentiellement de fibres nerveuses myélinisées et dépourvue de corps cellulaires.

D. Schéma bilan

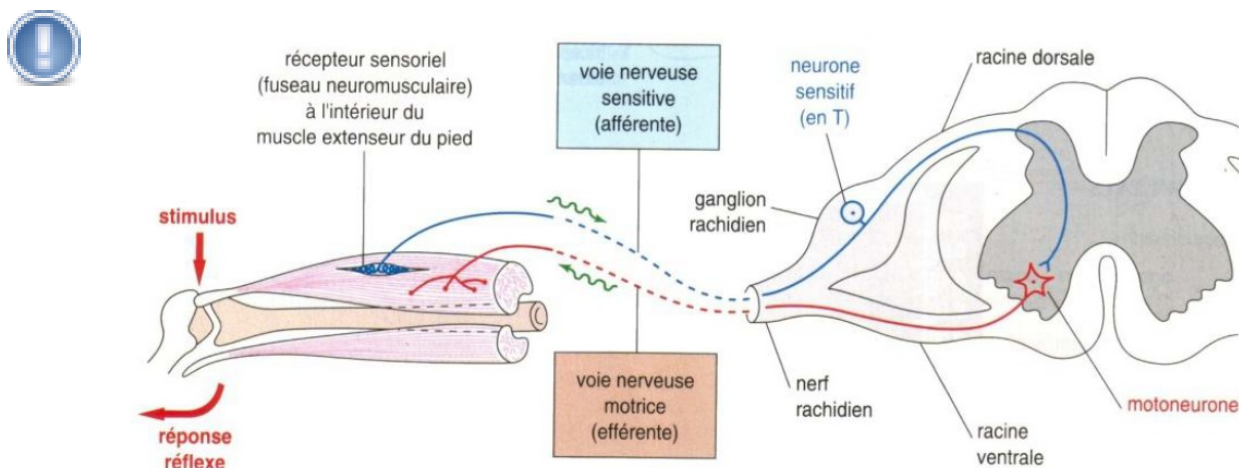
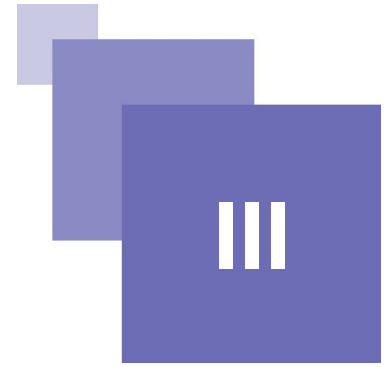


Schéma bilan d'un circuit neuronique dans le réflexe myotatique achillien

III - Nature et propagation du message nerveux



A. Le potentiel d'action, signal élémentaire du message nerveux	17
B. Propagation et codage du message nerveux	19

La réalisation du réflexe myotatique nécessite la circulation de messages nerveux de nature électrique qui parcourent les fibres nerveuses ou musculaires (cellules excitables). Ces messages naissent et se propagent le long de la membrane plasmique des neurones.

A. A. Le potentiel d'action, signal élémentaire du message nerveux

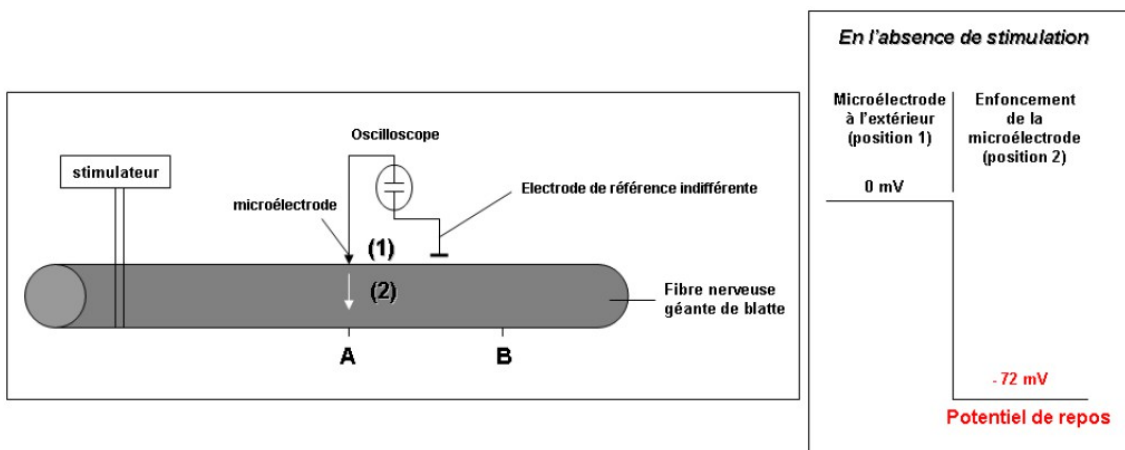


Le message nerveux est de nature **électrique**, puisque le passage de messages le long des fibres nerveuses se traduit par la propagation de perturbations électriques qui peuvent être mises en évidence en réalisant un enregistrement (à l'oscilloscope) des signaux électriques d'un nerf après stimulation.



La membrane d'une cellule nerveuse au repos (sans stimulation) présente une polarisation électrique : existence d'une différence de potentiel permanente entre la face interne (négative) et la face externe (positive) de la membrane plasmique. Cette tension électrique entre les 2 faces est appelée **potentiel de repos (PR)** et est de **-70 mVolts**.

N.B. : Ce potentiel de repos est caractéristique de toutes les cellules vivantes. Sa valeur varie néanmoins selon les types cellulaires, mais est toujours polarisée dans le même sens.



Enregistrement de la différence de potentiel transmembranaire d'une fibre nerveuse au repos

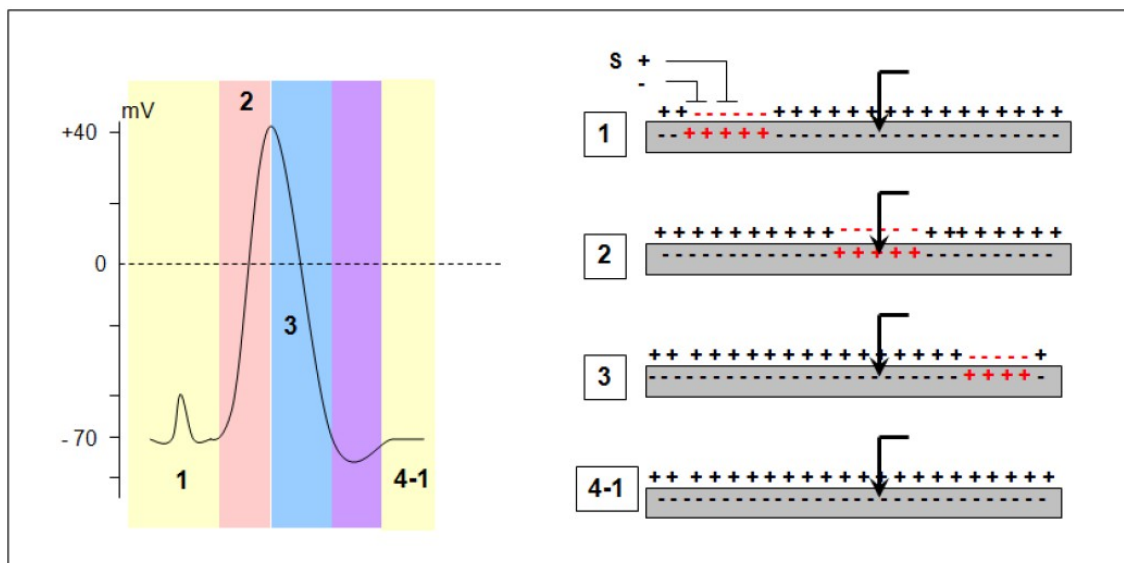


Lors d'une stimulation (pression, chaleur...) d'une fibre nerveuse, le potentiel de repos de la fibre nerveuse est modifié. Cette modification de la charge électrique de la membrane plasmique est le témoignage du passage d'une onde de nature électrique qui s'est propagée le long du nerf. Le passage d'un signal nerveux ou **potentiel d'action (PA)** correspond à une inversion de la polarisation entre les deux faces de la membrane de la fibre nerveuse. C'est un phénomène qui est très bref (de l'ordre de la milliseconde).

Cette modification se fait en 4 phases :

- Dépolarisation : l'intérieur de la cellule devient positif (hausse du potentiel interne)
- Repolarisation : l'intérieur de la cellule redevient peu à peu négatif (baisse du potentiel interne)
- Hyperpolarisation : l'intérieur de la cellule devient momentanément plus négatif que le potentiel de repos
- Retour au potentiel de repos

→ **Le PA est donc une modification provoquée et passagère (transitoire) de la valeur du potentiel de repos en un point de la fibre nerveuse.** C'est le signal élémentaire du message nerveux.



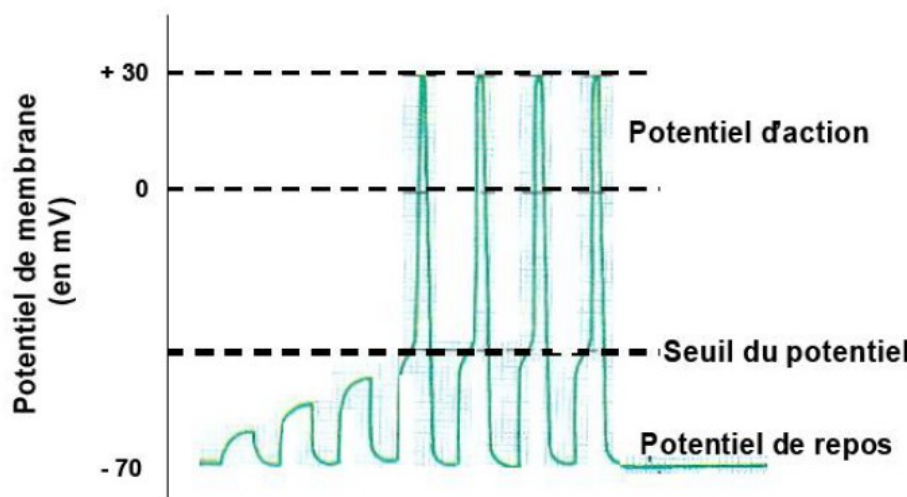
Enregistrement et interprétation du passage du potentiel d'action le long d'une fibre nerveuse

1. Potentiel de repos ; 2. Dépolarisation ; 3. Repolarisation ; 4. Retour au potentiel de repos (=1). La phase violette correspond à la phase d'hyperpolarisation.

B. B. Propagation et codage du message nerveux



En dessous d'un certain seuil de stimulation, les PA ne peuvent être générés. Il existe donc un **seuil d'excitation**. On peut observer cependant une légère dépolarisation dû au potentiel électrique (PE), mais qui est incapable d'engendrer un potentiel d'action. Si les stimulations sont efficaces, le PE dépasse une amplitude seuil appelé **seuil de dépolarisation** (ou seuil de potentiel), et un PA est émis. Le PA répond à **la loi du tout ou rien**.



La naissance d'un PA obéit à la loi du « tout ou rien »

Les PA ne peuvent naître que si l'intensité du stimulus atteint (ou dépasse) une valeur seuil appelée seuil du potentiel.

Le PA se propage le long de la fibre nerveuse en gardant ses caractéristiques constantes, l'**amplitude** des PA ne varie pas quelle que soit la variation du stimulus.

La **vitesse** de propagation du message nerveux varie :

- selon les types de fibres nerveuses
- selon la présence de myéline (les fibres amyéliniques, à diamètre égal, sont plus lentes que les fibres myélinisées),
- selon leurs calibres (les plus grosses fibres sont plus rapides).

Cette vitesse peut aller de 1 m/s à plus de 100 m/s, selon les espèces.

Au sein de la fibre nerveuse, le message nerveux est codé en **fréquence** de potentiel (= **nombre** de PA en fonction du temps ; exprimée en Hertz ($\text{Hz} = \text{s}^{-1}$)) et varie ainsi en fonction de **l'intensité et de la durée du stimulus**. Plus le stimulus est intense, plus tôt se fait la réponse et plus forte est la **fréquence des PA**. Ainsi, plus la fréquence des PA est élevée, plus de neurotransmetteurs seront libérés et plus la contraction musculaire effectuée en réponse sera importante.

Il est à noter également que l'intensité du message au niveau du nerf est dépendante du nombre de fibres stimulées.

IV - La transmission du message nerveux à d'autres cellules

IV

A. Structure d'une synapse, la zone de communication	21
Exploitation	23
B. Les mécanismes de la transmission synaptique	23
C. Diversité des synapses dans le circuit neuronique du réflexe myotatique	24
Schéma bilan	26

La propagation d'un message nerveux est une propriété exclusive des neurones. Néanmoins, ce message est destiné à une autre cellule qui peut-être un neurone ou une cellule effectrice. Cette cellule doit être capable de le comprendre et d'exécuter un message qui lui a été transmis.

A. A. Structure d'une synapse, la zone de communication

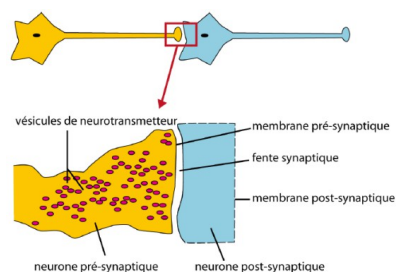
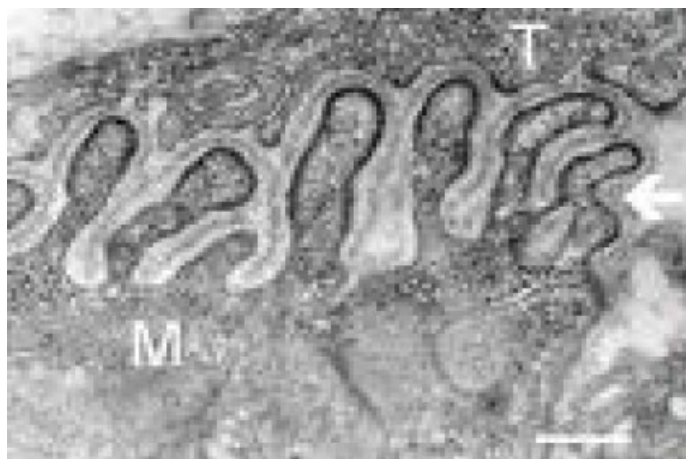


Image 1 Architecture d'une synapse

pré-synaptique (qui est toujours un axone) et l'élément post-synaptique (dendrite, corps cellulaire ou cellule effectrice). L'espace intercellulaire laissé libre entre ces deux éléments s'appelle la fente synaptique (de 20 à 30 nm de large).



Photographie au microscope électronique d'une synapse

T : élément présynaptique, M : élément post-synaptique

On distingue deux types de synapses :

- **synapse neuro-neuronique** : zone de jonction entre 2 neurones ; elles se situent toujours dans la substance grise.
- **synapse neuro-musculaire** (ou plaque motrice) : zone de jonction entre un motoneurone et la cellule effectrice musculaire (ex : reflexe myotatique).

Le neurone est une cellule sécrétrice de messagers chimiques appelés **neurotransmetteurs**, ce sont eux qui sont chargés de transmettre le message propagé par les neurones aux cellules qu'ils innervent. Ils sont solubles, produits et accumulés dans des vésicules au niveau du neurone pré-synaptique, puis déversés au niveau de la zone de contact qu'ils entretiennent avec les autres cellules. Il s'agit donc d'une **transmission chimique**. Dans le cas du circuit nerveux de l'arc réflexe myotatique, le neurotransmetteur est l'**acétylcholine**.



Remarque

Le blocage de la transmission nerveuse des neurones aux cellules est très utilisé en chirurgie pour pouvoir opérer les malades sans déclencher de réflexe moteur de leur part : pour ce faire, on utilise un poison dont les effets sur les animaux sont connus depuis longtemps, le curare (molécule chimique). Ce poison, dont les indiens se servaient pour enduire leurs flèches, a pour conséquence un relâchement généralisé des muscles. Le poison n'empêche pas la propagation du message nerveux le long du neurone, ni le muscle de se contracter ; il empêche simplement la transmission du message nerveux qui commande au muscle de se contracter.

B. Exploitation

Expérience de blocage de la transmission du message nerveux chez la grenouille

Question

Expliquer ce qu'apporte chaque séquence vidéo pour la compréhension du mode d'action du curare sur le muscle d'une grenouille.

C. B. Les mécanismes de la transmission synaptique



L'arrivée de PA au niveau d'une terminaison axonique pré-synaptique déclenche la libération par **exocytose** des neurotransmetteurs dans la fente synaptique. Les neurotransmetteurs se fixent à des **récepteurs spécifiques** de la membrane de la cellule post-synaptique (ex : cellule musculaire).

Cette fixation du messenger chimique au niveau des récepteurs engendre une modification du potentiel transmembranaire de la membrane post-synaptique. Ceci peut générer un message nerveux dans la cellule post-synaptique qui sera codé par la quantité de neurotransmetteurs libérés.

L'interruption de la transmission synaptique peut-être due à :

- l'inactivation rapide du neurotransmetteur dans la fente synaptique, notamment via la dégradation par une enzyme spécifique du neurotransmetteur dans l'espace synaptique ;
- la recapture du neurotransmetteur par le neurone pré-synaptique.

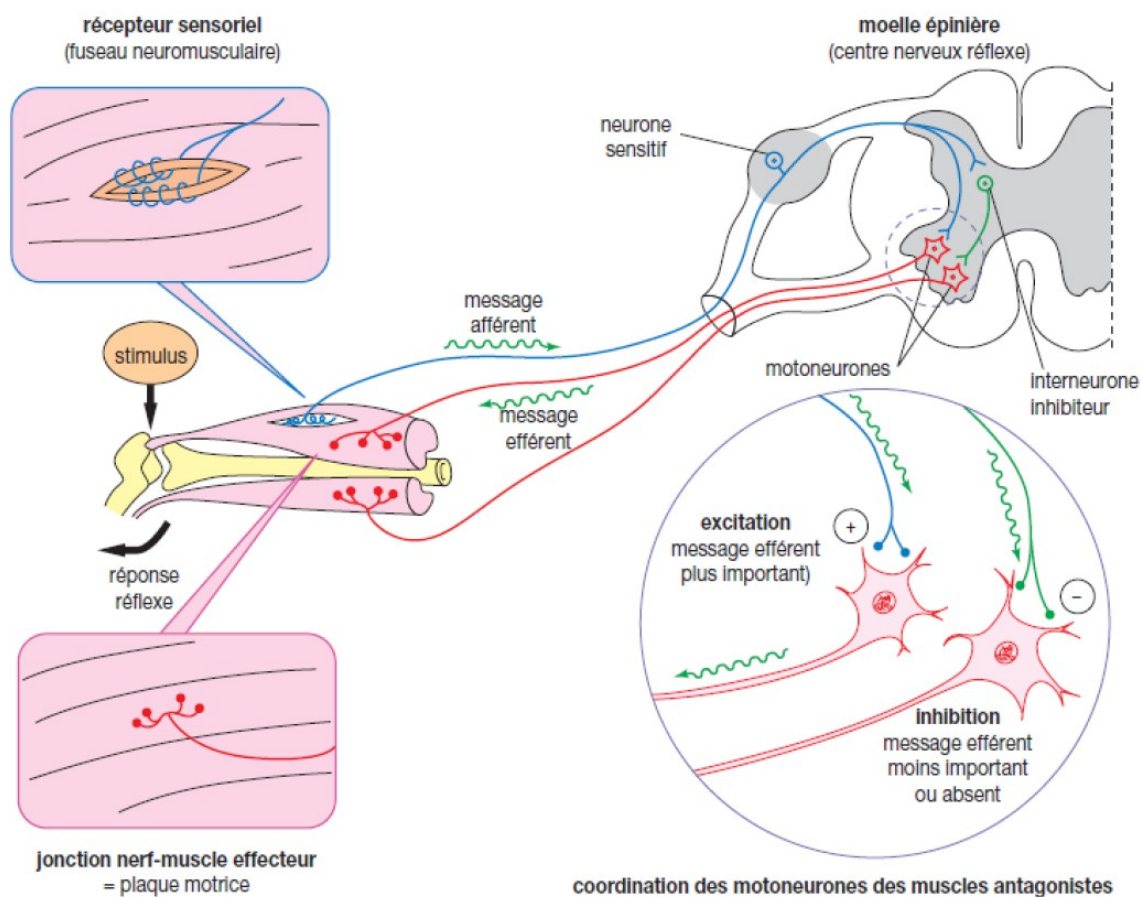
Le neurotransmetteur joue donc un rôle d'excitation. Il est à noter que dans une telle transmission, le message ne peut-être transmis par la synapse que dans un seul sens (transmission unidirectionnelle) et que cette synapse ralentit fortement la transmission du message nerveux.

Veuillez consulter la version en ligne pour accéder à l'animation "Mécanismes de la transmission synaptique"

D. C. Diversité des synapses dans le circuit neuronique du réflexe myotatique



Lors du réflexe myotatique, les motoneurons de la moelle épinière sont soumis à des influences contradictoires. La mobilisation d'une articulation fait intervenir des muscles antagonistes : la contraction des **muscles extenseurs** s'opposent simultanément au relâchement des **muscles fléchisseurs**. En fait, l'activité des motoneurons du muscle extenseur est augmentée sous l'influence de **synapses excitatrices** et donc parallèlement l'activité des motoneurons du muscle fléchisseur antagoniste est diminuée sous l'influence de **synapses inhibitrices**.



Fonctionnement de deux types de synapses antagonistes lors d'un réflexe achilien

Les synapses fonctionnent de manière identique, mais selon la nature des neurotransmetteurs libérés par les neurones pré-synaptiques et la nature des récepteurs présents dans la membrane post-synaptique, les synapses peuvent être de natures différentes et donc avoir des effets opposés sur le neurone post-synaptique.

- **Synapse excitatrice** : le neurotransmetteur libéré entraîne la naissance d'un nouveau message dans le neurone post-synaptique. Lorsque les neurones excitateurs sont stimulés, la liaison du neurotransmetteur avec les récepteurs post-synaptiques correspondants provoque une **dépolarisation** de la membrane du neurone et facilite la naissance de nouveaux PA. Cette dépolarisation de la membrane dépend de la quantité de neurotransmetteurs libérés dans la fente synaptique. Le PA engendré se propage à l'ensemble de la membrane plasmique, ce qui permet de reproduire le message nerveux et de commander une action pour laquelle il codait (ex : la contraction musculaire).
- **Synapse inhibitrice** : le neurotransmetteur libéré freine (ou empêche) l'émission de PA par le neurone post-synaptique. Lorsque les neurones inhibiteurs sont stimulés, la liaison du neurotransmetteur avec les récepteurs post-synaptiques correspondants provoque une **hyperpolarisation** de la membrane du neurone post-synaptique et s'oppose à la naissance de nouveaux PA. Cette hyperpolarisation dépend aussi de la quantité de neurotransmetteurs libérés dans la fente synaptique.

→ Le neurone post-synaptique est donc soumis en permanence à l'influence de ces deux types de synapses connectées à sa membrane. Pour déclencher un ou plusieurs PA au niveau du **segment initial de l'axone**, le corps cellulaire du neurone post-synaptique doit effectuer une **sommation des PA qui lui parviennent** :

- **une sommation temporelle** si plusieurs PA très rapprochés arrivent par la même fibre pré-synaptique. La fréquence d'émission des PA pré-synaptiques doit être suffisamment rapide pour permettre au motoneurone de dépasser son seuil de dépolarisation. Cette sommation **temporelle** est due à une libération de neurotransmetteurs dans la fente synaptique proportionnelle à la fréquence de PA.
- **une sommation spatiale** si plusieurs fibres pré-synaptiques conduisent un PA et que ces PA atteignent simultanément les synapses du neurone post-synaptique. La sommation spatiale est donc la somme à un moment donné des différents PA générés en différents points du motoneurone, c'est à dire au niveau de différentes synapses. Suite à cette sommation spatiale, si le seuil d'excitabilité est franchi, un message nerveux efférent moteur constitué d'une fréquence plus ou moins importante de PA va être générer. Chaque fibre musculaire réalise ainsi une **intégration** des différentes informations qui lui parviennent via un seul neurone moteur.

E. Schéma bilan

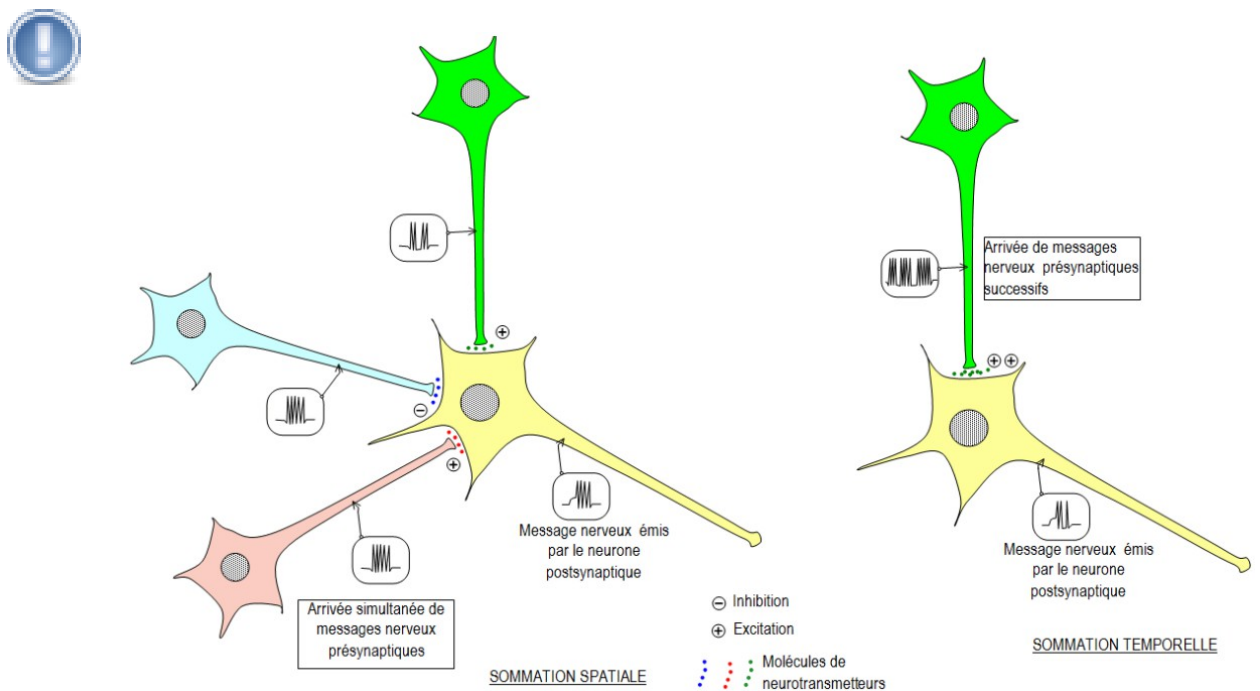


Schéma bilan de la sommation spatiale/temporelle

V - Motricité volontaire et Plasticité cérébrale



V

A. De la volonté au mouvement	29
B. La plasticité cérébrale	31

Le reflexe myotatique fait intervenir la moelle épinière comme système nerveux central, mais en aucun cas les centres nerveux supérieurs (encéphale). Par contre, la commande volontaire des mouvements nécessite l'intervention des structures cérébrales.

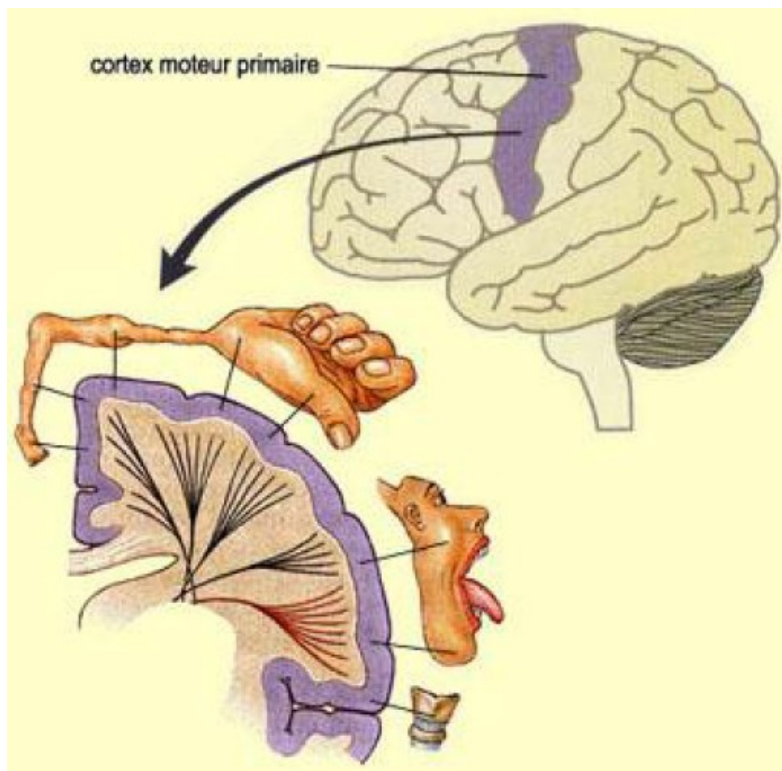
A. A. De la volonté au mouvement



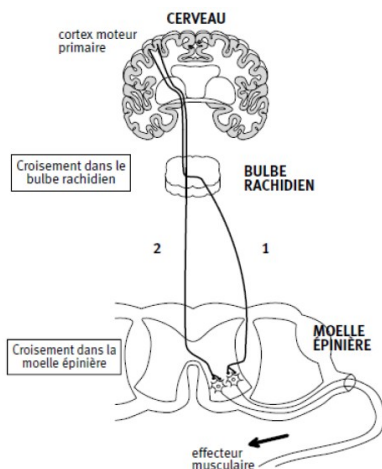
Grâce à l'imagerie cérébrale (scanner, IRM...), l'exploration du cortex cérébral permet de visualiser à la fois des images anatomiques et des variations d'activité lorsque l'individu effectue une tâche.

L'exécution d'un mouvement volontaire est toujours associée à des zones du **cortex cérébral** (= partie superficielle du cerveau formée par la substance grise) ; ces territoires sont les **aires motrices primaires**.

Dans chaque hémisphère cérébral, **les aires motrices primaires** commandent directement les mouvements. Chaque partie du corps humain est reliée à une zone définie du cortex cérébral qui assure sa commande motrice. Il est à noter que les parties du corps douées d'une grande capacité de mouvements (mains, bouche) occupent une surface importante de l'aire motrice. Il est possible ainsi d'établir une **carte motrice** qui permet de visualiser certaines parties du corps occupant plus de place que d'autres en relation la finesse dans le mouvement.



Localisation du cortex moteur primaire et Carte motrice



Les messages nerveux élaborés au niveau de l'aire motrice primaire cheminent par des **faisceaux de neurones** qui descendent dans la moelle épinière jusqu'aux neurones moteurs responsables de la contraction des fibres musculaires.

Ces **voies motrices** sont **croisées** : l'aire motrice de l'hémisphère gauche commande les mouvements volontaires de la partie droite du corps et inversement.

Certaines lésions affectant les différents niveaux du système nerveux intervenant dans la commande volontaire se traduisent par des dysfonctionnements musculaires et des paralysies.

- Un accident vasculaire cérébral (AVC) peut entraîner une **hémiplégie** (= paralysie d'une partie du corps)
- Des lésions de la moelle épinière (accidents...) peuvent entraîner des **paraplégies** (paralysie des membres inférieurs et de la partie basse du tronc)

B. B. La plasticité cérébrale



L'organisation du cerveau et notamment celle du cortex est identique pour tous les individus, c'est une caractéristique propre à l'espèce. Cependant, certaines différences au niveau du cerveau peuvent être visibles entre individus. Les capacités motrices d'un individu s'acquièrent au cours de l'enfance (apprentissage des gestes...) mais évoluent et se diversifient à l'âge adulte. Ces facultés d'amélioration des performances s'appellent la **plasticité cérébrale**.

Cette plasticité du cortex moteur explique les capacités de récupération du déficit moteur après une paralysie accidentelle. Cette faculté de récupération est liée à la rééducation qui favorise les remaniements du fonctionnement cérébral.