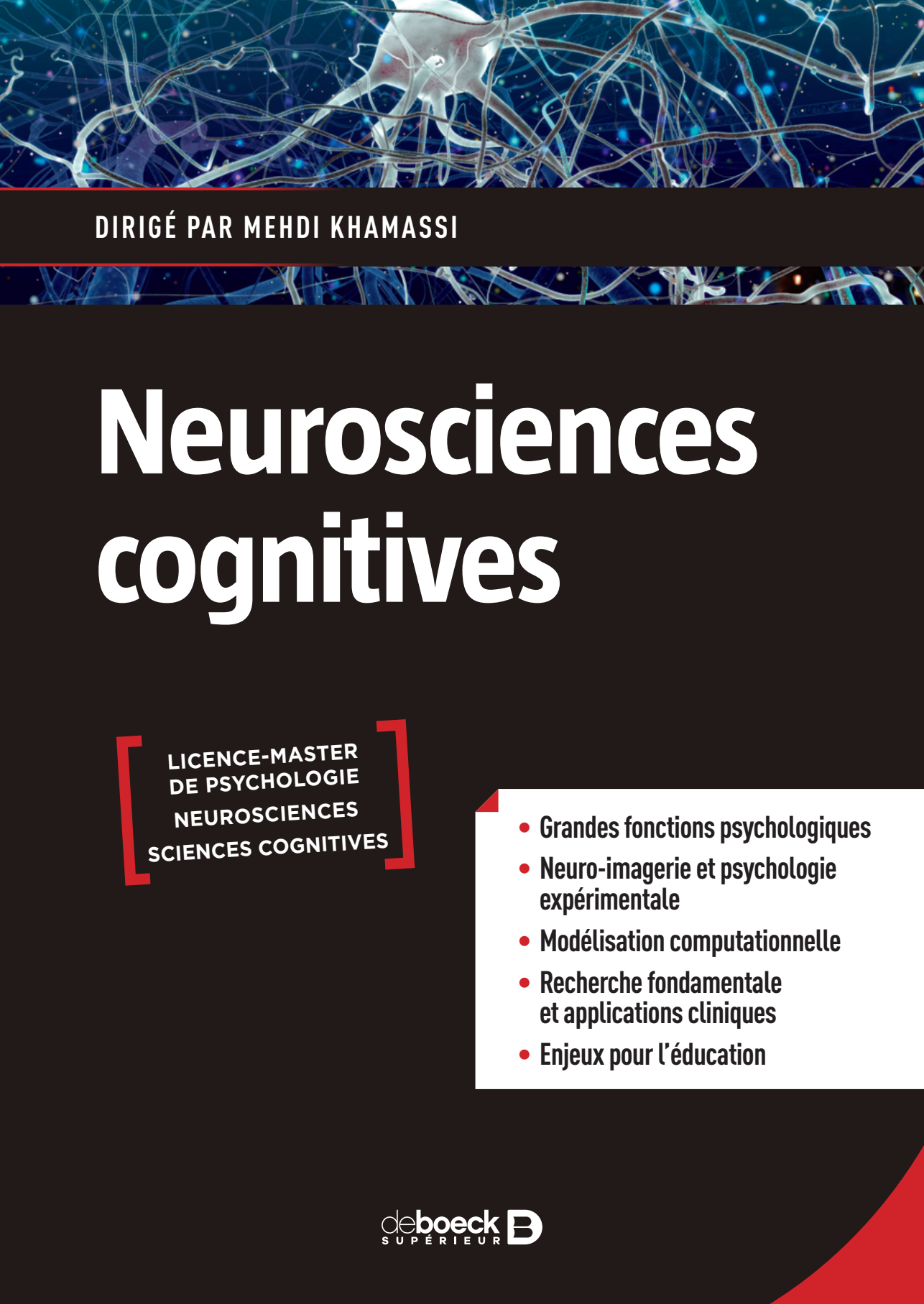




DIRIGÉ PAR MEHDI KHAMASSI

Neurosciences cognitives

LICENCE-MASTER
DE PSYCHOLOGIE
NEUROSCIENCES
SCIENCES COGNITIVES

- Grandes fonctions psychologiques
- Neuro-imagerie et psychologie expérimentale
- Modélisation computationnelle
- Recherche fondamentale et applications cliniques
- Enjeux pour l'éducation

Dirigé par Mehdi Khamassi

Neurosciences cognitives

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboecksuperieur.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2021

Rue du Bosquet, 7 – B-1348 Louvain-la-Neuve

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale,

Paris : octobre 2021

Bibliothèque royale de Belgique,

Bruxelles : 2021/13647/081

ISBN: 9782807329218

Sommaire

Chapitre 1 Perception et attention	11
1. Introduction	12
2. Les mécanismes de sélection visuelle : rétinotopie et attention	14
3. Comprendre l'attention : un enjeu sociétal	21
4. Conclusion	22
Chapitre 2 Le cerveau, le mouvement, et les espaces	25
1. Introduction : simplicité et vicariance	26
2. Regard et geste	27
3. Percevoir et agir : mêmes mécanismes ?	35
4. La marche	39
5. L'imagerie mentale	44
6. Mouvement et expression des émotions	47
7. Les espaces de l'action	47
Chapitre 3 Étude des systèmes de mémoire dans le cadre d'un comportement : la navigation	57
1. Introduction	58
2. Apprentissage et mémoires : définitions	59
3. La navigation : une approche comportementale des systèmes de mémoire	64
4. L'information multi-sensorielle	65
5. Acquérir une mémoire de l'espace : la notion théorique de cadre de référence	66
6. Les stratégies de navigation : une flexibilité dans les apprentissages	67
7. Les mémoires dans la navigation : débats fondateurs et bases neurales	75
8. À retenir	88
Chapitre 4 Décision et action	95
1. Introduction	96
2. Les différents types de décisions	96
3. Les décisions : de la valeur à l'action	99
4. Les bases neurales de la prise de décision	109
5. Les troubles de la prise de décision	119
6. À retenir	123
Chapitre 5 Neurolinguistique	129
1. Introduction	130
2. Éléments clés de linguistique	131
3. L'apport des neurosciences à l'étude du langage	137
4. Éléments de neurosciences développementales	149
5. Conclusion	155

Chapitre 6	Conscience et métacognition	163
1.	Introduction générale : qu'est-ce que la conscience ?	164
2.	L'accès conscient	166
3.	La métacognition	178
4.	Synthèse, relation entre ces différents aspects de conscience	193
5.	À retenir	193
Chapitre 7	Cognition sociale	201
1.	Introduction	202
2.	Le traitement de l'autre et des signaux sociaux	203
3.	La distinction entre soi et autrui	207
4.	L'influence des autres sur nos comportements	213
5.	Les interactions avec les autres	219
6.	Conclusion	226
Chapitre 8	Psychologie et neurosciences : enjeux pour l'éducation	233
1.	Trancher par les neurosciences les questions d'éducation ?	234
2.	Les besoins d'une approche scientifique de l'éducation	236
3.	Au-delà des indices comportementaux : l'apport des neurosciences	241
4.	Dériver des pratiques éducatives de résultats scientifiques	245
5.	Conclusion	248
6.	À retenir	250
Chapitre 9	Initiation à la modélisation computationnelle	255
1.	Introduction	256
2.	Un exemple approfondi : la théorie des perspectives	265
3.	Un exemple de succès : l'apprentissage par renforcement	268
4.	La méthode	276
5.	Conclusion	280

Présentation des auteurs

Alain Berthoz est professeur honoraire au Collège de France, chaire et laboratoire de physiologie de la perception et de l'action (Collège de France/CNRS). Il est également membre de l'Académie des sciences, de l'Académie des technologies (France), de l'Académie royale de médecine et des sciences (Belgique), de l'Académie américaine des arts et des sciences, et de l'Académie bulgare de médecine.

Perrine Brusini est *lecturer* en psychologie développementale à l'Université de Liverpool. Le but de ses travaux de recherche est de comprendre les mécanismes impliqués dans le traitement du langage, et comment ces mécanismes se développent dans les premières années de vie. Pour ce faire, elle utilise des techniques de neuro-imagerie comme l'EEG et la fNIRS.

Élodie Cauvet est *lecturer* en neurosciences cognitives, affectives et développementales à Stockholm pour «DIS Study Abroad» et affiliée pour sa recherche à l'Institut Karolinska. Ses recherches portent sur l'acquisition du langage, le traitement cérébral du langage et de la musique, la neuro-anatomie chez les enfants atteints de troubles développementaux (dyslexie, TSA, TDAH).

Anne Collins est *assistant professor* à l'Université de Californie, Berkeley, et dirige le laboratoire Computational Cognitive Neuroscience. Ses recherches utilisent des techniques de modélisation mathématique pour étudier les capacités humaines uniques d'apprentissage et de généralisation. Elle a reçu le Young Investigator Award de la Société des neurosciences cognitives.

Thérèse Collins est professeur de sciences cognitives à l'Université de Paris (ex-Paris Descartes). Elle a été co-directrice du Cogmaster (sous la tutelle de l'ENS – Paris Sciences et Lettres –, l'Université de Paris et l'EHESS) de 2014 et y co-dirige toujours la majeure psychologie cognitive. Elle préside la section 16 (psychologie et ergonomie) du Conseil national des universités.

Laura Dugué est enseignante-chercheuse à l'Université de Paris (ex-Paris Descartes) et membre junior de l'Institut universitaire de France. Elle est également co-directrice des études pour le Cogmaster, sous la tutelle de l'ENS (Paris Sciences et Lettres), l'Université de Paris et l'EHESS.

Marwa El Zein conduit ses travaux de recherche sur la prise de décision en groupe et les comportements collectifs à l'Institut Max-Planck de développement humain à Berlin. Elle est docteure en neurosciences cognitives et a effectué sa thèse dans le domaine de la cognition sociale sur la perception des émotions.

Louise Goupil est chercheuse post-doctorante à l'Université d'East London. Ses recherches portent sur les mécanismes métacognitifs et sociaux qui sous-tendent la communication et la transmission culturelle et linguistique chez l'humain, et sur la façon dont le langage et la communication façonnent la perception consciente et la métacognition.

Hippolyte Gros est maître de conférences en sciences cognitives à CY Cergy Paris Université, au sein du laboratoire Paragraphe. Il enseigne à l'INSPÉ de l'Académie de

Versailles. Il travaille notamment sur la résolution de problèmes, la cognition numérique et les mythes éducatifs.

Katarina Gvozdic est maître assistante en psychologie cognitive de l'éducation au sein du laboratoire IDEA (Instruction, développement, éducation, apprentissage) de l'Université de Genève. Ses recherches portent sur le développement conceptuel dans le cadre des apprentissages scolaires et de la formation des enseignants.

Mehdi Khamassi est directeur de recherche au CNRS, affecté à l'Institut des systèmes intelligents et de robotique, sur le campus de Sorbonne Université, Paris. Il est également co-directeur des études pour le Cogmaster, sous la tutelle de l'ENS (Paris Sciences et Lettres), l'Université de Paris et l'EHESS.

Louise Kirsch est enseignante-chercheuse en neurosciences cognitives à l'Université de Paris. Elle conduit ses travaux sur la perception multisensorielle au sein du Centre de neurosciences intégratives et de cognition (INCC).

Alizée Lopez-Persem est chargée de recherche à l'INSERM en neurosciences cognitives à l'Institut du Cerveau, dans l'équipe FrontLab (fonctions et dysfonctions des systèmes frontaux). Ses recherches concernent les bases cérébrales de la prise de décision et de la créativité.

Laure Rondi-Reig est directrice de recherche au CNRS et experte en neurosciences comportementales. Elle dirige une équipe Cervelet, navigation et mémoire au laboratoire Neurosciences Paris Seine au sein de l'IBPS à Sorbonne Université, et ses recherches portent sur le rôle du cervelet dans les fonctions cognitives. À l'aide de paradigmes de navigation, elle a développé des biomarqueurs comportementaux pour caractériser l'altération de la mémoire dans des modèles murins et humains. Elle a reçu plusieurs prix pour ses travaux en navigation et vieillissement et pour son innovation en santé numérique.

Lou Safra est chercheuse en psychologie politique à Sciences Po, Paris. Elle s'intéresse aux mécanismes cognitifs qui sous-tendent les comportements sociaux et politiques, notamment en ce qui concerne le choix de leaders et la coopération. Pour ce faire, elle s'appuie sur des données comportementales, des enquêtes sociales, la modélisation informatique et, plus récemment, l'analyse d'objets culturels tels que la peinture et la production littéraire.

Emmanuel Sander est professeur ordinaire à la Faculté de psychologie et de sciences de l'éducation de l'Université de Genève et y dirige le laboratoire IDEA (Instruction, développement, éducation, apprentissage). Ses recherches sont, dans une perspective développementale, consacrées à l'analyse des représentations mentales et des processus interprétatifs dans le champ scolaire.

Calliste Scheibling-Sève est chercheure postdoctorale en psychologie cognitive de l'éducation au sein du laboratoire IDEA (Instruction, développement, éducation, apprentissage) de l'Université de Genève. Ses recherches portent sur le développement de l'esprit critique à l'école.

Claire Sergent est professeure et membre du Centre de neurosciences intégratives et de cognition de l'Université de Paris (ex-Paris Descartes). Depuis 2021, elle est co-directrice du Cogmaster, sous la tutelle de l'ENS (Paris Sciences et Lettres), l'Université de Paris et l'EHESS, après en avoir co-dirigé la majeure neurosciences cognitives.

Avant-propos

Cet ouvrage présente une introduction aux recherches actuelles à l'interface entre psychologie et neurosciences. Alors que de nombreux manuels universitaires francophones sont monodisciplinaires, introduisant soit les neurosciences, soit la psychologie en général, il s'agit de mettre en avant comment les deux disciplines se sont nourries mutuellement pour aborder de grandes fonctions cognitives telles que la perception, l'attention, le mouvement et l'espace, la mémoire, la cognition spatiale, la prise de décision et l'action, le langage, la conscience, la métacognition ou encore la cognition sociale.

L'ouvrage s'adresse principalement aux étudiants en licence ou en master de psychologie ou de neurosciences qui veulent combiner les deux disciplines ou s'intéressent à leur articulation. Il s'adresse également à celles et ceux qui souhaitent s'initier à la modélisation computationnelle pour ces deux disciplines, nous allons y revenir. Mais les chapitres sont rédigés d'une façon suffisamment accessible pour que toute personne non-spécialiste qui s'intéresse aux neurosciences et à la cognition puisse s'y référer et y trouver des éléments d'initiation et d'approfondissement.

Chaque chapitre se focalise sur une fonction cognitive particulière, et s'appuie à la fois sur l'étude du comportement d'une part, et l'imagerie cérébrale ou la neurophysiologie d'autre part, pour élucider les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents. Comprendre la variété des réseaux cérébraux en jeu, ou les différences de mécanismes neurophysiologiques, nous aide à mieux appréhender la diversité des comportements exprimés, et les raisons pour lesquelles ils sont affectés différemment dans différents troubles ou pathologies neuro-psychiatriques.

Au fil des pages sont retracés différentes découvertes et changements de paradigmes qui ont marqué l'histoire des neurosciences aussi bien que de la psychologie ou de la neurolinguistique. Sont remémorés et resitués dans leur contexte des chercheurs et des chercheuses qui ont voulu dépasser l'étude de la psychologie par la seule introspection, comme Gustav Theodor Fechner qui contribua à la fondation du champ de la psychophysique au milieu du XIX^e siècle en étudiant les relations quantitatives entre stimuli et intensités perçues, comme William James qui fonda la première chaire de psychologie expérimentale à Harvard au tournant du siècle dernier, comme Brenda Milner qui fut l'une des fondatrices des neurosciences cognitives en étudiant dans les années 1950 les dissociations entre systèmes de mémoire dans le cerveau, comme Jerry Fodor et Noam Chomsky qui à partir des années 1960 contribuèrent à ce qu'on appelle la «révolution des sciences cognitives» en étudiant les traitements d'information atomiques qui régissent différentes fonctions psychologiques, langage inclus, ou encore comme David Marr qui contribua à fonder les neurosciences computationnelles en apportant le formalisme mathématique et les outils et méthodes de la physique pour apporter de la précision et un caractère prédictif aux modèles en neurosciences et en psychologie.

Comme pourront le constater les lecteurs et les lectrices, les questions d'apprentissage se retrouvent de manière transverse à de nombreux chapitres. L'apprentissage s'applique en

effet aussi bien à des situations sociales que non sociales, à notre capacité à focaliser notre attention sur les informations pertinentes (*chapitre 1*), à l'adaptation de nos trajectoires dans l'espace ou de nos réponses motrices à des stimuli (*chapitre 2*), à nos choix d'actions en vue d'atteindre des buts à long terme, comme obtenir un diplôme ou publier un livre sur les neurosciences cognitives (*chapitre 4*), à notre manière d'acquérir la maîtrise du langage (*chapitre 5*), ou encore à notre aptitude à reconnaître des partenaires sociaux dignes de confiance en vue de coopérer (*chapitre 7*).

Ces apprentissages peuvent être parfois verbalisés et stockés en mémoire déclarative, relevant ainsi d'apprentissages conscients, ou sont parfois beaucoup plus implicites et automatiques, lorsque les comportements adaptés sont stockés en mémoire procédurale. Cette dichotomie entre nos apprentissages explicites et implicites, conscients et non-conscients, entre nos décisions conscientes et non conscientes, se retrouve dans de nombreux comportements de notre vie quotidienne, et vient ainsi moduler nos capacités métacognitives, c'est-à-dire à réfléchir sur nos propres pensées et raisonnements (*chapitre 6*). Ceci est très joliment illustré dans l'histoire de la neuropsychologie par l'étude du patient H. M., dont une lésion de l'hippocampe suite à un accident avait fait perdre la capacité à stocker de nouveaux souvenirs en mémoire déclarative, tout en restant capable d'acquérir sans s'en rendre compte de nouvelles compétences motrices (telles que dessiner en regardant dans un miroir), car sa mémoire procédurale était restée intacte (*chapitre 3*).

Les lecteurs et lectrices trouveront également un chapitre dédié aux enjeux des connaissances en psychologie et en neurosciences pour l'éducation (*chapitre 8*). Loin de vouloir remplacer toutes les connaissances de terrain, acquises notamment en classe, ou celles provenant des sciences de l'éducation et de la sociologie, il s'agit de poser un regard critique sur ce que les neurosciences cognitives peuvent apporter de complémentaire. Cela nécessite d'une part de mettre en garde contre la fascination pour les neuro-mythes, qui font baisser la garde à notre esprit critique et risquent de nous faire accepter pour argent comptant des résultats de laboratoires qui ne sont pas encore assez matures et généralisables pour pouvoir s'appliquer tels quels en classe. Cela permet d'autre part de souligner le potentiel qu'ont les neurosciences cognitives à venir compléter nos différentes approches pédagogiques par des connaissances plus précises sur un organe central avec lequel nous apprenons : le cerveau.

Enfin, encore rare dans le paysage éditorial francophone, cet ouvrage propose une initiation à la modélisation computationnelle, avec du code source ouvert (*chapitre 9*). Depuis une vingtaine d'années, on assiste en effet à une montée en puissance de la modélisation computationnelle aussi bien en neurosciences qu'en psychologie. Alors que toute recherche pluridisciplinaire comporte son lot d'ambiguïtés terminologiques, tant les mots ont souvent des sens différents d'une discipline à l'autre, la modélisation apporte la précision du langage mathématique. Elle permet également de synthétiser de grandes quantités de données expérimentales en un petit nombre d'équations et de paramètres, répondant ainsi au principe de parcimonie. Elle confère un potentiel prédictif aux hypothèses et aux théories. Elle permet aussi d'entrevoir des ponts avec les recherches actuelles en intelligence artificielle, qui manipulent des outils tels que les réseaux de neurones (profonds ou pas) ou l'apprentissage machine, puisant ainsi autant leur inspiration dans les neurosciences cognitives qu'elles les nourrissent. Mais attention, la puissance que fournit la modélisation

doit s'accompagner d'une grande précaution, de rigueur et de modestie. Comme l'écrivait le statisticien George Box: «Tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles». Aux lecteurs et lectrices de découvrir la suite...

Celles et ceux qui, à l'issue de la lecture de cet ouvrage, souhaitent aller plus loin dans l'étude critique des liens entre psychologie et neurosciences, et de la place des neurosciences au sein des sciences cognitives sont invités à lire le numéro 69 de la revue *Intellectica*. Paru en 2018, ce numéro contient un dossier spécial coordonné par Cyril Monier et Alessandro Sarti sur «Les Neurosciences au sein des sciences de la cognition entre neuroenthousiasme et neuroscepticisme». On y trouvera des regards historiques, éthiques, épistémologiques et philosophiques sur ce qu'impliquent ces échanges et intrications entre disciplines au niveau scientifique, institutionnel et sociétal. Enfin, celles et ceux qui souhaitent approfondir les réflexions éthiques liées aux sciences cognitives sont invités à lire le numéro 70 de la revue *Intellectica*. Paru en 2019, ce numéro contient un dossier spécial coordonné par Mehdi Khamassi, Raja Chatila et Alain Mille sur «Éthique et sciences cognitives». On y trouvera des analyses selon différents points de vue et différentes disciplines de questions éthiques spécifiques des sciences cognitives et de leurs applications (santé, éducation, intelligence artificielle, robotique, technologies cognitives, sciences comportementales au service des politiques publiques), mais aussi de questions éthiques plus générales comme celles liées à la déontologie de la recherche, l'intégrité scientifique, et les impacts que peuvent avoir les débats au sein des sciences cognitives sur des questions de philosophie morale.

Références bibliographiques

Monier, C. & Sarti, A. (éd.) (2018). Les Neurosciences au sein des sciences de la cognition entre neuroenthousiasme et neuroscepticisme. *Intellectica*, 69(1-2). Consulté à l'adresse <https://intellectica.org/fr/numeros/les-neurosciences-au-sein-des-sciences-de-la-cognition-entre-neuroenthousiasme-et-neuroscepticisme>

Khamassi, M., Chatila, R. & Mille, A. (éd.) (2019). Éthique et sciences cognitives. *Intellectica*, 70(1). Consulté à l'adresse <https://intellectica.org/fr/numeros/ethique-et-sciences-cognitives>



1	Introduction	12
2.	Les mécanismes de sélection visuelle : rétinotopie et attention	14
2.1.	La rétinotopie	14
2.2.	L'attention visuo-spatiale.	15
2.3.	L'attention aux attributs et aux objets.	16
2.4.	L'attention facilite le traitement de l'information. . . .	17
2.5.	Les bases neurales de la facilitation attentionnelle . .	19
3.	Comprendre l'attention : un enjeu sociétal.	21
4.	Conclusion	22

CHAPITRE

1

Perception et attention

Thérèse Collins et Laura Dugué

Centre de neurosciences intégratives et de cognition,
Université de Paris, UMR 8002, Centre national de la recherche
scientifique, Paris, France

Institut universitaire de France (IUF), Paris, France

1. Introduction

Notre perception du monde est riche, pleine d'objets et de significations. Comment cette expérience subjective émerge à partir de l'information sensorielle enregistrée au niveau des récepteurs corporels est une des questions les plus passionnantes en neurosciences cognitives. Pour prendre un exemple du système visuel, le contenu de notre perception est fait d'objets stables et localisés dans le monde, alors que l'information qui arrive sur notre rétine est faite d'attributs visuels (couleur, contraste, forme, luminosité, etc.) et change sans cesse de position (en raison des mouvements oculaires). La qualité de la lumière qui arrive sur notre rétine change en fonction du contexte, or, nous n'avons pas l'impression que les objets changent de couleur chaque fois que le soleil se cache derrière un nuage, ou lorsque nous passons d'un éclairage naturel à un éclairage artificiel. De plus, puisque le monde extérieur est en trois dimensions alors que la rétine est en deux dimensions, une activité donnée des photorécepteurs qui tapissent le fond de l'œil peut correspondre à plusieurs objets dans le monde extérieur; il y a une part de décision dans chaque acte perceptif.

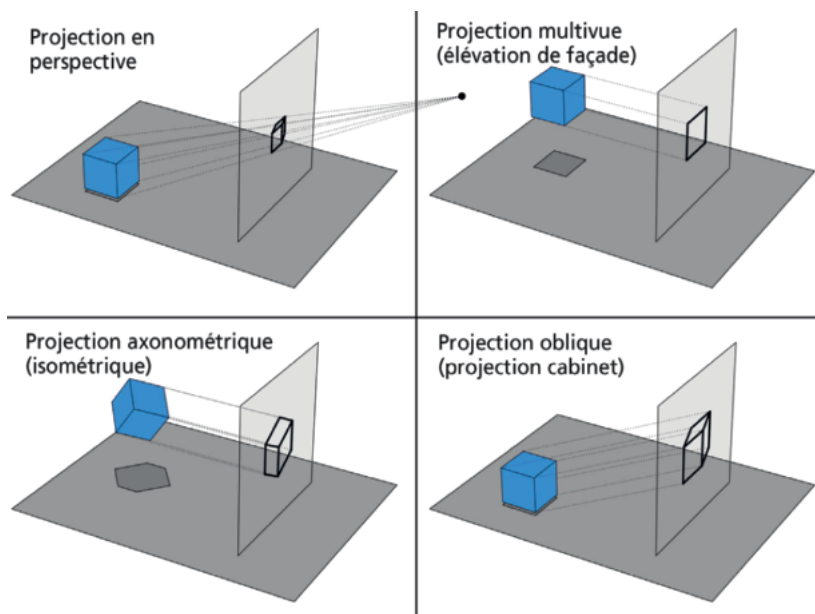


Figure 1.1 Diverses projections d'un cube et manières de produire ces projections.

Notre perception est donc le produit final d'un ensemble de mécanismes psychologiques et neuraux complexes qui sont un objet d'étude privilégié de la psychologie et des neurosciences.

La psychophysique s'attache à décrire de manière systématique et quantitative la relation entre le stimulus (monde extérieur) et la perception résultante (monde intérieur). Cette discipline de la psychologie a été fondée par Gustav Theodor Fechner (1801-1887), un physicien allemand. La psychophysique permet, par exemple, de décrire la relation qui

existe entre une quantité de lumière et la sensation de luminosité résultante. Cette discipline, qui a contribué à fonder la psychologie scientifique, a permis de décrire les caractéristiques fondamentales de la perception humaine et continue, aujourd'hui, à fournir le cadre méthodologique à son étude. Plus récemment, la compréhension de la perception a été améliorée par l'apport de ce que l'on appelle les « sciences de la décision ». Combinant des approches de l'économie, de la psychologie et des neurosciences cognitives, elles tentent de décrire, d'expliquer, et de localiser les mécanismes de haut niveau impliqués dans la perception (voir le *chapitre 4*).

La perception ne peut être comprise sans faire référence à une faculté cognitive voisine, l'attention. L'attention est la faculté cognitive qui permet de sélectionner des informations. La sélection est indispensable, car il est impossible de traiter toutes les informations dans l'environnement dans un temps utile. Il faut donc filtrer l'information sensorielle en provenance des récepteurs pour se focaliser sur les informations susceptibles d'être les plus pertinentes. Une fois une partie de l'information sélectionnée (et une partie ignorée ou inhibée), certaines informations peuvent être particulièrement privilégiées. Ce rehaussement, ou facilitation du traitement, peut agir au niveau spatial ou sur les attributs d'un objet – dans ce chapitre, nous nous concentrons sur la perception visuelle (pour revue, voir Senoussi & Dugué, 2020). L'attention est une faculté primordiale pour la perception, car elle détermine si telle ou telle information va accéder au niveau de traitement suivant.

Si la psychologie cognitive s'attache à décrire les processus et fonctions psychologiques qui sous-tendent le comportement et la pensée, les neurosciences cognitives s'attachent à décrire et à expliquer la manière dont ces fonctions psychologiques sont réalisées dans le tissu biologique du cerveau. (On pourrait aussi utiliser les termes de fonctions mentales ou cognitives.) De plus, la structure du cerveau et des neurones impose des contraintes sur les mécanismes psychologiques, et les neurosciences cognitives permettent donc de trancher en faveur de telle ou telle explication mécanistique des processus psychologiques en donnant des arguments de plausibilité biologique.

L'objectif de ce chapitre est de faire le lien entre psychologie et neurosciences en exposant la manière dont l'organisation neurale contraint la perception et l'attention.

Attention ouverte vs attention couverte

L'attention peut être orientée à différentes positions dans l'espace. Cet espace peut être visuel : tout en regardant droit devant soi, on peut néanmoins faire attention à ce qui se passe à notre gauche. Mais il peut aussi être auditif ou tactile : on peut prêter attention aux sons qui arrivent à travers une porte ouverte sur notre droite, ou prêter attention aux sensations tactiles sur notre pied. La manière la plus simple pour faciliter (ou inhiber) le traitement d'informations sensorielles est d'optimiser (ou de détourner) le placement des récepteurs sensoriels relativement aux informations. Dans le système visuel, on peut inhiber le traitement d'informations visuelles tout simplement en fermant les yeux ; dans le système tactile, on peut empêcher une sensation douloureuse de durer en enlevant sa main du feu. Mais on peut aussi faciliter le traitement visuel en orientant nos yeux. La rétine est hétérogène, avec une concentration de photorécepteurs plus dense, et une connectique plus riche, dans une zone centrale appelée la fovéa. L'acuité visuelle est très bonne en fovéa, et décroît drastiquement lorsque l'on quitte cette petite zone centrale.

Pour s'en convaincre, il suffit de fixer un point et d'essayer d'identifier des objets en vision périphérique : si on n'a pas déjà regardé ces objets, ils sont très difficiles à reconnaître ! Pour voir un objet avec un degré de détails suffisant à la reconnaissance, nous devons orienter notre regard de telle sorte que l'image rétinienne de l'objet tombe dans la fovéa. Cette orientation du corps qui facilite le traitement est appelée attention ouverte. Ce terme s'oppose à l'attention couverte, qui correspond à une facilitation du traitement en l'absence d'orientation corporelle explicite.

2. Les mécanismes de sélection visuelle : rétinotopie et attention

Une quantité importante d'informations lumineuses atteint nos rétines à chaque instant. Prenons l'exemple simple de la traversée d'une rue passante : outre les informations pertinentes que sont les mouvements des voitures et les feux de signalisation, il y a aussi les autres piétons, les enseignes lumineuses, les panneaux publicitaires, et toutes sortes d'informations visuelles simultanées.

Le cerveau ne peut pas traiter toutes ces informations, ou en tout cas pas rapidement et en même temps. Il faut donc repérer très vite quelles informations sont pertinentes et lesquelles ne le sont pas, et traiter prioritairement (voire uniquement) ces informations pertinentes. En effet, si nous devons traiter, enregistrer et prendre conscience de toutes les choses que nous pouvons voir – chaque brindille d'herbe, l'oiseau qui monte le long du tronc d'arbre, le balancement des feuilles dans le vent, le mouvement des nuages, etc. –, nous risquerions de rater le petit bout de la queue du jaguar qui dépasse de la branche.

2.1. La rétinotopie

Une solution pour réduire la quantité d'informations à traiter est de répartir les capacités de traitement de manière inégale, de sorte à privilégier telle ou telle partie du champ visuel. En l'occurrence, c'est le centre du champ visuel qui reçoit un traitement privilégié, et ce traitement privilégié résulte de la structure même du système visuel dès la rétine (voir plus haut l'encadré sur l'attention ouverte).

Pour bien comprendre ce traitement privilégié, il faut comprendre la notion de champ récepteur : chaque cellule photosensible de la rétine reçoit la lumière d'une partie restreinte du monde visuel. Les cellules photosensibles sont activées par la lumière, et elles transmettent cette activité à des neurones : voilà le début du relais d'activité qui va aboutir dans le cortex visuel primaire. Chaque neurone reçoit donc une activité en provenance d'une petite partie du champ visuel, c'est son **champ récepteur**. Par exemple, le champ récepteur d'une cellule photosensible en périphérie de la rétine correspond à une zone restreinte de la périphérie du champ visuel ; le champ récepteur d'une cellule photosensible au centre de la rétine correspond à une zone restreinte du centre du champ visuel.

Le traitement privilégié du centre du champ visuel résulte de l'organisation anatomo-fonctionnelle à plusieurs étapes du traitement de l'information visuelle. Il commence dès la rétine : les cellules photosensibles sont plus concentrées au centre de la rétine qu'en

périphérie. Il est encore accentué par la **convergence** : les cellules photosensibles en périphérie de la rétine projettent sur un faible nombre de neurones, alors que les cellules photosensibles du centre projettent sur un plus grand nombre de neurones. Autrement dit, des dizaines, voire des centaines de cellules photosensibles périphériques transmettent leur activité à un seul neurone à l'étape suivante du chemin qui mène de la rétine au cortex. Par conséquent, ce neurone, à son tour, transmet l'activité moyenne d'un grand nombre de cellules photosensibles : il y a donc perte de résolution. Cette convergence inégale résulte en ce que l'on appelle la **magnification** : le nombre de neurones qui traitent l'information en provenance du champ visuel est inversement proportionnel à la distance du centre du champ visuel. Autrement dit, une grande quantité de neurones va traiter les quelques degrés d'angle visuel au centre du champ visuel, alors qu'une petite quantité de neurones va traiter les 20 à 30 degrés de la périphérie.

La répartition hétérogène des cellules photosensibles, la convergence et la magnification limitent donc la quantité d'informations traitées en provenance de l'environnement, et sélectionnent les informations au centre. Ces informations bénéficient donc d'une meilleure résolution et d'une plus grande puissance de calcul dans le cerveau – ce que l'on appelle la puissance computationnelle (voir le *chapitre 9*). Les scientifiques utilisent le terme de **rétinotopie** pour désigner cette anatomie fonctionnelle particulière du traitement de l'information visuelle. La rétinotopie fait référence à la fois au fait que des neurones proches reçoivent des informations de zones proches du champ visuel, et à la surreprésentation du champ visuel central due aux trois contraintes décrites ci-dessus.

L'organisation rétinotopique du système visuel permet donc de concentrer le traitement cognitif et cérébral sur une petite partie du champ visuel à la fois. C'est une solution à la nécessaire sélection d'informations. Bien évidemment, nous sommes capables de traiter l'information de l'ensemble du champ visuel, mais, pour cela, il faut effectuer des mouvements oculaires pour placer telle ou telle région au centre de la rétine, lui conférant alors toute la puissance computationnelle du cerveau (voir plus haut l'encadré sur l'attention ouverte).

2.2. L'attention visuo-spatiale

Nous disposons d'une deuxième manière de sélectionner de l'information : l'attention. L'attention naît non pas d'une contrainte structurelle dans la manière dont l'information visuelle est relayée en plus ou moins de détails aux centres de traitement supérieurs, mais du choix de consacrer des ressources de traitement à telle ou telle partie du champ visuel. De ce point de vue, l'attention est un mécanisme fonctionnel de sélection de l'information, alors que la rétinotopie est un mécanisme structurel de sélection de l'information.

Notre attention peut être attirée quelque part par un bruit, un mouvement, un flash de lumière. Ce stimulus attirant nous focalise sur une position particulière du champ visuel, permettant aux stimuli ultérieurs d'être traités de manière prioritaire. Bien évidemment, notre attention (couverte) peut être attirée par une information visuelle en périphérie du champ visuel ; l'attention est indépendante de la rétinotopie. Ce traitement prioritaire est dit **attentionnel**, et on parle d'attention **exogène** (ou involontaire). Le traitement prioritaire se traduit par une réponse plus rapide ou par une meilleure identification des stimuli

ultérieurs. Un ensemble de travaux en psychologie cognitive a pour but de décrire le fonctionnement de l'attention : en combien de temps se déploie-t-elle en réponse à un stimulus attirant ? Combien de temps reste-t-elle à une position donnée ? Quelle est la taille du champ attentionnel ? Le lecteur intéressé peut consulter Carrasco (2011) pour une revue de la littérature scientifique.

Mais l'attention peut également être orientée vers un endroit de l'espace en l'absence d'un stimulus alertant, simplement parce que nous connaissons les régularités de notre environnement. Par exemple, si chaque fois que nous arrivons au travail nous rencontrons le patron dans le même entrebâillement de porte, notre attention sera sans doute attirée vers cet endroit tous les jours, juste avant son apparition. On parle dans ce cas d'attention **endogène** (ou volontaire), et des travaux en psychologie s'attachent également à décrire ce type d'attention. On sait par exemple que l'attention endogène se met en place plus lentement que l'attention exogène, et qu'elle reste focalisée sur un endroit pendant plus longtemps.

Des travaux en neurosciences cognitives ont montré que ces deux types d'attention ne dépendent pas exactement des mêmes circuits cérébraux. Un consensus existe quant à la séparabilité des traitements endogène et exogène dans le cerveau. Un vif débat anime encore la question de savoir si des aires participent sélectivement à l'un ou l'autre traitement, ou si certaines aires sont impliquées dans les deux types de traitement, ou encore si ces traitements sont opérés dans les mêmes aires, mais avec une temporalité différente. Par exemple, le traitement peut se faire en « *feed-forward* » (« en avant »), ou en « *feedback* », où des informations en provenance d'aires de traitement supérieures sont renvoyées à des aires de traitement précoce. Des travaux en psychologie du développement montrent de surcroît que les traitements endogène et exogène n'apparaissent pas de la même manière au cours de l'ontogenèse. L'attention est donc un objet d'étude qui a grandement bénéficié de la collaboration entre disciplines des sciences cognitives.

Une démonstration ludique du caractère primordial de l'attention pour le traitement des informations (visuelles) est disponible en cherchant sur Internet, avec n'importe quel moteur de recherche, « Daniel J. Simons, The Monkey Business Illusion¹ ». Regardez la vidéo et vous serez convaincu que l'attention est une faculté cognitive dont l'étude est absolument fondamentale !

2.3. L'attention aux attributs et aux objets

Si l'attention peut être orientée à travers le champ visuel pour se focaliser sur une région particulière, il est également possible de focaliser l'attention sur un attribut, quelle que soit sa position dans le champ visuel. Si l'on cherche un ami qui porte un chapeau rouge dans une foule, il est fort probable que tout objet rouge attire notre regard et notre attention : c'est l'attention aux attributs. L'attention peut également se déployer sur un objet, c'est-à-dire être déployée sur l'ensemble d'un objet étendu dans l'espace. Ainsi, si l'on prête attention à un tigre, on sera plus à même de détecter un mouvement de queue ou des pattes, alors que l'on ne prêterait pas attention aux mouvements des herbes tout autour.

1. Qui est un exemple d'illusion cognitive.

Cette attention aux attributs et aux objets nous renseigne sur la manière dont les informations visuelles sont représentées au niveau psychologique et cérébral : un attribut, par exemple le rouge, est représenté indépendamment de l'objet auquel il est associé ; cette représentation abstraite est celle qui est influencée par l'attention aux attributs. Un objet est représenté comme un ensemble cohérent, de sorte que le traitement privilégié des informations visuelles peut prendre le contour de l'objet indépendamment de l'espace.

Les étapes de traitement entre la représentation des attributs et celle des objets, en d'autres termes la manière dont sont liés ensemble divers attributs pour former un tout signifiant, sont une des grandes questions des neurosciences cognitives. La question du liage (*binding* en anglais) se pose à la fois du point de vue psychologique et cérébral. La représentation séparée d'attributs d'un même objet dans différentes aires cérébrales pose donc un « problème », à savoir comment les différents signaux neuraux sont liés en un tout cohérent (même si la ségrégation du traitement est à relativiser au regard des nombreuses connexions entre aires). Diverses solutions à ce problème ont été proposées, et même si aucune ne fait consensus aujourd'hui, nous pouvons citer brièvement quelques pistes comme le liage par synchronisation de l'activité neuronale dans le temps, la communication par cohérence de la phase des oscillations de l'activité neuronale, ou encore les oscillations imbriquées.

Le problème de liage au niveau psychologique fait référence, dans le système visuel, à la nécessité de lier entre eux les attributs d'un objet – couleur, forme, texture, position – en une représentation unique d'objet. L'identification d'objets définis par une conjonction d'attributs (par exemple, un carré rouge parmi des carrés verts et des cercles rouges) prend plus de temps que l'identification d'objets définis par un seul attribut (par exemple, la couleur seule), démontrant le traitement supplémentaire associé au liage. Il a été proposé que l'attention joue le rôle de colle entre les attributs en les associant à une position particulière. Selon ce point de vue, l'attention agit comme une sorte d'étiquette spatiale qui permet de regrouper les attributs d'un même objet.

2.4. L'attention facilite le traitement de l'information

Lorsque l'attention est attirée vers une zone du champ visuel ou vers un attribut visuel, les objets visuels à cet endroit ou qui ont cet attribut bénéficient d'un traitement privilégié. Ce traitement privilégié se traduit par une meilleure perception des objets auxquels on fait attention, et donc une expérience subjective modifiée de ces objets. La mesure de l'attention est donc perceptive : la répartition des capacités perceptives à travers le champ visuel ou entre divers attributs signe l'orientation de l'attention. On parle alors de compromis comportemental avec un **bénéfice** perceptif à la position ou à l'attribut attendu, et un **coût** aux positions ou aux attributs non attendus. Comment l'attention est-elle capable de moduler notre perception ?

2.4.1. L'attention module la perception de traits visuels précoces

Percevoir un stimulus visuel passe en premier lieu par l'analyse de ses caractéristiques simples telles que son contraste, son orientation, sa fréquence spatiale, etc. Le contraste a été l'une des premières dimensions manipulées par les psychophysiciens pour comprendre les principes fondamentaux de notre perception. Il a ainsi été démontré que la perception

du contraste dépend du stimulus physique, mais que la relation entre les deux n'est pas linéaire. Au contraire, la perception du contraste dépend à la fois du contraste absolu, c'est-à-dire le rapport entre les parties sombres et claires d'une image, mais aussi de la taille des objets. Ainsi, une alternance très rapide de zones sombres et claires, comme sur un petit objet, sera difficilement visible, alors qu'une alternance plus lente, comme sur un objet plus grand, sera parfaitement visible. Cette alternance de zones sombres et claires, appelée **fréquence spatiale**, pourra donc être vue avec un contraste plus faible, alors qu'il faudra un contraste très important pour percevoir une alternance plus rapide (figure 1.2). Lorsque l'attention se porte sur un objet, on devient plus sensible au contraste. Dit autrement, l'attention nous permet de percevoir des objets plus faiblement contrastés. L'attention facilite la perception en améliorant le traitement visuel précoce. Une telle facilitation a également été mise en évidence pour l'acuité et la résolution spatiale (pour revue, voir Carrasco & Barbot, 2015).

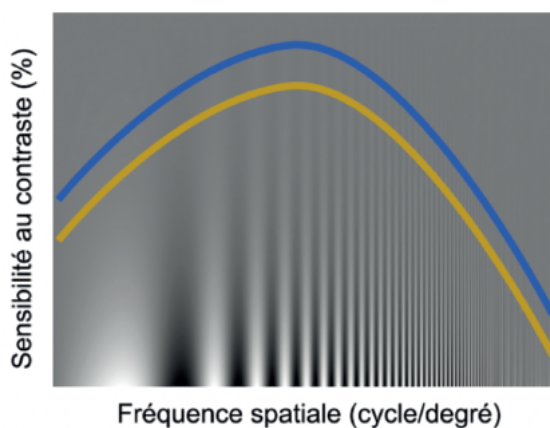


Figure 1.2 Fonction de sensibilité au contraste (adapté de Ratliff [1965], Campbell & Robson [1968] et Stevens [2015]). L'être humain a une sensibilité au contraste qui dépend de la fréquence spatiale du stimulus, et qui suit la fonction de Campbell-Robson (courbe jaune). La fréquence spatiale augmente de gauche à droite, le contraste de haut en bas, et la sensibilité, qui est l'inverse du contraste, de bas en haut. Normalement, nous percevons à peu près tout ce qui est sous la courbe jaune, mais pas ce qui est au-dessus. Cela résulte du fait que lorsque le contraste est bas, ni les très hautes fréquences ni les très basses fréquences ne sont visibles. Pour percevoir ces fréquences, il faudrait augmenter le contraste : nous n'y sommes pas très sensibles. Le système visuel humain est sensible à une gamme de fréquences intermédiaires. Lorsque le stimulus est à la position attendue, la courbe de sensibilité au contraste augmente de manière identique pour toutes les fréquences spatiales (courbe bleue). Cela implique que, pour percevoir toutes ces fréquences, nous aurons besoin de moins de contraste : nous y sommes plus sensibles.

2.4.2. L'attention change l'apparence subjective du monde visuel

Si l'attention est capable de moduler le traitement de traits visuels précoces (par exemple orientation, forme, fréquence spatiale), la question que se sont posée les premiers expérimentalistes est de savoir si elle change l'apparence subjective du stimulus. En d'autres termes, lorsque la sensibilité au contraste est améliorée pour un stimulus attendu, s'agit-il simplement d'un traitement neuronal plus performant, ou cela traduit-il une apparence subjective du stimulus comme étant plus contrasté ?

Cette question a fait l'objet de nombreux débats, dès les premiers psychologues expérimentalistes tels que Fechner, von Helmholtz ou James (pour revue, voir Carrasco & Barbot, 2019). Depuis, de nombreuses études ont permis de mettre en évidence que l'apparence subjective est modifiée par l'attention. Ainsi, lorsque l'on prête attention quelque part, la perception du contraste, de la fréquence spatiale et de la taille d'un objet, de sa position, de l'organisation perceptive d'une scène, la saturation en couleurs et bien d'autres attributs visuels sont améliorés. Dans le cas du contraste par exemple, l'attention portée à un stimulus nous donnera l'impression subjective que ce stimulus est de plus haut contraste. Un stimulus attendu sera ainsi perçu comme étant plus contrasté qu'un stimulus physiquement identique auquel on ne prête pas attention (figure 1.3).

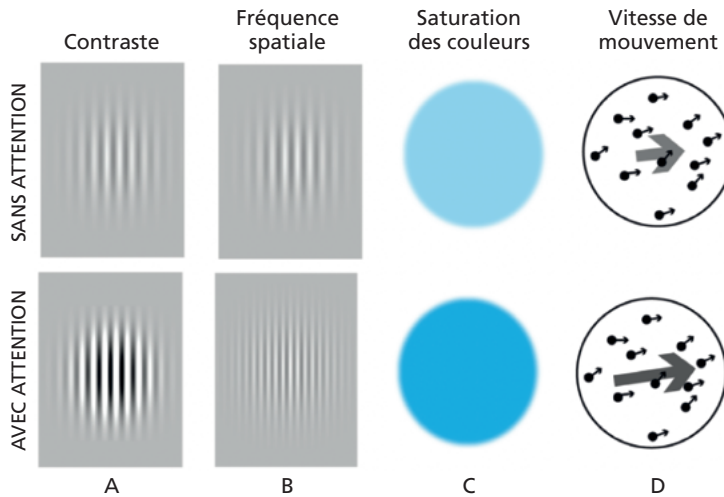


Figure 1.3 Schématisation des modifications perceptives dues à l'attention (adapté de Carrasco & Barbot, 2019). Lorsque l'attention est focalisée sur un objet, son apparence change : A) l'objet paraît plus contrasté ; B) l'objet paraît plus détaillé (de fréquence spatiale plus élevée) ; C) la couleur paraît plus saturée ; D) la direction de mouvement d'un ensemble de points paraît plus cohérente et visible.

2.5. Les bases neurales de la facilitation attentionnelle

La modulation de la perception de traits visuels précoces, tout comme la modification de l'apparence subjective du monde visuel résultent de modifications de l'activité neurale. Les premières études s'étant intéressées à ces bases neurales de la facilitation attentionnelle ont utilisé des enregistrements électro-physiologiques chez le primate non humain. Il a ainsi été démontré que l'activité des neurones est modulée par l'attention, dans de très nombreuses aires cérébrales, depuis les aires de traitement précoce, comme l'aire visuelle primaire (V1), jusqu'aux aires associatives, telles que le lobe temporal médian. Comme nous l'avons décrit plus haut, chaque neurone n'est sensible qu'à une petite partie du monde, c'est-à-dire qu'il est activé par un stimulus à une position du champ visuel pour un neurone visuel par exemple. Les neurones visuels peuvent aussi répondre préférentiellement à une gamme réduite d'un attribut visuel : par exemple, un neurone va répondre à une couleur ou à une fréquence spatiale particulière, et non à toutes les couleurs ou

fréquences spatiales. Lorsqu'un stimulus présenté dans le champ récepteur du neurone enregistré se situe dans le champ attentionnel du primate (c'est-à-dire la position du champ visuel sur laquelle est orientée l'attention), le taux de décharge du neurone augmente davantage. Plus spécifiquement, l'attention module la courbe d'ajustement des neurones dans les aires visuelles précoces (figure 1.4; pour une revue, voir Ling, Jehee & Pestilli, 2015).

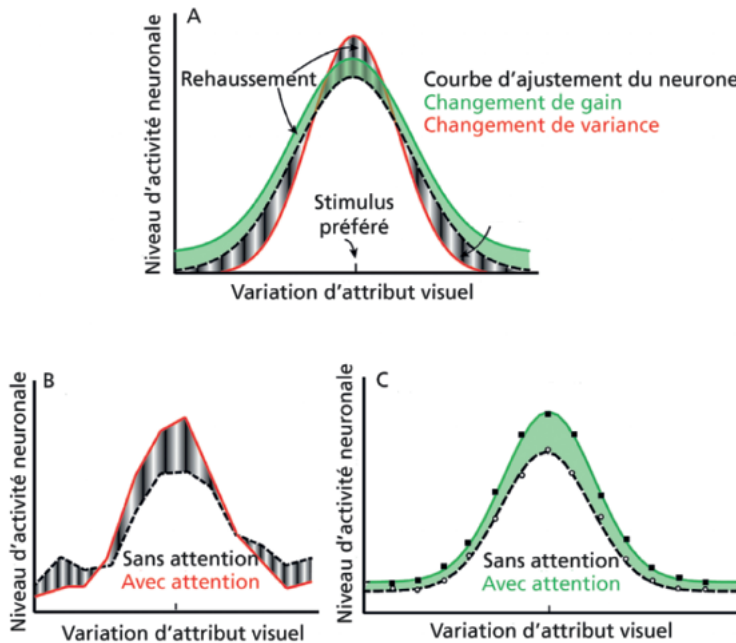


Figure 1.4 Courbes d'ajustement de neurones visuels. A) Schématisation des modulations de l'activité neuronale par l'attention. En noir pointillé, la courbe d'ajustement standard; en rouge, les conséquences d'un changement de variance de la courbe: le neurone se montre plus sensible au stimulus préféré, et la gamme de stimuli pour laquelle il répond se resserre. On observe donc une inhibition de la réponse aux stimuli non préférés. En vert, les conséquences d'un changement de gain: le neurone répond plus à l'ensemble des stimuli pour lesquels il répondait auparavant. B) Données réelles enregistrées dans V1, montrant un changement de variance dans une condition avec attention (adapté de Martinez-Trujillo & Treue, 2004). C) Données réelles enregistrées dans V1, montrant un changement de gain dans une condition avec attention (adapté de McAdams & Maunsell, 1999).

La courbe d'ajustement décrit la gamme de stimuli à laquelle le neurone est sensible. Il y a deux mécanismes par lesquels la sensibilité d'un neurone peut être modifiée, illustrés dans la figure 1.4A. L'attention peut moduler la sélectivité des neurones en réduisant la variance de la courbe d'ajustement (courbe rouge dans les figures 1.4A et 1.4B). L'attention peut aussi moduler la sélectivité des neurones en modulant le gain de réponse, c'est-à-dire l'amplitude de la fonction d'ajustement (courbe verte dans les figures 1.4A et 1.4C). Grâce à ces deux mécanismes, l'attention spatiale fait varier de manière dynamique les champs récepteurs des neurones et améliore ainsi la résolution spatiale à la position attendue. De plus, le champ récepteur des neurones se décalerait et/ou rétrécirait au niveau du champ attentionnel, créant l'équivalent d'une nouvelle fovéa au niveau de la position sur

laquelle est orientée l'attention, améliorant également la résolution spatiale à cette position (pour revue, voir Anton-Erxleben & Carrasco, 2013).

La modulation de l'activité neuronale par l'attention dans les aires visuelles de bas niveau a été aussi observée via d'autres approches de neuro-imagerie, telles que l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ou encore la stimulation magnétique trans-crânienne (TMS). Il a notamment été observé que lorsque l'attention se focalise sur une région spécifique du champ visuel, elle module l'activité dans les aires rétiniotopiques correspondant à la zone sur laquelle est orientée l'attention, a priori via des connexions *feedback* provenant des aires supérieures (pour revues, voir Dugué & VanRullen, 2017; Senoussi & Dugué, 2020).

3. Comprendre l'attention : un enjeu sociétal

Les êtres humains comptent massivement sur leurs capacités attentionnelles, que ce soit pour des activités quotidiennes, telles que traverser prudemment la rue, ou pour des activités plus spécialisées. C'est par exemple le cas des contrôleurs aériens devant surveiller de nombreux avions à la fois, des analystes d'images médicales à la recherche de potentielles anomalies sur les clichés, ou encore des professionnels des jeux vidéo analysant une large quantité d'informations visuelles et auditives tout en agissant dans l'environnement virtuel. Dans tous les cas, nos performances dépendent de l'efficacité de nos capacités attentionnelles. Ainsi, un enjeu majeur des recherches fondamentales sur l'attention chez l'être humain est la possible augmentation de nos capacités attentionnelles dans l'objectif d'améliorer notre perception.

Au-delà des performances attentionnelles chez l'être humain neuro-typique, il est également important de comprendre les modifications attentionnelles chez les patients souffrant de troubles cognitifs et psychiatriques. Chaque année, en France, environ 140 000 nouveaux cas d'accidents vasculaires cérébraux (AVC) sont recensés. Parmi ces patients, environ 25 % souffrent d'héminégligence unilatérale qui mène à une incapacité à percevoir une partie du champ visuel. De plus, environ 4 % des enfants et 2,5 % des adultes français souffrent de trouble déficit de l'attention avec ou sans hyperactivité (TDAH). Des déficits attentionnels sont présents dans de nombreuses autres maladies, par exemple la schizophrénie. Ainsi, l'amélioration de nos connaissances fondamentales de l'attention chez l'être humain est indispensable à une meilleure compréhension de tous ces troubles neuropsychologiques, et au développement d'outils diagnostiques et de réhabilitation.

Plusieurs pistes sont étudiées en vue d'une amélioration attentionnelle. Par exemple, des chercheurs développent des tâches d'apprentissage perceptif. Un de leurs objectifs est notamment d'évaluer si l'apprentissage d'un attribut visuel à une position de l'espace donné peut en améliorer la perception à d'autres positions, ou encore si un tel apprentissage perceptif peut améliorer la facilitation attentionnelle. On voit l'intérêt potentiel d'appliquer ce type d'apprentissage à des patients souffrant d'héminégligence : si leurs capacités attentionnelles sont améliorées dans leur champ non négligé, peut-on transférer ces améliorations dans le champ négligé, permettant ainsi à une perception rudimentaire de revenir ?

Un autre exemple est le développement grandissant de protocoles de *neurofeedback*. Dans de tels protocoles, l'enregistrement cérébral d'un participant réalisant une tâche comportementale simple est utilisé en temps réel pour ajuster son comportement. Une telle approche commence déjà à être évaluée pour le traitement de patients TDAH. D'autres protocoles sont à l'étude chez des populations neuro-typiques, par exemple les sportifs de haut niveau. Si un athlète de biathlon apprend à induire un état cérébral propice à la concentration par exemple, ses performances pourront peut-être se voir améliorées. Plus les bases neuronales de l'attention seront connues, et plus les protocoles de *neurofeedback* pourront être adaptés utilement.

Enfin, certains chercheurs se concentrent sur des approches dites **interventionnelles** telles que la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) ou la stimulation transcrânienne à courant électrique direct (moins encombrant et moins coûteux que la TMS). L'objectif est alors de stimuler une zone spécifique du cerveau impliquée dans le contrôle attentionnel pour en moduler l'activité.

4. Conclusion

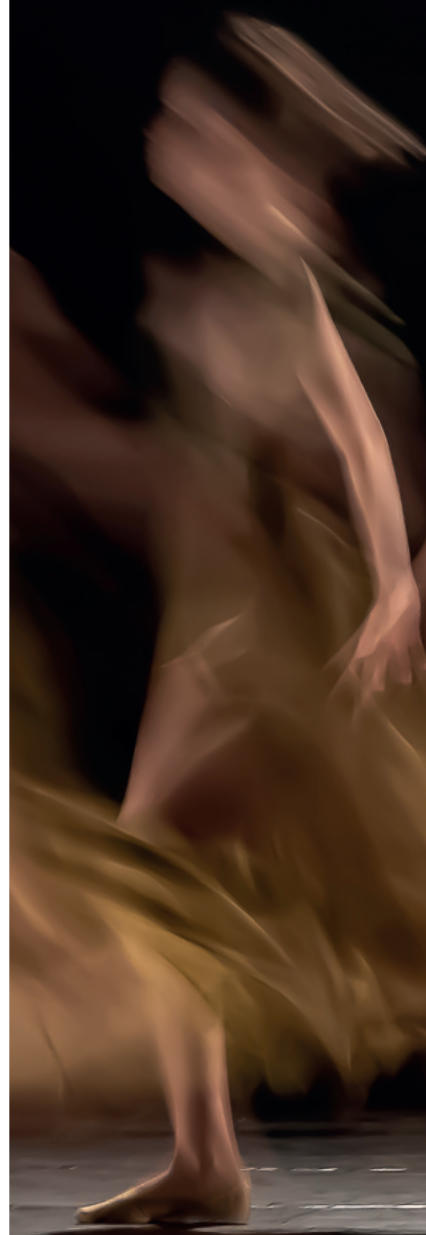
Dans ce chapitre, nous avons exposé la manière dont psychologues et neuroscientifiques comprennent l'attention : comme un mécanisme de sélection et de facilitation de l'information. À côté de la rétinotopie et de la magnification centrale, deux mécanismes de sélection anatomiques, l'attention est un mécanisme de sélection fonctionnel. L'attention peut être observée au niveau neuronal : l'ampleur de la réponse d'un neurone à un stimulus du monde extérieur dépend de la position de ce stimulus par rapport au focus attentionnel. L'attention peut aussi être observée au niveau du comportement et de l'expérience subjective des percevants : les objets auxquels nous faisons attention paraissent plus clairs, plus contrastés, bref plus visibles que les objets auxquels nous ne faisons pas attention.

L'étude de la perception et de l'attention évolue de pair avec les développements technologiques et méthodologiques. Aujourd'hui, pour comprendre les mécanismes neuronaux et comportementaux qui sous-tendent notre capacité à sélectionner l'information par le biais de l'attention, les chercheurs allient de plus en plus des approches de psychologie cognitive, qui s'intéressent en premier lieu aux mécanismes fonctionnels, et de neurosciences cognitives, qui s'intéressent en premier lieu à la manière dont les mécanismes sont réalisés dans le tissu biologique du cerveau. Les clairs enjeux sociétaux d'une bonne compréhension de l'attention en font un des domaines de recherche d'intérêt public essentiels du paysage français et mondial.

Références

- Anton-Erxleben, K. & Carrasco, M. (2013). Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioural and neurophysiological evidence. *Nat Rev Neurosci*, 14, 188–200.
- Campbell, F. W. & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J Physiol*, 197, 551–566.
- Carrasco, M. (2011). Visual attention: the past 25 years. *Vision Res*, 51, 1484–1525.
- Carrasco, M. & Barbot, A. (2015). How attention affects spatial resolution. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 79, 149–160.
- Carrasco, M. & Barbot, A. (2019). Spatial attention alters visual appearance. *Curr Opin Psychol*, 29, 56–64.
- Dugué, L. & VanRullen, R. (2017). Transcranial magnetic stimulation reveals intrinsic perceptual and attentional rhythms. *Front Neurosci*, 11, 154.
- Ling, S., Jehee, J. F. M. & Pestilli, F. (2015). A review of the mechanisms by which attentional feedback shapes visual selectivity. *Brain Struct Funct*, 220, 1237–1250.
- Martinez-Trujillo, J. C. & Treue, S. (2004). Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Curr biol*, 14(9), 744–751.
- McAdams, C. J. & Maunsell, J. H. (1999). Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *J Neurosci*, 19(1), 431–441.
- Ratliff, F. (1965). *Mach Bands: Quantitative Studies on Neural Networks*. Retina, San Francisco, CA, Holden-Day.
- Senoussi, M. & Dugué, L. (2020). La vision: un modèle d'étude de la cognition. *Intellectica*, 72(1), 275–299.
- Stevens, C. F. (2015). Novel neural circuit mechanism for visual edge detection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112, 875–880.

1.	Introduction : simplicité et vicariance	26
2.	Regard et geste	27
2.1.	Les bases neurales du contrôle du regard	27
2.2.	Un exemple de vicariance	30
2.3.	Le contrôle de la saccade oculaire : inhibition et désinhibition	31
2.4.	L'apprentissage du geste	33
2.5.	Les lois du mouvement naturel	34
3.	Percevoir et agir : mêmes mécanismes ?	35
3.1.	La variation co-planaire	36
3.2.	Le schéma corporel, un corps virtuel ?	37
4.	La marche	39
4.1.	La création de référentiels mobiles : un principe simplificateur	40
4.2.	La direction du regard anticipe la trajectoire	41
4.3.	Les trajectoires locomotrices sont stéréotypées	42
4.4.	Les géométries du cerveau	43
5.	L'imagerie mentale	44
5.1.	Mêmes structures cérébrales pour l'exécution, l'observation et l'imagination ?	44
5.2.	Le cerveau simulateur : les « modèles internes »	45
5.3.	La marche imaginée : un outil d'entraînement ?	47
6.	Mouvement et expression des émotions	47
7.	Les espaces de l'action	47
7.1.	La genèse de l'espace	47
7.2.	La multiplicité des espaces	48
7.3.	Stratégies de navigation et référentiels spatiaux	49
7.4.	La latéralisation	51
7.5.	La différence entre les sexes	52
7.6.	Le codage de la mémoire des trajets	53
7.7.	« Tapis magique » et « tapis virtuel »	53



CHAPITRE

2

Le cerveau, le mouvement, et les espaces

Alain Berthoz

Collège de France, Paris, France

1. Introduction : simplicité et vicariance

Le monde dans lequel nous agissons est complexe, et l'évolution nous a dotés d'un corps et d'un cerveau d'une grande complexité. La «**simplicité**» (Berthoz, 2009), telle que je l'entends, est l'ensemble des solutions trouvées par les organismes vivants pour que, malgré la complexité des processus naturels, le cerveau puisse préparer l'acte et en projeter les conséquences dans le futur. Ces solutions pour agir sont des principes simplificateurs pour traiter des informations ou des situations, en fonction de l'expérience passée et en anticipant l'avenir. Ce ne sont ni des caricatures, ni des raccourcis ou des résumés. Ce sont de nouvelles façons d'agir, un «savoir-faire», parfois au prix de quelques détours, pour arriver à des actions ou des jugements plus rapides, plus élégants, plus efficaces. On trouvera dans ce chapitre de nombreux exemples de ce que j'appelle processus simples pour la perception, le regard, la marche, la navigation, et même l'imagination.

Quelques principes simples

- Modularité : répertoire de sous-systèmes d'action et de perception, de mémoire et de décision.
- Anticipation et prédiction par simulation du mouvement sur des boucles neuronales et des « modèles internes ».
- Sélection des capteurs sensoriels en fonction de l'action. Caractère projectif de la perception.
- Cohérence.
- Réduction du nombre de degrés de liberté.
- Référentiels multiples et mobiles. Géométries non euclidiennes.
- Détours simplificateurs. Complexité apparente.
- Émotion et neuro-modulateurs.
- Mémoire pour prédire et voyage mental dans le temps.
- Décision intégrant émotion et raison. Probable et libertés de l'improbable.
- Redondance.
- Vicariance.
- Inhibition et désinhibition créatrices.
- Etc.

Parmi ces principes généraux, il y a aussi un principe de diversité : la **vicariance** (Berthoz, 2013). Ce concept est utilisé dans plusieurs domaines (paléontologie, didactique, etc.). En ce qui concerne l'action et le mouvement, on distingue plusieurs types de vicariance :

- La **vicariance fonctionnelle** : Chaque individu aurait un répertoire de solutions diverses pour remplir une fonction particulière. Certains de ces processus seraient, chez un individu donné, plus facilement évocables en fonction de la constitution génétique,

des expériences antérieures, des normes sociales même, etc. La vicariance fonctionnelle – par exemple remplacer un geste par un autre ou un chemin par un autre pour atteindre le même but – suppose que l'on puisse inhiber des stratégies apprises ou automatiques. Toutes les structures du cerveau importantes pour la décision et le choix des gestes utilisent l'inhibition et la désinhibition. L'évolution a mis au point un très large répertoire de mécanismes inhibiteurs (Berthoz, 2020).

- La **vicariance d'usage** : Von Uexküll propose le concept d'« Umwelt » : nous sommes enfermés dans des limites étroites pour l'accès au monde sensible. Mais il insiste sur le fait que les organismes vivants effectuent souvent la même action, mais dans des buts très différents. Il cite l'exemple de la tige de la fleur qui se métamorphose dans les trois milieux de la jeune fille, de la fourmi, et de la vache. Elle est, pour chacune, porteuse de signification, car elles utilisent respectivement la tige comme une parure, un chemin, une nourriture ! Il en est de même pour les gestes : on joint les mains pour se les laver, pour prier, ou pour plonger dans la mer !

Un mécanisme fondamental de la vicariance est l'**inhibition**. **C'est une des grandes découvertes de l'Évolution**. Les grands centres du cerveau qui interviennent dans la coordination des mouvements, la sélection de l'action, la prédiction du futur ou la décision sont dotés de capacités d'inhibition. Nous en verrons un exemple à propos des mouvements du regard et des stratégies de navigation. La maladie de Parkinson, par exemple, est due à un déficit dans les ganglions de la base qui sélectionnent nos actions en inhibant toutes les actions non choisies plutôt qu'en excitant l'action choisie. Le délicat équilibre entre excitation et inhibition (faire ou ne pas faire) est désorganisé dans la maladie de Parkinson par un déficit de dopamine.

Un autre exemple d'inhibition sur le plan cognitif se produit au cours du développement de l'enfant, lorsqu'il commence à résoudre des problèmes avec des méthodes assez primitives. Par exemple, Olivier Houdé a montré que, pour dire combien il y a de billes sur une ligne, le très jeune enfant dira d'abord qu'il y en a plus si elles sont alignées sur une ligne plus longue. Il y a alors confusion entre **longueur** et **nombre**. Puis l'enfant apprend petit à petit à inhiber cette stratégie pour remplacer la longueur par la numération (compter combien il y en a).

Ce chapitre vise à développer des exemples très succincts de ces grands principes qui concernent quatre grands types d'action impliquant le cerveau, le mouvement et les espaces : le regard, le geste, la marche, et la navigation grâce à la mémoire spatiale.

2. Regard et geste

2.1. Les bases neurales du contrôle du regard

On entend par regard beaucoup plus que le mouvement de l'œil. C'est plus que la vision. On dit « regarder tendrement » par exemple. Donc le regard perçu ou donné est une combinaison complexe de mouvements de l'œil, de fermeture des paupières, d'expressions du visage, de signaux sociaux et d'intentions. Ici nous entendrons par regard la direction de l'axe optique dans l'espace. C'est-à-dire le sens du mot « regarder ». On porte son attention

vers un objet (voir le *chapitre 1*). Cette fonction est assurée par un répertoire de sous-systèmes neuronaux à la fois distincts et en coopération ou compétition. Il utilise les nombreuses voies visuelles qui sont apparues au cours de l'Évolution et nous dotent d'une grande variété de possibilités pour interagir avec le monde (voir ci-dessous l'encadré sur les multiples voies visuelles).

Les multiples voies visuelles

Il n'y a pas qu'une seule voie passant par le cortex visuel qui traite les informations en trois dimensions ; en réalité, il faut en considérer au moins cinq, et toutes exploitent des informations tridimensionnelles, tout simplement parce que le monde extérieur l'est ! Parmi ces cinq canaux, on compte deux voies sous-corticales très rapides, qui entrent en jeu lors de situations mettant en jeu la survie immédiate.

La **première** aboutit, via le thalamus, à l'**amygdale**, un noyau cérébral du système limbique responsable de la coloration affective d'un objet : en 75 ms, cette structure est capable, par exemple, d'identifier la silhouette d'un prédateur et de déclencher une réaction de peur, suivie d'une préparation à la fuite. De façon générale, elle attribue aux objets ou organismes vivants dans l'environnement une valeur. On dit aussi une valence émotionnelle. Ainsi, un visage vu une première fois comme sympathique ou dangereux restera marqué par cette première « empreinte ».

La **deuxième voie** sous-corticale fondamentale, baptisée **réтино-tectale**, aboutit au **colliculus supérieur**. La plupart des animaux ne possèdent pas, ou peu, de cortex. Ils s'en remettent à cette structure pour analyser leur espace visuel ; elle a pour fonction de calculer, souvent de manière spéculative (c'est-à-dire avec une anticipation), la trajectoire d'objets mobiles environnants, qu'ils soient menaçants – parer l'attaque d'un prédateur, éviter un obstacle ou un objet qui arrive sur vous – ou pertinents : capturer une proie, attraper un ballon de football ou renvoyer une balle de tennis (qui se déplacent parfois à des vitesses dépassant les 150 km/h). Toutes ces actions impliquent, évidemment, la constitution d'un modèle mental en trois dimensions extrêmement complexe, y compris une évaluation précise des forces et des vitesses en présence, afin de commander la réponse musculaire adaptée, à la fois dans l'espace (position) et dans le temps. Par exemple, quand vous saisissez une balle qui tombe, votre biceps oppose, en anticipation, une force statique exactement égale à celle que votre main encaisse au moment du contact, bien que rien ne vous renseigne, a priori, ni sur la vitesse, ni sur la masse de cette balle¹. C'est un exemple qui illustre le principe de simplicité.

Une partie des informations élaborées par le **colliculus supérieur** aboutit dans des mouvements d'orientation ou d'évitement, mais elles sont aussi adressées vers le cortex visuel, au niveau des aires responsables de la sensation de mouvement (aire médiane temporale [MT], aire médiane supérieure temporale [MST]). Ces deux systèmes déclenchent donc des réactions rapides, puis informent les fonctions cérébrales supérieures de leurs analyses.

Dans le colliculus supérieur, qui contrôle le mouvement des yeux, il y a un **codage rétinien**, alors que dans l'hippocampe des neurones codent la position que nous estimons occuper dans l'espace dans un codage allocentrique, géographique, par carte en quelque sorte. Dans le putamen (noyau d'entrée des ganglions de la base), les neurones ne savent rien sur l'espace, ils ne connaissent que les **mouvements relatifs des segments corporels entre eux**.

1. Le colliculus supérieur est sans doute responsable de la vision aveugle, ou *blindsight*, qui permet à certains non-voyants de réagir opportunément aux mouvements des objets de leur entourage, en dépit de leur déficit.

Neurosciences cognitives

Le développement des neurosciences contribue à mieux comprendre les processus sous-tendant les grandes fonctions psychologiques. Chaque chapitre se focalise sur une fonction cognitive particulière, et s'appuie sur l'étude du comportement d'une part, et l'imagerie cérébrale ou la neurophysiologie d'autre part, pour élucider les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents.

Les auteurs abordent ainsi :

- la perception,
- l'attention,
- le mouvement et l'espace,
- la mémoire,
- la cognition spatiale,
- la prise de décision et l'action,
- le langage,
- la conscience,
- la métacognition,
- la cognition sociale.

Comprendre la variété des réseaux cérébraux en jeu, ou les différences de mécanismes neurophysiologiques, nous aide à mieux appréhender la diversité des comportements exprimés, et les raisons pour lesquelles ils sont affectés différemment dans différents troubles ou pathologies neuropsychiatriques.

Alain Berthoz est professeur honoraire au Collège de France, Chaire et Laboratoire de physiologie de la perception et de l'action (Collège de France/CNRS). Il est également membre de l'Académie des sciences, de l'Académie des technologies (France), de l'Académie royale de médecine et des sciences (Belgique), de l'Académie américaine des arts et des sciences, et de l'Académie bulgare de médecine.

Perrine Brusini est *lecturer* en psychologie développementale à l'Université de Liverpool.

Élodie Cauvet est *lecturer* en neurosciences cognitives, affectives et développementales à Stockholm pour « DIS Study Abroad » et affiliée pour sa recherche à l'Institut Karolinska.

Anne Collins est *assistant professor* à l'Université de Berkeley en Californie, et dirige le Laboratoire Computational Cognitive Neuroscience.

Thérèse Collins est professeur de sciences cognitives à l'Université de Paris. Elle a été co-directrice du Cogmaster (École normale supérieure, Université de Paris, EHESS) et y co-dirige toujours la majeure Psychologie cognitive. Elle préside la section 16 (Psychologie et ergonomie) du Conseil national des universités.

Laura Dugué est enseignante-chercheuse à l'Université de Paris et membre junior de l'Institut universitaire de France. Elle est également co-directrice des études pour le Cogmaster, sous la cotutelle de l'ENS, l'Université de Paris et l'EHESS.

Marwa El Zein est docteure en neurosciences cognitives et conduit ses travaux de recherche sur la prise de décision en groupe et les comportements collectifs à l'Institut Max-Planck de développement humain à Berlin.

Louise Goupil est chercheuse post-doctorante à l'Université d'East London.

Hippolyte Gros est maître de conférences en sciences cognitives à CY Cergy Paris Université, au sein du Laboratoire Paragraphe. Il enseigne à l'INSPÉ de l'Académie de Versailles.

Katarina Gvozdic est maître assistante en psychologie cognitive de l'éducation au sein du Laboratoire IDEA (instruction, développement, éducation, apprentissage) de l'Université de Genève.

Mehdi Khamassi est directeur de recherche au CNRS, affecté à l'Institut des systèmes intelligents et de robotique, sur le campus de Sorbonne Université, Paris. Il est également co-directeur des études pour le Cogmaster, sous la cotutelle de l'ENS (Paris Sciences Lettres), de l'EHESS et de l'Université de Paris.

Louise Kirsch est docteure en neurosciences cognitives. Elle conduit ses travaux sur la perception multisensorielle à l'Institut des Systèmes intelligents et de robotique, Sorbonne Université, Paris, France.

Alizée Lopez-Persem est chargée de recherche à l'INSERM en neurosciences cognitives à l'Institut du Cerveau, dans l'équipe FrontLab (fonctions et dysfonctions des systèmes frontaux).

Laure Rondi-Reig est directrice de recherche au CNRS et experte en neurosciences comportementales. Elle dirige une équipe au Laboratoire Neurosciences Paris Seine au sein de l'IBPS à Sorbonne Université.

Lou Safra est chercheuse en psychologie politique à Sciences Po.

Emmanuel Sander est professeur ordinaire à la Faculté de psychologie et de sciences de l'éducation de l'Université de Genève et y dirige le laboratoire IDEA (Instruction, développement, éducation, apprentissage).

Calliste Scheibling-Sève est chercheure postdoctorale en psychologie cognitive de l'éducation au sein du Laboratoire IDEA (Instruction, développement, éducation, apprentissage) de l'Université de Genève.

Claire Sergent est professeure et membre du Centre de Neurosciences intégratives et de cognition de l'Université de Paris. Depuis 2021, elle est co-directrice du Cogmaster (ENS, EHESS, Université de Paris) après en avoir codirigé la majeure Neurosciences cognitives.

ISBN : 978-2-8073-2747-4



deboeck
SUPÉRIEUR B

www.deboecksuperieur.com