

La cognition : l'approche des Neurosciences Cognitives

Sommaire

1. Introduction.....	1
1.1. Le cerveau, un record de complexité ?.....	2
1.2. Approches pluridisciplinaires de la Cognition.....	3
2. Panorama des grandes fonctions sensorimotrices et cognitives.....	5
2.1. Organisation générale du système nerveux.....	5
2.1.1. Niveau micro.....	5
2.1.2. Niveau macro.....	7
2.2. Les grandes fonctions biologiques.....	8
2.2.1. Les systèmes sensoriels.....	8
2.2.2. Le système moteur.....	13
2.2.3. L'attention.....	17
2.2.4. La mémoire.....	19
2.2.5. Le langage.....	24
2.2.6. Les émotions.....	26
2.3. Une vue unifiée ?.....	28
3. Des systèmes biologiques aux systèmes artificiels : quelques pistes de réflexion.....	30
3.1. De la complexité comparée entre le cerveau et l'ordinateur.....	30
3.2. L'être humain comme système réflexif : connaissances et méta-représentations.....	30
3.3. Perspectives.....	31
Références.....	31

1. Introduction

Si des actes aussi banals qu'apprécier un tableau dans un musée, saisir un objet, se rappeler un rendez-vous semblent être effectués « instantanément », sans même y penser, ces actes élémentaires impliquent en réalité au niveau neurophysiologique une cascade d'opérations allant des plus élémentaires à des mécanismes opérant à grande échelle (du point de vue du système nerveux), au travers de multiples relais. Bien loin des capacités adaptatives des automates artificiels, les capacités naturelles d'apprentissage, de mémorisation, de raisonnement et d'adaptation à son environnement de l'être biologique et pensant n'ont eu de cesse de fasciner les chercheurs depuis des décennies. Le

grand écheveau des bases neurales de ces comportements, longtemps étudiées sur le plan phénoménologique, commence à peine à être clarifié grâce aux différentes techniques d'étude du comportement humain. Mais le cerveau conserve encore sa part de mystère, et la compréhension de son fonctionnement demeure encore largement hypothétique sur certains aspects ; néanmoins, les travaux des trente dernières années ont fortement élargi le champ de nos connaissances. On pourrait ainsi citer R. Llinás (1986), en guise d'introduction à notre exploration de quelques-unes des facettes du cerveau humain :

« La compréhension de l'esprit n'est peut-être pas une tâche aussi compliquée que l'a espéré notre vanité ou redouté notre intellect. »

En parallèle, les développements en informatique théorique et en conception de machines ont progressé au point de proposer des systèmes artificiels relativement performants dans leur domaine d'expertise. Les possibilités de développement dans le domaine de l'Intelligence Artificielle semblent prometteuses, bien que teintées de limitations sévères, à la fois sur le plan théorique et sur le plan technologique. Cette approche a cependant contribué à proposer de nouvelles problématiques de recherches tout à fait pertinentes au regard des études actuelles sur les mécanismes régissant le comportement humain.

Ces deux grands courants de recherche – la neurobiologie et l'intelligence artificielle – ont permis d'enrichir les connaissances que nous avons des systèmes vivants, systèmes adaptatifs complexes par excellence, et ont permis la modélisation d'activités et de compétences de haut niveau.

1.1. Le cerveau, un record de complexité ?

Un cerveau humain pèse environ 1500 g, soit environ 2 % de notre masse corporelle, et posséderait une surface de 4000 cm² si on le déplaçait sur une surface plane. Son principal composant responsable du traitement de l'information interne, le neurone, peut être assimilé à un ultra-microprocesseur, qui, loin d'être un simple relais binaire, possède environ 10³ connexions en provenance d'autres neurones et établit environ 10⁴ connexions avec ses voisins, situés eux-mêmes jusqu'à plusieurs centimètres de distance. A titre d'exemple, la voie corticopontocérébelleuse, qui relie différentes structures du cerveau (cortex, pont et cervelet), forme un faisceau d'une extrême densité qui contient environ 20 millions d'axones, soit à peu près 20 fois plus que le faisceau pyramidal, reliant les aires motrices à la moëlle épinière !

Par ailleurs, ces unités de traitement sont organisées en assemblées, ou populations, selon une architecture distribuée dans l'ensemble des structures corticales ; elles fonctionnent en synergie, et leurs interactions sont soumises à des processus de reconfiguration des réseaux, ou de plasticité. Enfin, ces unités de traitement ne fonctionnent pas isolément, ou en série, mais sont activées massivement en parallèle, ce qui offre une « puissance de calcul » impressionnante. Sur le plan temporel, les constantes rencontrées demeurent surprenantes : on réagit à un signal douloureux en moins de 80 ms, on détecte des cibles auditive et visuelle en à peu près 100 et 150 ms respectivement, on reconnaît un mot écrit en environ 600 ms... Plus généralement, le cerveau fonctionne sur un rythme de base avoisinant les 40 Hz, tandis que les activités locomotrices sont cadencées à une fréquence de 5

à des calculs et peuvent être modélisés au travers de schémas cycliques reposant sur des étapes séquentielles et/ou parallèles (sensation, perception, représentation conceptuelle, action) ; (3) une *thèse constructiviste*, reposant sur une compréhension neurobiologique de l'esprit humain, dont les aptitudes reposent sur des boucles sensorimotrices permettant à la fois d'interagir avec l'environnement mais également de traiter un flux continu d'informations de manière à faire émerger de nouvelles questions toujours plus pertinentes.

L'assimilation de l'être humain à un simple système de traitement de l'information passif, ou à un « super-calculateur prodige », constitue une approche assez réductrice, et il semble évident qu'il faille prendre en considération un vaste ensemble de données, issues de différentes disciplines – neurobiologie, psychologie, linguistique, sociologie, etc. – pour dresser ne serait-ce qu'un panorama des *aptitudes multidimensionnelles* de l'être humain. Nous nous limiterons cependant volontairement à ses capacités de traitement de l'information sensorielle et motrice, et aux différents mécanismes susceptibles d'assurer le stockage et la représentation des connaissances, en vue d'interagir de manière adaptée avec son environnement.

Le *comportement humain* se définit par ses mécanismes d'action et de perception, ainsi que ses capacités cognitives de représentation et d'interprétation du monde et des objets qui le composent. La perception est nécessairement multisensorielle, en raison de la convergence d'informations issues des capteurs proprioceptifs - qui renseignent sur l'état interne du sujet, et de capteurs extéroceptifs - modalités visuelle, auditive, tactilo-kinesthésique, assurant la prise d'informations dans l'environnement externe. Elle est par ailleurs considérée comme active, dans la mesure où elle constitue un processus de recherche d'informations, pertinentes pour la tâche en cours, répondant aux exigences d'un système adaptatif doté de capacités de représentation cognitive, qui formule des hypothèses sur les conséquences de l'action et cherche à y répondre. La planification et la réalisation de l'action nécessitent quant à elles l'accès à des ressources sensorielles et motrices précises, tenant compte à la fois des contraintes mécaniques et biologiques inhérentes à tout être humain, mais aussi de l'intégration spatiale et temporelle des informations traitées par les différentes modalités sensorielles. Sur le plan comportemental, les représentations associées à ces boucles sensorimotrices sont nécessairement à caractère réactif et prédictif, ou anticipateur, permettant ainsi un comportement individuel adapté à la situation.

L'articulation étroite, observée depuis quelques années, entre les sciences du comportement, comme la psychologie expérimentale, et les travaux réalisés en neurophysiologie, en biomécanique et en imagerie fonctionnelle, reflète sans aucun doute la volonté d'une *approche intégrative* dans l'étude du sujet humain, dans ses aspects tout autant perceptifs que cognitifs.

L'objet de ce cours de *neurosciences cognitives* est ainsi de dresser un panorama global des connaissances acquises dans les domaines relatifs à la cognition humaine selon une déclinaison classiquement admise. Nous traiterons ainsi de la sensation et de la perception, puis des processus d'attention, de mémorisation ou de perception des émotions, qui forment quelques-unes des briques de base de nos capacités de représentations, et qui sont plus généralement source de nos connaissances. Ces grands systèmes seront abordés à la fois dans leurs aspects structurels et dans leurs aspects fonctionnels.

2. Panorama des grandes fonctions sensorimotrices et cognitives

2.1. Organisation générale du système nerveux

Dans l'étude du fonctionnement du cerveau, les chercheurs s'intéressent à différents *niveaux d'organisation* : modélisation théorique, études comportementales, enregistrement de l'activité cérébrale globale (imagerie cérébrale : EEG, MEG, PET-Scan, IRMf), enregistrement de l'activité électrique locale (électrophysiologie), étude moléculaire, analyse chimique. On retrouve là une notion d'*agrindissement*, comparable à celle qui a été décrite lors de l'étude des systèmes adaptatifs complexes : les processus décrits assurent une tâche particulière, et celle-ci peut aller de la simple ouverture d'un canal potassique au niveau de la membrane d'une cellule, à l'identification d'un objet complexe dans une pièce. Tout dépend du point de vue de l'observateur qui décrit le phénomène.

Bien entendu, tous ces phénomènes demeurent liés, au travers de cascades de processus qui s'enchaînent de manière sérielle ou parallèle, mais chacun peut être étudié plus ou moins indépendamment des autres. C'est la rencontre des différentes approches qui est généralement source d'enrichissement des connaissances dans le domaine, et la collaboration entre les chercheurs en psychologie et en neurobiologie a permis, par exemple, des avancées considérables dans la compréhension des mécanismes de traitement de l'information sensorielle et motrice, et de manipulation des connaissances. Mais avant de décrire les principaux systèmes assurant le *traitement* et la *manipulation de l'information*, un bref aperçu de l'organisation générale du système nerveux permettra d'isoler les grands centres cérébraux susceptibles d'instancier ces opérations. Dans cette optique, on distinguera l'organisation générale du cerveau (niveau macro) et la manière dont l'information peut circuler au sein de ce système, au travers notamment de cellules particulières – les neurones – et de voie de transmission spécifiques (niveau micro).

2.1.1. Niveau micro

On distingue principalement deux types de communication à l'intérieur du cerveau : une *communication chimique*, via le système hormonal, et une *communication électrique*, via le système nerveux. L'interaction de ces deux systèmes accroît bien évidemment la complexité des communications internes au cerveau.

On s'intéressera principalement à l'étude des signaux électriques, c'est-à-dire ceux par lesquels les neurones communiquent entre eux. Le *neurone* peut à ce titre être considéré comme la principale unité de traitement de l'information dans le cerveau.

Le neurone biologique

Le neurone est une cellule constituée d'un corps cellulaire (« unité » principale), d'un axone (« organe » de sortie) et de dendrites (« organes » d'entrée) (cf. figure 2). Son mode de communication principal est la décharge électrique (i.e. le potentiel d'action) qui se propage, de manière saltatoire, de l'axone jusqu'aux dendrites du neurone de destination. La génération de cet influx nerveux

est placée sous la dépendance des échanges ioniques (K^+ , Na^+ , Cl^-) se produisant au niveau des canaux ioniques localisés sur la membrane du neurone.

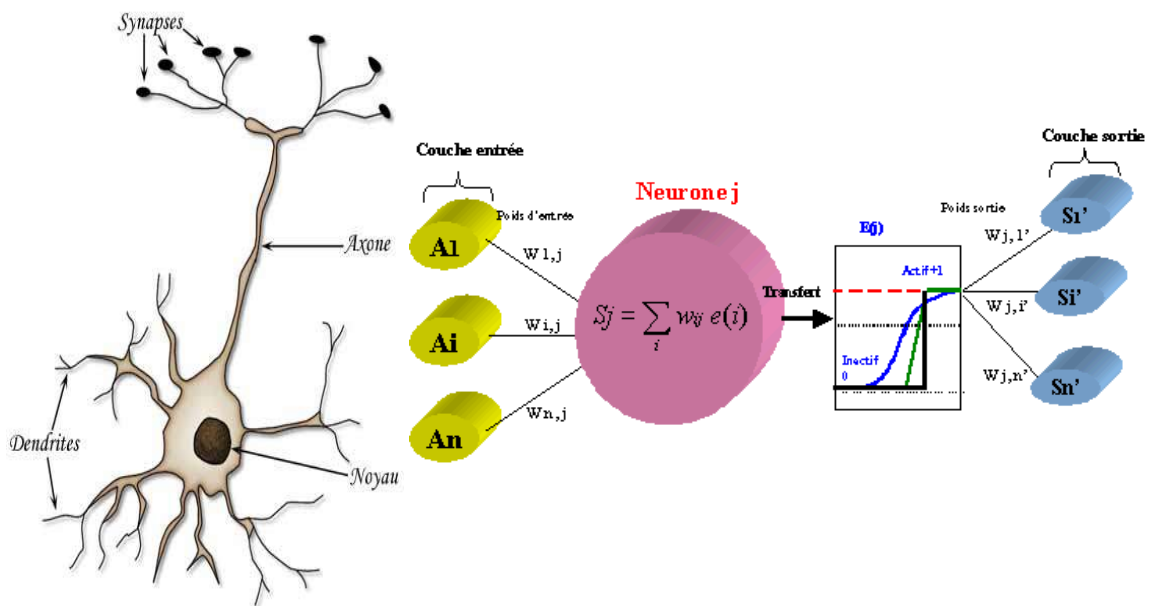


Illustration 2: Le neurone biologique et le neurone formel

Le neurone formel

L'étude du neurone biologique a donné lieu à de nombreux modèles de neurones formels, plus ou moins plausibles sur le plan neurophysiologique. On retiendra principalement l'une des premières formalisations mathématiques du neurone, celle d'un neurone formel conçu comme une cellule à seuil et délivrant une valeur binaire, 0 ou 1 (selon le dépassement ou non du seuil). Ce type de formalisme a donné naissance au développement de système de perception artificielle comme le *Perceptron* dès les années 1960 (Rosenblatt, 1959). Néanmoins, ces systèmes de perception artificielle étaient plutôt limités, et ressemblaient plus à des systèmes d'appariement de formes élémentaires (des contours orientés d'une image binarisée) qu'à de véritables analyseurs de scènes visuelles. En ce sens, ce type de réseau ne présentait pas de capacités d'apprentissage.

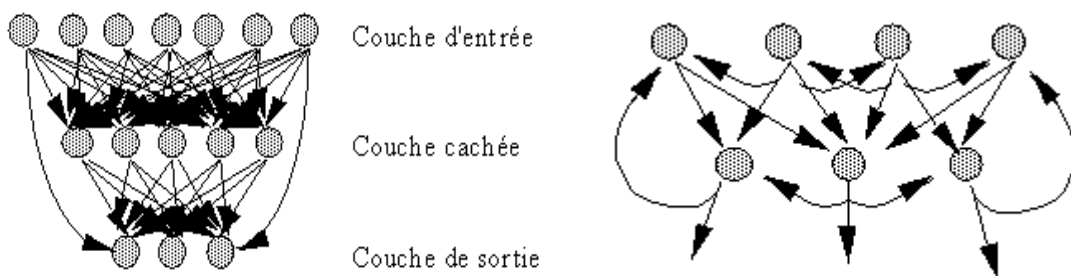


Illustration 3: Connectique des réseaux multi-couches : à gauche, réseau convergent ; à droite, réseau récurrent avec connexions latérales

L'apport du *connexionnisme* dans les années 80 a permis d'améliorer ces concepts, en introduisant des réseaux multi-couches avec des cellules à réponse non-linéaire (i.e. dont la sortie est une somme pondérée des entrées reçues, selon une fonction de transfert non-linéaire), et un algorithme de rétropropagation du gradient d'erreur, qui permettait de faire évoluer au cours du temps la réponse donnée (cf. figure 3, gauche). Ce type de réseau devenait enfin capable d'un véritable apprentissage supervisé (Rumelhart, 1986). De nos jours, les modèles de réseaux de neurones intègrent les données de la neurobiologie, et s'inspirent beaucoup plus du fonctionnement du cerveau humain. Ils incluent donc des fonctions de transfert beaucoup plus sophistiquées, dépendantes de paramètres spatiaux et temporels, ainsi que des connexions récurrentes et latérales, etc. (cf. figure 3, droite).

2.1.2. Niveau macro

Si l'on se place du point de vue de l'observateur qui aurait sous les yeux un atlas du cerveau humain, comme dans la figure 4 (droite), un schéma très grossier de l'organisation fonctionnelle du cerveau en quatre grandes régions pourrait se décliner comme suit :

- *lobe frontal* : raisonnement, planification et fonctions exécutives centrales, exécution motrice ;
- *lobe pariétal* : perception somatosensorielle, intégration des informations spatiales visuelles et somatosensorielles ;
- *lobe temporal* : fonctions associées au langage et à la perception auditive, mémoire à long terme, et émotions ;
- *lobe occipital* : perception de l'information visuelle.

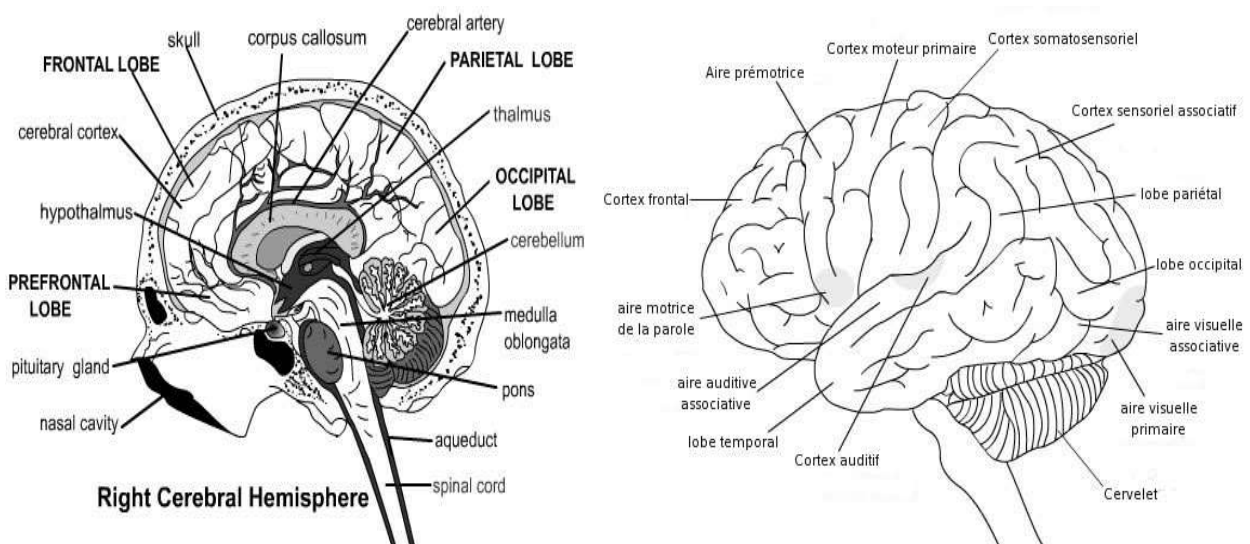


Illustration 4: Organisation topographique du cortex : à gauche, coupe sagittale ; à droite, vue latérale

Mais cette subdivision grossière peut être raffinée, car si l'on y regarde de plus près, on

constate que chaque lobe est en fait constitué de plusieurs *aires corticales*, chacune étant spécialisée dans certains aspects des grandes fonctions sensorimotrices et cognitives humaines. En effet, le cerveau traite l'information nécessaire à son fonctionnement dans un grand nombre de structures en même temps : il fonctionne en *circuits parallèles*. Une même information peut être traitée simultanément par plusieurs "centres", et cela comprend aussi bien les aires corticales que les nombreuses structures sous-corticales (thalamus, hippocampe, amygdale, etc.) et extra-corticales (cervelet, moelle, pont) (cf. figure 4, gauche). Cette *redondance* explique en particulier la capacité du cerveau de pouvoir récupérer après avoir subi une lésion. Par analogie, on ne peut pas à en dire autant des ordinateurs classiques, dont le bon fonctionnement est dépendant de l'intégrité de l'ensemble de ses composants¹.

L'ensemble des structures corticales doivent donc davantage être conçues comme des carrefours stratégiques pour le traitement de certaines informations (internes ou externes²), plutôt que comme des centres exclusifs d'exécution d'une fonction. Enfin, remarquons que l'influx nerveux ne rencontre jamais de « cul-de-sac » dans le cerveau : son point d'arrivée dans une région est toujours un point de départ potentiel vers d'autres neurones. Cet assemblage de milliards de circuits qui se bouclent sur eux-mêmes semble être le support physique de nos capacités de perception et d'action sur les objets de notre environnement, ainsi que de nos capacités de raisonnement, de prise de décision, etc.

2.2. Les grandes fonctions biologiques

2.2.1. Les systèmes sensoriels

La perception comme acte de construction

En dépit des apparences selon lesquelles l'interprétation de notre monde environnant semble aisée et univoque, l'acte de perception résulte de nombreuses étapes de traitement à l'issue desquelles l'objet perçu est moins une donnée instantanée que le fruit d'un acte de construction. En effet, bien que cela soit réalisé dans des temps très brefs, reconnaître un objet simple, comme une voiture dans la rue, implique *plusieurs étapes de traitement* : l'extraction de primitives géométriques et la détection de contours (bords orientés, coins), l'analyse de sa texture et des informations locales de mouvement, l'analyse globale de l'objet et sa comparaison à des objets connus, etc. L'objet est perçu comme un « tout » mais est au préalable analysé comme un ensemble de caractéristiques élémentaires liées ensemble par différents mécanismes, et tout cela s'effectue dans des temps relativement très brefs. A titre d'illustration, la figure 5 illustre les latences neuronales associées à la réaction motrice en direction d'un objet préalablement perçu par la modalité visuelle : on voit qu'il suffit de 120 à 160 ms pour identifier l'objet et décider de l'action à effectuer, puis 100 ms supplémentaires sont nécessaires pour exécuter un geste de saisie. En tout, on est capable d'agir sur

1 Il est certain qu'un transistor défectueux n'affectera pas la majorité des opérations quotidiennes effectuées par un ordinateur, mais lorsque ce transistor sera sollicité lors d'une opération particulière, le « bug » est à craindre...

2 On dit également intéroceptive et extéroceptive

un objet externe en environ 220 ms, ce qui constitue un délai temporel relativement court si l'on songe que la plupart de nos comportements réflexes (i.e. *involontaires*) se situent aux alentours de 60-120 ms.

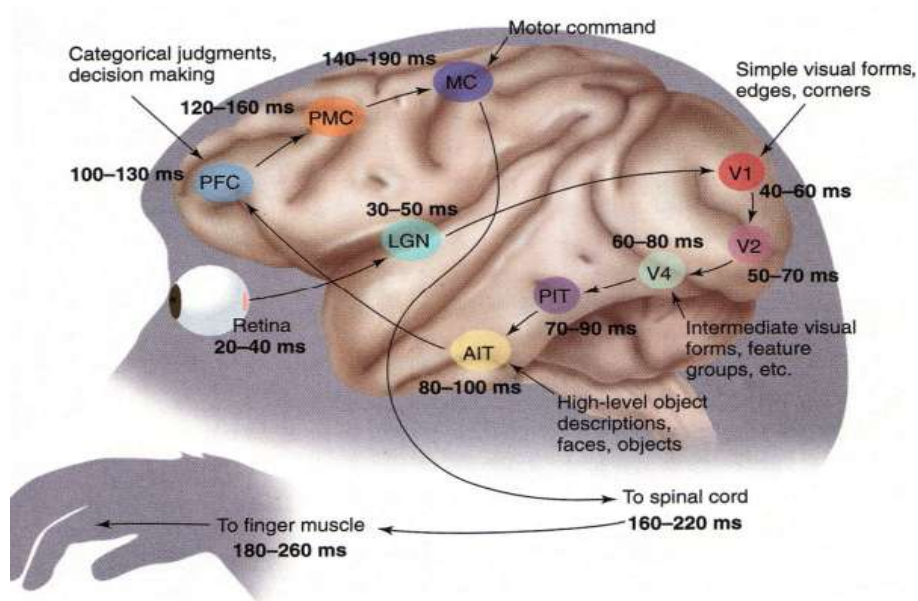


Illustration 5 Latences neuronales pour le traitement visuel (Tiré de Thorpe & Fabre-Thorpe, 2001)

La saisie des informations pertinentes de l'image visuelle est principalement médiée par le *système attentionnel* et les *stratégies d'exploration oculaire* de la scène perceptive. Comme l'illustre la figure 6, l'oeil se porte sur les régions caractéristiques, ou saillantes, de l'image ; dans le cas d'un visage, par exemple, ce sont principalement les yeux, le nez et la bouche qui « attirent » le regard.

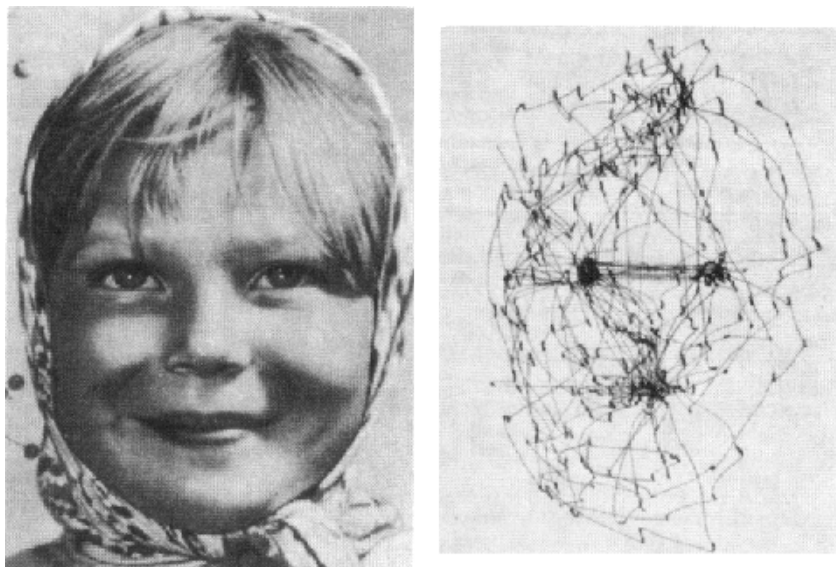


Illustration 6 Stratégies d'exploration oculaires d'un visage : les éléments constitutifs essentiels du visage – oeil, nez, bouche – sont fixés plus longtemps.

De nombreux modèles de la perception des objets ont été proposés. On retiendra le modèle de Biederman (1987) qui conçoit l'*identification d'un objet* comme l'aboutissement d'une série de traitements, incluant l'extraction des indices saillants de la scène perceptive (bords et coins, régions concaves et indices de régularité, de surface par exemple), la détermination des composantes principales ou parties élémentaires de l'objet, ainsi que sa mise en correspondance avec une représentation, ou un modèle, de l'objet en mémoire (cf. figure 7).

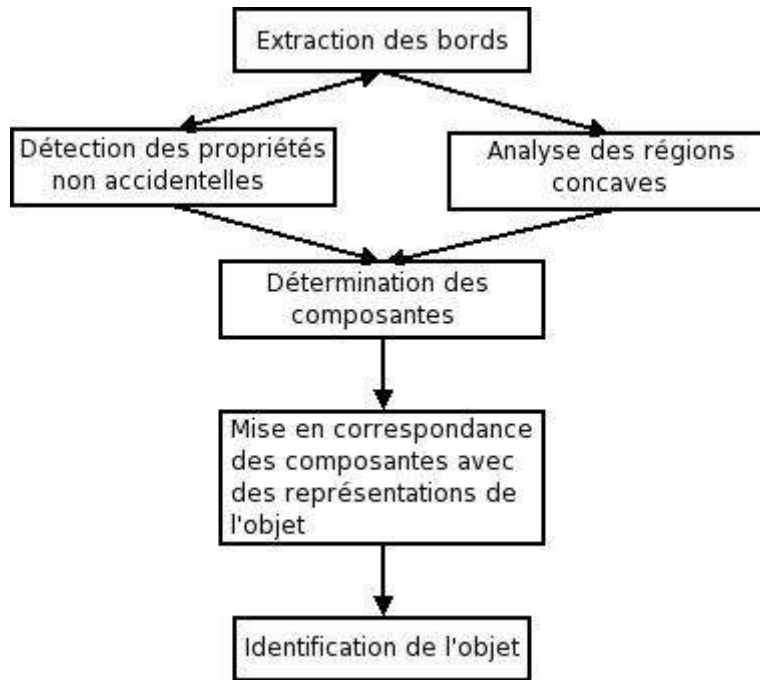


Illustration 7: Modèle de reconnaissance des objets de Biederman

Aspects neurophysiologiques

A cet acte de construction de l'objet perceptif correspond, sur le plan neurophysiologique, une organisation fonctionnelle sous-jacente *hiérarchique* et *distribuée*. Les différentes informations sont traitées par des aires spécifiques du cerveau, et à l'heure actuelle on n'en dénombre pas moins d'une trentaine situées dans l'ensemble du cortex visuel, la majorité étant interconnectées entre elles (cf. figure 8). Bien que celles-ci soient sur le plan spatial très largement distribuées, leur activité demeure malgré tout coordonnée à tous les niveaux de traitement, et cela ne se limite pas à la modalité visuelle puisque l'on observe une organisation hiérarchique comparable pour les modalités auditive et somesthésique. L'information entrante est dans un premier temps véhiculée au travers des cortex sensoriels primaires (e.g. V1 pour la modalité visuelle, A1 pour la modalité auditive), puis dans les cortex secondaires (e.g. V2 pour la modalité visuelle) qui convergent vers des zones dites « *associatives* » assurant un traitement plus global de l'information. Ces aires supérieures sont en fait responsables de l'association des différentes informations médiées par les différentes modalités sensorielles en une représentation cohérente et intégrée de l'environnement.

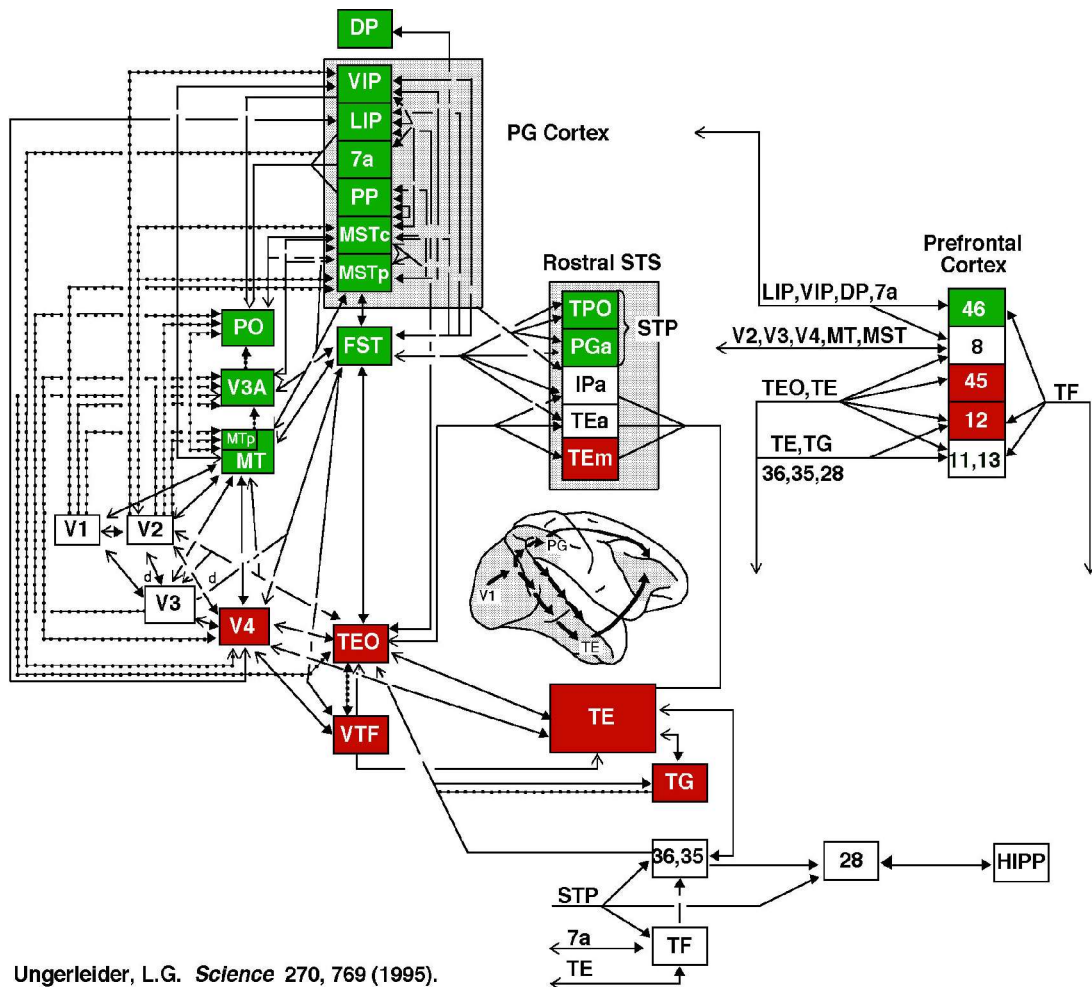


Illustration 8: Organisation hiérarchique du traitement de l'information visuelle, et circuiterie générale entre les différentes aires corticales impliquées (en rouge, la voie ventrale ; en vert, la voie dorsale) (Explication dans le texte)

Pour les modalités auditive et visuelle en particulier, un schéma général permet de résumer cette complexité apparente du traitement de l'information. Il existerait en fait deux grands sous-systèmes corticaux d'analyse de l'information sensorielle, chargés de traiter différentes caractéristiques de l'objet perçu. Une première voie serait dédiée à l'analyse des informations de position spatiale et de mouvement dans l'espace, et une autre voie serait spécialisée dans le traitement des caractéristiques propres de l'objet perçu (forme et couleur pour le système visuel, intensité et timbre pour le système auditif).

Pour la modalité visuelle, on parle dans le premier cas de la *voie dorsale* (des aires occipitales au cortex pariétal) qui aurait à charge d'assurer le contrôle visuo-moteur sur les objets en traitant leurs propriétés « extrinsèques », celles qui sont critiques pour leur saisie, comme leur position spatiale, leur orientation ou leur taille. Ces traitements seraient censés répondre à la question « où ? ». Dans le deuxième cas, on parle de la *voie ventrale* (des aires occipitales aux cortex inféro-temporal et frontal) qui assurerait la perception, la reconnaissance et l'identification des objets en traitant leurs propriétés visuelles « intrinsèques » comme leur forme, leur couleur, etc. Les traite-

ments qui y sont réalisés répondraient à la question « quoi ? » (cf. figures 8 et 9). Notons cependant que l'existence d'une dichotomie aussi stricte entre les « fonctions » visuelles est actuellement en débat.

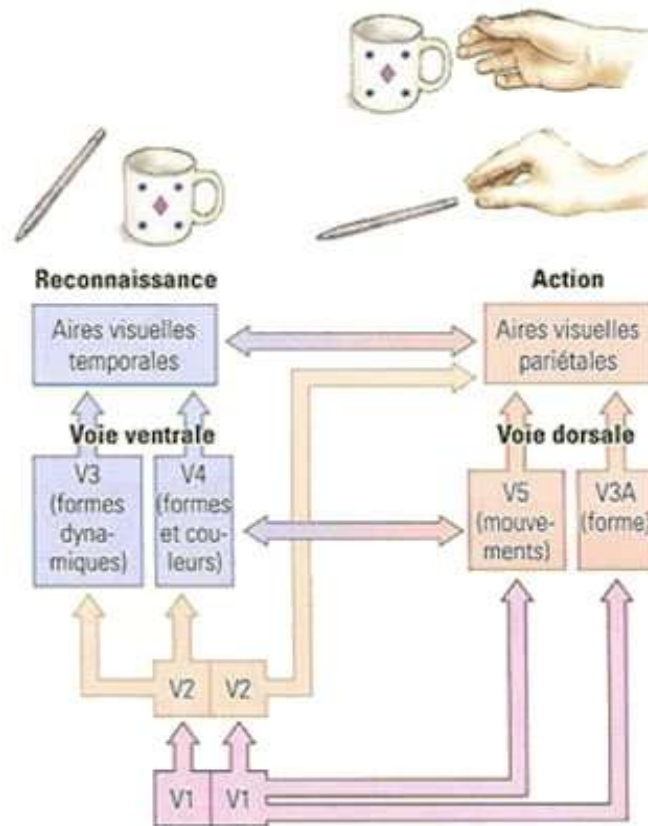


Illustration 9: Les deux voies de traitement de l'information visuelle pour la reconnaissance d'objet et le contrôle de l'action

Comme on vient de le voir, au trajet séquentiel et hiérarchique du signal visuel s'ajoutent de nombreuses voies de traitement de l'information fonctionnant en parallèle et assurant un double décodage de l'information. Tout cela forme donc un réseau de circuits d'une grande complexité, rien que pour la modalité visuelle. Cette complexité est également liée aux nombreuses *boucles de rétroaction* que chacune de ces aires forme en retournant des connexions vers les régions qui lui en ont envoyées. Ajoutons à cela que les modalités sensorielles ne semblent pas fonctionner de manière isolée l'une de l'autre, mais partagent des interactions fortes dans le traitement des signaux bimodaux (i.e. médiés par deux modalités sensorielles distinctes). Une vue émergente est que les aires associatives seraient *multimodales* et pourraient influencer, via le système de l'attention spatiale, les traitements proprement unimodaux grâce à des connexions descendantes. S'ajoutent également des projections vers des structures sous-corticales comme le corps genouillé latéral ou le colliculus supérieur, et qui assurent la communication avec les autres grandes fonctions de traitement et de stockage de l'information que sont les systèmes attentionnels, les centres moteurs, la mémoire etc. Par ailleurs, l'ensemble des traitements réalisés est placé sous la dépendance du contexte – perceptif ou moteur – dans lequel les informations sont perçues.

2.2.2. Le système moteur

L'action à la base de nos comportements des plus élémentaires aux plus complexes

Si l'on a décrit dans les paragraphes précédents l'organisation des systèmes perceptifs, ceux-ci ne fonctionnent pas comme des circuits isolés mais sont, au contraire, constamment placés sous la dépendance du contexte moteur dans lequel les traitements sont réalisés. Il semble en effet difficile d'imaginer que nous fonctionnons, sur le plan perceptif, en « vase clos », étant donné que l'ensemble de nos activités quotidiennes impliquent des activités motrices, aussi minimales soient-elles. Cela implique à la fois les actions volontaires vers les objets, mais également ce que l'on dénomme le mouvement propre, qui est le déplacement volontaire du corps du sujet et qui fournit également des informations cruciales sur l'environnement. Cela permet, par exemple, de distinguer une voiture qui approche de nous d'une voiture immobile vers laquelle nous nous dirigeons (dans les deux cas, l'information rétinienne est strictement identique).

La perception peut donc être vue non seulement comme un acte de construction, mais c'est également une *perception active*, tributaire de nos mouvements. L'action est ainsi vue par certains auteurs comme la base de la perception, et plus généralement de nos connaissances sur le monde (e.g. A. Berthoz, au Collège de France).

Enfin, tout comme nous l'avons souligné dans le cas de la perception, la réalisation d'un acte moteur un tant soit peu élaboré implique de nombreuses chaînes de traitements, et l'action volontaire n'est pas simplement un geste mécanique, totalement paramétrique, mais suppose des capacités d'*anticipation* et de *prédiction* très élaborées. Ici encore, le concept de représentation prend tout son sens lorsque l'on songe à nos capacités d'élaborer des *modèles internes de l'action* qui nous permettent de compenser les latences d'exécution de nos gestes et du traitement de l'information sensorielle en retour, et de nous adapter aux « irrégularités » de l'environnement, i.e. aux phénomènes plus aléatoires qui interviennent dans la réalité et que bien souvent notre esprit n'avait pas prévus.

Aspects neurophysiologiques

Les structures cérébrales impliquées dans la motricité sont plus que nombreuses. En effet, même si le cortex moteur est habituellement associé à certaines aires spécifiques de la motricité (aire 4 ou aire motrice primaire, et aire 6 comprenant l'aire prémotrice et l'aire motrice supplémentaire), le contrôle du mouvement volontaire implique en réalité presque toutes les aires du cortex, ainsi qu'une grande majorité de structures sous- et extra-corticales (cf. figure 11).

Cortex moteur. Le *cortex moteur primaire* (aire 4 ou M1, cf. figure 10, gauche) contiendrait une représentation somatotopique des régions du corps correspondantes, organisation topographique

que l'on trouve illustrée par l'homonculus de Penfield (cf. figure 10, droite). L'aire prémotrice (APM) contribue à guider les mouvements en intégrant les informations sensorielles et s'occupe des muscles qui sont les plus proches de l'axe du corps. Quant à l'aire motrice supplémentaire (AMS), elle serait impliquée dans la planification des mouvements complexes et dans la coordination de mouvements impliquant les deux mains.

L'aire motrice primaire, l'APM (PMA chez les anglophones) et l'AMS (SMA chez les anglophones) ne sont cependant pas les seules aires corticales impliquées dans la genèse du mouvement volontaire. Le cortex préfrontal et le cortex pariétal postérieur y contribuent aussi d'une façon importante. Par ailleurs, de nombreuses structures sous-corticales ou extra-corticales sont également impliquées dans la coordination, la planification et l'exécution des ordres moteurs, comme les ganglions de la base et le cervelet, qui communiquent avec les aires corticales via une structure de relais bien particulière : le *thalamus*, souvent considéré comme le « filtre » assurant le transfert des informations en provenance du monde extérieur vers les grands centres cérébraux.

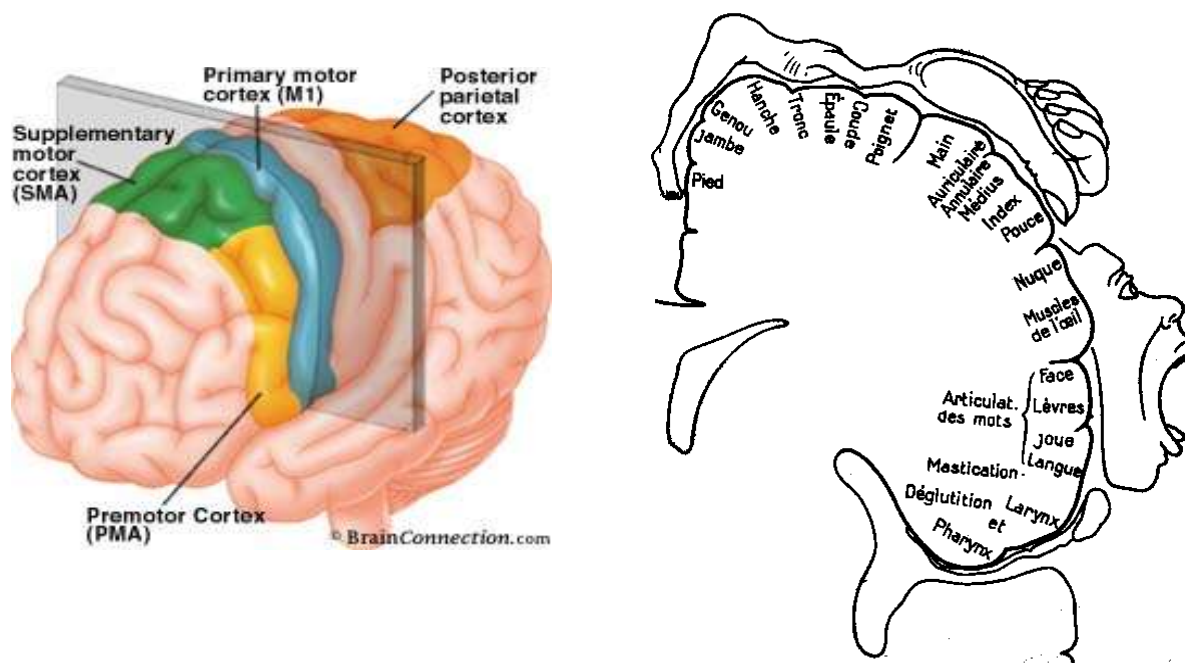


Illustration 10: Organisation des structures motrices au niveau du cortex (gauche) et Homonculus de Penfield (droite)

Ganglions de la base. Les ganglions de la base constituent la pierre angulaire de la coordination entre les différentes structures impliquées dans la motricité (aires frontales et pariétales, aire motrice supplémentaire, thalamus) : ils exercent à la fois une *action facilitatrice* sur le mouvement en focalisant les informations externes sur la tâche en cours de réalisation, et une *action inhibitrice* permettant de bloquer la réalisation des mouvements inadaptés. En outre, les ganglions de la base ne sont pas seulement dévolus au contrôle moteur, mais sont également impliqués dans la mémorisation et le traitement des processus cognitifs et émotifs.

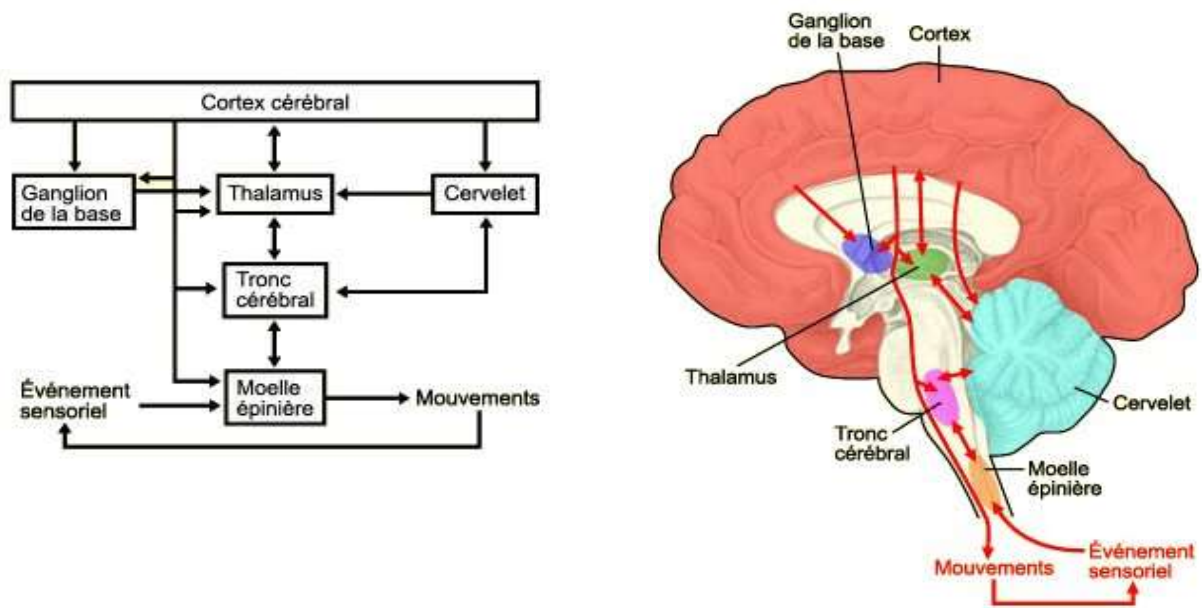


Illustration 11: Organisation anatomo-fonctionnelle du contrôle de la motricité

Cervelet. Quant au cervelet, il intervient dans la *mémorisation* de séquences motrices apprises et participe à la coordination et à l'*ajustement* en ligne des mouvements fins. Son rôle déterminant dans la motricité, en particulier du point de vue développemental, et surtout son implication plus vaste dans de nombreuses activités cognitives (apprentissage, attention, mémorisation, etc.) en fait une structure pratiquement aussi complexe que le cortex lui-même.

Organisation de la réponse motrice

On peut distinguer trois opérations principales dans le traitement de l'information nécessaire au déclenchement d'un mouvement volontaire. La première consiste à *sélectionner une réponse* adaptée à la situation dans un répertoire de réponses possibles. Cette réponse qui correspond à un objectif comportemental particulier est déterminée de façon globale et symbolique. La deuxième opération concerne la *planification concrète du mouvement*. Elle consiste à définir les caractéristiques de la réponse sélectionnée en terme de séquences de contractions musculaires, qui entraîneront le déplacement des segments articulaires, nécessaires pour réaliser la réponse choisie. La troisième opération consiste à *exécuter le mouvement* proprement dit. C'est elle qui est à l'origine de l'activation des motoneurones responsables de la mécanique observable du geste.

Les principales structures évoquées précédemment sont impliquées dans ces différents niveaux de planification et d'exécution motrice : la prise d'informations et la sélection de la réponse adéquate fait intervenir les processus perceptifs et décisionnels, et l'on retrouve naturellement une activation des voies visuelles occipitales et pariétales, ainsi que des régions frontales ; la planification du mouvement fait intervenir l'aire prémotrice et l'aire motrice supplémentaire, ainsi que le cervelet ; enfin,

l'exécution du mouvement implique principalement l'aire motrice primaire, et via le système pyramidal qui la relie à la moëlle épinière, les motoneurones qui, lorsqu'ils déchargent, permettent la contraction musculaire.

Schéma de contrôle des actes moteurs

Les modèles actuels du contrôle moteur, très inspirés de la robotique, sont devenus très

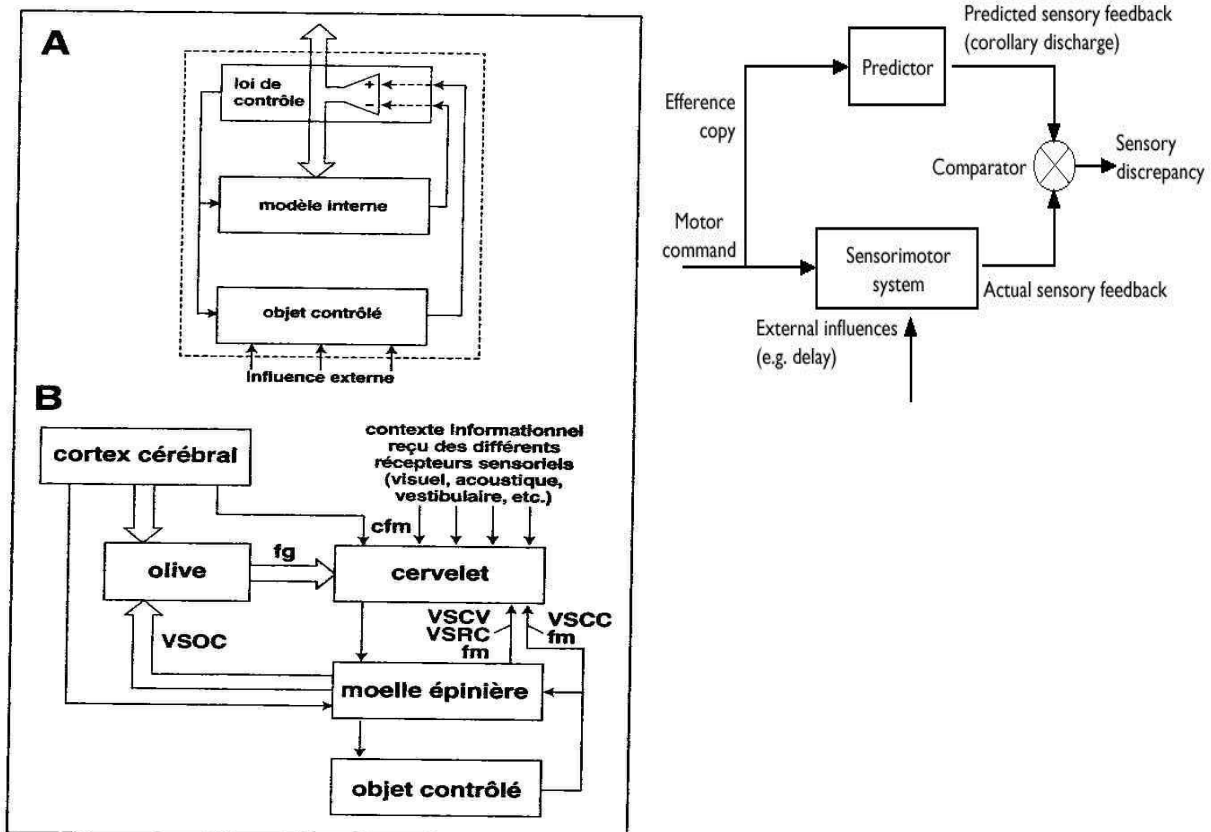


Illustration 12: A gauche, schéma général du contrôle moteur (A) et bases anatomiques (B) (Tiré de Berthoz, 2003). A droite, modèle computationnel du contrôle moteur (Tiré de Blakemore, 1998)

performants et prennent en compte les délais temporels liés au retour sensoriel³, en plus d'un plan général de l'action qui permet d'anticiper les conséquences sensorielles futures de l'action (cf. figure 12, droite).

Le contrôle de l'action volontaire reposerait ainsi sur des modèles internes (cf. figure 12, gauche), qui permettraient à la fois le contrôle de l'action en cours de réalisation, mais également sa simulation mentale, ou la reconnaissance de l'action effectuée par d'autres personnes, ce dernier point étant particulièrement important dans le cadre des activités coopératives ou plus généralement

3 Lorsqu'on effectue un mouvement précis, on évalue en ligne la position du membre dans l'espace principalement grâce aux informations visuelle et proprioceptive, mais ces informations mettent du temps pour être intégrées dans le plan moteur réactualisé, ce qui entraînerait un décalage dans la correction motrice si ce délai de transmission n'était pas compensé.

dans les relations sociales.

2.2.3. L'attention

L'attention peut être définie comme la *sélection* et la *facilitation locale et transitoire* du traitement de l'information sensorielle liées à un stimulus, un signal déclencheur ou un effort volontaire. Elle semble impliquée comme « interface » inter et intra-modalitaire, du point de vue de :

- la vision et les autres modalités sensorielles (perception multisensorielle)
- la vision et la motricité (contrôle sensorimoteur)
- l'intégration de différents attributs perceptifs (par exemple, en vision et audition) pour former une représentation cohérente et unifiée de l'objet perçu

Elle sert en outre au niveau macro-fonctionnel dans la distinction entre les processus descendants (« top-down ») et ascendants (« bottom-up »), ainsi qu'entre les processus conscients et non-conscients.

Différents modèles de l'attention, initialement développés dans le cadre de la perception auditive puis généralisés au système visuel, ont été proposés depuis les années 60. L'idée générale est que l'attention opère comme un *filtre* sur le flux des afférences sensorielles, permettant de sélectionner l'information pertinente pour la tâche en cours (Broadbent, 1958). Mais dans l'ensemble, c'est l'idée d'un *système à capacité et ressources de traitement limitées* (Kahneman, 1973) que l'on retiendra.

Ces différents modèles se distinguent également par les dichotomies qu'ils introduisent en termes de traitements :

- sélection précoce vs. tardive (Treisman, 1964)
- traitements automatiques vs. contrôlés (Schneider & Shiffrin, 1977)
- traitements ascendants (exogène) vs. descendants (endogène) (Posner, 1980)

Par exemple, le modèle de Schneider et Shiffrin (1977) postulent l'existence de processus attentionnels se différenciant par le degré de contrôle que le sujet peut exercer sur leur déroulement (cf. tableau ci-dessous).

<i>Processus automatiques</i>	<i>Processus contrôlés</i>
rapides	lents
fonctionnent en parallèle (exécutables simultanément lors d'une activité contrôlée)	fonctionnement séquentiel
pas de consommation des ressources attentionnelles	grande consommation des ressources attentionnelles
difficilement interruptibles	facilement interruptibles

Aspects neurophysiologiques

Posner & Raichle (1994) ont proposé que le cortex pariétal, connu pour être impliqué dans les

transformations sensorimotrices, la coordination des entrées en provenance de différentes modalités sensorielles, et plus généralement dans la représentation de l'espace, joue un rôle particulier dans l'attention spatiale. Selon eux, c'est cette structure qui permettrait le désengagement de l'attention, lorsque celle-ci a été portée sur un événement particulier, par l'intermédiaire du colliculus supérieur et du pulvinar, deux structures sous-corticales assurant, respectivement, l'orientation et la focalisation de l'attention (cf. figure 13). Remarquons que c'est principalement un modèle d'orientation de l'attention spatiale qui est privilégié.

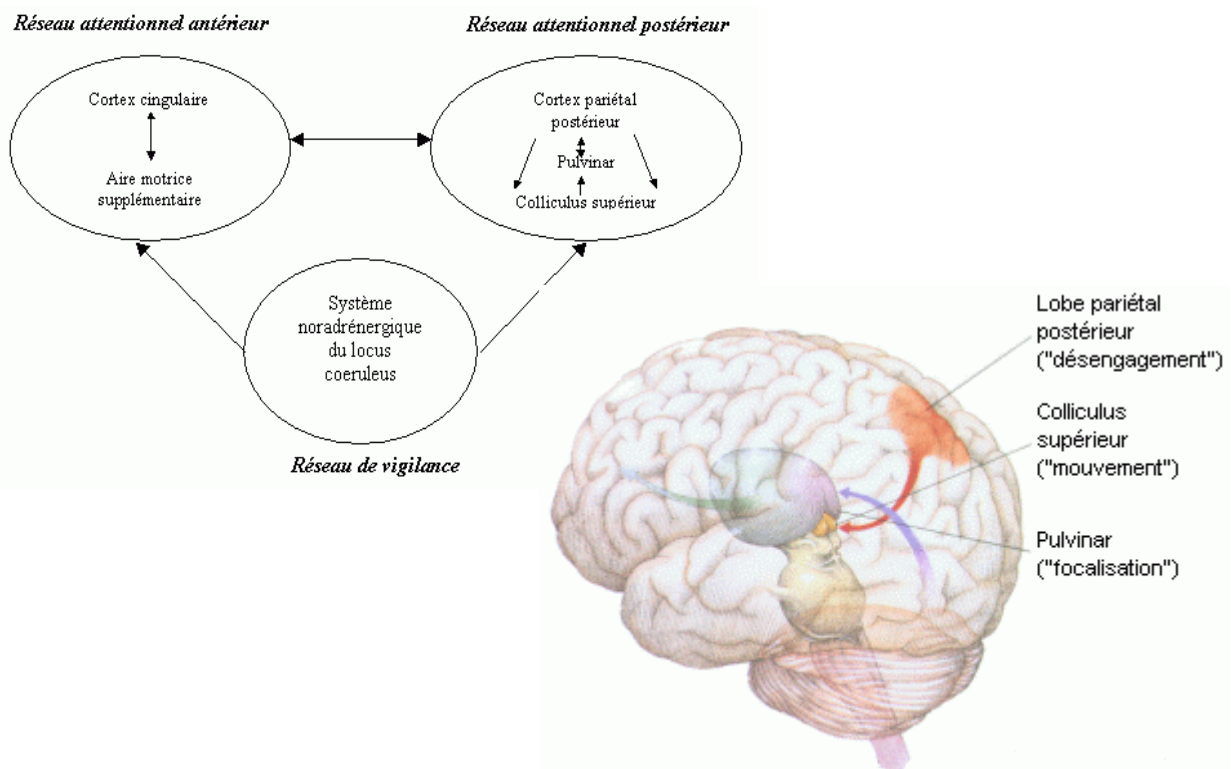


Illustration 13: Circuits de l'attention (gauche). A droite figurent les bases anatomiques du réseau attentionnel postérieur impliqué dans l'attention visuo-spatiale.

La figure 13 (à gauche) illustre également le modèle de l'attention proposé par Webster & Ungerleider (1998), et dans lequel on distingue trois grands systèmes de régulation de l'attention : (1) le *réseau attentionnel antérieur*, plutôt lié à l'activité motrice contrôlée (i.e. volontaire), et qui comprend le cortex cingulaire (planification de l'action), en lien étroit avec le cortex préfrontal, et l'aire motrice supplémentaire ; (2) le *réseau attentionnel postérieur*, principalement impliqué dans les mécanismes responsables de l'attention spatiale, qui recrutent les aires pariétales et le colliculus supérieur ; (3) le *réseau de vigilance*, alimenté par le système noradrénergique, qui assure le fonctionnement du « système d'alarme » et d'éveil de l'organisme. Le système attentionnel pourrait ainsi être considéré comme la « glue » assurant la circulation de l'information entre les différents systèmes de saisie et de traitement de l'information, en relation avec l'état interne du sujet.

2.2.4. La mémoire

Par définition, la mémoire concerne les informations qui sont « stockées » dans le cerveau⁴. Dans son étude, on l'associe principalement aux capacités d'*apprentissage* et de *récupération*. Différents types de mémoire peuvent être considérés : la *mémoire à court terme*, ainsi que la *mémoire de travail*, impliquée dans le stockage des informations en cours de traitement, et la *mémoire à long terme*, impliquée dans le stockage et la rétention définitive de l'information. D'une certaine manière, la mémoire de travail pourrait être vue comme un tampon, ou « *buffer* », tandis que la mémoire à long terme serait plutôt associée au disque dur des ordinateurs.

Du point de vue du traitement de l'information en provenance de l'extérieur, on distingue classiquement deux sous-systèmes de mémoire⁵, selon les entrées sensorielles qui sont susceptibles de recourir aux données mémorisées ou, plus généralement, aux connaissances que nous avons acquises sur le monde. La *mémoire imagée* serait principalement liée aux entrées visuelles, tandis que la *mémoire lexicale* serait impliquée par les informations relatives au langage, parlé ou écrits, d'où une activation de la mémoire imagée pour certaines entrées linguistiques (cf. figure 14). Ces sous-systèmes de mémoire dédiés à la *forme* des messages seraient en correspondance avec la mémoire sémantique, qui a trait au *sens* de ces derniers. La mémoire sémantique est quant à elle en relation avec la mémoire de travail qui permet le stockage temporaire des informations traitées en vue de produire une réponse adaptée.

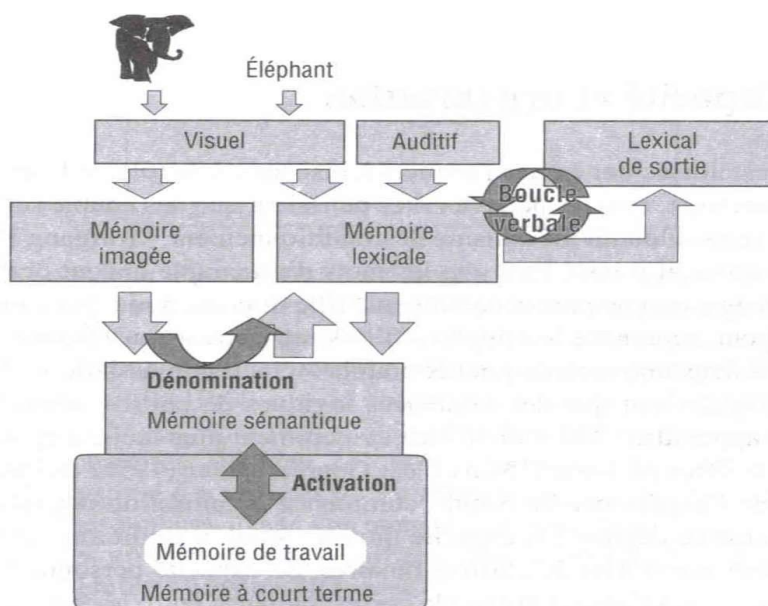


Illustration 14: Organisation générale de la mémoire pour le traitement de l'information

4 En neurophysiologie, on parlera plus volontiers de mémoire au sens de la structure qui stocke ces informations (e.g. la force des synapses)

5 On parle également de registres d'information sensorielle.

Mémoire à court terme et mémoire de travail

Un des modèles de la mémoire de travail qui a été le plus étudié est celui proposé par Baddeley. Il consiste en un *processeur central*, vraisemblablement situé dans le lobe frontal, qui coordonnerait l'activité de deux sous-systèmes esclaves : une *boucle phonologique* (acoustique et linguistique) et une *boucle visuo-spatiale* (image mentale). La boucle phonologique active certaines aires de l'hémisphère gauche que l'on associe à la production du langage comme l'aire de Wernicke et l'aire de Broca. La mémoire visuo-spatiale serait quant à elle associée aux régions du cortex occipital généralement impliquées dans le traitement visuel (cf. figure 15).

L'existence d'un système de supervision centrale dans la mémoire de travail est corroborée par différentes études qui ont montré l'importance fonctionnelle des régions frontales et préfrontales

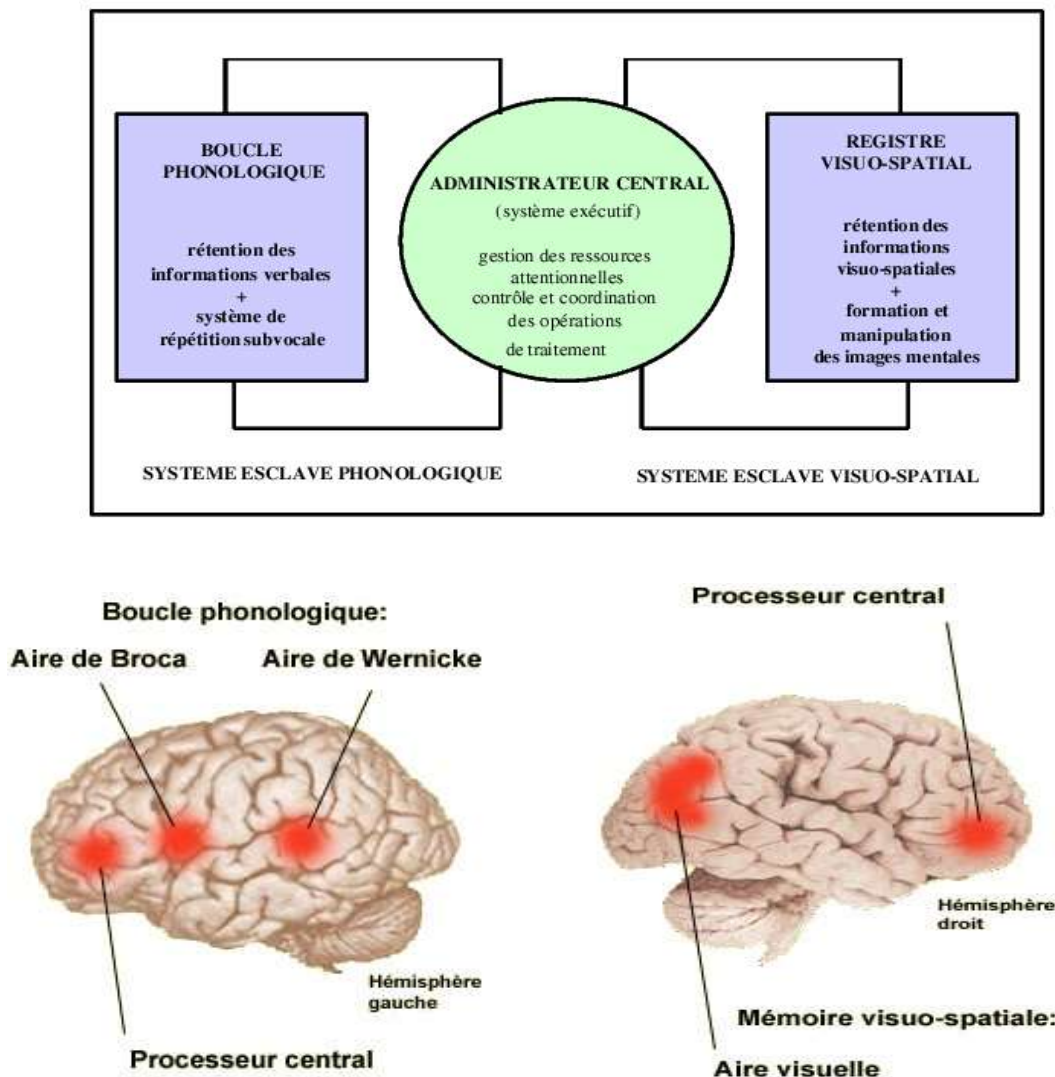


Illustration 15: En haut, modèle de la mémoire de travail (Baddeley & Hitch, 1974), En bas, localisation hémisphériques des systèmes décrits dans le modèle.

dans des tâches de mémorisation de séquences complexes ou de double tâche (dans lesquelles le sujet effectue en alternance deux tâches mnésiques différentes). Il a également été postulé que ces régions participeraient à la rétention temporaire d'informations spécifiques pour la tâche en cours,

mais le débat concernant le rôle exact des régions frontales est actuellement loin d'être clos.

En revanche, de nombreuses données convergent pour indiquer que le cortex préfrontal joue un rôle primordial dans la mémoire de travail. Il permet de maintenir disponibles certaines données nécessaires au raisonnement en cours. Pour ce faire, il doit coopérer avec plusieurs autres aires corticales desquelles il « soutire » de l'information pour de brèves périodes. Le destin de cette information, autrement dit son passage vers une mémoire à plus long terme, dépend probablement de la mise en jeu du système limbique.

Mémoire à long terme

Pour la mémoire à long-terme, on effectue la distinction entre la *mémoire déclarative* (« savoir quoi ») et la *mémoire procédurale*, ou réflexive (« savoir comment »), dont les principales caractéristiques descriptives, fonctionnelles et pathologiques sont résumées dans le tableau suivant :

<i>Mémoire déclarative</i>	<i>Mémoire procédurale</i>
représentation des objets et des événements (e.g. le visage d'un ami)	habiletés quotidiennes (e.g. faire du vélo)
recours aux associations (e.g. nom et visage)	établie par la pratique
la plupart du temps, établie en une seule fois (pas besoin de répétitions nombreuses), à partir de l'âge de 2 ans	développement progressif à partir de la naissance
consciente	non consciente
touchée lors de l'amnésie	épargnée lors de l'amnésie
implication des aires associatives limbiques (notamment l'hippocampe dans le lobe temporal médian)	recrutement de l'ensemble du système nerveux lors de l'apprentissage

La mémoire déclarative est elle-même subdivisée en deux parties : une *mémoire sémantique*, impliquée dans la connaissance des faits et concepts, et une *mémoire épisodique*, plutôt liée au temps et au lieu spécifiques rattachés au passé personnel de la personne. La première est localisée dans les parties antérieure et latérale du lobe temporal, tandis que la seconde implique le lobe temporal médian (cf. figure 16).

Les recherches récentes apportent une image complexe des fonctions mnésiques et de leur localisation. L'hippocampe, les lobes temporaux, de même que les structures du système limbique qui leur sont reliées, sont essentiels à la consolidation de la mémoire à long terme.

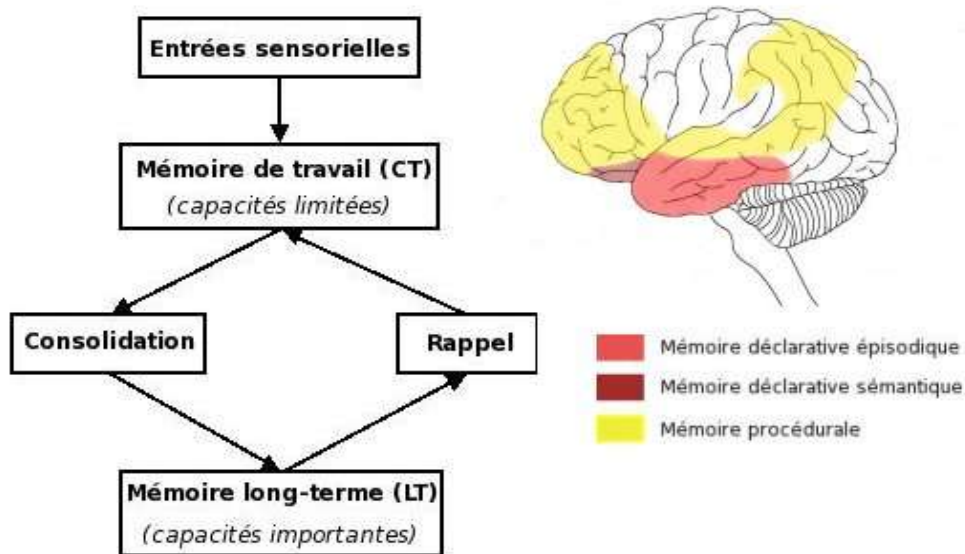


Illustration 16: Organisation de la mémoire à long-terme (droite) et schéma général de la consolidation mnésique (gauche)

Aspects neurophysiologiques

Hippocampe et système limbique. L'hippocampe faciliterait l'*association* entre différentes régions corticales et différents types de stimulation (e.g. son et image). Cependant, l'intensité de ce couplage diminuerait avec le temps afin de ne pas saturer la mémoire de souvenirs inutiles (absence de consolidation mnésique). L'hippocampe joue donc un rôle primordial dans la *mémoire épisodique*, celle qui nous permet de nous remémorer un événement particulier. En effet, c'est l'hippocampe qui semble nous permettre de « rejouer la scène » grâce à la réactivation d'un pattern particulier d'activité de différentes régions corticales, antérieurement associé à l'événement.

Le renforcement d'un souvenir particulier, i.e. la consolidation mnésique et le stockage dans la mémoire à long terme dépend très souvent de *facteurs « limbiques »* comme l'intérêt suscité par l'événement, sa charge émotionnelle ou son contenu gratifiant. L'influence des différentes structures limbiques qui s'exerce sur l'hippocampe et le lobe temporal se fait par l'entremise du *circuit de Papez*, aussi appelé le circuit hippocampo-mamillo-thalamique, qui relie les différentes structures limbiques entre elles (cf. figure 17), qui permet la consolidation des associations temporaires d'assemblées de neurones corticaux générées par l'événement. A terme, ces associations ont tendance à se stabiliser et deviennent indépendantes de l'hippocampe.

Cortex. Avec ce désengagement progressif du système limbique, les souvenirs ne transitent donc plus par le circuit de Papez mais se retrouvent encodés dans des zones spécifiques du cortex qui cor-

respondent aux régions où les informations sensorielles qui sont à l'origine des souvenirs ont été reçues (le cortex occipital pour les souvenirs visuels, temporal pour les souvenirs auditifs, etc.). Les traces mnésiques ainsi « ancrées » au niveau cortical demeureront disponibles pour une récupération ultérieure, éventuellement des années après.

C'est en particulier le cas des *connaissances générales* de la mémoire sémantique qui activent plutôt les cortex frontal et temporal. En revanche, contrairement à la mémoire des faits et des événements, notre mémoire spatiale demeurerait confinée à l'hippocampe. Celui-ci aurait la capacité de recréer une carte mentale de l'espace, grâce notamment à certaines cellules dites « cellules de lieu ».

Certains souvenirs personnels très intenses, mettant en jeu ce qu'on appelle parfois la *mémoire émotive*, impliqueraient en plus de l'hippocampe une autre structure du système limbique : l'*amygdale*, qui est impliquée dans la perception des émotions (cf. section 2.2.6).

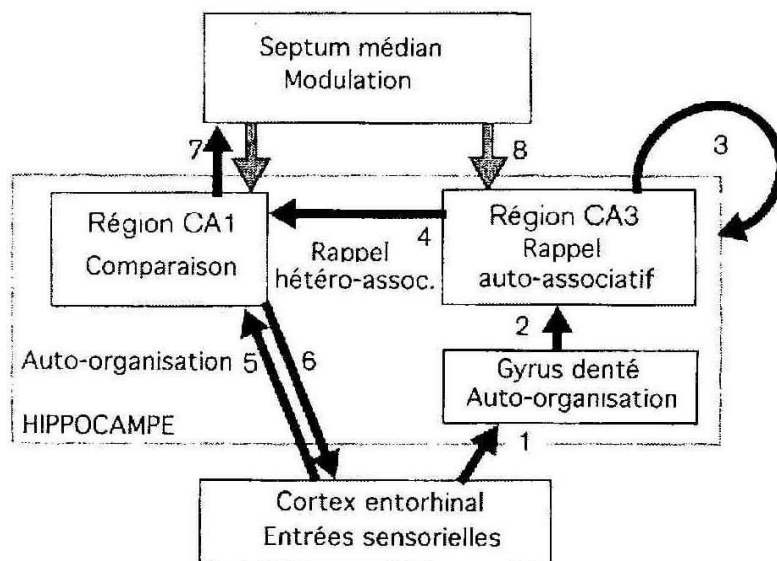


Illustration 17: Organisation des structures impliquées dans les circuits de la mémoire (à court et long terme)

Notons également que les aires cérébrales activées par les objets remémorés sont situées à proximité des aires activées lors de la perception de ces objets. Par ailleurs, certaines aires corticales sont spécialisées dans la mémorisation de différentes catégories d'objets : par exemple, certains patients ne peuvent identifier les objets vivants, mais n'ont aucun problème avec les objets inanimés. Tout cela souligne le lien étroit entre perception, catégorisation et mémorisation.

Cervelet. Enfin, la mémoire procédurale, celle du « savoir faire », ne solliciterait pas du tout l'hippocampe. Elle serait plutôt associée à des modifications dans le cervelet, les noyaux gris centraux et le cortex moteur, régions que nous avons déjà mentionnées comme étant impliquées dans le contrôle de la motricité.

2.2.5. Le langage

La perception des mots écrits est à peu de choses près semblable à celle d'un objet non verbal, mais la différence majeure tient au fait qu'au mot est associée une signification particulière, c'est-à-dire sa *représentation sémantique*. Les mots entendus activent également une représentation sémantique, parfois même une image mentale de l'objet du discours.

Du son au sens

La compréhension du sens d'une phrase énoncée verbalement, ou d'une phrase lue, est le résultat de nombreuses étapes d'extraction des caractéristiques, ou traits, distinctifs du signal de parole, ainsi que du filtrage de configurations syntaxiques correctes. Le schéma ci-dessous illustre les différentes étapes relatives au *passage du son au sens* (d'après Liénard, 1998) :

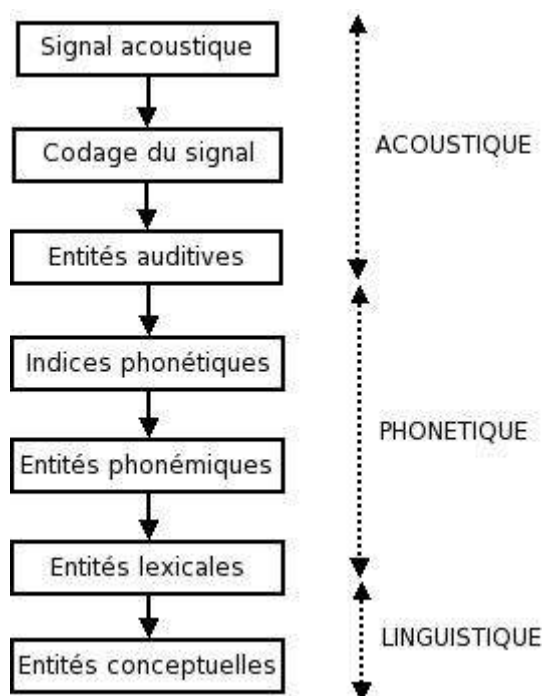


Illustration 18: Niveaux de traitement du signal de parole

Le passage des *entités phonémiques* (i.e. voyelles/consonnes), qui constituent une représentation abstraite du segment de signal, aux *entités lexicales*, que sont les mots – les plus petites unités du langage auxquelles puisse être associée une signification – est ce que l'on appelle l'*accès lexical*.

Or, le signal de parole ne comporte pas de séparation entre les mots, ni entre les phonèmes successifs : on peut presque toujours trouver des mots courts imbriqués dans des mots plus longs. C'est bien le cœur du problème de l'accès lexical, qui revient en fait à un *problème de segmentation*. Par ailleurs, il existe une grande variabilité, à la fois inter-individuelle, qui dépend du fait qu'un signal de parole délivré par différents locuteurs n'est pas forcément identique, mais également intra-indivi-

duelle, puisque les caractéristiques intrinsèques du signal de parole peuvent être modulées par les conditions d'élocution (contexte et échelle de temps) : cela entraîne principalement des problèmes de *variabilité* et d'*alignement temporel*. S'ajoutent à cela différents facteurs qui rendent compte de la complexité (et de la spécificité) du langage, comme la hauteur et l'intensité de la voix du locuteur, le rythme de la parole (i.e. les durées syllabiques), ainsi que la distribution des pauses.

La figure 19 représente un modèle général d'accès au lexique : les entrées visuelles ou auditives activeraient un processeur syntaxique, en charge de vérifier la structuration du message ; le message identifié serait ensuite transféré du système lexical vers le système sémantique, en charge d'élaborer l'interprétation du sens du message.

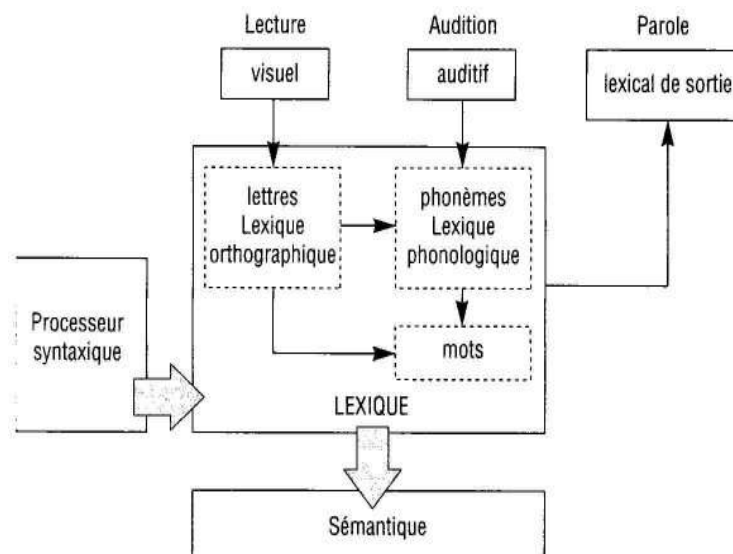


Illustration 19: Modèle schématique d'accès au lexique

Aspects neurophysiologiques

Sur le plan neurophysiologique, les circuits impliqués dans la production et la compréhension du langage sont largement distribués dans le cerveau. Prenons l'exemple du circuit nerveux impliqué dans la prononciation d'une phrase lue. Après une première connexion dans le thalamus, la stimulation sensorielle parvient à l'aire visuelle primaire où elle est décodée. L'information résultante sera ensuite transmise à l'aire de Wernicke (compréhension des mots) et à l'aire de Broca (analyse syntaxique) où elle sera comparée aux informations de même nature déjà stockées en mémoire. Ce nouveau signal sera pris en charge par le cortex moteur qui va coordonner la contraction harmonieuse des muscles impliqués dans la phonation. La caractérisation des circuits corticaux impliqués dans le traitement des informations relative à la langue naturelle, encore imparfaite à l'heure actuelle, apparaît donc essentielle pour espérer comprendre des fonctions complexes aussi complexes que le langage.

2.2.6. Les émotions

L'émotion peut se définir comme la *perception consciente d'un état somatique particulier*, produit par l'activation de structures limbiques spécifiques, qui entraîneraient en retour une activation du système somatosensoriel, ce qui expliquerait par exemple les effets « périphériques », ou physique, de la sensation émotionnelle (la peur, par exemple, s'accompagne généralement d'une augmentation du rythme cardiaque, d'une sensation de froid, ou d'une sudation excessive etc.).

Au niveau subjectif, l'individu adulte exposé à une situation génératrice d'une émotion n'est pas conscient des traitements limbique et cortical, mais seulement des effets périphériques résultants. Ainsi, il semblerait que les émotions, perçues par l'adulte en termes de sensations subjectives bien caractéristiques et unitaires, soient la résultante au cours du développement d'un *apprentissage* associant contexte, traitement central et sensations périphériques. Après apprentissage d'une émotion, la nouvelle exposition à un contexte générateur de cette émotion entraînerait simultanément le traitement limbique des caractéristiques de la situation et le rappel des sensations subjectives passées associées à cette émotion. Puis les effets périphériques du traitement limbique actuel seraient associés et mémorisés, réactualisant ainsi la représentation mnésique de cette émotion. En ce sens, on entrevoit le lien entre émotions et mémoire, puisque l'on a vu que la mémoire épisodique était liée aux événements au travers des deux dimensions spatiale et temporelle.

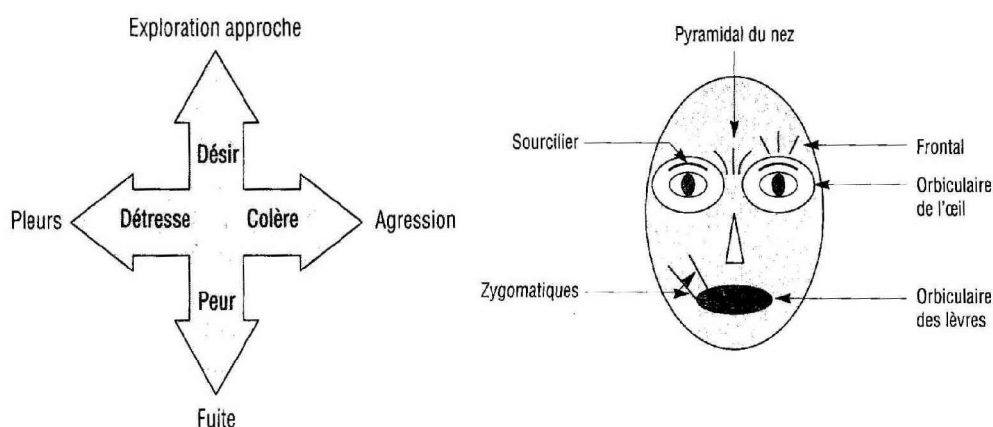


Illustration 20: Typologie des émotions et composantes faciales de l'expression émotionnelle

Aspects neurophysiologiques

Amygdale. L'amygdale est une structure cérébrale essentielle au *décodage des émotions*, et en particulier en ce qui concerne les événements potentiellement dangereux. Mais l'amygdale n'est pas la seule structure impliquée dans la détection de ce type d'information, et plusieurs autres régions du cerveau communiquent avec l'amygdale, comme l'hypothalamus, le septum et la formation réticulée du tronc cérébral, par exemple (cf. figure 21). L'amygdale reçoit également de nombreuses connexions de l'*hippocampe* (cf. section 2.2.4). Celui-ci étant impliqué dans le stockage et la mémorisation de souvenirs explicites, ses connexions à l'amygdale peuvent être, par exemple, à l'origine

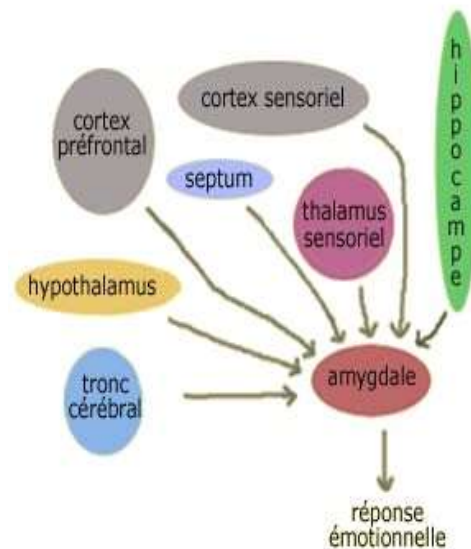


Illustration 21: Circuits impliqués dans l'émergence d'une réponse émotionnelle

d'une émotion déclenchée par un souvenir particulier.

Cortex préfrontal. Des connexions importantes à l'amygdale proviennent également du cortex préfrontal médial. Elles seraient impliquées dans le *processus d'extinction* qui fait qu'un stimulus provoquant une peur conditionnée perd progressivement de son efficacité s'il est présenté à répétition sans le stimulus nociceptif inconditionnel associé. Le cortex préfrontal serait également sollicité après une réaction émotive automatique initiale afin de sélectionner l'action la plus efficace. Cette planification d'une réponse émotionnelle adaptée à la situation apparaît donc complémentaire de notre capacité à produire des réponses rapides et automatiques.

Exemple du circuit de la peur

L'information en provenance d'un stimulus externe atteint l'amygdale de deux façons différentes et complémentaires : par une *route courte*, rapide (quelques centaines de ms) mais imprécise, directement à partir du thalamus, et par une *route longue*, plus lente mais plus précise, qui emprunte les voies corticales.

C'est la route courte qui assure la préparation à un danger potentiel, au travers de certaines réactions physiologiques caractéristiques. Mais le stimulus visuel déclencheur va également, après son relais au thalamus, parvenir au cortex (cf. figure 22). Des processus de discrimination, médiés par la route longue, entrent alors en jeu. Si le danger potentiel initialement identifié s'avère être réel, alors une réaction de fuite est enclenchée grâce aux signaux émis par l'amygdale. Le cas échéant, il y a une régulation progressive des réactions physiologiques, et l'état de vigilance revient à son rythme de base.

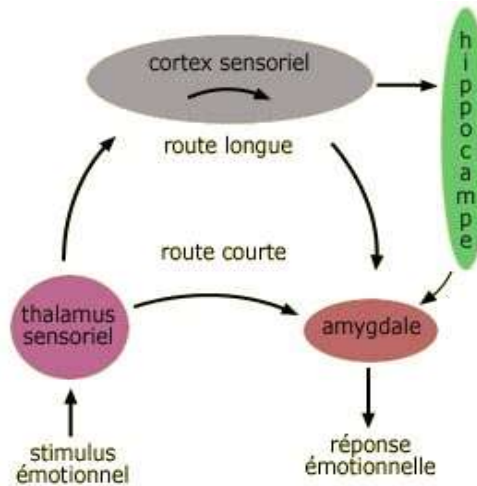


Illustration 22: Circuit de la peur : voies courte et longue (Ledoux, 1989)

2.3. Une vue unifiée ?

Comme on l'a vu dans les paragraphes précédents, la perception doit être vue comme un acte de construction, c'est-à-dire une *sélection multi-critères et multi-échelles*, qui se trouve instanciée par un ensemble de populations de neurones distribuées au travers du cerveau, fortement interconnectées et interagissant avec de nombreuses autres structures assurant les grandes fonctions cognitives que sont le raisonnement, la catégorisation, la prise de décision etc., jusqu'à une sortie comportementale volontaire (ou non consciente) (cf. figure 23).

D'un point de vue neurophysiologique, à chaque étape du traitement de l'information, le système nerveux présenterait un pattern d'activation différentiel traduisant un *équilibre fonctionnel dynamique* caractérisé par la succession d'états autorégulés qui seraient chacun producteur d'une réponse effectrice intégrée. L'activité de ces structures, isolées, interconnectées ou constituées en réseaux, sous-tendraient l'émergence d'un niveau de traitement supérieur, celui des « opérations » (peur, surprise, généralisation, catégorisation, etc.).

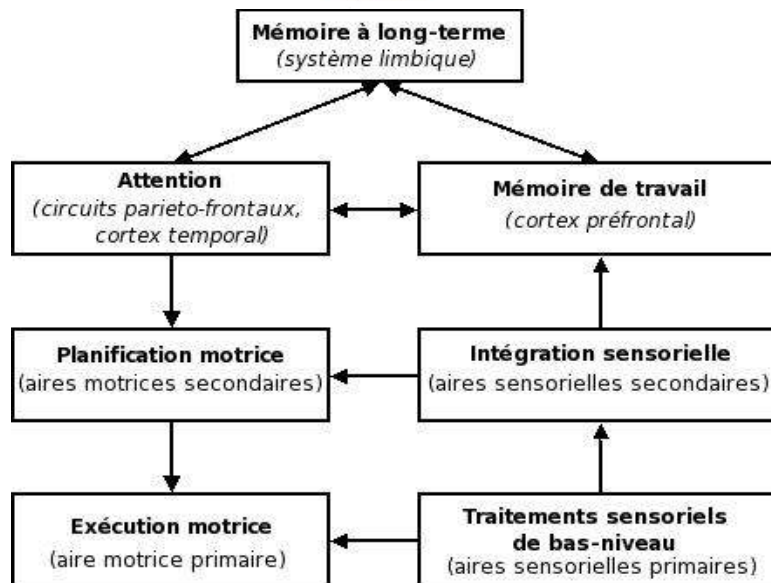
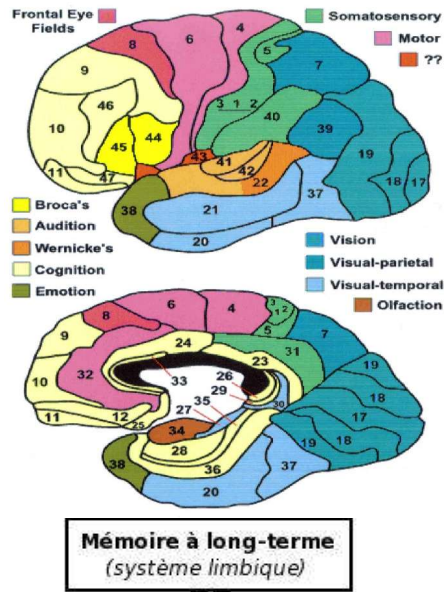


Illustration 23: Organisation générale ascendante et descendante des processus sensori-moteurs et cognitifs

Sur le plan opératoire, la plupart des opérations ne correspondraient pas à un processus unitaire au sein du système nerveux central, mais seraient plutôt la résultante globale d'une intégration de nombreux traitements effectués en diverses régions cérébrales. Ces processus seraient de nature différente mais complémentaire : des *processus ascendants*, selon lesquels le traitement serait plutôt dirigé par les données, et des *processus descendants*, où le traitement serait dirigé par les concepts, i.e. les connaissances. Initialement proposé pour la perception, ce modèle d'interactions bi-directionnelles pourrait s'appliquer plus généralement à l'ensemble des systèmes décrits ici, et permettrait d'assurer un codage optimal de l'information et une sortie comportementale adaptée à la situation. L'ensemble de ces opérations de traitement de l'information sous-tendraient ainsi un *apprentissage adaptatif* de l'environnement, et permettraient le développement des comportements humains les plus complexes.

Bien que les différentes fonctions aient été présentées, par souci de clarté, dans des parties sé-

parées, et que d'autres grandes fonctions comme l'apprentissage, le raisonnement, ou plus généralement les différentes facettes de l'intelligence humaine, n'aient pas été abordées, il ne faut pas perdre de vue que le comportement humain est un « tout » indivisible, et qu'aucun système ne fonctionne isolément des autres. Ainsi, on a mentionné au fil de l'exposé plusieurs passerelles existant entre ces systèmes comme par exemple l'existence de :

- liens entre la perception et l'action,
- liens entre la perception et l'attention,
- liens entre l'émotion et la mémoire, ainsi que l'apprentissage,
- liens entre la perception et le raisonnement, ou la résolution de problème.

De même, malgré la diversité des réseaux fonctionnels sous-tendant ces activités élaborées, les mêmes mécanismes sont souvent à l'oeuvre : connexions récurrentes permettant un contrôle descendant, inhibition synaptique, synchronisation des activités des différentes populations de neurones...

3. Des systèmes biologiques aux systèmes artificiels : quelques pistes de réflexion

3.1. De la complexité comparée entre le cerveau et l'ordinateur

Comme on l'a évoqué dans l'introduction, la comparaison entre ces deux systèmes de traitement de l'information que sont le cerveau humain et l'ordinateur ne va pas sans poser quelques soucis, et amener de nouvelles interrogations. A la lumière de ce qui a été exposé pour les différentes fonctions cognitives et sensorimotrices, il apparaît clairement que le cerveau humain est une des machineries les plus complexes jamais observées. Mais comme le souligne J. Pitrat, chercheur reconnu dans le domaine de l'Intelligence Artificielle, le cerveau a lui aussi ses limites : capacité de mémorisation limitée, relative lenteur des connexions inter-neuronales, etc.

Ce qui distingue également le cerveau de la machine, toujours en termes de performances, c'est surtout le fait que le cerveau soit plus à même de travailler sur des *opérations symboliques*, ou analogiques, à l'instar de l'ordinateur qui travaille presque exclusivement sur des *opérations numériques*, dans le domaine du discret. Par ailleurs, l'utilisation de *connaissances extérieures* au domaine de l'expertise en cours, auxquelles a bien souvent recours l'être humain, n'est pas non plus dans les capacités de base de l'ordinateur (cela est implémenté sur certains systèmes, comme dans le cas du raisonnement à base de cas ou par analogie etc.).

3.2. L'être humain comme système réflexif : connaissances et méta-représentations

Selon certains philosophes, les causes du comportement résideraient dans des *représentations internes*, lesquelles seraient instanciées, c'est-à-dire inscrites physiquement dans la structure maté-

rielle cérébrale, comme des codes physiques ou des symboles (Pylyshyn).

L'un des principaux obstacles à la conception de systèmes artificiels vraiment performants, est le manque d'une *capacité d'auto-réflexion*, c'est-à-dire la possibilité pour le système de réfléchir sur lui-même, sur ce qu'il fait. On voit que si la notion de représentation (image, modèle interne etc.) peut être implémenté dans une machine, la possibilité d'instancier la notion de *méta-représentations*, c'est-à-dire littéralement de représentations des représentations, est loin d'être acquise.

3.3. Perspectives

Ainsi, une double approche semble prometteuse :

- comprendre le cerveau pour implémenter des modèles efficaces de systèmes artificiels,
- étudier le fonctionnement des machines pour tenter de mieux comprendre le cerveau.

Cette conception doit en partie au *cognitivism* qui envisage la cognition artificielle et naturelle comme constitué d'un niveau représentationnel (sémantique), qui est le niveau de la connaissance selon Newell, placé au-dessus du niveau physique, c'est-à-dire l'interface neurophysiologique (vue dans les sections précédentes). Les états représentationnels sont de ce fait ancrés dans une architecture fonctionnelle. Le cerveau et l'ordinateur sont ainsi étroitement liés dans cette conception car cette description s'applique tout autant aux systèmes artificiels qu'aux systèmes naturels.

Références

- Berthoz, A. (2003). *La décision*. Odile Jacob.
- Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement*. Odile Jacob.
- Bloch, V. (1999). *Cerveaux et machines*. Hermès
- Kandel & Schwartz (2000). *Principles of Neural Sciences*. McGraw Hill.
- Lieury, A. (1997). *Manuel de psychologie générale*. Dunod.
- Pitrat, J. (1995). *De la machine à l'intelligence*. Hermès.
- Roulin, J.-L. (1998). *Psychologie cognitive*. Bréal.