

Cours d'introduction à la neurophysiologie cognitive pour l'enseignement dirigé des

PCEM2

Février 2007

Dr. Lionel Naccache

Introduction

La neurophysiologie vise à décrire et à expliquer comment la structure et l'activité du système nerveux sous-tendent les nombreux phénomènes qui lui sont associés. Au sein de ces « phénomènes nerveux », la cognition occupe une place décisive : comment l'activité de notre cerveau qui interagit avec l'environnement et d'autres cerveaux donne-t-elle naissance à des phénomènes tels que la perception consciente, l'attention, la prise de décision et l'action, la mémorisation épisodique, le sentiment et l'affect ? C'est à ces questions que cherche à répondre la neurophysiologie cognitive contemporaine avec les outils et les méthodes qu'elle a progressivement élaborés.

A l'occasion de ce cours, nous allons brièvement décrire :

1- l'originalité de l'approche théorique de la neurophysiologie cognitive qui provient essentiellement de la mise en relation récente de la psychologie cognitive et des neurosciences.

2- les outils d'imagerie cérébrale fonctionnelle de la neurophysiologie cognitive qui permettent de décrire l'activité neuronale à de multiples échelles spatiales (du neurone unique de l'homme éveillé au vaste réseau neuronal), avec des résolutions temporelles inégales selon les outils. Les méthodes quant à elles proviennent essentiellement de la psychologie expérimentale : on expose le sujet à une situation, - perceptive par exemple -, en lui demandant d'effectuer une tâche conformément à des instructions précises et de donner sa réponse à travers une action (ex : appuyer sur un bouton, prononcer sa réponse à voix haute...). L'étude de l'activité cérébrale d'un sujet pendant une tâche cognitive qui fait appel à divers processus mentaux élémentaires est ainsi mise en relation avec son comportement. Ces outils sont pour la plupart d'entre eux utilisables chez le primate humain, mais également chez le primate non-humain.

Puis nous explorerons trois questions très précises, relatives à des phénomènes étudiés par la neurophysiologie cognitive :

3- l'attention spatiale : un effet de l'attention sur le traitement visuel précoce existe-t-il ?

4- la détection de la nouveauté : quels sont les étapes impliquées dans la détection de la nouveauté auditive ?

5- Est ce que l'imagination partage les mêmes réseaux neuronaux que la perception ?

Ces exemples permettront d'estimer les riches perspectives scientifiques et médicales ouvertes par ce champ de la neurophysiologie.

1- l'originalité de l'approche théorique de la neurophysiologie cognitive

La naissance de la neurophysiologie cognitive peut être située vers le début des années 1970, lors de la mise en relation de deux domaines jusqu'alors relativement distincts l'un de l'autre : la psychologie cognitive et les neurosciences. Cette mise en relation va produire un changement de paradigme en neurosciences, c'est-à-dire l'apparition d'une véritable transformation du regard porté à l'antique question des rapports entre le cerveau et la pensée. À l'origine de ce grand changement conceptuel, on retrouve tout d'abord le mouvement des sciences cognitives qui est apparu après guerre dans certains campus nord-américains. Les réflexions de brillants mathématiciens, cybernéticiens, linguistes et psychologues tels que John Von Neuman, Alan Turing, Norbert Weiner, Marvin Minsky, Noam Chomsky ou George Miller ont forgé une nouvelle vision de la vie mentale : les processus mentaux peuvent être décrits comme des processus de traitement de l'information, au sens mathématique et statistique du terme. L'usage de la théorie de l'information pour décrire le mental fait suite à celui de la thermodynamique dont les métaphores énergétiques avaient été abondamment éliminées par des générations de chercheurs. Ce virage conceptuel a logiquement permis de décrire les catégories du mental comme autant de niveaux différents de traitement de l'information. Cette vision informationnelle a très tôt été associée à une conception représentationnelle qui domine aujourd'hui encore notre mode de pensée¹ : par exemple, lorsque nous voyons une balle de tennis jaune foncer droit sur nous sur un court de tennis, nous faisons aujourd'hui l'hypothèse que différents processus mentaux représentent dans notre esprit les différents attributs de ce stimulus singulier : certains processus devront extraire de la scène visuelle les contours de la balle, d'autres sa couleur et sa texture, d'autres encore sa position à chaque instant et servir donc à calculer sa vitesse ou son accélération. Enfin, d'autres processus devront calculer les gestes les plus adaptés afin de percuter cette balle de manière optimale. Formulée ainsi, la perception visuelle – mais aussi les autres modes perceptifs, l'imagination et même l'action – devient une collection de processus mentaux dont chacun extrait de la scène visuelle les informations pertinentes à la nature de la représentation qu'il est en charge d'élaborer (exemple : carte mentale de la distribution de la couleur ou du mouvement ou des formes d'une scène visuelle...).

En parallèle à cette évolution des idées en psychologie, les neurosciences ont également été fécondées par la théorie de l'information : cette dernière leur a permis de penser les neurones et les réseaux de neurones comme des systèmes représentationnels de l'information des milieux extérieur et intérieur. Ces évolutions parallèles de la psychologie et des neurosciences ont ainsi abouti à l'émergence des neurosciences cognitives qui articulent ces deux niveaux psychologique et neurophysiologique afin d'étudier les propriétés de représentation du cerveau/esprit. C'est dans ce contexte que le dossier de la vie mentale inconsciente a été ouvert de nouveau vers le début des années 1980. Le « nouveau regard » du neuroscientifique l'a amené à dresser le constat suivant : le cerveau est une machine à représenter différents attributs et différents objets mentaux (exemple : objets perceptifs, imaginatifs ou moteurs) sur la base du fonctionnement de réseaux de neurones qui partagent tous les mêmes grandes propriétés élémentaires de codage de l'information. D'une certaine manière, cette homogénéisation neurale et représentationnelle des différents types de catégories du mental a permis de remettre en cause des différences « qualitatives » souvent supposées *a priori* par la psychologie. Les différentes formes de représentation ne se distinguent donc plus « naturellement » les unes des autres de manière évidente, et chacune d'entre elle peut faire l'objet d'une étude neuroscientifique.

2- les outils et les méthodes de la neurophysiologie cognitive

2-1 Les outils de la neurophysiologie cognitive

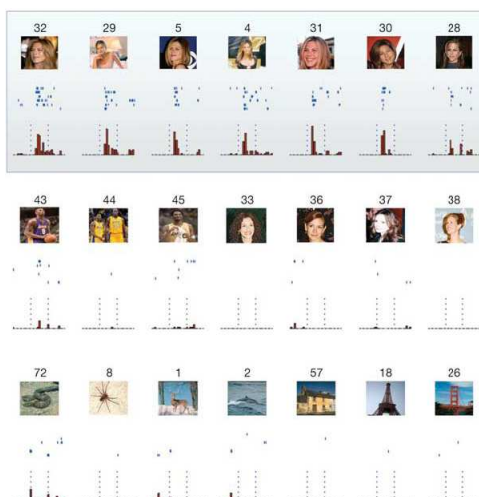
On peut regrouper les principaux outils utilisés selon qu'ils permettent soit d'enregistrer, - directement ou indirectement-, ou de perturber l'activité neuronale du cerveau humain sain ou lésé, soit de mesurer divers indices comportementaux que nous ne détaillerons pas dans cette section (ex : chronométrie mentale).

2-1-1 Enregistrement direct de l'activité neuronale du cerveau humain :

2-1-1-1 Neurone unique chez l'homme éveillé :

Certains patients humains épileptiques très handicapés par leur maladie, qui ne répond pas correctement aux traitements médicamenteux, se voient proposer un traitement chirurgical qui consiste à réaliser une ablation limitée à la région corticale au sein de laquelle naissent les crises comitiales. Au cours du bilan pré-chirurgical, certains de ces patients sont implantés à l'aide d'électrodes intra-cérébrales qui enregistrent l'activité SEEG (stéréo-encéphalographie). Certaines de ces électrodes sont munies à leur extrémité de micro-électrodes (ex : système des tétrodes) qui permettent de recueillir l'activité de neurones uniques chez un sujet humain conscient. Cet outil exceptionnel permet ainsi d'enregistrer chaque potentiel d'action d'un neurone cortical tandis que le sujet se livre à telle ou telle tâche expérimentale. En moyennant l'activité recueillie à travers plusieurs essais, on peut extraire la réponse moyennée de ce neurone.

C'est ainsi qu'une équipe californienne a récemment pu décrire l'existence de neurones situés dans la partie postérieure de l'hippocampe gauche d'un patient épileptique qui déchargeaient chaque fois qu'une photographie de l'actrice Jennifer Aniston lui était présentée parmi des centaines d'autres images. Le fait de montrer que ce neurone répondait à n'importe quelle photographie de cette comédienne, indépendamment de paramètres physiques de bas niveaux tels que la position rétinienne, la taille, l'angle de vue,... permet ainsi de déduire l'existence d'un codage abstrait de ce stimulus.



(reproduit de Quiroga, R. Q. et al. (2005). "Invariant visual representation by single neurons in the human brain." Nature 435(7045): 1102-7.)

Figure 1 : Réponse d'un neurone unique hippocampique à des photographies

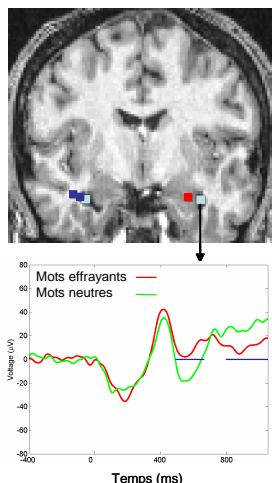
Pour chaque présentation d'image, on recueille le nombre de fois où ce neurone a déchargé (potentiel d'action) par un petit rectangle, puis en alignant ces essais on peut construire un histogramme de distribution temporelle

de ces réponses par rapport au moment où l'image est présentée (barre verticale pointillée). On voit que ce neurone répond exclusivement à la comédienne Jennifer Aniston (première ligne) alors qu'il ne décharge pas en réponse à d'autres visages féminins, masculins ou à d'autres stimuli.

Cette méthode présente toutefois plusieurs limites : 1) le nombre de restraints de patients ainsi étudiables, 2) le fait qu'il s'agisse de neurones d'un cerveau épileptique, ce qui limite parfois la généralisation des observations au cerveau sain, 3) le caractère non contrôlable des régions corticales implantées.

2-1-1-2 Macro-colonnes corticales et structures sous-corticales chez l'homme éveillé :

Toujours chez ces mêmes patients épileptiques implantés ou chez des patients souffrant de maladie de Parkinson, il est possible d'enregistrer à l'aide d'électrodes intra-cérébrales l'activité SEEG qui correspond à l'activité sommée de populations de centaines de milliers de neurones avoisinants. C'est ainsi par exemple, que nous avons récemment pu enregistrer la réponse neurale de l'amygdale, une structure impliquée dans la perception des émotions. En présentant des mots dont la valence émotionnelle est effrayant (ex : « MORT », « PEUR », « VIOL »,...) ou des mots neutres (ex : « TABLE », COUSIN, « VOILE »), nous avons pu observer que l'activité de l'amygdale était modulée par ce paramètres sémantique qu'est la valence émotionnelle du mot.



(adapté de Naccache, L. et al. (2005). "A direct intracranial record of emotions evoked by subliminal words." Proc Natl Acad Sci U S A 102(21): 7713-7.)

Figure 2 : Réponse de l'amygdale à des mots effrayants ou neutres

Pour chaque présentation de mot (temps 0 en abscisse), on enregistre la différence de potentiel électrique en l'électrode située dans l'amygdale (petit carré fléché sur la coupe d'IRM cérébrale du patient) et une référence située sur le scalp. Le moyennage de plusieurs dizaines d'essais permet de calculer le potentiel évènementiel moyen pour les mots effrayants (courbe rouge) et pour les mots neutres (courbe verte). La comparaison de ces réponses à l'aide de tests statistiques permet d'isoler les moments où l'activité de l'amygdale est affectée par la valence des mots (courbes bleues).

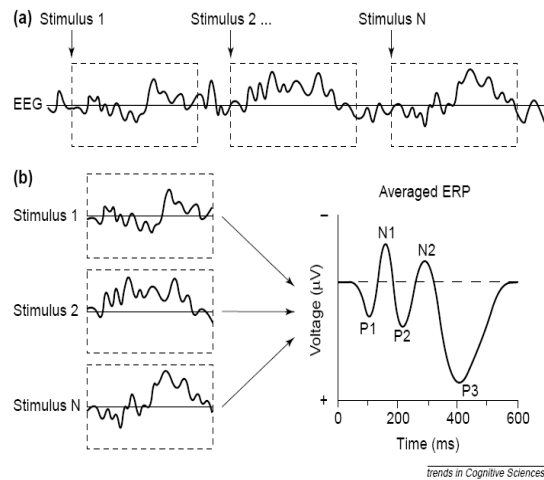
Cette méthode partage les mêmes limites que celles évoquées pour l'étude de neurone unique.

2-1-1-3 Enregistrement de l'activité neuronale corticale globale du cerveau humain :

Il existe deux outils permettant de recueillir des mesures directes de l'activité cérébrale corticale globale :

- l'électroencéphalographie (EEG), qui à l'aide d'électrodes posées sur le scalp permet de recueillir les différences de potentiel électrique générées par le cortex cérébral. Née en 1924 avec les premiers travaux de Berger, cette méthode est utilisée en routine clinique depuis

plusieurs décades. Il a été établi que l'activité EEG correspond presque exclusivement à l'activité post-synaptique corticale (PPSE et PPSI).



(tiré de : Luck, S. J., Woodman, G. F., and Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. Trends Cogn Sci 4, 432-440.)

Figure 3 : Principe général de calcul des potentiels évènementiels (ou évoqués) issus de l'EEG

Alors que l'EEG est enregistré en continu (a), on découpe les segments d'EEG synchronisés avec un stimulus ou une réponse comportementale, puis on réaligne ces essais et on moyenne point par point le signal EEG. L'hypothèse sous-jacente est qu'à chaque essai l'activité EEG comporte un faible signal reproductible (le potentiel évoqué ou évènementiel) noyé dans une activité EEG tout à fait indépendante. L'inspection d'un essai unique ne permet pas d'extraire le PE, mais en moyennant les essais, le rapport signal/bruit augmente, et on peut extraire le PE dont l'amplitude est souvent de l'ordre du millionième de volt, alors que l'EEG global est de l'ordre de plusieurs centaines de millivolts, soit un facteur 1000.

- la magnéto-encéphalographie (MEG) consiste à enregistrer les variations de potentiel magnétique induites par les variations de potentiel électrique générées par le cortex cérébral. Apparue bien plus récemment que l'EEG, cette technique nécessite un matériel plus complexe que l'EEG (isolement du champ magnétique terrestre, utilisation de capteurs supraconducteurs sophistiqués). La MEG est très complémentaire de l'EEG puisqu'elle recueille des signaux dont l'équivalent électrique est d'orientation perpendiculaire. Elle est moins sensible aux effets de distorsion que le signal EEG et offre donc une meilleure résolution spatiale que ce dernier (résolution du problème inverse).

Toutes les techniques décrites jusqu'à présent partagent deux atouts importants :

- elles enregistrent directement l'activité électrique ou magnétique des neurones cérébraux.
- Elles offrent une excellente résolution temporelle de l'ordre du millièème de seconde (ms).

2-1-2 Enregistrement indirect de l'activité neuronale du cerveau humain :

Plutôt que de mesurer directement les signaux électro-magnétiques associés au fonctionnement cérébral, il reste possible d'estimer ce fonctionnement en mesurant d'autres signaux qui lui sont couplés. La principale mesure utilisée est celle du débit sanguin régional cérébral. Dès 1890, les physiologistes Sherrington et Roy ont proposé l'hypothèse d'un couplage entre l'hémodynamique cérébrale et le fonctionnement cellulaire : plus une région extrait d'oxygène du sang capillaire artériel, plus les apports en sang oxygéné sont localement augmentés. La mesure de ces fines variations de débit sanguin cérébral offre donc une mesure indirecte du fonctionnement neuronal. Les deux principales techniques utilisées à cette fin sont la tomographie par émission de positons (TEP ou PET en anglais) et l'imagerie par

résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Ces deux techniques partagent une limite commune par comparaison avec les méthodes électro-physiologiques décrites plus haut : leur résolution temporelle très médiocre, de l'ordre de la seconde pour l'IRMf, et de la minute pour le TEP, ce qui est considérable à l'échelle des processus cognitifs dont la durée moyenne avoisine les quelques dizaines de millisecondes. Au-delà de considérations techniques potentiellement améliorables, ce problème de résolution temporelle est assez indépassable du fait même que le phénomène physiologique sur lequel reposent ces outils – le couplage entre hémodynamique & activité neuronale – est intrinsèquement lent, de l'ordre de la seconde.

2-1-2-1 Caméra à positons :

L'imagerie PET repose sur l'injection d'une molécule contenant un isotope radioactif (ex : O15, N13, C11) dont la désintégration par émission β^+ , va conduire à la libération locale d'un électron et d'un positon. Si le destin de l'électron ne permet pas de détecter sa présence depuis l'extérieur du cerveau du sujet, celui du positon est autrement plus intéressant ici : dès sa rencontre avec un électron, ce couple d'antimatière électron-positon va s'annihiler sous la forme d'un couple de photons qui vont être émis à 180° l'un de l'autre. Ces photons vont traverser le cerveau du sujet et pourront être détectés par des détecteurs de coïncidence situés à 180° l'un de l'autre. Il devient ainsi possible de localiser avec une précision spatiale de l'ordre de 250 à 1000 mm³ la région cérébrale d'où provient ce positon. Lorsque la molécule marquée est l'eau marquée (H2015), on peut ainsi estimer les variations régionales du débit sanguin cérébral. On peut noter que l'utilisation d'autres molécules marquées (carbone notamment) permet d'explorer la biochimie cérébrale à l'aide du TEP.

2-1-2-1 Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) :

L'IRMf permet d'estimer les variations hémodynamiques cérébrales à l'aide d'un phénomène différent : l'effet ou plutôt le contraste BOLD, pour « Blood Oxygen Level Dependent contrast ». L'hème de l'hémoglobine qui comporte un atome de fer présente une réaction intéressante au champ magnétique : lorsque l'oxygène est présent dans l'hème (oxyhémoglobine), le fer est diamagnétique et donc invisible en IRM. Par contre, la déoxyhémoglobine est paramagnétique et s'aimante dans un champ magnétique. Cette propriété a comme conséquence notable de diminuer en permanence le signal IRM. Lorsqu'une région cérébrale augmente en activité neuronale, l'extraction locale d'oxygène augmente et le rapport (hémoglobine déoxygénée / hémoglobine oxygénée) augmente, ce qui s'accompagne d'une diminution initiale locale du signal IRM (« initial dip »), puis en vertu du principe de couplage évoqué plus haut, l'afflux de sang oxygéné inverse cette variation et s'accompagne d'une augmentation du signal IRM local.

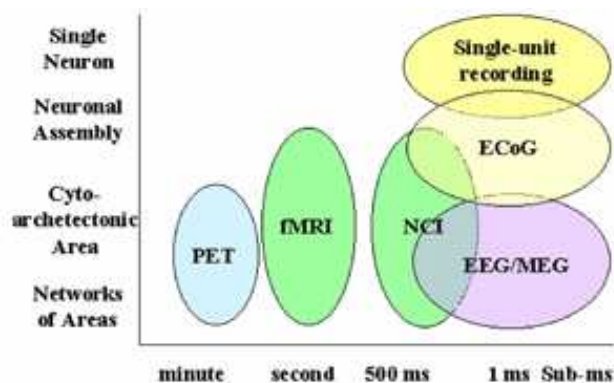


Figure 4 : Résolutions spatiales et temporelles respectives des principaux outils de neuro-imagerie cérébrale fonctionnelle.

2-1-2 Perturbation réversible de l'activité cérébrale :

L'enregistrement de l'activité cérébrale à l'aide des outils décrits plus haut permet de mettre en relation la pensée et le comportement d'une part avec le fonctionnement nerveux d'autre part. Ces connaissances corrélationnelles sont extrêmement importantes du fait notamment de mettre à jour les « codes neuraux » utilisés par les réseaux neuronaux de notre cerveau pour coder nos perceptions, nos actions, nos souvenirs, nos émotions...

Toutefois, dans la perspective d'une explication causale de la cognition par l'activité nerveuse, il est souvent nécessaire de faire appel à des outils qui vont permettre d'agir sur l'activité du système nerveux afin de rechercher une perturbation reproductible d'un processus mental.

Si les modèles animaux permettent de tester l'effet de lésions irréversibles du système nerveux sur telle ou telle fonction comportementale, les seules techniques applicables à l'homme sont réversibles : il s'agit de la stimulation magnétique trans-crânienne (TMS pour Transcranial magnetic Stimulation), et de la stimulation électrique intra-cérébrale. Cette technique non invasive consiste à délivrer des variations intenses et rapides de champ magnétique très focalisées en regard d'une région corticale. A ces variations rapides de champ magnétique correspondent par induction des variations perpendiculaires équivalentes de champ électrique, qui conduisent à des courants électriques locaux (courants de Foucault ou d'Eddy). Ces stimulations permettent de perturber transitoirement le fonctionnement d'une région corticale et de produire ainsi un modèle expérimental non invasif de « lésion cérébrale réversible ». Il existe de multiples applications médicales diagnostiques et thérapeutiques de la TMS.

La stimulation électrique profonde peut être utilisée chez les patients épileptiques implantés durant la période d'implantation à visée diagnostique, mais également à des fins thérapeutiques comme dans la maladie de Parkinson où la stimulation rapide d'un petit noyau sous-cortical (noyau sous-thalamique) permet d'améliorer certains symptômes de manière spectaculaire.

On peut enfin citer les **stimulations corticales** per-opératoires initiées par Penfield dans les années 1950 et qui permettent encore aujourd'hui d'explorer de nombreuses fonctions cognitives.

Nous ne mentionnons pas ici la méthode anatomo-clinique qui permet de corréler des phénomènes pathologiques (ex : aphasie, amnésie antérograde...) à des sites anatomiques lésionnels. Cette méthode initialement appliquée sur les cerveaux de patients décédés est aujourd'hui appliquée sur les images neuro-anatomiques des cerveaux de patients vivants (IRM cérébrale anatomique et structurale).

3- l'attention spatiale : un effet de l'attention sur le traitement visuel précoce existe-t-il ?

L'attention spatiale étudiée avec la tâche d'indication attentionnel (attention cueing) de Posner :

Un sujet est assis face à un écran, il regarde droit devant lui en fixant une croix située au milieu de l'écran. A chaque essai, une étoile apparaît brièvement soit à gauche soit à droite de la croix de fixation. Le sujet continue à regarder droit devant lui, mais il doit faire attention au côté où la croix est apparue. Un stimulus cible (ex : une lettre « M ») ou un stimulus distracteur (ex : une autre lettre), apparaît alors aléatoirement soit à gauche soit à droite de l'écran. Le sujet doit appuyer sur le bouton réponse uniquement si le stimulus présenté était le stimulus cible (ex : « M »). Dans la majorité des essais (ex : 80%), le stimulus cible apparaît effectivement du côté annoncé par l'étoile, mais dans une minorité d'essais le stimulus cible apparaît là où le sujet ne l'attend pas (côté opposé de la cible).

Dans un tel paradigme expérimental d'indication attentionnel, développé par le psychologue Posner au début des années 1980, la mesure des temps de réponse des sujets révèle l'existence de l'attention spatiale : les sujets répondent plus rapidement aux stimuli cibles attendus qu'aux stimuli cibles non attendus.

Il s'agit là d'une mesure quantifiable des effets de l'attention spatiale.

Question : à quel niveau de traitement du stimulus l'attention opère-t-elle ?

Deux grandes théories attentionnelles se sont longtemps affrontées :

1) la théorie de la sélection précoce : l'attention agirait dès les premières étapes de traitement visuel du stimulus cible. Là où l'attention se porte, les stimuli sont amplifiés dès leur entrée dans le système visuel.

2) la théorie de la sélection tardive : l'attention ne jouerait aucun effet sur les premières étapes de traitement du stimulus cible, et seules les étapes de sélection de la réponse seraient amplifiées par l'attention.

Entre ces deux positions théoriques extrêmes, plusieurs modèles théoriques prédisent que l'attention peut agir à différents niveaux (précoces et tardifs) selon les situations et le niveau de charge attentionnelle (théorie de la charge attentionnelle de Nili Lavie).

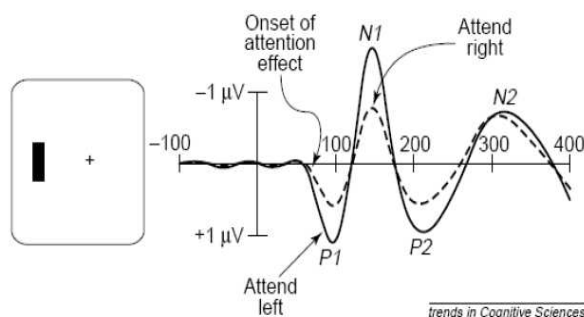


Fig. 1. Paradigm for using ERPs to study attention. Stimulus display (left) and idealized results (right). Subjects fixate a central cross and attend either to the left or right visual field. Stimuli are then presented to the left and right visual fields in a rapid sequence. In this example, the ERP elicited by a left visual field stimulus contains larger P1 and N1 components when the stimulus is attended ('Attend left') than when it is ignored ('Attend right').

Figure 5 : Les effets de l'attention sur les composantes précoces de PE corticaux visuels.

Dans les années 1980, une série d'expériences a permis d'apporter la démonstration définitive de l'existence de tels effets en utilisant la technique des potentiels évoqués (PE) dans des tâches d'attention spatiale telles que celle décrite plus haut.

La comparaison du PE moyen des essais de cibles attendues avec celui de cibles inattendues, calculés sur les électrodes occipitales proches des régions visuelles, a permis de montrer que l'attention se manifestait très tôt dans le traitement visuel de la cible. L'amplitude de la composante P1 (latence de 80 à 100ms après l'apparition du stimulus) est modulée par l'attention (voir figure 5 pour résultat schématique).

Des estimations de dipôles équivalents et des études en TEP et en IRMf ont permis d'identifier le siège anatomique de cet effet précoce de l'attention : le cortex visuel extra-strié.

4- la détection de la nouveauté : quels sont les étapes impliquées dans la détection de la nouveauté auditive ?

La perception auditive :

La perception d'un stimulus auditif quelconque par un sujet sain repose sur une chaîne complexe de processus perceptifs qualifiés de « bas » puis de « haut » niveau, depuis la transduction cochléaire du signal acoustique en activité électrique jusqu'à l'intégration corticale du percept culminant dans la perception consciente du son. Il est possible d'enregistrer les corrélats électrophysiologiques des premières étapes (10 premières millisecondes suivant la stimulation) de cette chaîne de traitement à l'aide de la technique des potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral (PEATC) ou potentiels évoqués auditifs précoces, d'utilisation clinique très courante. Les potentiels évoqués auditifs de latence moyenne (entre 13 et 80 ms suivant la stimulation) reflètent quant à eux les premières étapes d'activité du cortex auditifs primaire (gyrus temporal supérieur ou gyrus de Heschl) et secondaire (cortex temporal). Enfin, les PEA survenant après 80 ms sont qualifiés de PEA tardifs. Cette dernière fenêtre temporelle de la perception auditive contient les corrélats des étapes cognitives.

Le paradigme « odd-ball » auditif :

Afin d'étudier ces potentiels tardifs de manière optimale, il est nécessaire d'utiliser un paradigme utilisant une tâche cognitive. Le plus utilisé de ces paradigmes (« odd-ball ») utilise deux stimuli différents délivrés de manière pseudo-aléatoire, dont l'un est rare (ex : délivré dans 15% des essais) et l'autre fréquent (ex : 85% des essais). Lorsque l'on demande à un sujet sain de faire attention aux stimuli rares (ex : les compter ou simplement les détecter), on observe une très nette différence entre les potentiels évoqués correspondant aux essais contenant le stimulus auditif rare et ceux contenant le stimulus fréquent. Cette différence dénommée composante P3 ou P300 prend la forme d'une large positivité maximale sur la ligne médiane et est enregistrée autour de 300 ms après le stimulus. Cette composante – qui comprend en réalité plusieurs sous-composantes – est générée par l'activité d'un vaste réseau cortico-thalamique incluant notamment des régions préfrontales, cingulaires antérieures pariétales et hippocampiques. Sur la base d'un nombre très important de travaux expérimentaux, Donchin et Coles ont proposé une interprétation théorique séduisante de cette réponse P300 : elle indexerait la mise à jour de la mémoire de travail explicite du sujet qui perçoit une information, autrement dit elle refléterait un processus associé à la conscience phénoménale du sujet : « j'ai perçu un son ! ». Plus récemment, le groupe de Naatanen a découvert que cette réponse P300 qui indexe la détection consciente de la rareté d'un stimulus auditif est en réalité précédée par une première réponse de polarité inverse et survenant autour de 200 ms, dénommée la négativité de discordance (MMN pour MisMatch Negativity). La MMN qui indexe la première étape de détection par le système nerveux central (générateurs principaux dans le cortex temporal auditif secondaire) d'une nouveauté auditive présente une particularité importante qui la distingue de la composante P300 : elle est automatique. Un processus cognitif est considéré comme automatique lorsqu'il ne dépend pas des ressources attentionnelles du sujet, lorsque les efforts stratégiques du sujet pour l'amplifier ou l'inhiber sont sans effets sur lui et lorsqu'il survient en parallèle à d'autres processus mentaux. La MMN présente donc une double propriété : elle reflète d'une part une intégration cognitive riche nécessitant une certaine forme de mémoire de l'environnement auditif, et elle constitue d'autre part un marqueur objectif automatique ne dépendant pas de la tâche cognitive en cours.

beep beep beep beep beep beep beep beep beep beep
 beep beep beep beep beep beep beep beep beep beep

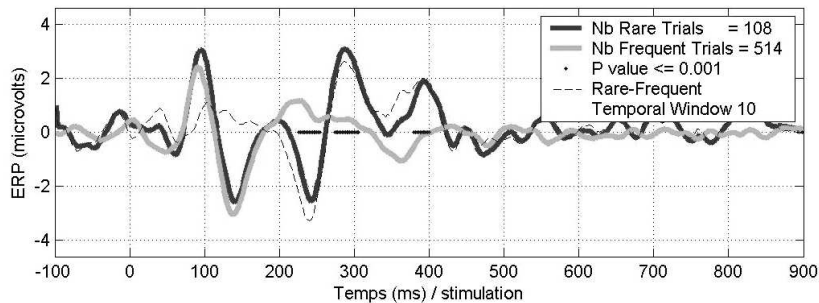


Figure 6 : Les 2 corrélats électrophysiologiques de la détection de la nouveauté auditive

(Enregistrement d'une interne de la Fédération de Neurophysiologie Clinique de la Pitié-Salpêtrière)

Lorsqu'un sujet doit détecter la présence de stimuli auditifs rares (ex : son aigu) parmi des stimuli fréquents (ex : son grave ou vice-versa), en les comptant par exemple, et que l'on enregistre les PE aux sons rares (courbe noire) et aux sons fréquents (courbe grise) on observe 3 résultats intéressants : 1) les premières étapes de traitement auditif cortical sont identiques, c'est-à-dire qu'il ne semble pas encore exister de processus de détection de la nouveauté d'un son joué, 2) tout change vers 200 ms avec l'apparition d'une négativité en réponse aux sons rares, puis 3) vers 300ms on recueille une vaste réponse positive pour les sons rares, la P300 riches de 2 composantes (la P3a et la P3b).

Ces deux réponses (MMN et P300) reflètent donc des processus distincts :

- Processus automatique (MMN) versus processus contrôlé (P300).
- Processus sous-tendu par l'activité de processeurs localisés dans le cortex auditif (lobe temporal) pour la MMN, versus processus sous-tendu par l'activité d'un vaste réseau cortical (préfronto-pariéto-cingulo-hippocampique) et thalamique pour la P300.
- Processus sensible au délai inter-stimulus (la MMN disparaît pour des délais inter-stimuli de 4 secondes ou plus) versus processus qui résiste au temps (P300)
- Processus qui ne reflète pas une étape consciente de traitement de l'information (la MMN peut exister dans le coma où elle donne un excellent pronostic de réveil) versus processus associé à la prise de conscience (P300, notamment la P3b).
- Processus de mémoire dite « iconique », inconsciente et évanescence (MMN), versus processus de mémoire de travail active et consciente (P300).

Ces propriétés ont rapidement attiré l'attention des chercheurs et des cliniciens pour sonder la nature des processus cognitifs présents chez des sujets non ou difficilement interrogeables : animaux, nouveaux-nés humains et patients dans le coma ou présentant d'autres troubles de la vigilance ou de la conscience phénoménale (ex : état végétatif, mutisme akinétique, locked-in syndrome, maladie d'Alzheimer...).

5- Est ce que l'imagination partage les mêmes réseaux neuronaux que la perception ?

Fermez les yeux, imaginez vous dans un champ en face d'un magnifique cheval de profil avec de belles crinières sur un pelage marron. Vous vous rapprochez maintenant de ce cheval en avançant doucement. Arrêtez-vous dans votre promenade imaginaire dès que les limites du cheval sortent des limites de votre image mentale. A quelle distance du cheval vous trouvez vous ?

La majorité des personnes interrogées répondent « entre 3 et 4 mètres ».

C'est à l'aide de telles épreuves purement psychologiques que le groupe de Kosslyn a relancé dès les années 1970 le débat sur l'imagination : lorsque nous imaginons une image, est-ce que nous utilisons les mêmes processus psychologiques, et donc les mêmes réseaux cérébraux, que lorsque nous percevons la même image ?

La réponse, loin d'être évidente est longtemps restée insoluble. Dans l'expérience du cheval par exemple, la réponse des sujets obéit en général à une loi trigonométrique qui unit la distance et l'angle de l'objet tel qu'on le perçoit : on ne voit plus les limites du cheval mentalement à une distance comparable à celle qui prévaut lorsque nous percevons réellement le cheval. Ceci semble suggérer que notre imagination utilise un mécanisme mental commun à celui à l'œuvre dans la perception.

Oui, mais il est possible que lorsqu'un sujet répond, il répond aux attentes de l'examineur et se livre à une estimation approximative de la distance à laquelle il ne verra plus le cheval dans la réalité. Cette critique est difficilement dépassable par de pures expériences de psychologie.

Comment aller plus loin ?

Par exemple en étudiant, comme Farah et ses collègues, une femme avec la tâche du cheval. La femme répond « je suis à 3m50 du cheval ».

Puis cette femme est opérée et le cortex visuel primaire d'un hémisphère lui est retiré. Elle présente désormais une hémianopsie latérale homonyme controlatérale : elle ne voit plus dans un hémichamp visuel : son champ visuel est réduit de moitié.

Que va-t-elle répondre maintenant dans l'épreuve du cheval ?

« Il faut que je m'arrête à environ 10m du cheval pour continuer à le voir entièrement en imagination ». Autrement dit, son champ visuel imaginé semble être restreint de la même manière que son champ visuel perceptif.

Sauf que. Sauf qu'on pourrait penser que la patiente se sachant hémianopsique, elle sache également que désormais il faut doubler la distance si elle s'imagine vivre cette scène du cheval en l'imaginant.

Comment aller plus loin ?

En montrant que des manipulations mentales des images respectent les lois physiques de la géométrie euclidienne. Ainsi dès 1971 Shepard & Metzler ont mis au point des magnifiques expériences psychologiques qui démontrent que la rotation mentale des images obéit à un temps proportionnel à l'angle de la rotation nécessaire dans le monde réel.

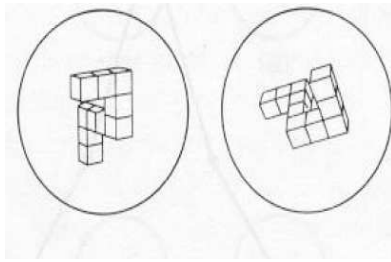


Figure 7 : Les stimuli de Shepard

On présente deux formes à un sujet en lui demandant s'il s'agit du même objet ou non. Ses temps de réponse augmentent linéairement avec l'angle qui sépare les deux configurations de l'objet.

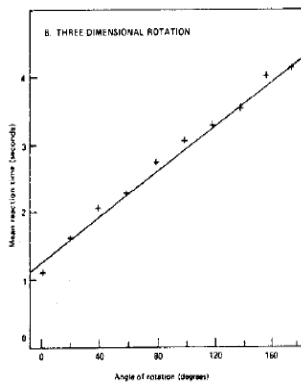


Figure 8 : Les temps de réponse augmentent linéairement avec l'angle de rotation

Néanmoins, les mêmes critiques de mise en situation réelle persistent.

Comment aller plus loin ?

En montrant que lorsque nous imaginons un objet, nous activons notre cortex visuel primaire. Klein, LeBihan et Kosslyn ont mis au point une expérience utilisant l'IRM fonctionnelle événementielle qui permet de mesurer les variations de débit sanguin régional à chaque essai expérimental. Les sujets voyaient soit un stimulus au niveau du méridien horizontal, soit du méridien vertical (voir figure 9). Ceci a permis d'identifier les cartes rétinotopiques correspondantes (voir figure 10). Dans un second temps, les sujets devaient imaginer le stimulus horizontal, ou vertical.

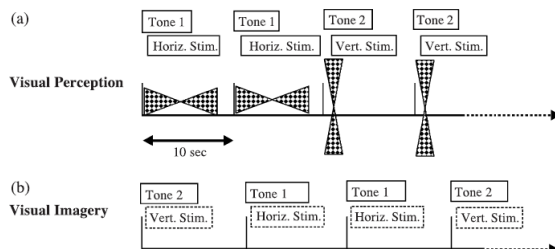


Figure 9 : Le paradigme expérimental de Klein et ses collègues

Résultat sans appel : l'IRMf permet de révéler l'existence d'activations rétinotopiques cohérentes avec les instructions. Lorsqu'ils imaginaient le stimulus horizontal, la région du cortex visuel primaire qui représente le méridien horizontal s'activait, et lorsqu'ils imaginaient le stimulus vertical, la région du cortex visuel primaire qui représente le méridien vertical s'activait.

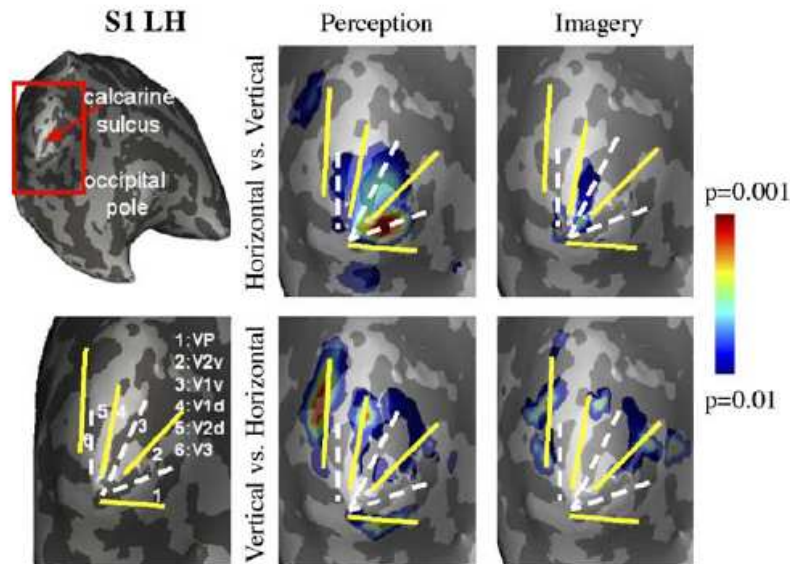


Figure 10 : L'activation du cortex visuel primaire pendant l'imagerie mentale révélée par l'IRMf

Statistical maps ($p < 0.01$, non-corrected, at least four contiguous voxels) of the horizontal/vertical and vertical/horizontal contrasts, for visual perception and imagery, are presented for one participant (Participant #1; LH, left hemisphere; RH, right hemisphere). Maps are projected on individual inflated occipital cortex (red zoomed region defined on the whole hemisphere). The horizontal and vertical meridians were obtained from retinotopic phase-encoded acquisitions (horizontal: dotted white lines; vertical: yellow lines); they define the frontiers between visual areas.

CQFD.

Articles sources :

Quiroga, R. Q., L. Reddy, et al. (2005). "Invariant visual representation by single neurons in the human brain." Nature **435**(7045): 1102-7.

Naccache, L., R. Gaillard, et al. (2005). "A direct intracranial record of emotions evoked by subliminal words." Proc Natl Acad Sci U S A **102**(21): 7713-7.

Luck, S. J., Woodman, G. F., and Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. Trends Cogn Sci **4**, 432-440.

Ouvrages pour approfondir :

Cohen, L. (2004). L'homme thermomètre. Paris, Odile Jacob.

Dehaene, S. (1997). Le cerveau en action: l'imagerie cérébrale en psychologie cognitive. (Paris, Presses Universitaires de France).

Naccache, L. (2006). Le Nouvel Inconscient. Freud, Christophe Colomb des neurosciences. Paris, Odile Jacob.

Posner, M. I. (1978). Chronometric explorations of the mind. Lawrence Erlbaum, Hillsdale N.J.

Posner, M. I. and M. E. Raichle (1994). Images of mind. New York, Scientific American Library.

Vibert, J.F., Sebille, A., Lavallard-Rousseau, M.C., et F. Boureau (2005). Neurophysiologie : De la physiologie à l'exploration fonctionnelle. Elsevier.