Neurosciences et cognition

Perspectives pour les sciences
de l'éducation

PÉDAGOGIES EN DÉVELOPPEMENT

Éric Tardif
Pierre-André Doudin
(Sous la direction de)

2^e édition

deboeck
SUPÉRIEUR **B**

Neurosciences et cognition

Collection dirigée par
Jean-Marie De Ketele

Neurosciences et cognition

Perspectives pour les sciences
de l'éducation

PÉDAGOGIES EN DÉVELOPPEMENT

Éric Tardif
Pierre-André Doudin

2^e édition

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

© De Boeck Supérieur s.a., 2022
rue du Bosquet, 7 – B1348 Louvain-la-Neuve

Tous droits réservés pour tous pays.

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

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : mai 2022

Bibliothèque Royale de Belgique, Bruxelles : 2022/13647/062

ISSN 0777-5245

ISBN 978-2-8073-4196-8

S O M M A I R E

LISTE DES CONTRIBUTEURS	9
INTRODUCTION par Éric TARDIF et Pierre-André DOUDIN	11
CHAPITRE 1 Anatomie fonctionnelle du système nerveux.....	15 par Éric TARDIF
CHAPITRE 2 La rencontre entre sciences cognitives et éducation : opportunités et pentes glissantes. Le cas exemplaire des neuromythes.....	47 par Elena PASQUINELLI
CHAPITRE 3 De l'utilité ambiguë des styles d'apprentissage et des neuromythes.....	81 par Pierre-André DOUDIN, Éric TARDIF et Nicolas MEYLAN
CHAPITRE 4 Les mythes entourant le bilinguisme chez les enfants	103 par Fred GENESEE et Audrey DELCENSERIE

CHAPITRE 5	
Les neurosciences cognitives du développement de la mémoire : implications pour les sciences de l'éducation.....	135
par Patricia J. BAUER et Nicole L. VARGA	
CHAPITRE 6	
Mémoire de travail, développement cognitif et performances scolaires	165
par Anik de RIBAUPIERRE	
CHAPITRE 7	
Trouble du déficit d'attention-hyperactivité (TDA-H) de l'enfant et de l'adolescent : nouvelles perspectives.....	189
par Michel BADER	
CHAPITRE 8	
Les bases neurologiques de la prise de risque chez les adolescents : une revue critique	221
par Vincent LALIBERTE, Daina CRAFA et Suparna CHOUDHURY	
CHAPITRE 9	
Que nous apprennent les neurosciences cognitives sur le développement typique et atypique des aptitudes numériques ? Une revue de la littérature	253
par Stephan E. VOGEL et Daniel ANSARI	
CHAPITRE 10	
Anxiété et affect en mathématiques : perspectives comportementales, neurocognitives et développementales	287
par Alex M. MOORE et Mark H. ASHCRAFT	
CHAPITRE 11	
L'apprentissage de la lecture et ses troubles : le point de vue des sciences cognitives et des neurosciences.....	319
par Pascal ZESIGER, Hélène TZIEROPOULOS et Marina LAGANARO	

CHAPITRE 12	
Neurosciences de la Musique	351
par Clément FRANÇOIS et Daniele SCHÖN	
INDEX DES AUTEURS	379
INDEX DES CONCEPTS	399
TABLE DES MATIÈRES	405

LISTE DES CONTRIBUTEURS

Ansari, Daniel, University of Western Ontario, London, Ontario, Canada.

Ashcraft, Marc, H., University of Las Vegas, USA.

Bader, Michel, Université de Lausanne, Centre hospitalier universitaire vaudois, Lausanne, Suisse.

Bauer, Patricia, University of Atlanta, USA.

Choudhury, Suparna, University McGill, Montréal, QC, et Jewish General Hospital, Montréal, QC, Canada.

de Ribaupierre, Anik, Université de Genève.

Doudin, Pierre-André, Université de Lausanne et Université de Fribourg, Suisse.

Delcenserie, Audrey, Université de Montréal, QC, Canada.

François, Clément, Universitat de Barcelona, Espagne.

Genesee, Fred, McGill University, Montréal, QC, Canada.

Laganaro, Marina, Université de Genève, Suisse.

Laliberté, Vincent, McGill University, Montréal, QC, Canada.

Crafa, Daina, McGill University, Montréal, QC, et Jewish General Hospital, Montréal, QC, Canada.

Meylan, Nicolas, Université de Lausanne et Haute école pédagogique, Vaud, Lausanne, Suisse.

Moore, Alex, M., Université de Las Vegas, USA.

Pasquinelli, Elena, École normale supérieure Paris, France.

Schön, Danièle, Aix Marseille Université et INSERM, Marseille, France.

Tardif, Éric, Haute école pédagogique, Vaud, Lausanne, Suisse.

Tzieropoulos, Hélène, Université de Genève, Suisse

Vogel, Stephan, E., University of Graz Austria.

Zesiger, Pascal, Université de Genève, Suisse.

I N T R O D U C T I O N

Éric TARDIF et Pierre-André DOUDIN

L'objectif de cet ouvrage est d'offrir une revue compréhensive des travaux récents effectués dans différents domaines qui intéressent tant les spécialistes des sciences de l'éducation que les chercheurs en neurosciences cognitives. Il peut à la fois offrir des informations pertinentes aux chercheurs et aux étudiants qui effectuent des recherches dans ces domaines ainsi qu'aux enseignants qui travaillent en classe auprès d'élèves au développement typique ou présentant des difficultés d'apprentissage.

Les neurosciences cognitives s'intéressent aux bases neurologiques des fonctions supérieures telles le langage, la mémoire, l'apprentissage, l'attention, le raisonnement, etc. Ces champs d'intérêt sont également partagés par les sciences de l'éducation. La rencontre entre ces deux disciplines donne lieu à de nombreux débats. Certains auteurs (e.g., Bruer, 1997) ont soutenu que les neurosciences et les sciences de l'éducation devraient demeurer séparées car les résultats en neurosciences ne peuvent être d'un grand apport direct pour l'éducation. Plus récemment, d'autres auteurs (e.g., Ansari & Coch, 2006 ; Fischer, Goswami, & Geake, 2010 ; Tardif & Doudin, 2011) se montrent plus positifs quant à une rencontre entre ces deux disciplines et plusieurs sociétés ont été créées afin de promouvoir un dialogue entre les spécialistes en neurosciences et les différents acteurs des sciences de l'éducation. Bien que prometteuse, cette nouvelle approche comporte toutefois plusieurs obstacles. Les neurosciences fascinent au point que l'on parle parfois de *neurophilie*, mais cela ne va pas sans dangers : attentes irréalistes (p. ex., que chacune des interventions de l'enseignant soit basée sur des connaissances du fonctionnement cérébral) ; interprétations abusives de résultats de recherche (p. ex., qu'il existe des élèves dits « cerveau

gauche » et d'autres dits « cerveau droit ») ; fausses croyances (p. ex., on n'utilise que 10 % de notre cerveau ; les élèves apprennent mieux lorsque l'information leur est transmise dans leur modalité préférée – visuelle, auditive ou kinesthésique), etc. Ces fausses croyances ont profondément pénétré le milieu des enseignants et des formateurs d'enseignants dans différents pays (p. ex., Québec, Angleterre, Pays-Bas, Slovaquie, Suisse).

Le fonctionnement cérébral est d'une complexité extrême, à tel point qu'il est difficile (voire parfois impossible) d'établir des liens de causalité entre les éléments biologiques (p. ex., des gènes à l'activité neuronale) et le comportement. De plus, la présence d'importantes différences intra- et interindividuelles complique davantage la compréhension des phénomènes qui nous intéressent. À l'heure actuelle, les neurosciences prises de façon isolée apportent peu aux sciences de l'éducation. Par contre, prises dans un contexte plus large, elles pourraient permettre une vue d'ensemble très intéressante de certaines fonctions cognitives qui sont sollicitées en milieu scolaire ainsi que de leur développement typique et atypique. C'est sans doute une des raisons pour lesquelles un nombre croissant d'enseignants, de psychologues, de chercheurs en éducation et en neurosciences souhaitent collaborer afin de mieux connaître les liens récents qui unissent pédagogie et cerveau.

Cette collaboration doit permettre le développement d'un esprit critique face aux différentes approches qui sont proposées. Des auteurs, notamment nord-américains, français et suisses, ont développé une riche réflexion sur la nécessité, la difficulté et les dangers d'une alliance de travail entre ces différentes disciplines. La plupart de ces publications sont en anglais. Le présent ouvrage rassemble en français des auteurs parmi les plus prestigieux afin de donner un aperçu général des résultats de recherches récentes et fait le point sur de nouvelles avancées en neurosciences cognitives qui pourraient s'avérer utiles dans le domaine de l'éducation, notamment en lien avec les troubles de l'apprentissage. Il ne s'agit pas de prétendre que les connaissances actuelles en neurosciences devraient guider l'enseignement, mais plutôt d'informer le lecteur des recherches actuelles sur des thématiques liées à certains processus cognitifs et leurs bases neurologiques qui jouent un rôle en sciences de l'éducation. Il s'adresse à la fois aux experts en neurosciences qui souhaitent approfondir certains domaines liés aux sciences de l'éducation, aux étudiants en psychologie, aux enseignants et aux professionnels du milieu de l'éducation.

Le présent ouvrage est formé de trois parties. Dans une première partie portant sur la neuroanatomie fonctionnelle et les *neuromythes*, Éric Tardif (ch. 1) traite des bases anatomiques et fonctionnelles du système nerveux. Il permet notamment au lecteur novice d'en connaître davantage sur les différentes régions cérébrales qui sont abordées dans les chapitres

de l'ouvrage. Les trois chapitres suivants sont majoritairement consacrés aux fausses croyances relatives au fonctionnement cérébral et à l'apprentissage. Elena Pasquinelli (ch. 2) propose une réflexion sur les apports potentiels des sciences cognitives au domaine de l'éducation ainsi que sur les différentes dérives susceptibles d'entraver la collaboration entre ces deux disciplines. Pierre-André Doudin, Éric Tardif et Nicolas Meylan (ch. 3) illustrent comment certaines approches visant à expliquer les différences interindividuelles du développement de l'intelligence ainsi que certains *neuromythes* bénéficient d'une grande popularité auprès des enseignants malgré leur manque de support empirique. Les auteurs émettent des hypothèses pour expliquer ce phénomène et font des propositions pour le prévenir. Fred Genesee et Audrey Delcenserie (ch. 4) confrontent certaines idées populaires concernant le bilinguisme (notamment l'apprentissage d'une langue seconde chez l'enfant) avec des résultats de recherche qui, souvent, vont à l'encontre des conceptions naïves à ce sujet.

La deuxième partie de cet ouvrage aborde les bases de fonctions cognitives hautement sollicitées en milieu scolaire, soit les différents types de mémoires et les processus attentionnels ainsi que certains aspects du développement de l'enfant et de l'adolescent. Patricia Bauer et Nicole Varga (ch. 5) passent en revue les travaux les plus récents portant sur le développement de la mémoire chez l'enfant, principalement en ce qui concerne la mémoire de travail, la mémoire épisodique et la mémoire sémantique. Anik de Ribaupierre (ch. 6) illustre les liens entre la mémoire de travail, les processus attentionnels et différentes théories de l'intelligence. Michel Bader (ch. 7) effectue une synthèse des recherches les plus récentes sur le trouble/déficit de l'attention avec ou sans hyperactivité et les différents traitements qui peuvent être entrepris. Des méthodes sont proposées aux enseignants afin de favoriser les apprentissages des élèves présentant ce trouble. Vincent Laliberté, Daina Crafa et Suparna Choudhury (ch. 8) s'intéressent au développement cérébral chez l'adolescent et offre une critique rigoureuse des différents travaux visant à expliquer la prise de risque chez l'adolescent.

Finalement, la troisième partie porte sur les domaines d'apprentissage, leurs difficultés et certaines pistes d'interventions. Stephan Vogel et Daniel Ansari (ch. 9) décrivent les bases neurologiques de l'arithmétique ainsi que les travaux les plus récents concernant la dyscalculie. Alex Moore et Mark Ashcraft (ch. 10) illustrent la façon dont l'anxiété des mathématiques, des tests ainsi que la menace du stéréotype peuvent interférer avec la mémoire de travail et diminuer les performances en mathématiques. Pascal Zesiger, Hélène Tzieropoulos et Marina Laganaro (ch. 11) effectuent une revue compréhensive des travaux en neurosciences cognitives qui s'intéressent à l'apprentissage de la lecture et de l'écriture ainsi que des troubles qui leur sont associés (dyslexie/dysorthographe). Finalement, Clément François et Daniele Schön (ch. 12) établissent des liens entre l'apprentissage

de la musique, la plasticité cérébrale et les effets potentiels de ces apprentissages sur d'autres fonctions cognitives sollicitées en milieu scolaire.

L'association des neurosciences cognitives et des sciences de l'éducation constitue un champ d'investigation prometteur mais complexe et semé d'embûches, comme la propagation des *neuromythes* l'illustre bien. Afin d'éviter de tels écueils, une étroite collaboration entre spécialistes des neurosciences et spécialistes des sciences de l'éducation, ainsi que beaucoup de patience sont nécessaires. Une telle alliance de travail devrait permettre de déboucher sur des synergies et des applications possibles en classe.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ansari, D. & Coch, D. (2006). Bridges over troubled waters: Education and cognitive neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(4), 146-151.
- Bruer, J. (1997). Education and the brain: A bridge too far. *Educational Researcher*, 26(8), 4-16.
- Fischer, K. W., Goswami, U., & Geake, J. (2010). The future of educational neuroscience. *Mind, Brain, and Education*, 4(2), 68-80.
- Tardif, E. & Doudin, P.-A. (2011). Neurosciences cognitives et éducation : le début d'une collaboration. *Formation et pratiques d'enseignement en questions*, 12, 99-120.

Chapitre 1

Anatomie fonctionnelle du système nerveux

Éric TARDIF

Les neurosciences comprennent tous les champs d'études qui portent sur le système nerveux (SN). Ce chapitre vise à présenter au lecteur les bases anatomiques et fonctionnelles du SN et plus spécifiquement du cerveau. Il s'adresse particulièrement au lecteur qui possède des connaissances limitées du cerveau et de ses constituants et qui souhaite mieux comprendre le fonctionnement de certaines régions cérébrales, notamment celles qui seront abordées dans les différents chapitres de ce volume. Les premières découvertes importantes en anatomie et en physiologie du SN ont été effectuées par des chercheurs ayant des intérêts très variés, lesquels n'étaient pas nécessairement tous limités au SN. Par exemple, Jan Evangelista Purkinje (1787-1869) a non seulement mis en évidence les neurones du cervelet (nommées cellules de Purkinje), les glandes sudoripares, les tubes séminifères des testicules, mais il est aussi à l'origine de nombreux autres travaux, notamment une thèse sur les empreintes digitales en 1823 ! Aujourd'hui, les chercheurs sont généralement spécialisés dans quelques domaines précis et de nombreux travaux sont régulièrement publiés en génétique, en biologie cellulaire et moléculaire, en neurophysiologie, en imagerie fonctionnelle et en psychologie du comportement. Ainsi, il devient difficile pour l'étudiant et le chercheur d'avoir une idée globale (transdisciplinaire) du fonctionnement du SN.

1. CONSTITUANTS DU SYSTÈME NERVEUX

1.1 Le neurone

Les neurones (ou cellules nerveuses) sont, avec les cellules gliales (voir section 1.5), les principaux constituants du SN. Nous verrons dans la section 2 de ce chapitre que le SN est divisé en plusieurs parties, les deux plus grandes divisions étant le système nerveux central (SNC ; cerveau et moelle épinière) et le système nerveux périphérique (SNP ; nerfs périphériques). Avec le cervelet, le cerveau compte plus de 100 milliards de neurones. Ceux-ci présentent une diversité remarquable par leurs formes, leurs tailles et leurs propriétés. De façon générale, un neurone est formé d'un corps cellulaire (aussi appelé soma), duquel émanent plusieurs dendrites et un axone (voir figure 1.1). Toutefois, il existe plusieurs autres types de neurones, notamment des neurones ne possédant qu'un axone (neurones unipolaires ; surtout chez les invertébrés), un axone et un dendrite (neurones bipolaires) ou encore des neurones avec un seul prolongement qui se divise rapidement en deux parties (neurones pseudo-unipolaires). Les dendrites forment généralement une arborisation, c'est-à-dire qu'une branche rattachée au corps cellulaire s'en éloigne en formant d'autres embranchements. Par ailleurs, cette arborisation dendritique ne franchit pas de très longues distances et demeure à proximité relative du corps cellulaire. L'axone peut pour sa part franchir de très longues distances. Le corps cellulaire comporte de nombreuses similarités avec les autres cellules du corps : il contient un noyau dans lequel on retrouve le bagage génétique de la cellule ainsi que de nombreux autres constituants appelés organites. Ceux-ci ont de multiples fonctions, notamment la production des protéines qui participent à la structure et au fonctionnement du neurone. Le diamètre du corps cellulaire varie selon le type de neurone, les plus petits ayant un diamètre d'environ 10 micromètres¹ et les plus grands de 100 micromètres. Les neurones se distinguent des autres cellules par la communication intercellulaire. Ils produisent des potentiels d'actions (ou impulsions) qui se propagent *via* l'axone (lequel varie en diamètre et peut atteindre 20 micromètres chez les mammifères) et peuvent ainsi influencer l'activité de neurones distants. C'est l'influx nerveux. Celui-ci voyage à une vitesse approximative de 60 m/s pour les axones myélinisés, c'est-à-dire recouverts d'une couche isolante appelée myéline. La vitesse relative de l'influx nerveux est essentiellement influencée par deux paramètres : la présence de myéline qui augmente la vitesse de transmission et le diamètre axonal (un diamètre plus large étant associé à une vitesse plus rapide). Anatomiquement, un neurone dont le corps cellulaire est situé dans l'hémisphère droit peut, par exemple, posséder un axone se rendant dans une autre région du même hémisphère ou encore dans

1. Un micromètre équivaut à un millième de millimètre.

une région de l'hémisphère opposé. Dans les deux cas, on parle de projections (ou efférences) axonales distantes. Ainsi, un neurone peut, lorsqu'il émet des impulsions, influencer l'activité de neurones distants. D'autres neurones, souvent de petites tailles, vont exercer une influence sur des neurones situés très près de leur propre corps cellulaire. On parle ainsi d'interneurones.

Figure 1.1. Le neurone. (1) Corps cellulaire. (2) Dendrite. (3) Axone. (4) Noyau cellulaire. (5) Gaine de myéline. (6) Collatérale de l'axone. (7) Terminaison nerveuse / synapse.

Illustration originale par Nicolas Christin

1.2 Matière grise et matière blanche

La matière grise du cerveau correspond à divers regroupements de corps cellulaires qui prennent différentes formes. En observant la partie superficielle du cerveau (c'est-à-dire ce qui est visible sans effectuer des coupes du cerveau), on remarque le cortex cérébral (figure 1.2). Il s'agit d'une couche de corps cellulaires, fortement plissée, qui varie en épaisseur (d'environ 1 mm à 4.5 mm) et en organisation anatomique selon les différentes régions (au niveau du cortex, on parle d'aires cérébrales ou corticales). D'autres structures

grises du cerveau sont situées à l'intérieur de celui-ci et sont donc uniquement visibles sur des tranches du cerveau (figure 1.2). Ces amas de corps cellulaires sont appelés noyaux² et prennent diverses formes (p. ex., forme allongée, en forme de « C », forme arrondie, forme sinusoidale, etc.). Puisqu'ils sont situés sous le cortex cérébral, ces noyaux font partie des structures dites sous-corticales. Il est toutefois important de garder à l'esprit qu'un noyau, quelle que soit sa forme, demeure un amas de corps cellulaires.

Figure 1.2. Gauche : Coupe coronale du cerveau. (1) Tête du noyau caudé. (2) Thalamus. (3) Claustrum. (4) Putamen. (5) Globus pallidus. (6) Hippocampe. (7) Sillon occipito-temporal. (8) Sillon temporal inférieur. (9) Sillon temporal supérieur. (10) Fissure latérale (de Sylvius). (11) Gyrus temporal supérieur. (12) Gyrus de Heschl. (13) Insula. Droite : les différentes couches corticales du cortex cérébral. MB : Matière blanche.

Illustration originale par Nicolas Christin

La matière blanche est, pour sa part, formée d'amas d'axones. On la retrouve en grande quantité sous le cortex cérébral et entre les divers noyaux sous-corticaux. De façon grossière, certaines régions cérébrales

2. Il ne faut pas confondre noyau cellulaire (à l'intérieur d'un corps cellulaire et contenant le bagage génétique) et noyau (amas de corps cellulaires).

(noyaux ou aires corticales) contiennent des corps cellulaires qui vont projeter leurs axones vers des cibles particulières. Ces amas d'axones partant d'un point A vers un point B sont appelés faisceaux et forment la matière blanche. Ainsi, on nommera un faisceau selon son origine et sa cible. Par exemple, certains neurones situés dans le cortex cérébral projettent de longs axones vers les neurones de la moelle épinière. On fait alors référence à un faisceau corticospinal. Les chercheurs ont mis au point différentes techniques qui permettent de savoir vers quelle(s) région(s) les corps cellulaires d'une région du cerveau projettent leurs axones. Ainsi, on dira qu'une structure A envoie des efférences (*output*) vers une structure B et que cette structure B reçoit des afférences (*input*) de la structure A.

1.3 La synapse

Vers la fin du XIX^e siècle, les chercheurs n'étaient pas unanimes sur la façon dont les neurones pouvaient communiquer entre eux. La querelle la plus célèbre opposait les partisans de la théorie du neurone et de la théorie réticulaire. Selon la première, soutenue notamment par Santiago Ramón y Cajal, les neurones ne se touchent pas entre eux et il existe un espace entre la terminaison de l'axone et le second neurone. Selon la théorie réticulaire, soutenue ardemment par Camillo Golgi, les neurones forment plutôt un réseau continu, semblable à une toile d'araignée, à travers lequel les impulsions nerveuses peuvent voyager en toute direction. Cajal et Golgi ont partagé le prix Nobel en 1906 et Golgi n'a pas manqué d'attaquer la théorie du neurone lors de son discours. Plusieurs dizaines d'années plus tard, la microscopie électronique rendant possible la visualisation de l'espace qui sépare la terminaison du deuxième neurone (voir Rapport, 2005 pour un historique complet) donna raison à Cajal. Cet espace est nommé espace synaptique. Trois éléments forment la synapse (figure 1.3) : l'élément présynaptique, l'espace synaptique et l'élément post-synaptique. L'élément présynaptique est une terminaison axonale tandis que l'élément post-synaptique est généralement une dendrite ou le corps cellulaire d'un second neurone. Ce type de synapse est appelé « synapse chimique » car elle implique un intermédiaire chimique, le neurotransmetteur, qui, une fois relâché par l'élément présynaptique (terminaison axonale) dans l'espace synaptique, peut se lier à des récepteurs au niveau post-synaptique et ainsi exercer une influence sur un autre neurone³. Cette influence peut être excitatrice ou inhibitrice. Une synapse excitatrice augmentera la probabilité que le neurone post-synaptique émette à son tour une impulsion qui se propagera le long de l'axone. La synapse inhibitrice exerce un effet inverse : elle diminue la probabilité que le neurone post-synaptique émette une impulsion.

3. Il existe également des synapses dites électriques, pour lesquelles des canaux ioniques relient les éléments présynaptique et post-synaptique. Il n'y a donc pas d'espace synaptique proprement dit pour ce type de synapse.

Afin d'obtenir une vue d'ensemble plus réaliste, il faut garder à l'esprit qu'un seul neurone peut recevoir simultanément plusieurs milliers de synapses, certaines étant excitatrices et d'autres inhibitrices. Donc, à chaque instant, chaque neurone effectue la sommation des excitations et des inhibitions qu'il subit et si, à ce moment précis, l'excitation atteint un certain seuil, le neurone émettra une impulsion.

Figure 1.3. La synapse. (1) Élément présynaptique (terminaison nerveuse). (A) Membrane axonale présynaptique. (B) Membrane axonale postsynaptique. (C) Vésicule synaptique. (D) Récepteur postsynaptique. (2) Espace synaptique. (3) Transporteur membranaire (mécanisme de recapture). (4) Liaison du neurotransmetteur sur un récepteur postsynaptique.

Illustration originale par Nicolas Christin

1.4 Les neurotransmetteurs

Les neurotransmetteurs sont des messagers chimiques emmagasinés dans des vésicules synaptiques présents dans l'élément présynaptique (figure 1.3). Lorsque l'influx nerveux atteint la terminaison nerveuse, une série d'événements chimiques amènent les vésicules à fusionner avec la membrane présynaptique de façon à ce que leur contenu (les neurotransmetteurs) soit relâché dans l'espace synaptique. Les neurotransmetteurs peuvent se lier à des récepteurs post-synaptiques et exercer un effet excitateur ou inhibiteur sur le neurone. Bien que la plupart des neurotransmetteurs soient associés à un type d'effet en particulier (excitateur ou inhibiteur), c'est plutôt le type de récepteur qui détermine l'effet post-synaptique.

Ainsi, un même neurotransmetteur peut être excitateur ou inhibiteur selon le type de récepteur auquel il se lie. Pour certains neurotransmetteurs, il existe également un mécanisme de récupération des neurotransmetteurs présents dans l'espace synaptique. Ce mécanisme de recapture consiste en un transporteur présent sur l'élément présynaptique qui récupère les neurotransmetteurs à l'intérieur de cet élément afin qu'ils puissent être réutilisés.

Il existe plus de 100 types d'éléments chimiques pouvant servir de neurotransmetteurs. On peut toutefois regrouper les principaux neurotransmetteurs en certaines catégories. Le premier neurotransmetteur à avoir été identifié est l'acétylcholine. Cette molécule est notamment présente à la jonction neuromusculaire mais aussi dans le cerveau. Les monoamines comprennent la dopamine, la noradrénaline, l'adrénaline, la sérotonine et l'histamine. Ces molécules possèdent des similarités chimiques et ont des actions synaptiques comparables. Les acides aminés individuels tels que le glutamate et le GABA (acide γ -aminobutyrique) sont des neurotransmetteurs retrouvés en très grande quantité dans le cortex cérébral, le glutamate étant associé à un effet excitateur et le GABA à un effet inhibiteur. Finalement, les neuropeptides sont de plus grosses molécules qui exercent généralement un effet synaptique plus lent et ont surtout des rôles modulateurs.

La localisation de certains neurotransmetteurs (et des neurones qui les utilisent) permet d'identifier divers réseaux neuronaux, lesquels peuvent être définis par le type de neurotransmetteur utilisé. De façon générale, des noyaux situés dans le tronc cérébral vont projeter vers des structures du cerveau, formant ainsi des voies anatomiques parallèles mettant en jeu différents types de neurotransmetteurs. Ces projections peuvent être relativement précises, c'est-à-dire vers des régions ciblées ou encore diffuses, c'est-à-dire vers plusieurs régions cérébrales. Bien que certains neurotransmetteurs soient associés à différentes fonctions, il demeure très important de nuancer cette affirmation. En effet, même si un type de neurotransmetteur en particulier peut être impliqué dans une fonction spécifique (p. ex., la mémoire) dans une pathologie ou dans un déficit, on ne peut réduire ceux-ci à un type de neurotransmetteur. De plus, il faut garder à l'esprit que ces déductions peuvent parfois venir de l'effet connu d'une substance sur une fonction ou de son utilisation pharmaceutique pour traiter certaines maladies ou déficits. Par exemple, on sait que le méthylphénidate (aussi connu sous l'appellation commerciale Ritaline), fréquemment utilisé pour le traitement du trouble/déficit d'attention avec ou sans hyperactivité (voir Bader, chapitre 7 de ce volume), agit notamment en bloquant le mécanisme de recapture de la dopamine. Même s'il existe plusieurs données convergentes pour affirmer que les réseaux dopaminergiques sont impliqués dans ce déficit, on ne peut le réduire à ces réseaux et encore moins à « la dopamine ». En résumé, l'étude des neurotransmetteurs permet d'identifier des réseaux qui peuvent être impliqués dans différentes fonctions (un réseau

particulier pouvant jouer des rôles dans de multiples fonctions), mais il serait trop simpliste de réduire une fonction ou un déficit à un type de neurotransmetteur.

1.5 Les cellules gliales

Les cellules gliales sont principalement des cellules de soutien : elles ne participent pas directement au traitement de l'information neuronale, mais elles peuvent influencer le fonctionnement des neurones. Il existe plusieurs types de cellules gliales et celles-ci peuvent être divisées en deux grandes catégories : les cellules de la microglie et de la macroglie. Les cellules de la microglie remplissent essentiellement un rôle de « nettoyage », dans le sens où elles éliminent les résidus cellulaires résultant d'un processus normal ou suite à une lésion du tissu. Les cellules de la macroglie jouent pour leur part différents rôles. Comme mentionné précédemment, plusieurs axones sont recouverts d'une couche lipidique favorisant une transmission plus rapide de l'influx nerveux, la myéline. En fait, cette couche est formée par des cellules gliales, soit les oligodendrocytes dans le SNC et les cellules de Schwann dans le SNP. Les astrocytes, pour leur part, sont retrouvés en très grande quantité dans le SNC et participent activement à créer un environnement chimique propice à la production d'impulsions nerveuses par les neurones. Plus récemment, on attribue notamment aux astrocytes des rôles de « fournisseurs d'énergie » aux neurones ainsi qu'une implication dans la plasticité neuronale et dans les résultats obtenus par imagerie fonctionnelle (voir Pellerin & Magistretti, 2012 pour une synthèse récente).

2. LES GRANDES DIVISIONS DU SYSTÈME NERVEUX

Afin de mieux comprendre certains noms attribués aux structures du SN (et autres structures du corps), il convient d'être familier avec la description du corps dans l'espace (l'avant et l'arrière, le dessous et le dessus, etc.). La description du corps dans l'espace s'effectue selon trois axes : un axe antéro-postérieur (ou rostrocaudal), un axe latéral-médian et un axe supérieur-inférieur (ou dorso-ventral). Au niveau de la moelle et du tronc cérébral, on distinguera les régions antérieures (p. ex., plus près du cerveau) des régions postérieures (vers le bas du corps). Une structure sera dite dorsale si elle est située davantage vers le dos ou ventrale si elle est située vers le ventre. Au niveau du cerveau, une région sera dite dorsale (ou supérieure) si elle est davantage située vers le dessus de la tête et ventrale (ou inférieure) si elle est située en direction opposée (c'est-à-dire vers le « dessous » du cerveau). Dans le cerveau, l'axe antéro-postérieur (ou rostrocaudal) va de

l'avant du cerveau (au niveau du front) vers l'arrière de la tête. Quant à l'axe latéral-médian, pour toutes les régions du SN, une région sera dite médiane si elle est davantage située vers le milieu du corps et latérale si elle est vers la direction opposée.

De façon générale, on subdivise le SN en deux grandes parties : le SNC (cerveau et moelle épinière) et le SNP (nerfs périphériques). Certaines structures ont une appellation différente selon qu'elles appartiennent au SNC ou au SNP. Par exemple, un regroupement d'axones (qui transmettent des informations vers une cible donnée) sera nommé voie (ou faisceau) s'il se trouve dans le SNC alors qu'il sera nommé nerf s'il se trouve dans le SNP. Aussi, un groupement de corps cellulaire sera appelé noyau dans le SNC alors que dans le SNP on le nommera ganglion. Certaines exceptions existent toutefois : par exemple, les ganglions de la base sont dans le cerveau et le nerf optique fait partie du SNC. Le présent volume étant consacré aux fonctions cognitives relevant du fonctionnement du cerveau, nous consacrerons davantage d'attention à celui-ci et donnerons uniquement une vue d'ensemble de la moelle épinière et des régions du tronc cérébral.

2.1 La moelle épinière

La moelle épinière présente une forme cylindrique de couleur blanchâtre d'environ 1 cm à 1.5 cm de diamètre et une longueur d'environ 45 cm (figure 1.4). La moelle est symétrique, les parties gauche et droite (ou héli-moelles) étant séparées anatomiquement par le sillon médian antérieur et le sillon médian postérieur. Lorsque l'on effectue une coupe transversale de la moelle, on remarque une partie grise en forme de H entourée d'une matière blanche. Comme dans le cerveau, la matière grise de la moelle est essentiellement formée de corps cellulaires alors que la matière blanche représente des axones ascendants (qui projettent vers le cerveau) ou descendants (en provenance du cerveau). Les branches ventrales du H (matière grise) sont appelées cornes antérieures tandis que les branches dorsales sont appelées cornes postérieures. Concernant la matière blanche, la partie dorsale est formée des cordons postérieurs, la partie latérale des cordons latéraux et la partie ventrale des cordons antérieurs. Les cordons postérieurs sont essentiellement sensoriels et formés à leur tour de deux grandes voies (ou faisceaux) : le faisceau de Goll (ou gracile) est responsable de la sensibilité des membres inférieurs alors que le faisceau de Burdach (ou cunéiforme) est responsable de la sensibilité des membres supérieurs. Les cordons latéraux contiennent à la fois des voies sensorielles et motrices alors que les cordons antérieurs contiennent essentiellement des voies motrices, c'est-à-dire les axones des neurones dont les corps cellulaires sont situés dans les régions motrices du cerveau et qui vont effectuer une synapse avec les motoneurones de la moelle épinière.

Figure 1.4. Coupe transversale de la moelle épinière.
(1) Mécanorécepteur (pression). (2) Terminaison libre (douleur et température). (3) Jonction neuromusculaire. (4) Ganglion de la racine dorsale. (5) Racine dorsale. (6) Racine ventrale. (7) Corne ventrale. (8) Corne dorsale. (9) Cordon dorsal : faisceau gracile (de Goll). (10) Cordon dorsal : faisceau cunéiforme (de Burdach). (11) Vers le cerveau.

Illustration originale par Nicolas Christin

2.2 L'encéphale, le tronc cérébral et le cerveau

L'encéphale correspond à l'ensemble des structures nerveuses situées à l'intérieur de la boîte crânienne. Le cerveau proprement dit est la partie de l'encéphale située au-dessus du cervelet. Les structures nerveuses situées entre le cerveau et la moelle épinière forment le tronc cérébral (le cervelet étant une structure isolée qui partage de nombreux liens fonctionnels avec les autres structures du SNC). Nous proposons de procéder de façon hiérarchique, en commençant par les régions inférieures du tronc cérébral jusqu'au cerveau.

2.2.1 Le myélocéphale

Le myélocéphale correspond à la continuité de la moelle épinière (figure 1.5). Anatomiquement, on remarque à ce niveau l'émergence de certains nerfs crâniens et la présence de renflements ventro-latéraux. Ceux-ci correspondent aux olives inférieures qui sont impliquées dans diverses fonctions motrices, notamment en exerçant une activité modulatrice sur les neurones du cervelet. Dans la partie dorsale du myélocéphale, on remarque également deux renflements qui correspondent aux noyaux de Goll (gracile)

et de Burdach (cunéiforme). Ces noyaux vont recevoir des afférences des axones responsables du sens tactile, lesquels voyagent par les faisceaux de Goll et de Burdach dans les cordons dorsaux de la moelle. Enfin, le myé-lencéphale contient toutes les voies ascendantes et descendantes qui relient les structures de l'encéphale vers la moelle épinière. C'est également à cet endroit que les fibres (axones) motrices à l'origine du cortex moteur vont dé-cusser (c'est-à-dire traverser la ligne médiane pour voyager dans la partie opposée du corps) pour se rendre vers les motoneurones de la moelle. Ainsi, le système moteur responsable des mouvements volontaires est essentiel-lement croisé : l'hémisphère droit contrôle la partie gauche du corps et inversement. Finalement, on retrouve plusieurs noyaux à l'intérieur du myé-lencéphale qui sont impliqués dans diverses fonctions. Ces noyaux vont faire partie d'un regroupement de noyaux, pour la plupart médians, situés à divers niveaux du tronc cérébral (myé-lencéphale, métencéphale, mésencéphale) et du diencephale. L'ensemble de ces noyaux compose la formation réticulée (ou réticulaire). Celle-ci a d'abord été étudiée en lien avec sa participation aux états de vigilance et aux cycles éveil-sommeil. Aujourd'hui, on conçoit davantage la formation réticulée comme un ensemble de noyaux distincts qui vont jouer des rôles dans différentes fonctions. Une caractéristique importante des noyaux de la formation réticulée est qu'ils utilisent différents neurotransmetteurs. Au niveau du myé-lencéphale, les noyaux de la forma-tion réticulée sont entre autres impliqués dans des fonctions respiratoires et cardiovasculaires.

Figure 1.5. Coupe sagittale médiane du cerveau. (1) Myé-lencéphale. (2) Protubérance (métencéphale). (3) Cervelet (métencéphale). (4) Collicules (ou tectum, mésencéphale). (5) Thalamus (diencephale). (6) Corps calleux. (7) Fissure calcarine (cortex visuel primaire). (8) Fissure pariéto-occipitale. (9) Cingulum.

Illustration originale par Nicolas Christin

2.2.2 *Le métencéphale*

Immédiatement au-dessus du myélocéphale se trouve le métencéphale, essentiellement formé du cervelet et de la protubérance (aussi appelé pont ou pont de Varole ; figure 1.5). La protubérance crée une nette démarcation avec le myélocéphale, car elle forme un important renflement ventral. Au niveau externe, la protubérance présente de nombreuses fibres (axones) qui se dirigent vers le cervelet, formant ainsi les pédoncules cérébelleux supérieurs, moyens et inférieurs, voies par lesquelles les afférences et efférences du cervelet vont voyager. À l'intérieur de la protubérance se trouvent de nombreux noyaux pontiques. De même, à l'intérieur du cervelet se trouvent des noyaux cérébelleux. La connectivité du cervelet est complexe, mais peut se résumer grossièrement de la façon suivante : le cervelet ne projette pas directement vers les circuits de la moelle qui sont responsables des mouvements volontaires. Par ailleurs, le cervelet a une influence majeure sur la motricité car 1) il reçoit des afférences du cortex moteur (*via* les noyaux pontiques) et d'autres aires corticales et 2) il possède un cortex cérébelleux qui projette (*via* les noyaux cérébelleux) vers des noyaux du thalamus (diencéphale) qui projettent en retour vers le cortex moteur. Ainsi, les neurones du cervelet font partie de circuits neuronaux (ou boucles) qui modulent l'activité motrice. Finalement, il doit être mentionné que le cervelet, bien que traditionnellement associé à la modulation et la coordination motrice, pourrait aussi exercer un rôle modulateur dans diverses fonctions cognitives et affectives (voir Baillieux, De Smet, Paquier, De Deyn, & Mariën, 2008, pour une synthèse). Enfin, plusieurs noyaux pontiques font partie de la formation réticulée et ont notamment des fonctions prémotrices : elles reçoivent des afférences des régions motrices supérieures et projettent par exemple sur des neurones somatiques ou végétatifs. Le locus coeruleus, situé dans la partie dorsale supérieure, utilise surtout la noradrénaline comme neurotransmetteur et possède des projections vers de nombreuses structures. Il est notamment impliqué dans les cycles éveil-sommeil, la transmission de la douleur, mais aussi dans plusieurs autres fonctions cognitives et émotionnelles.

2.2.3 *Le mésencéphale*

La partie la plus supérieure du tronc cérébral située immédiatement au-dessus de la protubérance et est appelée mésencéphale (cerveau moyen). Le mésencéphale contient notamment les pédoncules cérébraux, le tegmentum et le tectum (figure 1.5). Les pédoncules cérébraux sont une masse d'axones dont les corps cellulaires se situent entre autres dans le cortex cérébral. Par exemple, la voie motrice dite pyramidale débute au niveau des neurones du cortex moteur et leurs axones passent par les pédoncules cérébraux, puis par la partie ventrale de la moelle pour effectuer une synapse au niveau de la corne antérieure de la moelle (et donc sur les motoneurones). Le tegmentum, pour sa part, est davantage un « secteur » du tronc cérébral

qu'une région fonctionnelle proprement dite. C'est une région médiane du tronc cérébral qui s'étend principalement du mésencéphale au myélocéphale et c'est dans cette région que se retrouvent les petits amas de corps cellulaires qui font partie de la formation réticulée⁴. Le mésencéphale constitue une source majeure dans les réseaux neuronaux qui utilisent la dopamine comme neurotransmetteur. Les deux principales régions du mésencéphale qui sont à l'origine des réseaux dopaminergiques sont le tegmentum ventral et la substance noire. Ces noyaux vont notamment projeter des axones vers des régions sous-corticales (p. ex., le striatum et le noyau accumbens) et corticales (p. ex., les régions préfrontales). Ces réseaux sont impliqués dans diverses fonctions motrices et cognitives telles l'apprentissage, l'attention et la motivation. Le tectum, pour sa part, est retrouvé dans la partie dorsale du mésencéphale et se présente sous la forme de quatre renflements ovoïdes : deux situés au niveau supérieur (les collicules supérieurs) et deux au niveau inférieur (les collicules inférieurs). Cette région est également appelée plaque tectale ou tubercules quadrijumeaux. Bien développée chez les espèces inférieures, elle intervient dans différents rôles sensoriels. Les collicules supérieurs ont surtout un rôle visuel et multisensoriel, notamment en ce qui concerne le contrôle des mouvements oculaires, tandis que les collicules inférieurs représentent un relai auditif (voir François & Schön, chapitre 12 de ce volume, concernant la plasticité des collicules inférieurs et l'apprentissage de la musique).

2.2.4 Le diencephale

Le diencephale fait essentiellement référence au thalamus et à l'hypothalamus. Le thalamus (figures 1.2 et 1.5) est une structure médiane qui est formée de plusieurs noyaux. Il représente notamment un relais pour les systèmes visuel, auditif et somesthésique. Ainsi, l'information visuelle véhiculée par le nerf optique sera filtrée et amplifiée par le corps genouillé latéral, une structure thalamique dans laquelle les axones du nerf optique effectuent des synapses. Ce sont alors les axones des neurones de cette région thalamique qui formeront les radiations optiques avant d'atteindre la partie visuelle du cortex cérébral. Les informations auditives et somesthésiques seront respectivement transmises au corps genouillé médian et au noyau ventro-postéro-latéral, respectivement. Certaines voies motrices émanant du cerveau vont également effectuer une synapse dans des noyaux thalamiques avant de poursuivre leur trajet vers les régions inférieures. D'autres régions thalamiques ne reçoivent pas de projections sensorielles directes, mais plutôt de la part d'autres noyaux thalamiques, de régions corticales ou des noyaux du tronc (notamment ceux de la formation réticulée). Le thalamus est donc

4. Certaines régions du diencephale comme l'hypothalamus, les noyaux septaux et certains noyaux thalamiques peuvent être considérés comme faisant partie de la formation réticulée.

impliqué dans diverses fonctions sensorielles et motrices, mais aussi dans des fonctions cognitives comme l'attention (voir Bader, chapitre 7 de ce volume ; Zesiger, Tzieropoulos, & Laganaro, chapitre 11 de ce volume).

Sous le thalamus se trouve l'hypothalamus, une région également formée de différents noyaux. En dépit de sa petite taille, l'hypothalamus joue des rôles très importants dans des fonctions extrêmement variées. Entre autres, il joue un rôle déterminant dans l'homéostasie, en déclenchant des réponses corporelles appropriées à une situation donnée. Par exemple, il contient des neurones sensibles à la température interne du corps et ceux-ci peuvent provoquer diverses réponses si l'organisme refroidi (p. ex., des frissons visant à réchauffer les muscles) ou la transpiration (pour refroidir l'organisme). Il joue également des rôles importants dans plusieurs aspects de la régulation vasculaire (la pression sanguine, son niveau d'oxygène et d'acidité, son taux de glucose, etc.), dans les sensations de faim et de soif, dans les comportements sexuels et dans le stress et les émotions.

3. LE TÉLENCÉPHALE

Le télencéphale peut être divisé en trois grandes parties : le cortex cérébral (figures 1.2, 1.5 et 1.6), les ganglions de la base (figure 1.2) et le système limbique (figure 1.7). Le cortex cérébral est la structure la plus évoluée du cerveau et forme une enveloppe qui constitue son aspect externe. Le cortex cérébral présente de nombreux replis, les plus importants étant appelés fissures (ou scissures) et les autres sillons. Malgré des différences interindividuelles importantes, ces fissures et sillons permettent de délimiter grossièrement des régions anatomiques, notamment les lobes du cerveau. Les deux principales fissures sont la fissure latérale (ou fissure de Sylvius) et la fissure centrale (ou fissure de Rolando), visible sur une vue latérale du cerveau (figure 1.6). Tout le cortex antérieur à la fissure centrale et supérieure à la fissure latérale forme le lobe frontal. Le lobe temporal est formé du cortex cérébral inférieur à la fissure latérale, depuis le pôle temporal (partie antérieure) jusqu'à la partie postérieure où l'on peut observer, au niveau inférieur, un angle plus ou moins prononcé : il s'agit de la jonction entre le lobe temporal et le lobe occipital, ce dernier étant le plus postérieur du cerveau. Le lobe temporal contient également des structures sous-corticales (situées à l'intérieur), notamment l'hippocampe et l'amygdale (figure 1.7). Le cortex postérieur à la fissure centrale forme le lobe pariétal. Afin de délimiter la jonction entre le lobe pariétal et le lobe occipital, il est plus aisé d'observer le cerveau dans une vue médiane (figure 1.5). On remarque alors clairement une fissure assez nette qui permet cette délimitation ; elle est ainsi nommée fissure pariéto-occipitale. Finalement, la limite entre la partie postérieure du lobe temporal et le lobe pariétal n'est pas nette et on fait parfois référence à la région temporo-pariétale pour désigner cette limite.

Figure 1.6. Vue latérale du cerveau. (1) Fissure latérale (de Sylvius). (2) Fissure centrale (de Rolando). (3) Sillon précentral. (4) Sillon postcentral. (5) Gyrus précentral. (6) Gyrus postcentral. (7) Gyrus frontal supérieur. (8) Gyrus frontal moyen. (9) Gyrus frontal inférieur. (10) Gyrus temporal supérieur. (11) Sillon temporal supérieur. (12) Gyrus temporal moyen (médian). (13) Sillon temporal inférieur. (14) Gyrus temporal inférieur. (15) Cervelet. (16) Pôle occipital. (17) Gyrus angulaire. (18) gyrus supramarginal. (19) Sillon intrapariétal.

Illustration originale par Nicolas Christin

Figure 1.7. Structures sous-corticales du système limbique. (1) Amygdale. (2) Hippocampe. (3) Fornix. (4) Commissure hippocampique. (5) Corps mamillaires.

Illustration originale par Nicolas Christin

On appelle gyrus ou circonvolution le cortex cérébral localisé entre deux fissures ou sillons (figure 1.6). Au niveau de la fissure centrale, on remarque deux autres sillons parallèles à celle-ci, l'une étant antérieure (et donc dans le lobe frontal) et l'autre postérieure (dans le lobe pariétal). Il s'agit des sillons précentral (frontal) et postcentral (pariétal). Ainsi, le cortex situé entre le sillon précentral et la fissure centrale forme le gyrus précentral et le cortex situé entre la fissure centrale et le sillon postcentral forme le gyrus postcentral. Le gyrus précentral constitue le cortex moteur primaire alors que le gyrus postcentral constitue le cortex somesthésique primaire. Au milieu du siècle dernier, le neurochirurgien Wilder Penfield stimula électriquement différents endroits des gyrus précentral et postcentral lors de chirurgies au cours desquelles le patient était éveillé. Il put ainsi cartographier les régions du corps représentées tant au niveau moteur que sensoriel. Lorsqu'il stimulait électriquement les régions du gyrus précentral, le patient bougeait différentes régions du corps du côté opposé à l'hémisphère stimulé. De même, lors de stimulations dans le gyrus postcentral, le patient rapportait des sensations à divers endroits du corps du côté opposé. Ainsi, Penfield remarqua que différentes parties du corps étaient représentées à des endroits relativement précis du cortex : le pied étant au niveau supérieur, à l'intérieur de la fissure interhémisphérique alors que la bouche est représentée dans la partie inférieure des gyri (Penfield & Rasmussen, 1950). Il remarqua également que la quantité de cortex dédiée aux différentes parties du corps n'était pas liée à leur taille. Par exemple, la bouche et la main sont surreprésentées, dans le sens qu'il y a beaucoup plus de cortex dédié à ces régions par rapport à d'autres (p. ex., les bras et les jambes). La représentation déformée du corps humain illustrant cette organisation est appelée homonculus de Penfield.

3.1 Les noyaux gris centraux

Les noyaux gris centraux (NGC ; aussi appelés ganglions de la base) comprennent plusieurs structures sous-corticales du télencéphale, du diencephale et du mésencéphale possédant de nombreuses connexions entre elles ainsi qu'avec des aires corticales et d'autres régions sous-corticales. La littérature concernant les NGC étant immense, nous nous contenterons ici de décrire les principales structures qui en font partie, les principaux modèles fonctionnels et les fonctions principales dans lesquelles ils interviennent.

Les principales structures sous-corticales qui forment les NGC sont : le striatum (formé du putamen et du noyau caudé ; figure 1.2), le globus pallidus (ou pallidum ; figure 1.2), le noyau accumbens et les noyaux sous-thalamiques. Des études anatomiques chez les primates non humains ont d'abord permis d'identifier des « boucles » qui forment des réseaux partiellement parallèles (dans le sens qu'ils peuvent se « recouper » à certains

endroits) et qui sont impliquées dans différentes fonctions (e.g., Alexander & Crutcher, 1990). Les différentes boucles sont déterminées par les aires corticales impliquées, notamment les cortex sensoriel et moteur, les régions préfrontales, le champ oculomoteur frontal et le cingulum antérieur. Chacune de ces aires corticales va projeter des axones vers différentes régions du striatum. Les neurones du striatum vont ensuite envoyer des projections vers différentes régions du pallidum, lequel enverra à son tour des projections vers différentes régions thalamiques et, finalement, les neurones thalamiques vont projeter des axones vers les régions corticales qui constituent le « départ » de la boucle, formant ainsi des boucles dites « fermées » (mais certains neurones thalamiques projettent vers d'autres régions corticales que celles d'origine, formant ainsi des boucles dites « ouvertes »). Ce portrait général du fonctionnement des NGC est complexifié entre autres par d'autres connexions entre les structures qui les constituent (p. ex., des projections de la substance noire vers le noyau accumbens et le striatum) mais aussi par l'existence de « sous-réseaux » à l'intérieur même d'une boucle. De plus, différents neurotransmetteurs interviennent au niveau des NGC, parmi lesquels le glutamate, le GABA et la dopamine. Au niveau fonctionnel, les NGC sont impliqués dans plusieurs fonctions dont les principales sont le contrôle moteur, l'apprentissage procédural, le renforcement et la motivation.

Une des premières fonctions à avoir été associée aux NGC concerne le contrôle moteur. En effet, des maladies neurodégénératives dans lesquelles une mort neuronale survient dans les NGC entraînent notamment des troubles moteurs importants. C'est par exemple le cas de la maladie de Parkinson (dans laquelle les neurones de la substance noire dégèrent) et de la maladie de Huntington (qui montre notamment une dégénérescence au niveau du striatum). Les NGC, et particulièrement le striatum, sont également impliqués dans l'apprentissage de type procédural, c'est-à-dire un apprentissage graduel qui permet l'acquisition (et le maintien) d'un savoir-faire particulier. Ceci est confirmé par de nombreuses études animales et humaines. Par exemple, certaines tâches ont été développées dans lesquelles un sujet peut apprendre à prédire un événement sur la base d'indices, mais sans avoir à mémoriser une information au niveau déclaratif. Des études montrent notamment que des patients amnésiques comme le patient H.M. (voir la section sur les lobes temporaux) sont capables de réussir cette tâche sans pour autant bien se souvenir de l'avoir effectuée. D'autre part, des patients parkinsoniens non déments montrent des résultats très faibles à cette tâche malgré leur bon souvenir de l'avoir effectuée (Knowlton, Mangels, & Squire, 1996).

Le rôle des NGC dans le renforcement et la motivation ont également été étudiés de façon exhaustive. Bien que de nombreuses structures cérébrales (corticales et sous-corticales) soient impliquées, le noyau accumbens et le striatum demeurent des structures déterminantes dans les

comportements visant à obtenir une récompense et dans la motivation à travailler pour les obtenir. Ces régions vont notamment être au centre des modèles neurologiques visant à mieux comprendre les phénomènes d'addiction aux drogues. Plus particulièrement, les projections dopaminergiques du tegmentum ventral (mésencéphale) vers le noyau accumbens vont être déterminantes dans ces comportements. Des drogues stimulantes comme la cocaïne susceptible de provoquer l'addiction agissent d'ailleurs directement sur ce réseau. Plus encore, des études animales montrent que d'autres drogues qui agissent principalement sur d'autres systèmes (opiacés, alcool, nicotine, etc.) vont quand même provoquer une hausse de dopamine dans le noyau accumbens et dans le striatum (Di Chiara & Imperato, 1988). Aussi, le noyau accumbens ainsi que d'autres régions vont être activés à l'annonce d'un gain d'argent (Galvan *et al.*, 2006).

3.2 Les régions frontales

Les lobes frontaux sont très développés chez l'humain et seuls les grands primates montrent une telle prédominance frontale par rapport au reste du cerveau (Semendeferi, Lu, Schenker, & Damasio, 2002). Outre les fonctions motrices mentionnées plus haut, les régions frontales sont impliquées dans d'innombrables fonctions cognitives. Ainsi, des lésions frontales peuvent engendrer des déficits très variés, allant des troubles moteurs à l'altération de la personnalité d'un individu. Le célèbre cas de Phineas Gage a été un des premiers exemples qui ont amené les chercheurs à s'intéresser aux effets spectaculaires que peuvent provoquer des lésions frontales. En travaillant avec des explosifs, Gage a subi la destruction d'une partie importante des régions frontales antérieures. Suite à cet accident, Gage n'était plus lui-même, il devint irrévérencieux, grossier et intolérant alors qu'il n'était pas du tout ce genre de personne avant son accident. L'étude de ce patient ainsi que d'autres patients similaires montre l'importance des lobes frontaux dans des processus aussi complexes que ceux qui sous-tendent notre personnalité.

Un autre cas historique de patient présentant une lésion frontale importante est celui du patient de Pierre-Paul Broca, le célèbre patient Leborgne. Ce patient présentait une aphasia marquée : il n'arrivait à produire aucun mot mis à part la syllabe « tan », ce qui lui valut le même surnom. Suite au décès de Leborgne, Broca découvrit une lésion dans la partie inférieure du lobe frontal de l'hémisphère gauche du patient. Quelques mois plus tard, Broca reçut un autre patient qui arrivait à peine à prononcer quelques mots. Encore une fois l'autopsie du patient révéla une lésion ischémique localisée environ au même endroit que celle de Leborgne. En 1861, Broca publiait la description de ces deux patients en insistant sur l'importance de cette région de l'hémisphère gauche dans l'expression du langage. Bien que l'on dénomme couramment cette région « région de Broca », il est à noter qu'en

1836, le médecin Marc Dax avait déjà émis l'hypothèse d'une spécialisation de l'hémisphère gauche pour le langage par l'observation de patients devenus aphasiques suite à des lésions cérébrales. Finalement, bien que la dominance de l'hémisphère gauche pour les fonctions langagières se retrouve chez la plupart des individus, certains peuvent montrer une dominance de l'hémisphère droit. De plus, il existe un lien entre la préférence manuelle (droitier et gaucher) et la probabilité de présenter une dominance de l'hémisphère droit dans le langage. Des études effectuées avec un échantillon de 326 sujets suggèrent que 4 % des droitiers ont l'hémisphère droit dominant pour le langage comparativement à 27 % chez les gauchers. Les individus ambidextres ont également davantage de probabilité de montrer une dominance droite pour le langage (15 %) par rapport aux droitiers (Knecht *et al.*, 2000).

Les régions frontales sont également impliquées dans les fonctions dites exécutives. Ces fonctions permettent à l'individu d'adopter un comportement adapté aux différentes situations qu'il rencontre afin d'atteindre ses buts. Les fonctions exécutives sont multiples et impliquent notamment l'initiation d'un comportement, sa planification et sa régulation ainsi que son inhibition. De plus, il faut garder à l'esprit que des ressources attentionnelles sont nécessaires à la réalisation des fonctions exécutives et que celles-ci sont étroitement liées à la mémoire de travail (voir Bauer & Varga, chapitre 5 de ce volume ; de Ribeaupierre, chapitre 6 de ce volume), à d'autres formes de mémoires ainsi qu'à des aspects émotionnels. Il serait trop simpliste de réduire les lobes frontaux à un « exécuteur » général et de réduire une atteinte frontale à un syndrome dysexécutif unique. Ainsi, les modèles actuels pointent davantage vers les différents rôles que pourraient jouer différentes régions frontales dans les fonctions exécutives ainsi qu'aux liens complexes qui existent entre ces régions et avec d'autres régions cérébrales. Il existe plusieurs modèles visant à expliquer les liens entre les fonctions exécutives et le fonctionnement des régions frontales (voir Godefroy, Jeannerod, Allain, & Le Gall, 2008 pour une synthèse). Par exemple, Stuss et Alexander (2007) ont mis en évidence que différentes fonctions attentionnelles et exécutives peuvent être altérées suite à des lésions situées dans différentes régions frontales. De tels corrélats anatomo-fonctionnels permettent d'apprécier la complexité des fonctions exécutives et de préciser l'implication des aires frontales dans des processus cognitifs particuliers.

3.3 Les régions temporales

Les régions temporales sont impliquées dans de nombreuses fonctions, notamment auditives et langagières (e.g. Zesiger *et al.*, chapitre 11 de ce volume), mais également mnémoniques (e.g. Bauer & Varga, chapitre 5 de ce volume) et émotionnelles (e.g. Laliberté, Crafa, & Choudhury, chapitre 8 de ce volume). L'organisation des fissures et des gyrus du lobe temporal est relativement simple, car elle se compose principalement de fissures orientées

selon l'axe antéro-postérieur, relativement parallèles les unes aux autres, qui vont délimiter une série de gyri. Ainsi, sur une vue latérale du cerveau et suivant l'axe dorso-ventral, on distingue la fissure latérale, le gyrus temporal supérieur, le sillon temporal supérieur, le gyrus temporal moyen, le sillon temporal inférieur et le gyrus temporal inférieur (figure 1.6). Cette organisation se poursuit au niveau des régions ventrales du lobe temporal. Afin de visualiser ces régions, il faut observer une vue ventrale du cerveau, dépourvue du tronc cérébral et du cervelet. Après le gyrus temporal inférieur, on peut ainsi observer les gyri fusiforme et parahippocampique.

Une fonction importante des lobes temporaux concerne l'analyse des stimuli auditifs. Celle-ci s'effectue d'abord au niveau du gyrus de Heschl, lequel est situé à l'intérieur de la fissure latérale et donc visible si l'on ouvre cette fissure et que l'on observe une vue supérieure. Le gyrus de Heschl (figure 1.2) constitue le cortex auditif primaire. Les neurones de ce cortex reçoivent principalement des afférences du corps genouillé médian du thalamus, lequel est le dernier relais des voies auditives qui sont particulièrement complexes (par rapport aux voies visuelles, par exemple). Le gyrus de Heschl contient une représentation tonotopique, c'est-à-dire que les neurones forment des bandes dites d'isofréquences dans lesquelles les neurones individuels sont sensibles à une étendue limitée de fréquences auditives. Ainsi, les neurones sensibles aux basses fréquences sont situés dans la partie antérieure du cortex auditif et ceux sensibles aux hautes fréquences dans la partie postérieure. Une autre région temporale importante est celle située de façon postérieure au gyrus d'Heschl. Il s'agit du planum temporale, une structure importante dans les fonctions langagières. Le gyrus de Heschl et le planum temporale sont fréquemment sujets à d'importantes asymétries anatomiques, parmi les plus frappantes du cerveau. Ainsi, il est fréquent d'observer deux gyri d'Heschl à droite et un plus grand planum temporale à gauche. Traditionnellement, on considère le planum temporale gauche comme une partie importante de la région de Wernicke (partie postérieure du gyrus temporal supérieur), qui joue un rôle déterminant dans la compréhension du langage. Les asymétries du planum temporale et leurs relations avec les aspects du langage sont également sujettes à d'importantes différences interindividuelles (voir Shapleske, Rossell, Woodruff, & David, 1999 pour une synthèse).

Alors que les régions temporales supérieures sont connues pour leur rôle dans les fonctions auditives et langagières, les régions temporales inférieures sont davantage associées à l'analyse des stimuli visuels complexes et à la mémoire épisodique. En ce qui concerne les fonctions visuelles des lobes temporaux, elles sont principalement vouées à la reconnaissance des objets constituant la scène visuelle et à la reconnaissance des visages. Ce sont surtout les régions temporales inférieures qui sont impliquées dans cette analyse. Ces régions temporales peuvent être considérées

comme la « continuation » des voies visuelles qui aboutissent d'abord dans les lobes occipitaux (plus précisément la voie visuelle ventrale, voir la section sur les lobes occipitaux). Contrairement aux neurones des régions visuelles primaires des lobes occipitaux qui traitent individuellement une partie relativement limitée du champ visuel (un neurone couvre environ 1 degré d'angle), les neurones visuels des régions temporales intègrent une très grande partie de l'espace visuel (un neurone couvre plus de 10 degrés d'angle). Ainsi, les neurones visuels du lobe temporal peuvent intégrer des attributs de la scène visuelle telles les formes, la couleur, la taille, etc., afin de créer une perception stable de la scène. En ce qui concerne la perception et la reconnaissance des visages, de nombreuses études montrent l'importance des régions temporales inférieures (surtout de l'hémisphère droit) dans ce traitement. L'idée d'une « région des visages » a même été avancée à plusieurs reprises ; celle-ci pointe vers une région du gyrus fusiforme qui serait spécifiquement activée par la présentation des visages (voir toutefois Weiner & Grill-Spector, 2012, pour un point de vue plus nuancé). Certaines études d'imagerie cérébrale et des cas de patients cérébro-lésés présentant une prosopagnosie (difficulté à reconnaître les visages familiers) supportent l'implication des régions temporales inférieures dans cette fonction.

Les régions temporales inférieures constituent également des structures clés pour l'encodage à long terme de la mémoire épisodique. Historiquement, le célèbre cas du patient H.M. a permis de mettre en évidence les fonctions mnémoniques des régions temporales inférieures. Publiée pour la première fois en 1957, cette étude révèle le cas d'un patient chez qui on a retiré chirurgicalement une importante partie des régions temporales inférieures bilatéralement afin de remédier à des troubles épileptiques graves. Il est à noter que les lobes temporaux contiennent d'importantes structures sous-corticales, dont l'hippocampe et l'amygdale (figures 1.2 et 1.7), lesquelles ont également été retirées chez H.M. Suite à cette opération, le patient ne parvient plus à former de nouveaux souvenirs, un phénomène appelé amnésie antérograde. Ainsi, bien qu'il se souvienne des événements antérieurs à l'opération, tous les événements qu'il vit depuis « s'effacent » de sa mémoire au fur et à mesure. Par exemple, il n'a jamais reconnu la doctresse Milner qui a pourtant travaillé avec lui presque quotidiennement pendant plusieurs années. Au milieu des années 1980, alors qu'on lui demandait l'année en cours, son estimation était de plus de 40 ans plus tôt. Le cas de H.M. a notamment permis de dissocier la mémoire épisodique par rapport à d'autres formes de mémoire et d'apprentissage. Par exemple, la mémoire à court terme et la mémoire de travail de H.M. sont tout à fait normales. Aussi, il peut apprendre une tâche visuo-spatiale et conserver cet apprentissage au fil des jours. Par exemple, on lui fait tracer une forme d'étoile sur une feuille en regardant sa main au travers un miroir. Initialement, cette tâche est

relativement difficile à effectuer en raison de l'aspect inversé de l'image perçue. Toutefois, comme les sujets contrôles, H.M. s'améliore considérablement avec les essais. Encore plus intéressant, le lendemain, lorsqu'on lui demande de refaire la tâche, il y parvient parfaitement dès le premier essai (un réapprentissage n'est pas nécessaire) alors qu'il affirme ne pas se souvenir d'avoir déjà effectué cette tâche. Ceci a donc permis de mettre en évidence le rôle déterminant des structures temporales inférieures (incluant l'hippocampe) dans la consolidation de la mémoire épisodique (mais pas dans un apprentissage de type procédural).

Une autre région sous-corticale importante est l'amygdale (figure 1.7), située tout près de la partie la plus antérieure de l'hippocampe. Cette structure est connue pour son rôle dans les aspects émotionnels. Les premières études à avoir mis en évidence le rôle de l'amygdale dans les émotions sont notamment les travaux de Kluver et Bucy dans les années 1930. Ces chercheurs ont effectué des lésions chirurgicales bilatérales des régions temporales, incluant l'amygdale chez des singes rhésus. Ces animaux présentaient plusieurs changements dans leur comportement, notamment une baisse considérable des réponses émotionnelles comme la peur (ils manipulaient notamment des serpents alors qu'ils sont normalement effrayés par ce genre de stimulus) et se montraient particulièrement dociles. Chez l'humain, la stimulation électrique de l'amygdale peut provoquer plusieurs états mentaux parmi lesquels un profond sentiment de peur (e.g., Chapman *et al.*, 1954). Des études avec des patients présentant des lésions bilatérales des noyaux amygdaliens montrent notamment des difficultés à reconnaître la peur sur des expressions faciales (Adolphs, Tranel, Damasio, & Damasio, 1994).

3.4 Les régions pariétales

Outre le rôle du gyrus post-central dans la somesthésie, les régions pariétales sont également impliquées dans de nombreuses fonctions, dont la vision (plus particulièrement l'analyse visuo-spatiale), l'attention, l'intégration des différentes modalités sensorielles, certains aspects moteurs et le traitement arithmétique (e.g. Vogel & Ansari, chapitre 9 de ce volume). Alors que les régions visuelles temporales sont surtout impliquées dans la reconnaissance des éléments présents dans la scène visuelle (savoir ce que c'est), les régions pariétales sont davantage impliquées dans l'analyse visuo-spatiale (savoir où c'est). Des expériences chez le singe ont montré une double dissociation entre des animaux présentant des lésions temporales et pariétales. Alors que des lésions temporales affectent la reconnaissance des objets, des lésions pariétales interfèrent avec des tâches spatiales. Dans ce dernier type de tâche, le singe doit choisir entre deux récipients, l'un contenant une récompense. Un cylindre est positionné aléatoirement

entre les deux récipients et le singe doit apprendre que le contenant avec la récompense est celui qui est davantage à proximité du cylindre. Des lésions pariétales empêchent la réalisation d'une telle tâche (Mishkin, Ungerleider, & Macko, 1983).

Les régions pariétales sont également impliquées dans un vaste réseau qui sous-tend différentes formes d'attention. Par exemple, des lésions pariétales (le plus souvent dans l'hémisphère droit) provoquent fréquemment l'héminégligence contralatérale gauche. Dans ce déficit, le patient ne prête plus attention à l'hémi-espace gauche. Différents tests ou activités quotidiennes peuvent révéler ce déficit. Par exemple, le patient ne se rase qu'un côté du visage, ne met qu'une manche de son manteau, ne mange que ce qui est à droite dans son assiette, etc. Si on lui demande de placer une marque au milieu d'une ligne, le patient la positionnera beaucoup plus à droite, c'est-à-dire au milieu de la moitié droite de la ligne. Les mécanismes neuronaux exacts qui expliqueraient l'héminégligence ne sont pas connus, mais les études convergent vers une atteinte d'un réseau contrôlant l'orientation de l'attention dans l'espace.

Une autre fonction importante des régions pariétales concerne l'intégration des différentes modalités sensorielles. Dans les régions sensorielles dites « primaires » (p. ex., gyrus postcentral, gyrus de Heschl, régions occipitales), les neurones sont généralement sensibles à une seule modalité (p. ex., toucher, audition et vision). Il existe dans le cortex pariétal (mais aussi dans d'autres régions du cerveau) des neurones qui réagissent à plus d'une modalité sensorielle. Notamment, plusieurs régions multisensorielles ont été identifiées et sont distribuées au niveau du sillon intrapariétal. Ces régions sont notamment impliquées dans des tâches qui requièrent une intégration sensorielle et motrice. Par exemple, des régions précises ont été identifiées comme jouant des rôles importants dans des tâches de préhension (p. ex., prendre un objet avec la main en se guidant par la vision).

L'intégrité de certaines régions pariétales est également nécessaire à la réalisation de certains mouvements ou séquence de mouvements. Une atteinte pariétale (notamment les gyri supramarginal et angulaire qui forment le lobule pariétal inférieur) va fréquemment être associée à différentes formes d'apraxies, c'est-à-dire l'incapacité à effectuer certains mouvements ou séquences de mouvements. Parmi les nombreuses formes d'apraxies associées à des lésions pariétales, notons l'apraxie idéomotrice (le patient est incapable d'effectuer certains mouvements de façon volontaire bien qu'il puisse conserver certains mouvements automatiques), l'apraxie constructive (p. ex., incapacité à recopier un dessin ou à aligner des bâtonnets pour créer une forme particulière) et l'apraxie d'habillage (le patient manipule ses vêtements de façon incohérente et montre des difficultés à s'habiller).

3.5 Les régions occipitales

Le cortex des lobes occipitaux est surtout impliqué dans la vision. Sur une vue médiane, on remarque la fissure calcarine qui constitue le cortex visuel primaire (figure 1.5). Les neurones de cette région reçoivent les afférences du corps genouillé latéral (voir la section 2.2.4 de ce chapitre) et sont organisés de façon rétinotopique, c'est-à-dire qu'une représentation de la rétine est présente au niveau de cette fissure. Plus spécifiquement, la vision centrale (près du point de fixation) est représentée dans la partie postérieure du lobe occipital tandis que la périphérie du champ visuel est plus antérieure. De façon similaire, la partie supérieure de la fissure calcarine représente la partie inférieure du champ visuel (et inversement). La partie centrale du champ visuel est magnifiée dans le cortex visuel : il y a davantage de cortex dédié à la vision centrale (pour laquelle nous avons une bonne résolution spatiale) qu'à la vision périphérique. Des lésions occipitales au niveau de la fissure calcarine vont entraîner des déficits visuels. Si l'entier de la fissure calcarine est touché, une hémianopsie controlatérale homonyme surviendra : le patient perd l'hémichamp visuel (c'est-à-dire la partie droite ou gauche du champ visuel, par rapport au point de fixation) du côté opposé à la lésion. Une telle perte de vision suite à des lésions occipitales est également appelée « cécité corticale ».

Des lésions occipitales situées hors des régions primaires (et donc plus éloignées de la fissure calcarine) et souvent étendues dans les régions temporales (surtout inférieures) peuvent provoquer d'autres troubles visuels, notamment l'agnosie visuelle. De façon générale, un patient atteint d'agnosie visuelle peut voir les stimuli visuels, mais ne peut pas les reconnaître. Ainsi, lorsque l'on montre une image ou un objet, le patient ne parvient pas à l'identifier ou à mentionner son usage. Toutefois, s'il touche à l'objet ou s'il entend son bruit caractéristique, il parvient facilement à l'identifier. Dans l'agnosie visuelle aperceptive, le patient n'arrive pas à recopier un dessin, même une forme géométrique simple. Dans l'agnosie visuelle associative, le patient est capable de recopier les dessins et peut réussir une tâche de désignation (on lui demande par exemple de montrer le crayon parmi plusieurs objets), mais n'arrive pas à nommer un objet qu'on lui présente ou à appairer ensemble des stimuli visuels appartenant à une même catégorie sémantique. La prosopagnosie est pour sa part une difficulté à reconnaître les visages. Lorsque certains indices sont éliminés (p. ex., une chevelure caractéristique ou des bijoux ou vêtements particuliers sont cachés), la personne n'est pas en mesure d'identifier des visages familiers (conjoint, parent, personnalités connues, etc.).

4. LE RÔLE DU CORPS CALLEUX DANS LE TRANSFERT INTERHÉMISPHERIQUE

Le corps calleux (figure 1.5) est la structure nerveuse qui relie les deux hémisphères cérébraux. Lorsque l'on regarde le cerveau depuis une vue dorsale (i.e., vue « du dessus ») et que l'on écarte les deux hémisphères, on découvre le corps calleux, une structure blanche présente entre les deux hémisphères. Plus précisément, le corps calleux représente un amas d'axones (plusieurs centaines de millions) dont les corps cellulaires sont répartis dans le cortex cérébral des hémisphères. Par exemple, un corps cellulaire situé dans le cortex cérébral de l'hémisphère gauche peut projeter un axone (et établir un contact synaptique) dans le cortex cérébral de l'hémisphère droit et inversement. Ce sont tous ces axones qui forment le corps calleux. La plupart des connexions calleuses relie des régions correspondantes entre les deux hémisphères (p. ex., des connexions entre deux régions visuelles, l'une à gauche et l'autre à droite).

4.1 Études de patients callosotomisés

La découverte du rôle fonctionnel du corps calleux dans les années 1960 a valu un prix Nobel au neurophysiologiste Roger Sperry (e.g. Gazzaniga, Bogen, & Sperry, 1965). Inspiré par de précédentes études animales, Sperry a étudié des patients qui avaient subi une callosotomie (une section chirurgicale du corps calleux) afin de les soulager de troubles épileptiques. Afin de bien comprendre ce type d'étude, il faut savoir que, chez la plupart des personnes (dont les patients étudiés par Sperry), les fonctions langagières sont latéralisées dans l'hémisphère gauche (l'hémisphère droit étant en quelque sorte « muet »). De plus, comme nous l'avons vu précédemment (section 2.2.1), le système moteur est essentiellement croisé au niveau du myélocéphale (et n'est donc pas perturbé par la callosotomie) ; l'hémisphère gauche contrôle la partie droite du corps et inversement. Finalement, les chercheurs ont exploité le fait que le système visuel est lui aussi croisé, dans le sens qu'un stimulus présenté à droite du point de fixation sera d'abord analysé par les régions visuelles de l'hémisphère gauche et inversement⁵. Chez un sujet normal, cette information sera rapidement transférée à l'autre hémisphère. Toutefois, chez un patient callosotomisé, ce transfert est impossible puisque le corps calleux est sectionné. Les chercheurs ont donc demandé au patient de fixer un point sur un écran et ont présenté

5. Chez l'humain, la rétine est divisée en deux hémirétines. L'une projette à l'hémisphère opposé et l'autre à l'hémisphère ipsilatéral (c'est-à-dire du même côté). Ainsi, chaque œil projette aux deux hémisphères. L'organisation anatomique du système visuel fait en sorte qu'un stimulus présenté dans un hémichamp (à gauche ou à droite du point de fixation, les deux yeux étant ouverts) sera d'abord traité par l'hémisphère opposé.

rapidement un stimulus (p. ex., une image) d'un côté ou de l'autre du point de fixation. Ainsi, lorsque le stimulus est présenté à droite, le patient peut aisément nommer ce qu'il voit puisque le stimulus est traité par l'hémisphère gauche, dominant pour le langage. Par contre, lorsque le stimulus est présenté à gauche du point de fixation, il est analysé par l'hémisphère droit et le patient rapporte n'avoir rien vu. Il sera toutefois capable de choisir la bonne image avec sa main gauche (contrôlée par l'hémisphère droit, lequel a bien vu l'image) parmi une série d'images. Aussi, il sera en mesure de dessiner avec sa main gauche un stimulus présenté à gauche (et donc analysé par l'hémisphère droit, lequel contrôle la main gauche). D'autres études avec des patients callosotomisés ont permis de mettre en évidence la spécialisation de l'hémisphère droit dans certaines tâches visuo-spatiales. Ainsi, lorsque l'on présente au patient une forme géométrique en deux dimensions et qu'on lui demande de la reproduire avec la surface de blocs colorés, il est capable de le faire avec sa main gauche, mais pas avec sa main droite.

4.2 Interprétations abusives

Ces expériences ainsi que d'autres recherches sur la spécialisation hémisphérique ont donné lieu à de nombreuses interprétations abusives des résultats obtenus. Par exemple, le fait que certaines fonctions soient davantage latéralisées dans un hémisphère ou dans l'autre a été exagéré jusqu'au point où certaines personnes seraient des « cerveaux gauches » et d'autres des « cerveaux droits ». Plus encore, certaines approches pédagogiques proposent de différencier son enseignement selon les prétendues préférences hémisphériques des élèves. Or aucune étude empirique ne soutient le fait que certaines personnes ont une réelle préférence hémisphérique. On parle alors d'un *neuromythe* (voir Doudin, Tardif, & Meylan, chapitre 3 de ce volume ; Pasquinelli, chapitre 2 de ce volume).

5. CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE ENTRE LES RÉGIONS CORTICALES

Nous avons mentionné précédemment qu'une particularité fondamentale des neurones est l'établissement de connexions (courtes ou longues) entre eux. Il s'agit d'une part de connexions anatomiques qui peuvent être vues comme un réseau complexe de fils (les axones) entremêlés qui relie différentes régions cérébrales entre elles. Il existe plusieurs façons de mettre en évidence ces connexions. Chez l'animal, il est par exemple possible d'injecter dans une région du cerveau un produit qui est absorbé par les corps cellulaires, puis qui est transporté *via* leurs axones jusqu'aux terminaisons nerveuses. On sacrifie ensuite l'animal et on peut visualiser le lieu des terminaisons sur des tranches du cerveau et ainsi conclure que

Neurosciences et cognition

Ce livre fait le point sur les débats actuels quant à la pertinence d'une collaboration entre les neurosciences cognitives et les sciences de l'éducation en ce qui concerne notamment le langage, la mémoire, l'attention, le raisonnement, l'apprentissage et les troubles qui lui sont reliés.

Les auteurs, français, suisses et nord-américains notamment, donnent un aperçu général des résultats de recherches récentes et font état des nouvelles avancées en neurosciences cognitives en lien avec les sciences de l'éducation. Bien que prometteuse, cette collaboration entre neurosciences, sciences cognitives et sciences de l'éducation comporte plusieurs obstacles (attentes irréalistes ; interprétations abusives de résultats de recherche ; fausses croyances qui ont profondément pénétré le milieu des enseignants et des formateurs d'enseignants dans différents pays). Le livre rend attentif à de telles dérives.

La diversité des sujets traités rencontrera l'intérêt tant des psychologues que des (futurs) enseignants, des formateurs d'enseignants et des chercheurs en éducation et en psychologie de l'éducation.

Éric Tardif est docteur en neuropsychologie et professeur à la Haute École Pédagogique Vaud (Lausanne, Suisse). Il s'intéresse notamment aux liens entre les neurosciences cognitives et les sciences de l'éducation dans le cadre de la formation des enseignants.

Pierre-André Doudin est docteur en psychologie et professeur honoraire à l'Université de Lausanne.

DANS LA MÊME COLLECTION

deboeck **B**
SUPÉRIEUR

ISBN 978-2-8073-4196-8
ISSN 0777-5245

www.deboecksuperieur.com