

C3RV34U



SOUS  
LA DIRECTION  
DE

---

# C3RV34U

---

STANISLAS DEHAENE



Éditions  
de La Martinière



# Bienvenue dans votre C3RV34U

*« Maître cerveau, sur son homme perché,  
tenait dans ses plis son mystère »...*

**Paul Valéry**, *Mauvaises Pensées et autres* (1941)

En ce début de XXI<sup>e</sup> siècle, l'aphorisme de Paul Valéry reste d'actualité : l'organe de la pensée, celui qui tient toutes nos vies dans le creux de ses circuits, garde bien des secrets. Fascinant enchaînement de molécules, de cellules et de circuits dépositaires des mémoires d'une vie, notre cerveau est probablement l'objet le plus complexe de l'univers.

Et pourtant, jamais les progrès pour le comprendre n'ont été aussi rapides que dans les deux dernières décennies. Grâce à l'imagerie cérébrale, à l'électrophysiologie, à la biologie moléculaire, tous les niveaux d'organisation du cerveau, depuis la molécule jusqu'à la pensée, font l'objet d'intenses recherches. L'objectif de ce livre est de faire partager quelques-unes des énigmes neuronales que les chercheurs commencent à déchiffrer.

Les neurosciences cognitives sont l'un des domaines les plus actifs de la biologie contemporaine. Elles se situent à l'interface entre la neurobiologie, c'est-à-dire l'étude de l'organisation anatomique et fonctionnelle du cerveau, et la psychologie cognitive, l'analyse des opérations mentales qui nous permettent de percevoir, de penser, d'agir... Les avancées majeures sont quotidiennes dans ce vaste domaine qui mobilise plusieurs centaines de milliers de chercheurs dans le monde (la Society for Neuroscience compte 42 000 membres !).

Le projet des neurosciences cognitives, aussi ancien que la philosophie elle-même, consiste à comprendre comment notre pensée, nos sentiments, nos actions et nos perceptions émergent de l'activité coordonnée des réseaux de neurones de notre cerveau. Esquissé par Jean-Pierre Changeux dans *L'Homme neuronal*<sup>1</sup>, ce projet mobilise aujourd'hui plusieurs disciplines. En mesurant le comportement et les erreurs commises par des volontaires humains, enfants et adultes, la psychologie expérimentale décompose chacune de nos facultés en une série d'opérations mentales. Ainsi savons-nous aujourd'hui décrire, par exemple, les étapes successives de traitement des données qui permettent au cerveau de reconnaître un mot. En parallèle, les techniques d'imagerie cérébrale visualisent l'activité du cerveau humain pendant que celui-ci réalise diverses opérations mentales. Il devient ainsi possible de voir quelles régions du cerveau sont impliquées dans chacune des grandes fonctions cognitives. Enfin, l'analyse de l'activité des neurones laisse entrevoir le « code neural », c'est-à-dire la manière dont ces réseaux neuronaux représentent et manipulent l'information. Les modèles abstraits et désincarnés de la psychologie sont ainsi complétés par une image de plus en plus fine des mécanismes neuronaux qui les sous-tendent.

Les neurosciences cognitives ne se contentent pas d'éclaircir les mécanismes élémentaires de la vision ou de la motricité. Elles jettent également une lumière sur des fonctions plus complexes qui sont, sinon l'apanage, du moins l'un des aspects les plus originaux du cerveau de l'homme. C'est le cas de la prise de décision, liée aux aires du cortex préfrontal ; du « cerveau social », qui nous permet de représenter les émotions, les intentions et les croyances de nos congénères ; de l'introspection et de la conscience, pierre de touche de la philosophie dont l'énigme est aujourd'hui en passe d'être résolue. Dans tous ces domaines, le cerveau humain présente des particularités évolutives qui le distinguent de celui des autres primates : la recherche apporte ainsi un éclairage nouveau sur « le propre de l'homme ».

---

<sup>1</sup> Jean-Pierre Changeux, *L'Homme neuronal*, Paris, Fayard, 1983  
(rééd. Hachette, coll. « Pluriel », 1998).

L'apprentissage est l'un des aspects les plus merveilleux du cerveau. Véritable machine à apprendre, le cerveau du bébé dispose de mécanismes extraordinairement efficaces pour reconnaître les visages qui l'entourent et décrypter la langue qu'il entend. Plus tard, à l'école, les apprentissages scolaires tels que la lecture ou les mathématiques « recyclent » ces dispositifs cérébraux hérités de notre évolution afin de les réorienter et de les spécialiser pour la culture dans laquelle est plongé l'enfant. L'entraînement au piano, au jonglage ou au métier de chauffeur de taxi modifient nos cerveaux. Toutes ces découvertes sur la plasticité cérébrale sont riches d'implications pour la pédagogie. En particulier, certains enfants « dys- » (dyslexiques, dyscalculiques, dyspraxiques) présentent des anomalies d'apprentissage que l'on peut détecter par la psychologie et l'imagerie cérébrale.

À mesure que nous comprenons le cerveau, parviendrons-nous à le simuler ? Certains scientifiques européens ont décroché un financement d'un milliard d'euros pour le *Human Brain Project*, un projet controversé dont l'ambition est de simuler sur ordinateur l'intégralité du cerveau humain au cours des dix prochaines années. Il pourrait en émerger de nouveaux modèles de calcul et des ordinateurs « neuro-mimétiques », c'est-à-dire qui imitent la plasticité, la flexibilité, la robustesse et l'intelligence du cerveau. S'ouvre également l'espoir de retombées cliniques. De nouvelles interfaces cerveau-machine, fondées sur le recueil des signaux cérébraux à l'aide d'électrodes de surface ou de puces implantées à la surface du cortex, permettront bientôt aux tétraplégiques de communiquer avec des machines et de les commander.

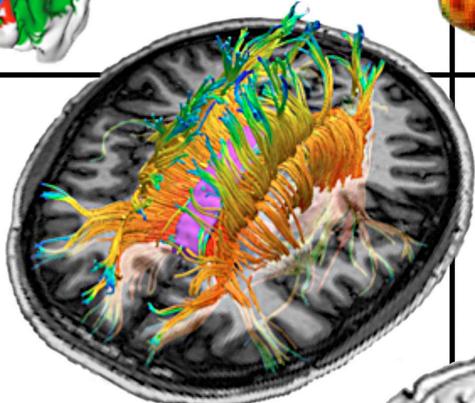
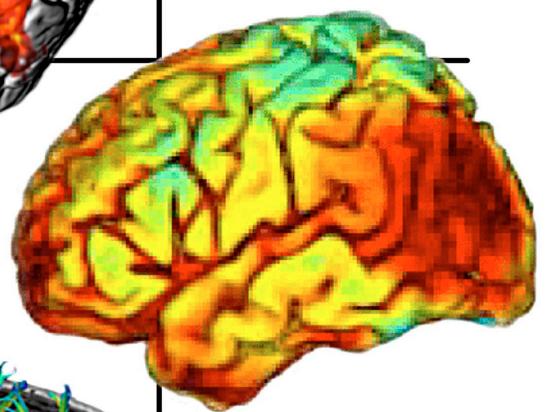
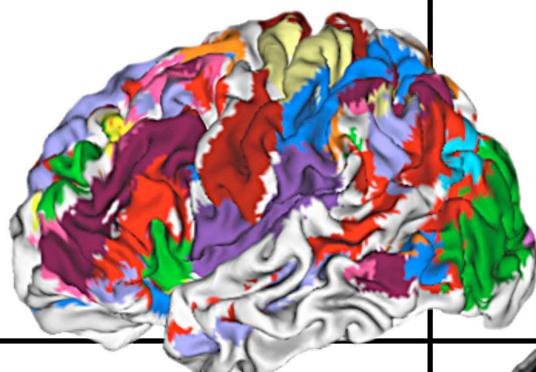
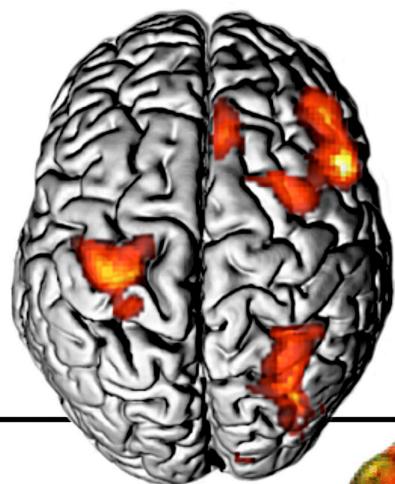
J'ai souhaité que l'exposition *C3RV34U, l'expo neuroludique*, dont est issu cet ouvrage, soit le reflet vif et ludique de ces étonnantes avancées scientifiques. Bienvenue dans un domaine de pointe qui nous parle du plus profond de nous-mêmes, bienvenue dans le monde étonnant du cerveau.

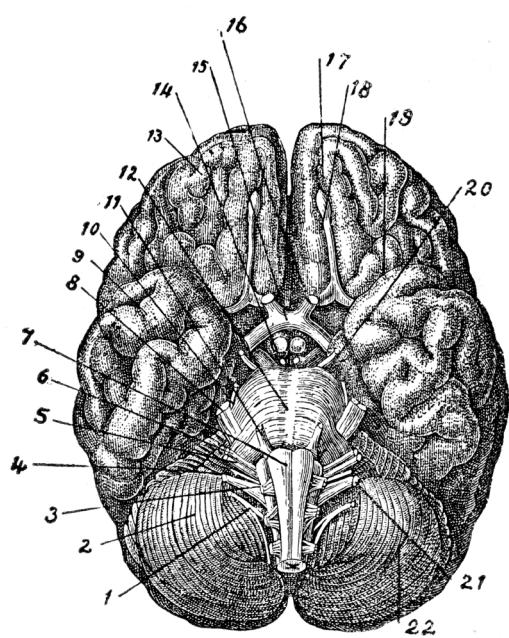
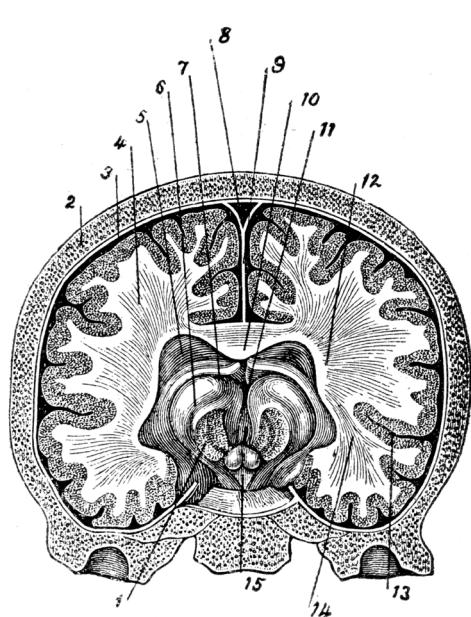
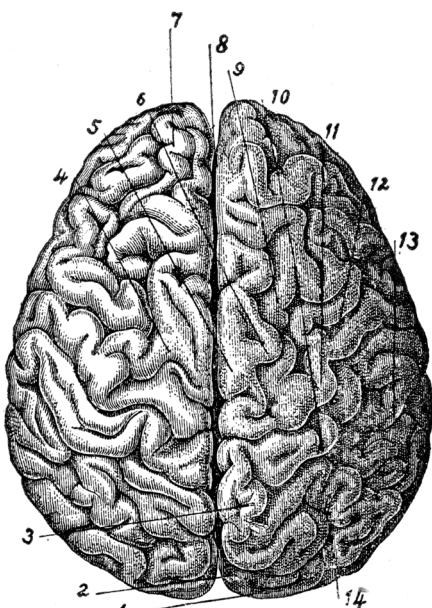
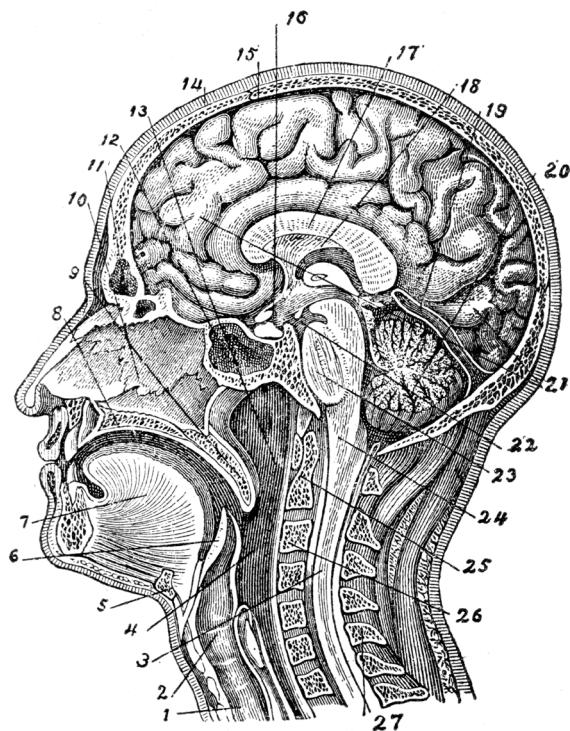
**Stanislas Dehaene**

Professeur au Collège de France

Directeur de l'Unité Inserm-CEA de neuro-imagerie cognitive

Commissaire scientifique de l'exposition *C3RV34U, l'expo neuroludique*





Claudie Haigneré	
<b>Préface</b>	
4	
Stanislas Dehaene	
<b>Bienvenue dans votre C3RV34U</b>	
7	
<b>LES GRANDS PRINCIPES DU C3RV34U</b>	
14	
Constance Hammond	
<b>Les multiples échelles du système nerveux</b>	
16	
Alain Chédotal	
<b>Comment se construit un cerveau</b>	
32	
Stanislas Dehaene	
<b>Le cerveau statisticien</b>	
48	
Constantino Sotelo	
<b>Notre cerveau en chiffres</b>	
65	
<b>LE C3RV34U APPREND</b>	
74	
Ghislaine Dehaene-Lambertz	
et Jessica Dubois	
<b>Au tout départ : le cerveau du bébé</b>	
76	
Stanislas Dehaene,	
<b>L'apprentissage de la lecture : un recyclage neuronal</b>	
92	
Véronique Izard	
et Julien Marie	
<b>L'enfant, le cerveau et les mathématiques</b>	
106	
Franck Ramus	
<b>Qu'est-ce que la dyslexie ?</b>	
121	

DOUBLE PAGE PRÉCÉDENTE

PAGE DE GAUCHE

Cartographie cérébrale du cerveau humain : l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique rend visible l'anatomie, les connexions et les principales fonctions cognitives du cerveau humain (langage, mémoire, vision, calcul, ...).

PAGE DE DROITE

Planche anatomique du cerveau extraite de *The Americana, a Universal Reference Library* (1911), de Frederick Converse et George Edwin Rines.

<b>LE C3RV34U EN ACTIVITÉ</b>	
130	
Simon Thorpe	
<b>Comment notre cerveau voit</b>	
132	
Mathias Pessiglione	
<b>Vouloir, décider et agir : le cerveau en action</b>	
146	
Alim-Louis Benabid, Guillaume Charvet, Fabien Sauter, Tetiana Aksyonova, Thomas Costecalde, Alexandre Verney et Corinne Mestais	
<b>Commander un robot avec son cerveau</b>	
161	
Lionel Naccache	
<b>Détecter la conscience dans l'activité cérébrale</b>	
170	
Marcus Raichle	
<b>Pas de repos pour le cerveau</b>	
182	
Angela Sirigu et Arthur Lefevre	
<b>La chimie du cerveau social</b>	
194	

## ANNEXES

Les mots-clés de l'anatomie du cerveau	
206	
Les auteurs	
208	
C3RV34U, l'expo neuroludique à la Cité des sciences	
212	
Crédits iconographiques	
213	
Remerciements	
215	

DOUBLE PAGE SUIVANTE

### Simulation d'un neurone unique

Le *Human Brain Project* (Projet du cerveau humain) est un projet scientifique d'envergure qui vise, d'ici à 2023, à simuler le fonctionnement du cerveau humain par le biais d'un superordinateur.





LES  
GRANDS  
PRINCIPES  
DU  
C3RV34U



# LE CERVEAU STATISTICIEN

STANISLAS DEHAENE

Professeur au Collège de France et  
directeur de l'unité Inserm-CEA  
de neuro-imagerie cognitive

La capacité d'apprentissage est sans doute le trait le plus distinctif de notre cerveau, mais comment faisons-nous pour apprendre ? Au cours des vingt dernières années, une théorie a pris de l'importance en neurosciences cognitives. Selon cette hypothèse, notre cerveau accumule en permanence, dans chacun de ses circuits, des statistiques des signaux qui le traversent. Ces statistiques lui servent à construire un modèle interne qui tente de décrire le monde extérieur. Apprendre, c'est choisir le modèle qui explique le mieux les données reçues par les organes des sens. En retour, ce modèle facilite l'interprétation de données sensorielles nouvelles. Lorsque des sensations ambiguës parviennent au cerveau, il en reconstruit l'interprétation la plus probable en combinant les indices sensoriels présents à un moment donné avec le modèle tiré de son expérience passée. Ainsi, sans que nous en ayons conscience, notre cerveau agit comme un statisticien qui collecte une quantité massive de données et en tire des déductions avec une logique presque parfaite.

Sur le plan mathématique, depuis le révérend Thomas Bayes (v. 1701-1761) et le mathématicien Pierre Simon de Laplace (1749-1827), on sait quelle est la manière optimale d'effectuer ce genre de déductions - c'est la théorie dite « bayésienne » de l'apprentissage. Que contient cette théorie mathématique ? Sans entrer dans le détail, on peut dire qu'il s'agit d'une sorte d'extension de la logique. Tout le monde connaît les syllogismes du type : « Si A est vrai, B est vrai ; or B est faux ; donc A est faux. » La théorie bayésienne permet d'étendre ce raisonnement aux situations où les lois et les faits ne sont pas connus avec certitude, mais seulement de façon probabiliste. Grâce à elle, nous pouvons résoudre des problèmes du style : « Si A est vrai, il y a 90 % de chances que B le soit aussi ; or je suis à 80 % certain que B est faux ; donc... » Ce type de déduction, où l'on remonte aux causes cachées des observations, s'appelle une *inférence probabiliste* ou une *induction*. Savoir calculer avec des probabilités est fondamental pour le cerveau, car celui-ci vit dans un monde d'incertitudes et de données partielles, dans lequel il lui faut prendre des décisions en minimisant les risques.

Il semble bien que l'architecture du cortex ait évolué pour réaliser, à très grande vitesse et de façon massivement parallèle, des inférences probabilistes. L'algorithme utilisé pourrait expliquer la manière dont notre cerveau anticipe sur le monde extérieur et dont il répond à la nouveauté. De plus, cet algorithme serait présent dès le plus jeune âge : le bébé humain, comme l'adulte, serait doté d'extraordinaire compétences pour le calcul des probabilités.

## LES INFÉRENCES INCONSCIENTES DANS LA PERCEPTION VISUELLE

La perception visuelle fournit un excellent exemple d'inférence inconsciente : pour reconstruire ce que nous voyons, notre cerveau effectue, sans que nous en ayons la moindre conscience, des

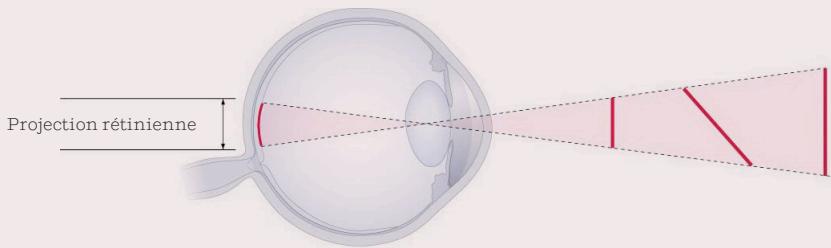
millions de calculs de probabilités. En effet, toutes nos entrées sensorielles sont ambiguës - chacune d'elles pourrait résulter d'une infinité de causes possibles [Figure 1](#). Par exemple, lorsque nous voyons une assiette, elle projette sur notre rétine un contour ovale qui est compatible avec une infinie variété de formes tridimensionnelles. Toutefois, notre cerveau ne nous laisse voir que la plus probable d'entre elles, la forme circulaire.

La tâche de notre système perceptif est donc de sélectionner, parmi une infinité de solutions possibles, celle qui est la plus plausible. La théorie statistique bayésienne explique ce processus de choix quasi optimal. Elle précise comment combiner, selon des équations bien précises, les données observées avec les *a priori* tirés de notre expérience passée, pour en déduire la plausibilité de chacun des modèles possibles de notre environnement, et enfin sélectionner celui qui a la plus grande probabilité *a posteriori*. Pour percevoir le monde extérieur, notre cerveau réalisera donc en permanence des *inférences statistiques inconscientes*. Cette conception a été introduite dès 1867 par le grand physicien Hermann von Helmholtz dans son célèbre *Traité d'optique physiologique*. Les entrées sensorielles se combinent à nos attentes pour former le contenu de l'expérience consciente.

Depuis Helmholtz, un siècle et demi d'expérimentation en psychophysique a largement validé l'hypothèse de la perception bayésienne. Lorsqu'il utilise les ombres pour percevoir le relief, par exemple, notre cerveau tient compte de ce qu'il voit, mais aussi de ce qu'il sait. Confronté à une combinaison ambiguë d'ombre et de lumière, qui peut indiquer la présence d'une sphère convexe ou concave, il ajoute à l'image sa connaissance *a priori* du fait que la lumière a plus de chances de venir d'en haut pour en déduire la forme la plus probable. De même, lorsque nous estimons la taille d'un objet que nous tenons en main, notre cerveau combine les informations tactiles et visuelles en tenant compte de leur niveau d'incertitude, exactement comme le prédisent les équations du révérend Bayes.

## FIGURE 1

### AU CŒUR DE LA PERCEPTION



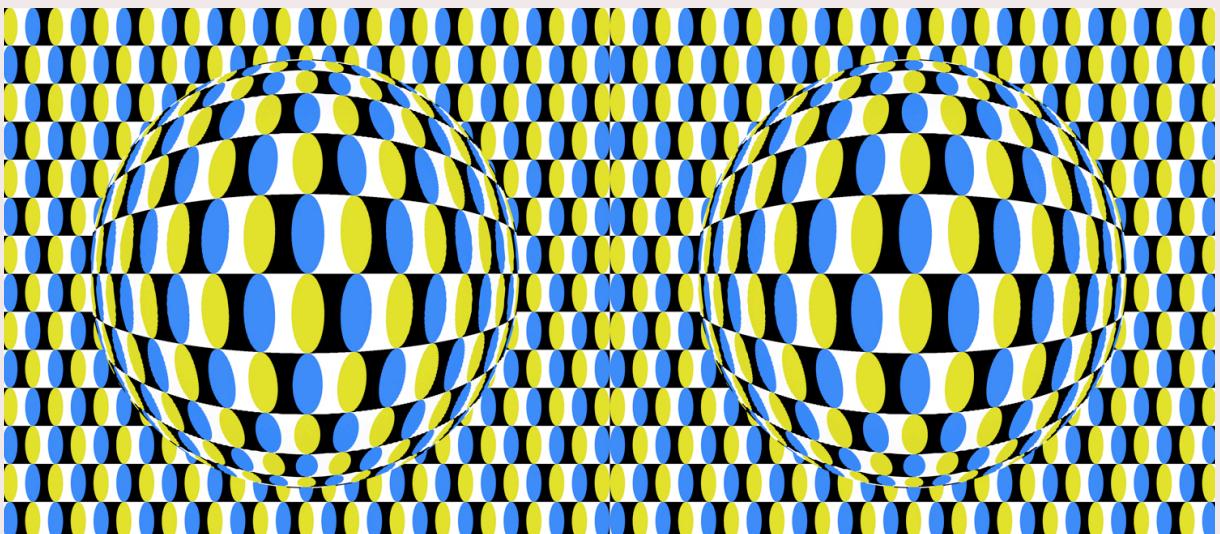
Les entrées sensorielles sont toujours ambiguës. En principe, une infinité d'états du monde extérieur peuvent causer exactement

la même stimulation sur notre rétine. La tâche de notre système perceptif consiste donc à sélectionner, parmi une

infinité d'interprétations possibles, celle qui est la plus plausible.

## FIGURE 2

### UNE ILLUSION D'OPTIQUE DE L'ARTISTE JAPONAIS AKIYOSHI KITAOKA



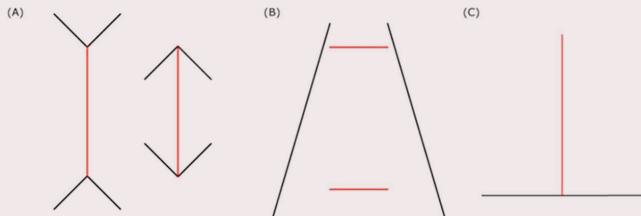
Dans cette image, l'artiste joue avec nos systèmes cérébraux du mouvement et de la perception du relief. À la manière d'un Vasarely, les changements de taille de la texture sont

immédiatement interprétés par notre cerveau comme des indices de profondeur en trois dimensions : l'interprétation la plus probable est qu'il s'agit de sphères. De plus,

les couleurs sont conçues pour amplifier les micro-mouvements de l'œil, ce qui déclenche en nous l'impression que la scène bouge.

## FIGURE 3

### LA PERCEPTION DE LA TAILLE



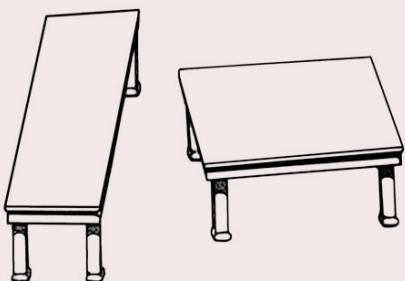
La taille perçue dépend de la projection rétinienne, mais aussi du contexte. Dans toutes ces illusions, deux barres sont identiques, mais le cerveau les perçoit

comme de longueur différente, probablement parce qu'il les replace automatiquement dans le contexte d'une scène en trois dimensions.

L'hypothèse du cerveau statisticien permet d'expliquer un grand nombre d'illusions visuelles [Figure 2](#). Il peut paraître paradoxal qu'un processus d'inférence *optimale* conduise à des illusions - si la perception était optimale, ne devrait-elle pas nous donner à voir le monde tel qu'il est précisément ? Non, car les illusions visuelles sont des images délibérément conçues pour proposer à notre cerveau un *stimulus* très appauvri, en comparaison avec notre expérience usuelle du monde extérieur. Le système perceptif l'enrichit alors d'informations statistiques accumulées au fil de l'expérience passée. L'intégration de l'*a priori* et des entrées sensorielles a pour résultat une perception consciente qui s'écarte du réel.

## FIGURE 4

### EXEMPLE D'UN PARADOXE PERCEPTIF



Impossible de croire que ces tables ont des formes strictement identiques... et pourtant c'est vrai. Dans ce dessin - *Turning the Tables* (1990) - les indices tridimensionnels s'accumulent et imposent une interprétation unique des tables. À partir de ses propres illusions visuelles, Roger N. Shepard, professeur de psychologie, développe ses idées sur les mécanismes

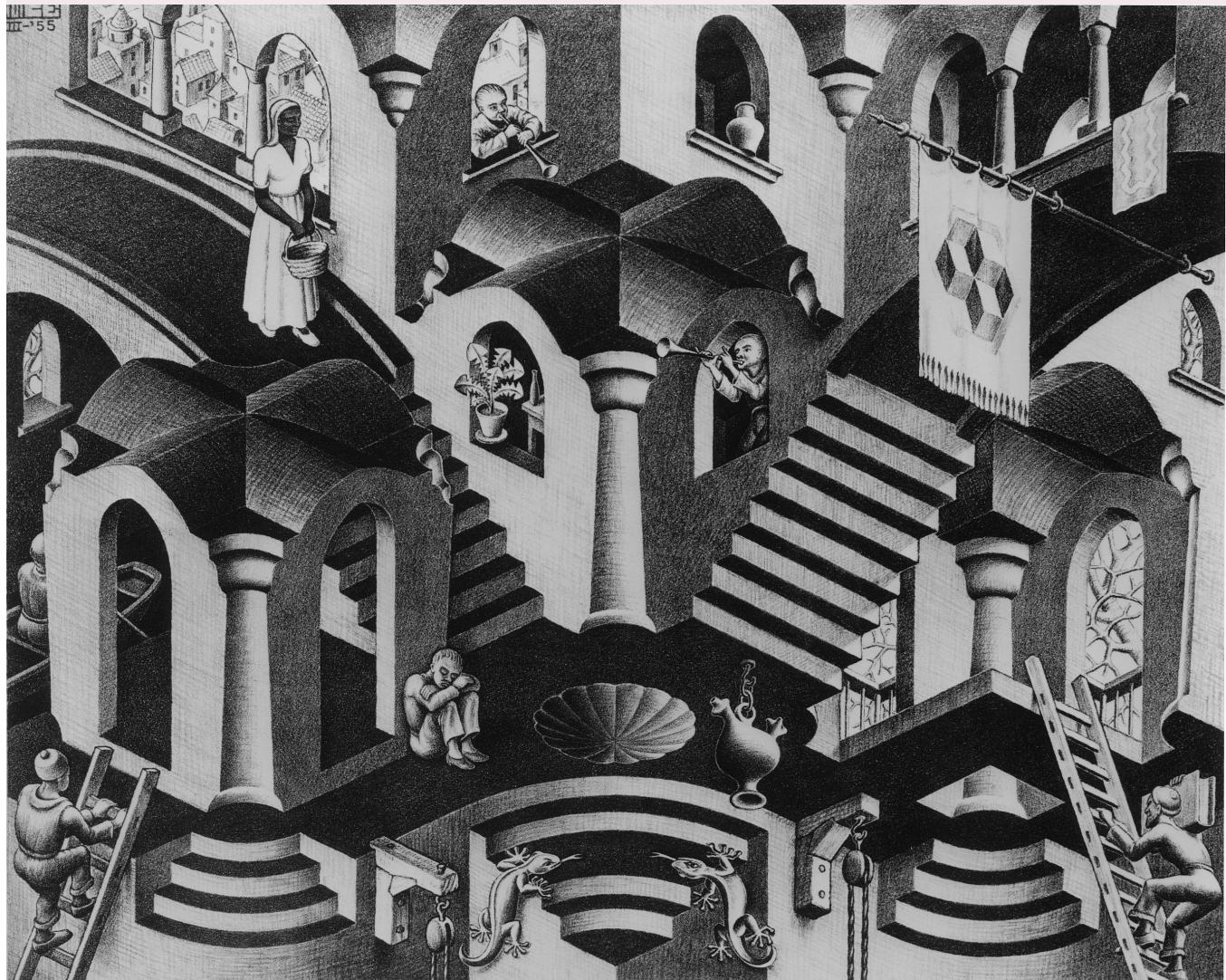
de la vision et les élargit en une réflexion sur le fonctionnement de l'esprit humain et la nature des arts visuels. Dessin de Roger N. Shepard, extrait de son livre *Mind Sights* (New York, W. H. Freeman, 1990), traduit en français sous le titre *L'œil qui pense : visions, illusions, perceptions* (Paris, Seuil, coll. « Science ouverte », 1992, rééd. 2000)

Par exemple, nous nous trompons sur la longueur de barres verticales et horizontales, et voyons les barres verticales plus longues qu'elles le sont vraiment, parce que, sur notre rétine, étant donné que nous voyons d'ordinaire un monde en trois dimensions, une barre verticale correspond plus souvent à une distance plus grande (qui s'éloigne vers l'horizon) qu'une barre horizontale [Figure 3](#). Ces illusions sont aggravées lorsque la barre est entourée d'indices de perspective, qui augmentent la probabilité que ce que nous voyons soit interprété comme une scène en trois dimensions. À l'extrême, dans l'illusion des tables de Roger N. Shepard [Figure 4](#), le cerveau reçoit tant d'indices lui suggérant qu'il s'agit d'une scène tridimensionnelle qu'il est incapable de voir, dans la surface plane des deux tables, autre chose qu'une forme en trois dimensions, et donc avec une surface plus grande pour la table qui s'allonge vers l'horizon.

Ce que nous percevons est donc toujours la combinaison statistique quasi optimale de plusieurs indices sensoriels avec les données de notre mémoire. Dans la célèbre gravure *Convexe et concave* de M.C. Escher [Figure 5](#), la présence de quelques personnages familiers (une femme qui porte un seau, un homme qui grimpe à l'échelle...) suffit à bouleverser notre interprétation des indications graphiques de relief (angles, ombres), bien que celles-ci soient identiques sur la gauche et sur

FIGURE 5

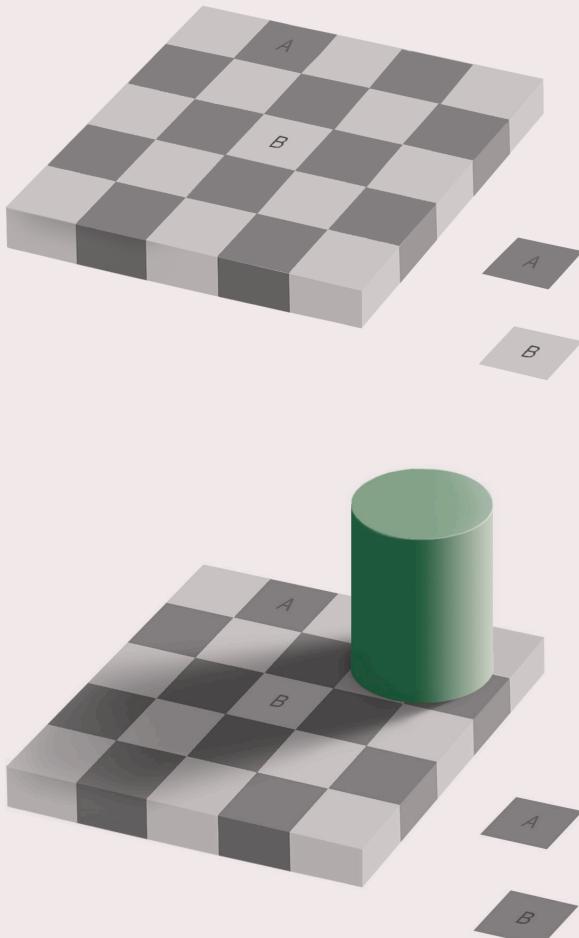
CONVEXE  
ET CONCAVE



M.C. Escher,  
*Convexe et Concave*, 1955,  
lithographie, 33,5 × 27,5 cm.

## FIGURE 6

### LE DAMIER D'EDWARD H. ADELSON (1995)



Dans cette illusion d'optique, nous percevons deux damiers sans nous rendre compte que dans l'image du bas la nuance de gris du carré A est identique à celle du carré B. Notre vision consciente résulte d'inférences inconscientes : notre cerveau soustrait

automatiquement l'ombre du cylindre et nous donne à voir une teinte « reconstruite », qui serait celle du damier dans le monde réel, mais qui diffère radicalement des données objectives qui parviennent à notre rétine.

la droite de la gravure. Dans l'illusion du damier d'Edward H. Adelson [Figure 6](#), notre cerveau a accumulé suffisamment d'expérience avec les ombres pour savoir les détecter sur le damier, et les soustraire de l'image pour nous donner à voir le « vrai » niveau de gris du damier sous-jacent.

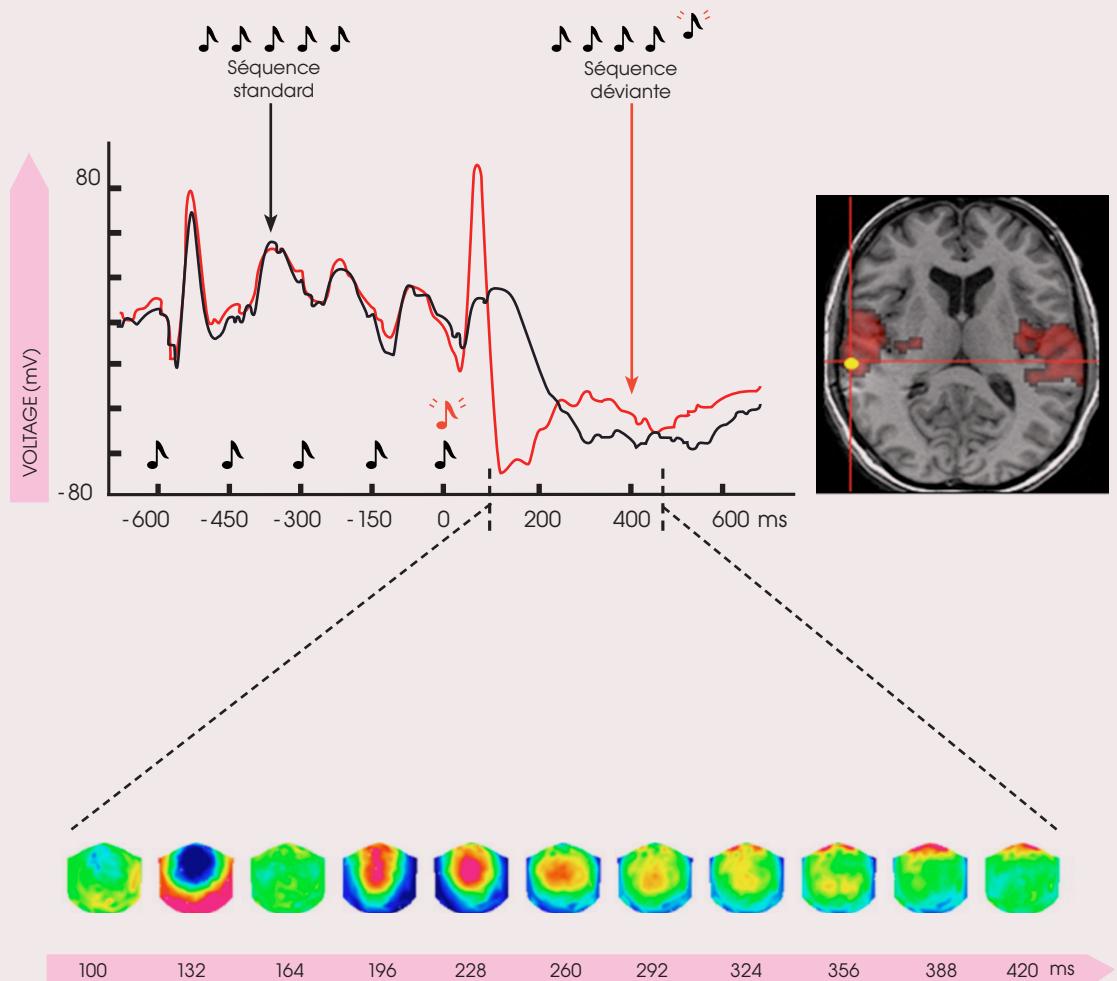
Dans certains cas, les données sensorielles sont totalement ambiguës entre deux images équivalables : un cube de Necker peut être orienté de deux manières, un mouvement peut être horizontal ou vertical, un symbole peut être un A ou un 13, une silhouette de danseuse peut tourner dans un sens ou dans l'autre. Face à un tel cas d'ambiguïté parfaite, il est fascinant de voir que notre cerveau échantillonne la distribution statistique des interprétations possibles. Il ne nous donne jamais à voir la superposition de deux interprétations (une danseuse qui tournerait à la fois vers la droite et vers la gauche), mais tantôt une interprétation et tantôt l'autre, avec des durées proportionnelles à leurs probabilités respectives. Il existe ici une analogie avec la physique quantique. Au niveau quantique, le « chat de Schrödinger » pourrait être à la fois vivant et mort, mais dans la réalité macroscopique il est soit l'un soit l'autre. De même, au niveau inconscient, notre cerveau calcule la distribution de probabilité continue de toutes les interprétations possibles du monde extérieur, mais au niveau conscient il ne nous donne à voir qu'un seul échantillon de cette distribution des possibles, celui qu'il considère le plus probable. Si la figure est ambiguë, il alterne à un rythme assez lent entre les différentes possibilités.

## QUAND NOTRE CERVEAU FAIT DES PRÉDICTIONS

Le cerveau compile des statistiques non seulement pour reconstruire l'interprétation la plus probable du monde extérieur, mais aussi pour prédire le futur. L'idée que le cerveau ne fonctionne pas comme un dispositif passif d'entrée-sortie, mais comme un système actif capable de générer

FIGURE 7

## QUAND LE CERVEAU PRÉDIT UN SON



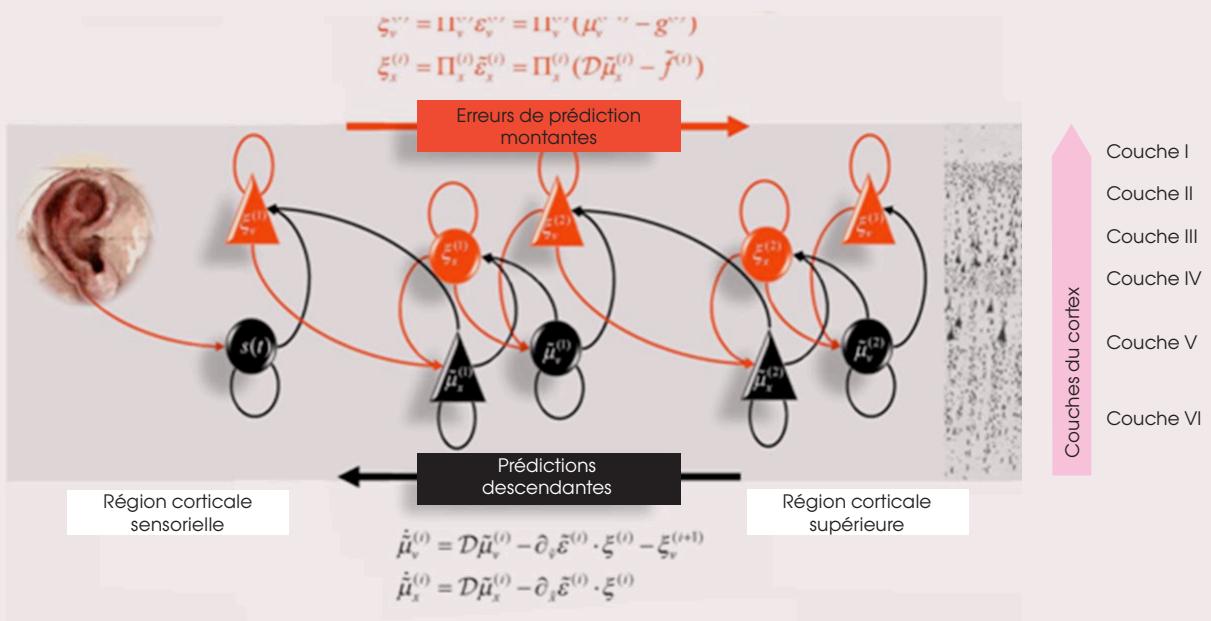
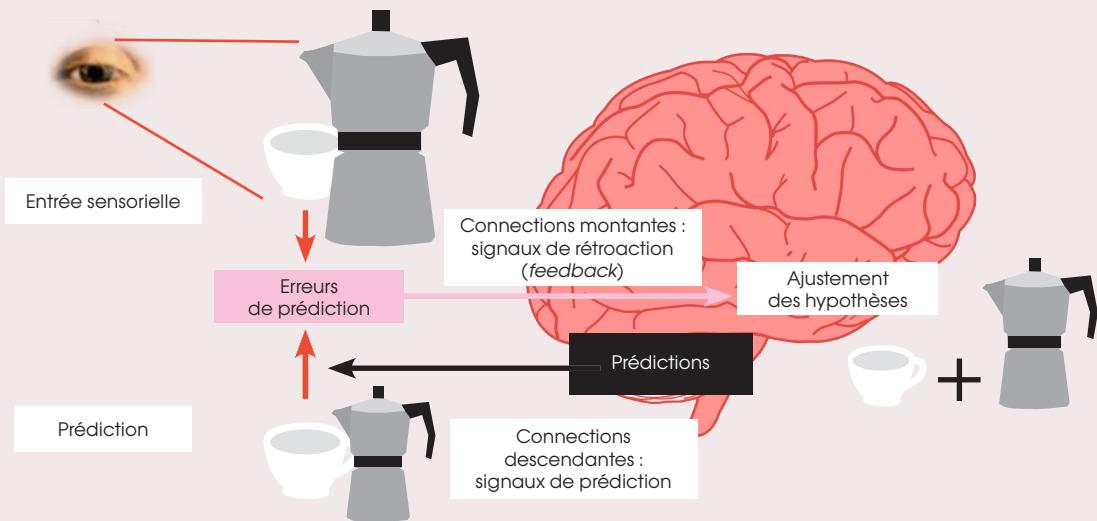
Pour étudier les capacités de prédiction du cerveau, une expérience classique consiste à lui présenter des séquences de cinq sons identiques espacés d'un intervalle constant. Une électrode placée dans le contenu auditif (à droite, vue en coupe) enregistre les réponses du cerveau à

ces cinq sons. La réponse au premier son est intense. Après quelques répétitions de la séquence, le cerveau apprend à prédire la suite, et cela se traduit par une réduction des réponses aux sons 2, 3, 4 et 5 (courbe noire). Lorsque le cinquième son est modifié sans prévenir,

une réponse de surprise est observée (courbe rouge). Ce signal d'« erreur de prédiction » se propage dans le cortex et engendre une série de perturbations mesurables à la surface de la tête (topographies présentées en bas).

FIGURE 8

# LA COMPRÉHENSION DU MONDE EXTÉRIEUR PAR LE CERVEAU



La modélisation mathématique suggère que l'organisation du cortex en couches neuronales interconnectées implémente un algorithme

sophistiqué d'inférence statistique. Celui-ci infère les causes abstraites des observations que nous faisons sur le monde extérieur. Un tel algorithme

est capable d'interpréter une scène visuelle complexe, où un objet cache une tasse.

des prédictions et d'en vérifier la validité, a une longue histoire en éthologie, en psychologie et en neurosciences. Selon Helmholtz et Holst, chaque action s'accompagne d'une prédition : chaque fois que nous faisons un geste, notre cerveau envoie une copie de cette action aux aires sensorielles afin d'en prédire les conséquences sensorielles. C'est ce qui fait, par exemple, que lorsque nous bougeons les yeux nous ne voyons pas toute la scène visuelle glisser dans le sens opposé, mais nous percevons une scène stable : notre cerveau soustrait la prédition issue du mouvement de nos yeux et stabilise ainsi notre perception.

Prédire permet de gagner du temps en disposant d'informations à l'avance, parfois avant même qu'elles atteignent les récepteurs sensoriels. Utiliser le passé pour prédire le présent peut également aider à interpréter des entrées sensorielles bruitées, voire à remplacer totalement un *stimulus* manquant. Enfin, la prédition permet au cerveau de comprimer l'information : comme les systèmes de compression de son ou d'image (JPEG, MPEG), notre cerveau n'a pas besoin de représenter ni de transmettre ce qu'il peut prédire, seule compte pour lui l'erreur de prédition.

La manière la plus simple de révéler les capacités de prédition du cerveau consiste à l'habituer à une régularité auditive. Lorsqu'on entend une série de cinq sons identiques et régulièrement espacés, « bip bip bip bip bip », le cerveau apprend très vite à prédire le prochain son et à soustraire cette prédition des entrées sensorielles. L'activité des aires auditives montre alors une diminution radicale de l'activité évoquée par les sons qui suivent le premier [Figure 7](#). Si, en revanche, un son inattendu survient (« bip bip bip bip boup »), le cerveau répond avec une activité renouvelée, dont l'amplitude correspond très exactement à la différence de probabilité du son attendu et du son observé - c'est un signal cérébral d'*« erreur de prédition »*. La meilleure preuve que le cerveau effectue bien une prédition, c'est que si l'on omet le dernier son (« bip bip bip bip »), les aires auditives émettent une réponse au son manquant, au

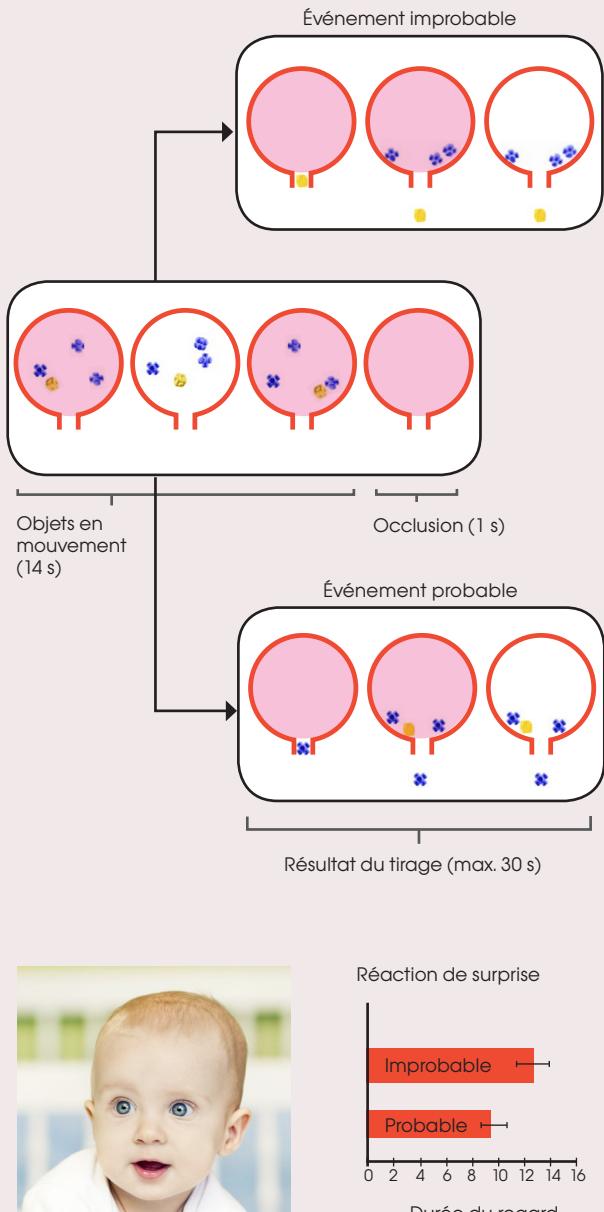
moment précis où il aurait dû survenir - un pur signal de prédition évoqué par le silence !

Cette réponse à la nouveauté auditive, appelée *mismatch response* dans la littérature scientifique, existe déjà chez le nouveau-né. Il semble bien que, dès la naissance, toutes les aires cérébrales apprennent à prédire ce qu'elles reçoivent, chacune avec son code propre. Dans chaque aire corticale, les signaux neuronaux reflètent très directement le degré de surprise, c'est-à-dire la différence entre ce que le cerveau avait prédit et ce qu'il a effectivement observé. Ainsi, lorsqu'on s'attend à ce qu'une image en suive une autre, les aires visuelles de la voie occipito-temporale ventrale diminuent leur réponse, tandis qu'elles s'activent avec une vigueur renouvelée si l'image visible ne correspond pas à celle prédictive. Si l'on entend une phrase comme « À midi, j'ai mangé mon steak avec un couteau et une chaussette », le dernier mot inattendu entraîne une onde appelée N400 dont l'amplitude varie selon l'improbabilité du mot dans le contexte. Une autre onde appelée ELAN signale une anomalie syntaxique des phrases agrammaticales comme « Hier, je suis rentré la à maison ». L'onde P300, elle, indique la prise de conscience qu'un signal imprévisible a été perçu et que celui-ci nécessite une analyse plus approfondie.

Si toutes ces réponses cérébrales se ressemblent, bien qu'elles surviennent dans des régions corticales distinctes, c'est peut-être parce que la structure du cortex est partout à peu près la même. Les neurones du cortex sont en effet organisés en couches successives dont les connexions obéissent à des règles précises. Le psychiatre et mathématicien Karl Friston propose que cette organisation anatomique permet de réaliser un algorithme d'apprentissage statistique par propagation de signaux d'erreur [Figure 8](#). Selon cette hypothèse, les aires corticales forment une hiérarchie. Les aires de haut niveau, qui contiennent les modèles les plus compacts du monde extérieur, envoient en permanence des prédictions aux régions sensorielles de bas niveau, par le biais de connexions dites « descendantes » (parce qu'elles

FIGURE 9

## LES INFÉRENCES DU CERVEAU DU BÉBÉ



Les bébés de douze mois savent déjà anticiper la probabilité d'un événement futur. Lorsqu'un objet sort d'une urne, les bébés regardent plus longtemps l'événement

improbable (c'est l'objet rare qui apparaît) que l'événement probable (c'est l'objet fréquent qui apparaît). Leur réaction de surprise traduit un calcul des probabilités.

viennent du haut de la hiérarchie). Ces prédictions sont comparées aux observations réelles, qui « montent » depuis les organes des sens. En soustrayant les observations et les prédictions, chaque aire corticale génère un signal d'« erreur de prédiction ». À son tour, ce signal d'erreur remonte vers le haut de la hiérarchie, où il est utilisé pour ajuster le modèle à la réalité. Ainsi, les aires sensorielles de bas niveau envoient en permanence des signaux d'erreurs aux régions cérébrales de plus haut niveau d'abstraction - jusqu'à ce que le modèle interne soit le plus juste possible.

### LE BÉBÉ STATISTICIEN

Comment ce modèle du cerveau statisticien s'applique-t-il au développement de l'enfant ? On a longtemps pensé, à la suite du grand psychologue William James, que le bébé humain naissait dépourvu de toute compétence. Bombardé d'entrées sensorielles incompréhensibles, il serait contraint à les fusionner en une « immense et bourdonnante confusion ». Or rien n'est plus faux. Les recherches sur le cerveau statisticien suggèrent au contraire qu'il est pourvu, dès le départ, de capacités abstraites pour le nombre et la probabilité, et d'une machinerie corticale fonctionnelle qui compile déjà des statistiques détaillées de son environnement.

Dans une série d'expériences récentes, des bébés de quelques mois voient une urne qui contient une majorité d'objets bleus et un seul objet jaune. À un moment donné, un objet sort de l'urne, et le contexte indique clairement qu'il est tiré au hasard. Résultat : si l'objet jaune - le plus rare et donc le moins probable - sort de l'urne, l'enfant manifeste sa surprise en regardant plus longtemps l'écran que si c'est l'objet bleu, donc probable [Figure 9](#). Le degré de surprise de l'enfant manifeste, de façon quantitative, l'improbabilité du résultat observé. Le plus extraordinaire, c'est que la capacité d'inférence de l'enfant fonctionne aussi dans le sens inverse : s'il voit plusieurs tirages successifs, il en infère le contenu le plus probable de l'urne, et



manifeste sa surprise si le contenu observé à la fin de l'expérience ne coïncide pas avec sa prédiction.

Les inférences de l'enfant ne concernent pas seulement la physique des objets. Le cerveau humain comprend toute une série de circuits d'inférence des états mentaux d'autrui, qu'on décrit sous l'expression générique de « cerveau social ». Ces réseaux, actifs dans les premières années de la vie, permettent à l'enfant de tirer des inférences statistiques sur la présence, les intentions et les croyances des personnes qui l'entourent. Par exemple, si un bébé voit qu'une majorité d'objets rouges sort d'une urne où ceux-ci sont pourtant en minorité, il en déduit : 1. que c'est une personne humaine qui effectue le tirage, 2. que celle-ci sélectionne volontairement les objets rouges parce qu'elle leur attribue de l'importance.

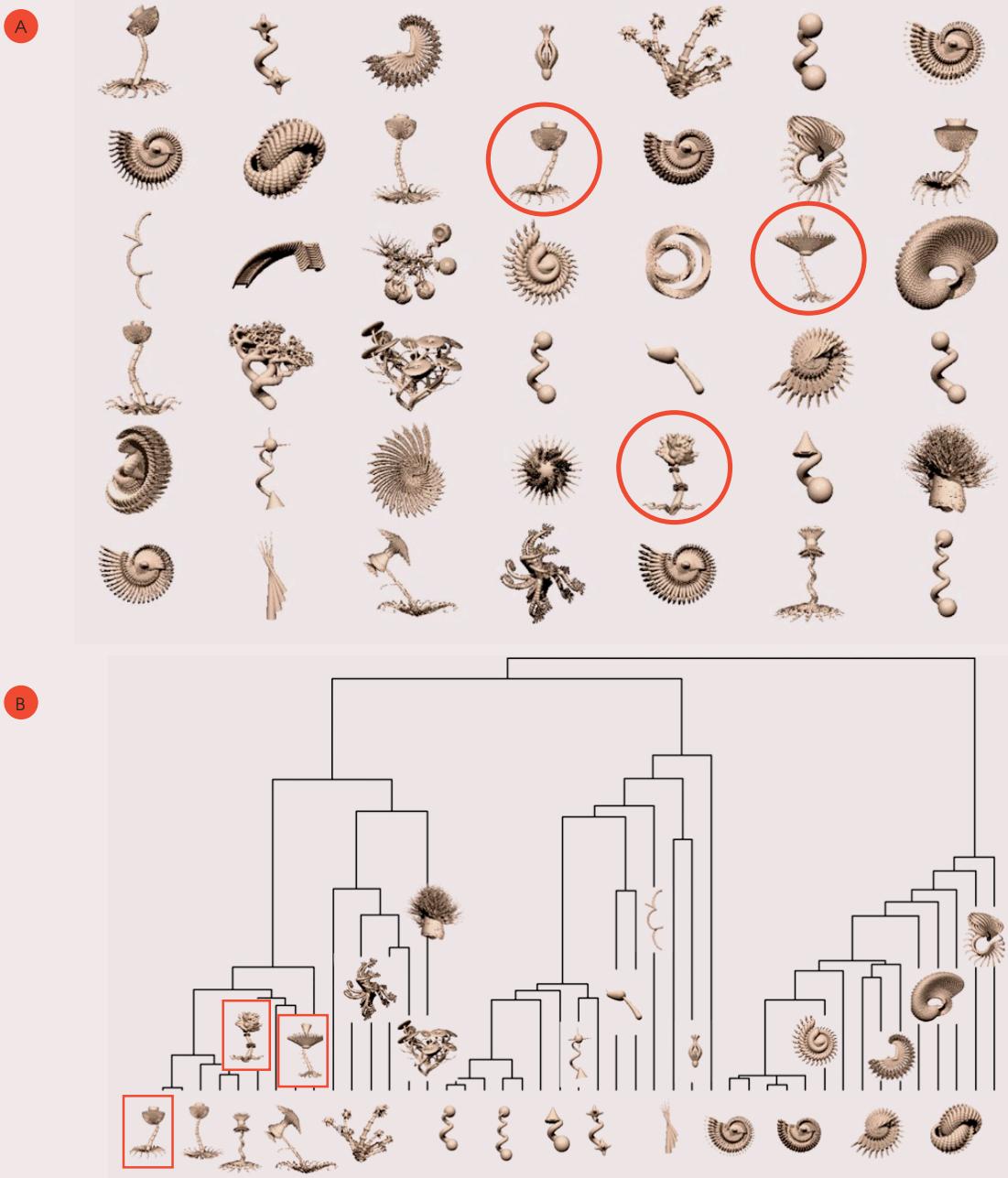
Nous effectuons en permanence des inférences de ce type lorsque nous interprétons les paroles et les gestes des personnes qui nous entourent, et que nous les interprétons comme de l'ironie, du mensonge, de l'ignorance, etc. Au moins trois régions cérébrales sont impliquées dans ces inférences : la région temporale supérieure analyse le mouvement des corps, et en déduit qu'il

s'agit d'un mouvement biologique ; la région située à la jonction des lobes pariétaux et temporaux en déduit les intentions et les croyances probables de la personne qui les effectue ; enfin, la région frontale mésiale compile des statistiques sur les actions passées de chaque personne afin d'en déduire des informations sur son caractère.

## L'APPRENTISSAGE DES MOTS : UNE INFÉRENCE STATISTIQUE ?

Comment les enfants parviennent-ils à inférer autant à partir de si peu ? La question se pose avec une acuité particulière dans le domaine du langage, où le linguiste Noam Chomsky a noté le contraste entre la vitesse extraordinaire d'apprentissage des mots et de la grammaire, et la « pauvreté du stimulus » que reçoit l'enfant - typiquement quelques exemples d'usage d'un mot donné. Le philosophe Willard Van Orman Quine imagine qu'un enfant voit un lapin et entend quelqu'un dire « Gavagai ! » : comment peut-il savoir si ce mot signifie « lapin », « mammifère », « oreilles », « il court vite » ou une infinité d'autres possibilités ?

FIGURE 10  
UN EXEMPLE D'INDUCTION RAPIDE.



Il suffit de montrer à un adulte ou à un enfant quelques exemples d'objets appelés « tufa » (A, objets encadrés en rouge) pour qu'il généralise immédiatement à des

formes nouvelles. Parmi les objets présents en A, sauriez-vous deviner lesquels sont ou ne sont pas des « tufa » ? Lorsque nous apprenons le sens d'un mot nouveau, notre

cerveau sélectionne, parmi un vaste espace d'hypothèses organisé de façon arborescente (B), la branche minimale qui permet d'expliquer toutes les observations.

Et pourtant, avant même de savoir parler, dès qu'il entend un mot une fois ou deux, l'enfant parvient à s'en approprier le sens.

L'hypothèse que le cerveau du bébé agit comme un statisticien explique de nombreux aspects de cet apprentissage. Tout d'abord, l'enfant segmente les mots du flux continu de parole en accumulant des statistiques sur la fréquence des syllabes et de leurs transitions. Une expérience classique présente aux enfants un flux continu et régulier de syllabes sans signification /tokibugikobagopilatipolotokib.../. Après quelques minutes, le cerveau de l'enfant détecte que ce flux est composé de quatre mots de trois syllabes : tokibu, gikoba, gopila et tipolu. Cet apprentissage s'appuie sur la mesure des statistiques de passage d'une syllabe à la suivante. Au sein d'un mot, les syllabes s'enchaînent de façon reproductible (dans notre exemple, *to* est toujours suivi de *ki* et de *bu*). En revanche, d'un mot à l'autre, la probabilité qu'une syllabe suive une autre est beaucoup plus faible, car les mots ne se suivent pas toujours dans le même ordre. Le cerveau de l'enfant fait donc l'hypothèse que les syllabes qui se suivent avec une probabilité très élevée forment des mots.

L'enfant repère également les mots grammaticaux parce que leur fréquence est plus élevée que les autres. En les extrayant, le cerveau génère automatiquement de nouvelles hypothèses sur les mots restants. Par exemple, après avoir découvert que la syllabe « le » est souvent un mot grammatical, le cerveau fait l'hypothèse que /lebato/ doit être segmenté en /le/ + /bato/, et que ce dernier est un mot, sans doute un nom.

L'informaticien et cogniticien américain Josh Tenenbaum propose un modèle explicite des statistiques qui permettent d'apprendre le sens d'un nom. Comment un enfant infère-t-il s'il fait référence à une instance particulière (ce chien-ci, Médor) ou à une catégorie sémantique plus ou moins étendue (« basset », « chien », « mammifère », « animal ») ? L'expérience montre que l'induction est très rapide : trois instances du mot « tufa »,

accompagnées d'images d'espèces animales pourtant dépourvues de toute familiarité, suffisent à inférer quels animaux sont des « tufa » et lesquels ne le sont pas [Figure 10](#). Tenenbaum montre que cette observation peut être modélisée dans le cadre bayésien en supposant que le cerveau de l'enfant organise le monde perceptif sous la forme d'un arbre d'hypothèses, chacune attribuant au mot une catégorie sémantique plus ou moins vaste. Les statistiques bayésiennes attribuent automatiquement une vraisemblance plus faible aux catégories sémantiques les plus vastes. Le modèle converge alors en deux ou trois exemples : il attribue la plausibilité la plus forte au sens correct du mot et la généralisation s'applique alors sans faute à des images nouvelles.

## L'APPRENTISSAGE DE RÉGULARITÉS ABSTRAITES

Les modèles bayésiens hiérarchiques possèdent une propriété intéressante que Tenenbaum appelle « bénédiction de l'abstraction » (*blessing of abstraction*) : l'apprentissage est souvent très rapide au niveau le plus élevé, celui qui concerne les principes mêmes d'organisation d'un domaine, car chaque observation nouvelle contribue à sélectionner le modèle le plus pertinent des données, et celui-ci se généralise à toutes les observations nouvelles. Cette propriété s'apparente à ce que l'on appelle « le transfert d'apprentissage » ou « apprendre à apprendre » - propriété absolument essentielle du cerveau humain.

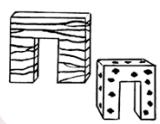
Pour reprendre un exemple dû au cogniticien Nelson Goodman, supposons que l'on tire d'un sac une unique balle bleue. Que peut-on en conclure sur les tirages suivants ? La réponse semble évidente : rien ! Et pourtant... imaginez que dans le passé, vous ayez systématiquement découvert que chaque sac contient des billes d'une seule couleur. En généralisant cette connaissance au nouveau sac, vous pouvez avoir la quasi-certitude que toutes les balles suivantes seront bleues.

# FIGURE 11

## L'APPRENTISSAGE DE L'ENFANT

### APPRENTISSAGE

Dans la phase d'apprentissage, l'enfant apprend le nom de quatre objets nouveaux.



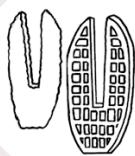
wif



zup



lug



dax

### TEST 1

Voici un « lug » :



Où est le « lug » ? Attrape le « lug » !



### TEST 2

Voici un « veet » :



Où est le « veet » ? Attrape le « veet » !



Le raisonnement statistique ne permet pas seulement d'apprendre des mots spécifiques, mais également des principes généraux qui facilitent les

apprentissages ultérieurs. Ici, un enfant apprend le nom de quatre objets, mais il en déduit également une règle générale : chaque nom commun fait référence

à une forme, quelle que soit sa taille ou sa texture. L'expérience montre que l'enfant applique ce principe à des mots nouveaux tels que « veet ».

L'expérience montre que le cerveau de l'enfant effectue exactement le même genre de raisonnement abstrait lorsqu'il apprend des mots. Un principe très abstrait est que les noms d'objets renvoient souvent à la forme plutôt qu'à la texture de ces objets : une « tasse » est un objet en forme de tasse, peu importe sa couleur, sa taille, ou la matière dont elle est faite. Les enfants découvrent-ils ce principe ? La réponse est positive. Dans une expérience de Linda B. Smith [Figure 11](#), un enfant voit un adulte appeler des formes par des noms nouveaux (« wif », « dax », etc.). Systématiquement, l'enfant voit que la même syllabe s'applique à deux objets de même forme, mais dont la texture, la taille et la couleur varient. Par la suite, exposé à une seule instance d'un mot nouveau (« veet ») accompagné d'un objet nouveau, il généralise correctement l'usage de ce mot à ces objets nouveaux de même forme, tandis qu'il refuse d'appliquer le mot à des objets de même texture, de même taille ou de même couleur, mais de forme différente. L'enfant en a donc conclu qu'un principe général gouverne la plupart des noms communs : chacun d'eux se réfère à une forme donnée.

L'apprentissage bayésien explique comment l'enfant procède pour inférer de telles règles abstraites. Pour Linda B. Smith, « chaque épisode individuel d'apprentissage modifie celui qui apprend, et change progressivement ce qu'il juge facile à apprendre ».

Jusqu'à quel degré d'abstraction peut aller l'induction ? Sur la base d'un algorithme informatique qui simule l'inférence bayésienne hiérarchique, Tenenbaum et ses collègues parviennent à modéliser l'induction automatique de la structure profonde de nombreux domaines : l'arborescence de la famille des êtres vivants, la structure circulaire du globe terrestre, ou même le principe de causalité lui-même. Nous ne sommes donc pas loin d'une modélisation des grands principes de la découverte scientifique.

Apprendre, c'est induire un modèle probable à partir des données observées dans le monde extérieur par notre cerveau. Pendant plusieurs

siècles, philosophes et logiciens se sont divisés sur le problème de l'induction. Le cerveau humain, au cours de l'apprentissage, semblait tirer des conclusions trop solides à partir de données trop peu fiables. On commence seulement à entrevoir comment ce paradoxe peut être résolu, si l'on considère que l'architecture du cortex a évolué pour former une extraordinaire machine statistique, capable de tirer le maximum d'inférences du moindre bit d'information statistique qu'il reçoit. Mais la théorie bayésienne est maintenant plus qu'une hypothèse, c'est aussi une industrie. En effet, toutes les grandes sociétés de logiciel comme Google ou Microsoft tentent de reproduire les algorithmes d'apprentissage statistique du cerveau humain. Verrons-nous bientôt des ordinateurs reproduire les spectaculaires capacités d'apprentissage d'un enfant de quelques mois ?

## POUR ALLER PLUS LOIN

**E.T. Jaynes**, *Probability Theory: the Logic of Science*, Cambridge, Cambridge University Press, 2003.

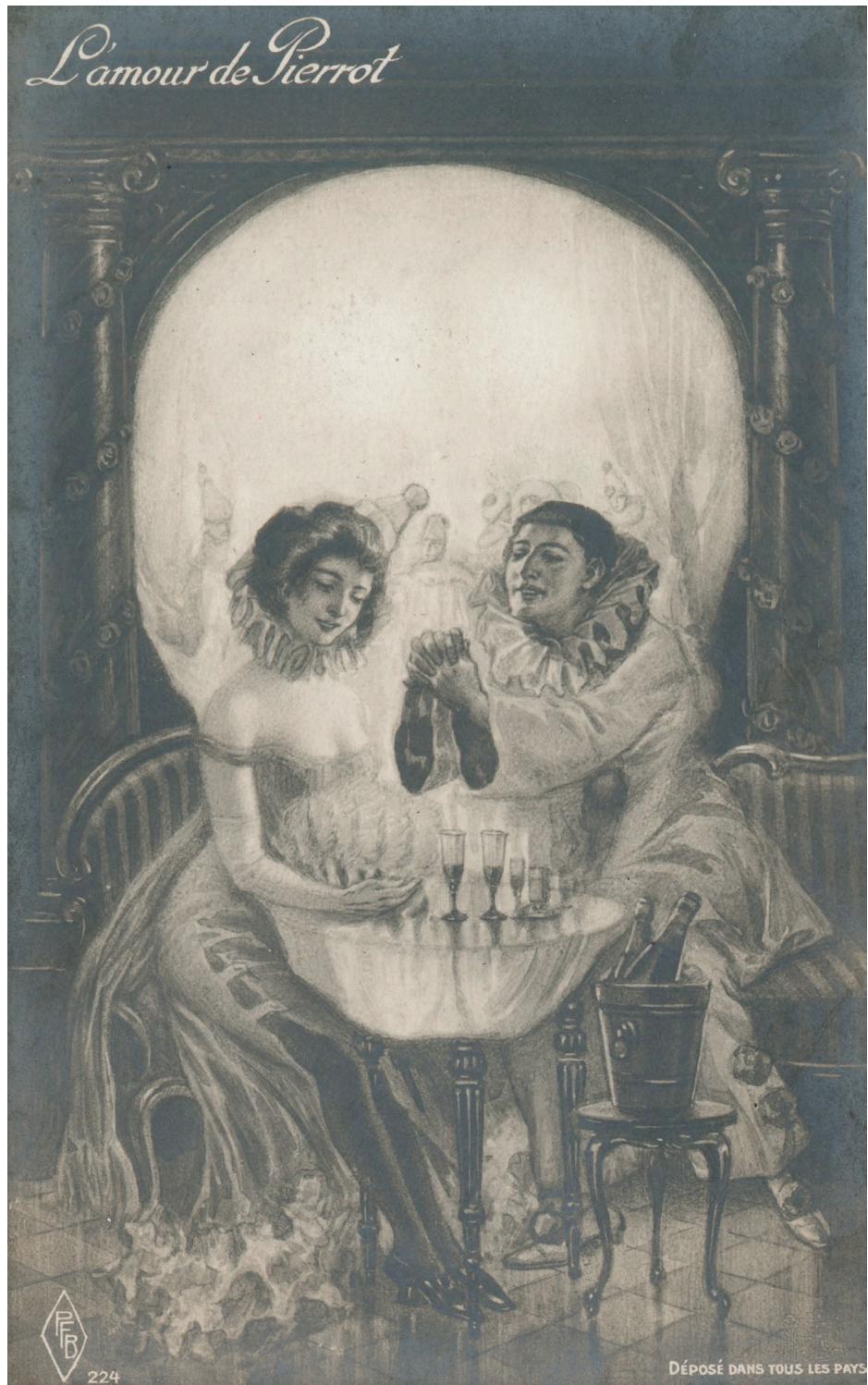
**D. Kersten, P. Mamassian et A. Yuille**, « Object perception as Bayesian inference », *Annual Review of Psychology*, 55, 2004, p. 271-304.

**A. Perfors, J.B. Tenenbaum, T.L. Griffiths et F. Xu**, « A tutorial introduction to Bayesian models of cognitive development », *Cognition*, 120(3), 2011, p. 302-321.

**E. Teglas, E. Vul, V. Girotto, M. Gonzalez, J.B. Tenenbaum et L.L. Bonatti**, « Pure reasoning in 12-month-old infants as probabilistic inference », *Science*, 332(6033), 2011, p. 1054-1059.

**J.B. Tenenbaum, C. Kemp, T.L. Griffiths et N.D. Goodman**, « How to grow a mind: statistics, structure, and abstraction », *Science*, 331(6022), 2011, p. 1279-1285.

EN VIDÉO :  
deux cours de **Stanislas Dehaene** sur « Le cerveau statisticien : La révolution bayésienne en sciences cognitives » et « Le bébé statisticien », disponibles sur le site du Collège de France <http://www.college-de-france.fr/site/stanislas-dehaene/#course>



FRB

224

DÉPOSÉ DANS TOUS LES PAYS

*L'Amour de Pierrot*, école française,  
xx<sup>e</sup> siècle, lithographie.

**Constantino Sotelo**

Chercheur émérite du CNRS  
à l'Institut de la vision, Paris

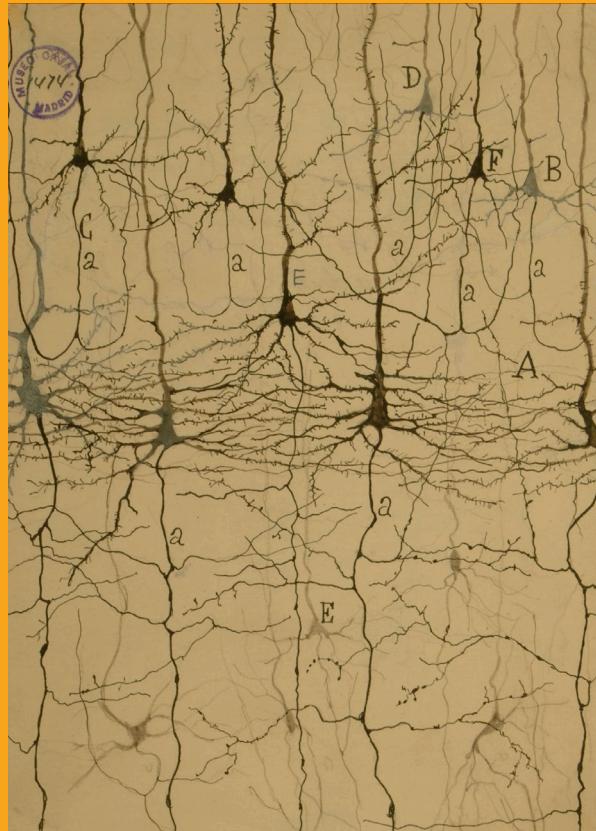
# Notre cerveau en chiffres

# 20%

## **DU POIDS CORPOREL**

LES GRANDS PRINCIPES DU CRV34U

**La masse du cerveau humain est de seulement 1,3 kg environ, soit à peu près 2 % du poids corporel.**  
**Le cerveau se caractérise par une extrême complexité et une prodigieuse capacité à traiter des informations.**  
**Ses cellules contiennent une haute teneur en lipides (10 à 12 %), peu de protéines (8 %), 1 % de glucides, et l'eau est son plus grand composant (77 à 78 %).**



**Cortex visuel du chat**

Dessin à l'encre par Santiago Ramón y Cajal, 14,2 × 18,3 cm. Il représente les couches 5 à 7 du cortex visuel du chat coloré par la méthode argentique de Golgi. A) couche des cellules pyramidales de Meynert (neurones d'axone long ou de projection). On peut remarquer que les neurones dans la couche 5 (B, C, D, F) ressemblent à des neurones pyramidaux de petite taille, mais ils sont en train d'être transformés en cellules étoilées à épines (neurones excitateurs), comme l'indiquent leurs axones arciformes ascendants. E) neurones de la couche 7 ; a) axone.

# 86

## MILLIARDS DE NEURONES

Nous savons aujourd’hui que le cerveau ne contient que 86 milliards de neurones et un nombre équivalent de cellules gliales (astrocytes, oligodendrocytes et microglie), soit un ratio de 1/1 et non de 1/10, voire de 1/50, comme on le pensait depuis des années. Les astrocytes jouent un rôle important dans le contrôle du débit sanguin cérébral, dans le métabolisme énergétique et dans la transmission synaptique. Ils peuvent ainsi être activés par les neurotransmetteurs libérés aux synapses et, en retour, sécréter des gliotransmetteurs qui vont réguler l’efficacité et la plasticité synaptique. Les oligodendrocytes forment la gaine de myéline qui entoure les axones et assure la conduction rapide de l’influx nerveux. Les cellules microgliales sont les cellules immunitaires du cerveau. Pour bien appréhender la complexité du système nerveux, il faut savoir que dans le cerveau adulte chaque neurone est connecté à d’autres

neurones par 1 000 à 10 000 connexions, appelées synapses.

Le nombre de connexions augmente progressivement jusqu’à la naissance. Cette période de croissance est suivie par une phase d’élargissement/élimination synaptique qui dure jusqu’à la puberté.

Dans le cortex cérébral, cette perte chevauche des périodes – qualifiées de critiques – au cours desquelles va s’affiner la

spécificité des réseaux établis. Le cerveau apparaît donc comme un inextricable réseau de communications que l’on commence juste à démêler avec le projet « Connectome Humain ». Grâce à l’utilisation d’une technique d’imagerie cérébrale appelée IRM par diffusion, le docteur J. Van Wedeen, de l’hôpital Mass General, à Boston, a émis en 2012 l’hypothèse que cette complexité cérébrale apparente masque une structure sous-jacente simple : l’étirement des plis du cerveau ferait naître une grille tridimensionnelle de connexions.

**DES AXONES  
DE PLUS DE**

**1**

**MÈTRE  
DE LONGUEUR**

Chez l'homme, les prolongements fonctionnels des neurones, les axones, peuvent dépasser 1 mètre de longueur (comme c'est le cas pour les neurones des ganglions rachidiens de la région sacrale). Une vaste partie des informations transmises doivent voyager à de très grandes vitesses. Ainsi l'influx nerveux, de nature électrique, se déplace-t-il à des vitesses variables de 0,2 à 120 m/s (soit de 0,7 à 430 km/h) selon le diamètre de l'axone, et surtout selon qu'il est ou non recouvert d'une gaine isolante, la myéline.



#### **La structure géométrique des voies axonales**

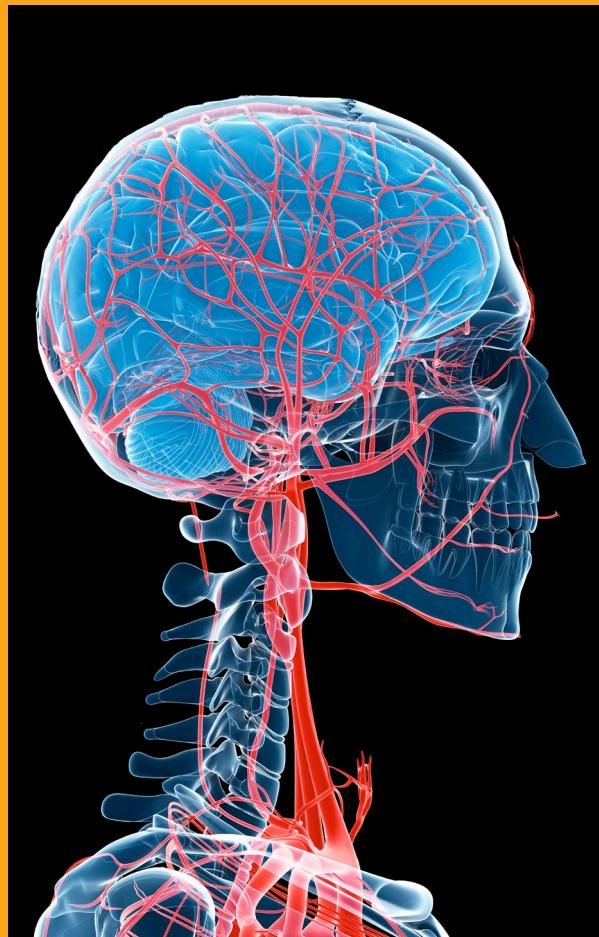
Vision sagittale du cerveau de l'homme observé par résonance magnétique nucléaire (IRM) et mesuré par imagerie de diffusion spectrale (IDS) illustrant les principales voies de connexion nerveuses. Les différents faisceaux des fibres apparaissent dans différentes couleurs. L'aspect de « crête de coiffure punk » correspond à celui des fibres collosales qui connectent les deux hémisphères. Image extrait du projet « Connectome Humain ».

**La communication neuronale dans le système nerveux est fondée sur des codes de fréquence de décharge de signaux électriques, les potentiels d'action.**

**Ces décharges varient entre les neurones et dans le temps, avec des fréquences allant de moins d'un potentiel par seconde à environ >>>**

<<<

**1000 potentiels par seconde.**  
**Compte tenu du nombre total de neurones, ce sont probablement des dizaines de milliards de décharges électriques qui se produisent chaque seconde dans notre cerveau.**



#### Irrigation cérébrale

Le cerveau et ses artères (image de synthèse). Artères carotides émergeant de l'aorte dorsale (en bas). Après leur passage à travers le cou, elles se divisent en carotides interne et externe. Seule la carotide interne pénètre le cerveau et l'irrigue.

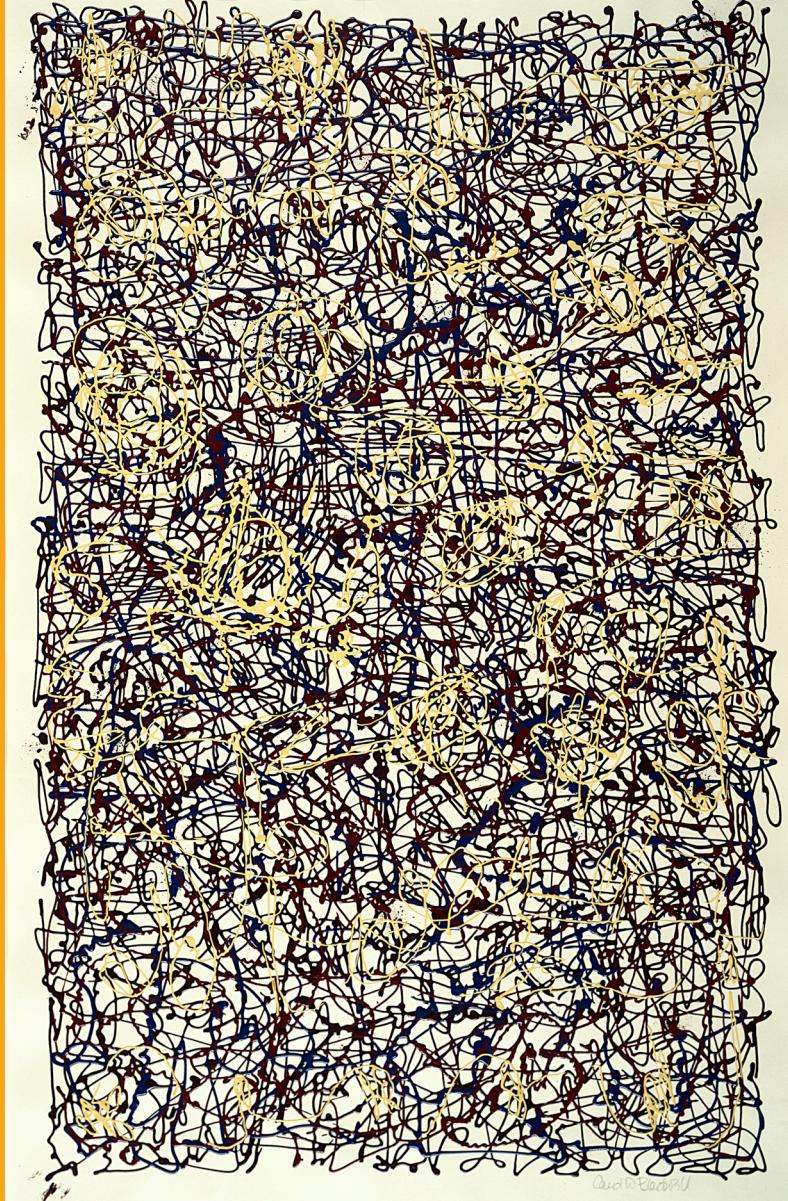
# 4,2 g

## DE GLUCOSE CONSOMMÉ PAR HEURE

D'où vient l'énergie que dépensent nos neurones ? Elle vient du glucose, c'est-à-dire du sucre employé par le cerveau comme principale source énergétique. La circulation sanguine approvisionne constamment le cerveau en glucose, ce précieux carburant. Malgré sa petite taille, le cerveau demeure un grand consommateur d'énergie par rapport au reste du corps : il consomme en moyenne 15 % du débit cardiaque, 20 % d'oxygène et 25 % du glucose corporel. Ces valeurs soulignent les besoins énergétiques importants du cerveau afin qu'il puisse remplir sa mission. Le cerveau n'est jamais au repos. Il existe une activité cérébrale spontanée et incessante (dite « par défaut », car elle revient dès qu'un sujet

éveillé cesse de faire attention à une tâche précise et se met au repos). Cette activité consomme jusqu'à 65 à 80 % du flux sanguin employé par le cerveau en pleine activité intellectuelle. Ce flux est de 57 ml/100 g/min, ce qui permet d'évaluer directement l'utilisation du glucose par le cerveau en mesurant la différence artério-veineuse, qui est de 31 Mmol/100 g/min.

En outre, la consommation énergétique du cerveau d'un primate est de 6 870 µcal/g/s, soit environ 9 cal/s pour un cerveau de 1 300 g. Ces données permettent d'estimer la puissance avec laquelle le cerveau humain fonctionne à 38 watt/h (soit une ampoule classique), ce qui est vraiment très peu en comparaison de n'importe quel appareil électronique. De même, on évalue que le cerveau consomme 4,2 g de glucose pour maintenir son activité pendant une heure. Des calculs théoriques suggèrent que la majorité de cette énergie est utilisée pour inverser les mouvements des ions produisant les courants synaptiques et les potentiels d'action. Non seulement le cerveau est bien fait, mais son entretien est peu coûteux.



L'objectif final du projet « Connectome Humain » est d'établir une carte compréhensible de toutes les connexions entre neurones qui existent dans notre cerveau. La complexité d'un tel projet peut être représentée métaphoriquement par ce tableau de l'artiste américaine Carol D. Blackwell *Line/Mind Series n°2* (2005, acrylique sur papier, 87,6 × 61 cm), où chaque trait, noir ou jaune, correspondrait au parcours d'un axone établissant des milliers de connexions avec d'autres neurones.

## Pour aller plus loin

**D. Attwell et S.B. Laughlin**, « An energy budget for signaling in the grey matter of the brain », *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 2001, n° 21, p. 1133-1145.

**F.A. Azevedo, L.R. Carvalho, L.T. Grinberg, J.M. Farfel, R.E. Ferretti, R.E. Leite, W. Jacob, R. Lent et S. Herculano-Houzel**, « Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate », *Journal of Comparative Neurology*, 2009, n° 513, p. 532-541.

**J.P. Bourgeois**, « Synaptogenesis in the neocortex : The ultimate frontier for individuation ?», in C.A. Nelson et M. Luciana (éds), *Handbook of Developmental Cognitive Neuroscience. A Bradford Book*, Cambridge (Mass.), MIT Press, 2001, p. 23-34.

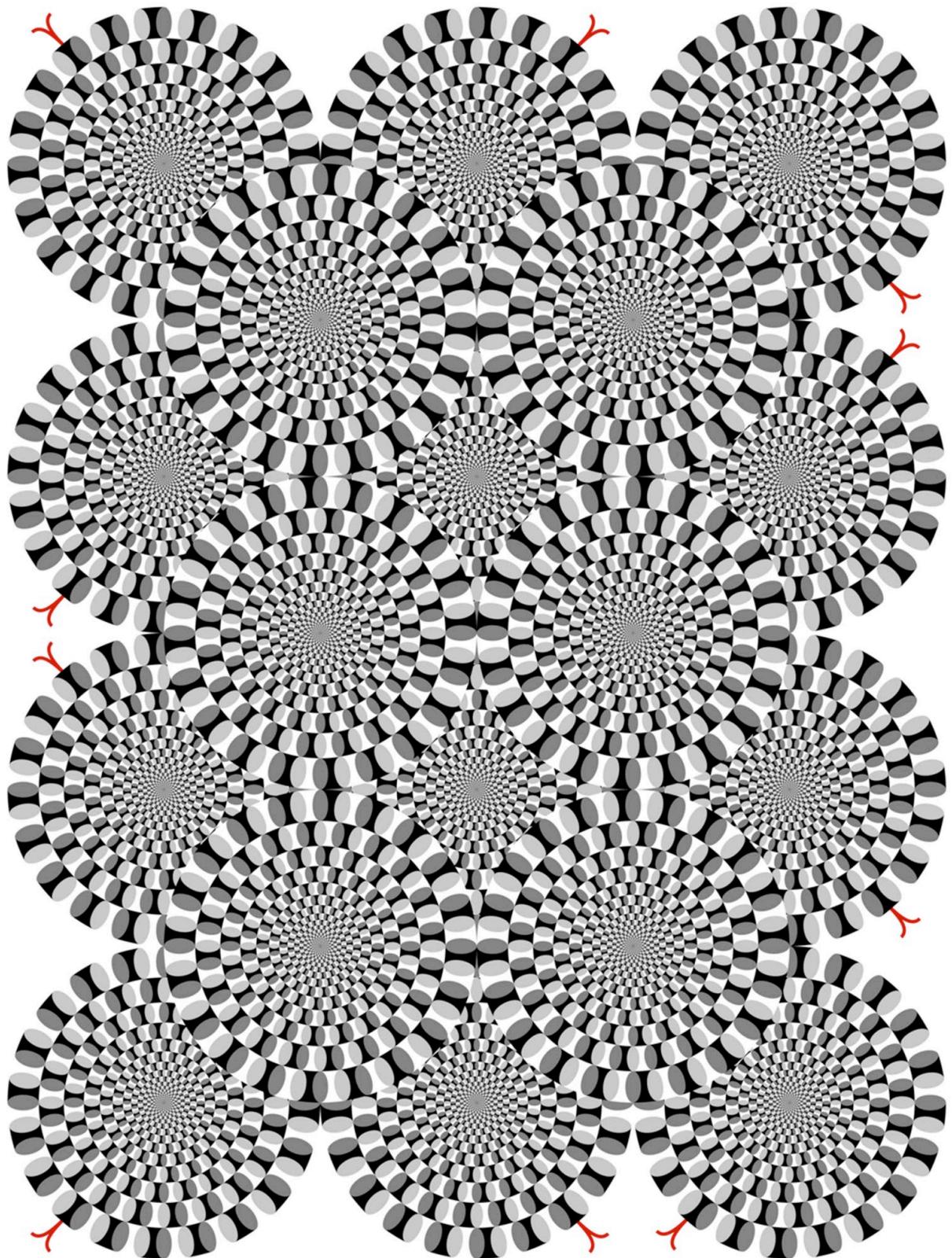
**E.R. Kandel et J.H. Schwartz**, *Principles of Neuroscience*, New York, Elsevier, 1985, p. 294.

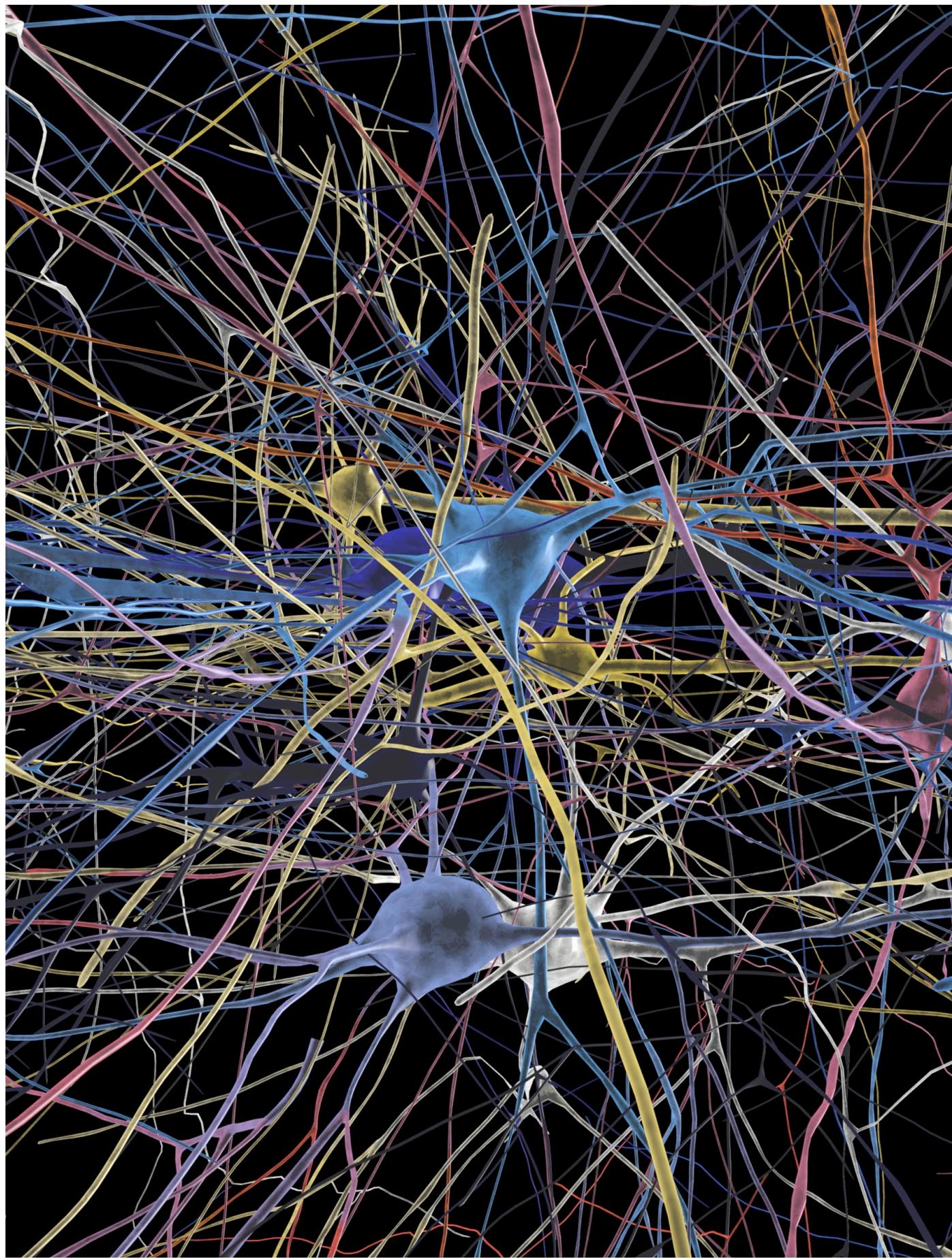
**P.J. Magistretti, L. Pellerin et J.L. Martin**, « Brain energy metabolism. An integrated cellular perspective », in F.E. Bloom et D.J. Kupfer (dir.), *Neuropsychopharmacology the 4th Generation of Progress*, New York, Raven Press New York, 1995.

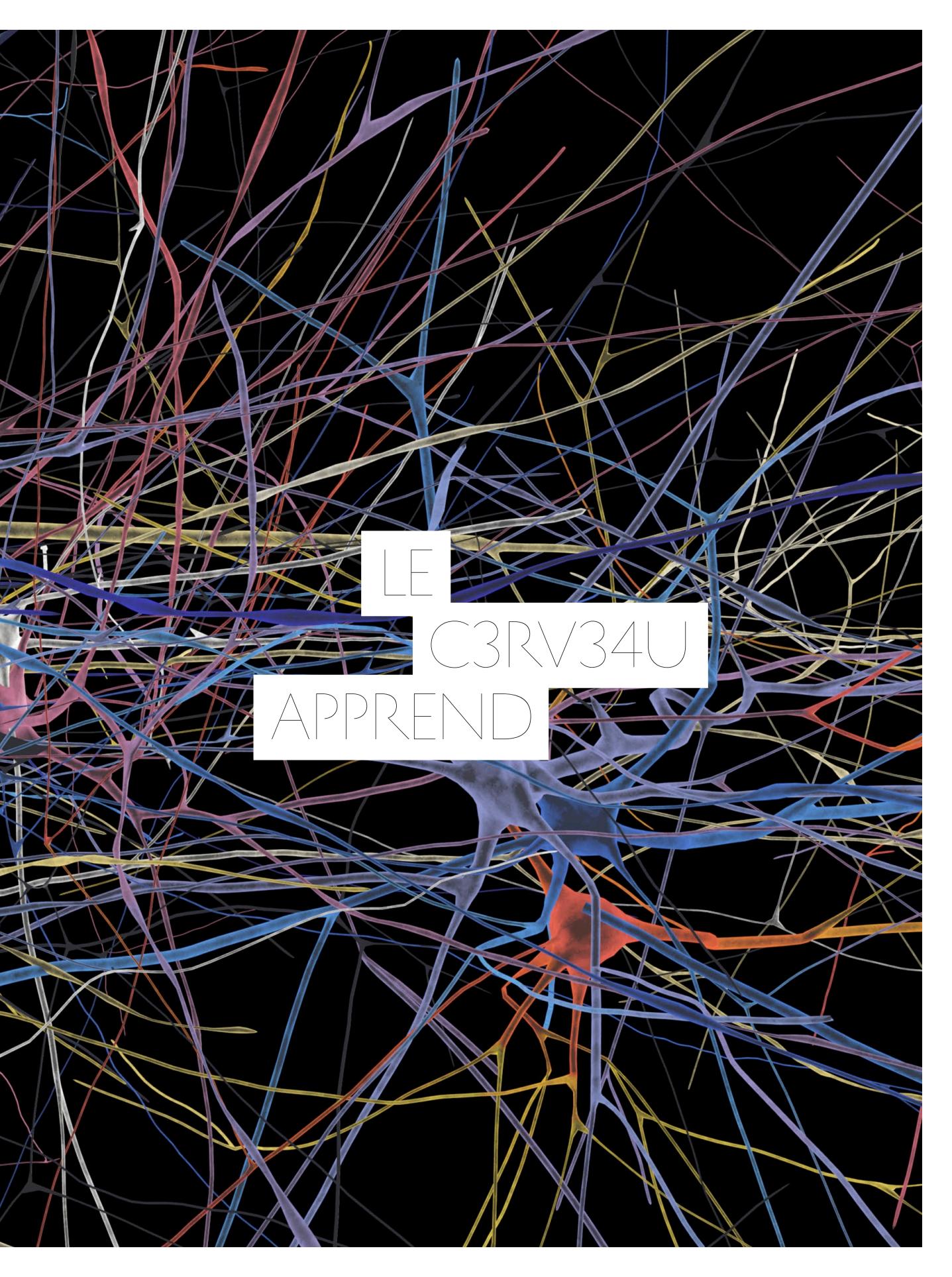
**G. Perea et A. Araque**, « Glia modulates the synaptic transmission », *Brain Research Reviews*, 2010, n° 63, p. 93-102.

**H.S. Seung**, *Connectome : How the Brain's Wiring Makes us Who we Are*, New York, Houghton Mifflin Harcourt, 2012.

**V.J. Wedeen, D.L. Rosene, R. Wang, G. Dai, F. Mortazavi, P. Hagmann, J.H. Kaas et W.-Y.I. Tseng**, « The geometric structure of the brain fiber pathways », *Science*, 2012, n° 335, p. 1628-1634.

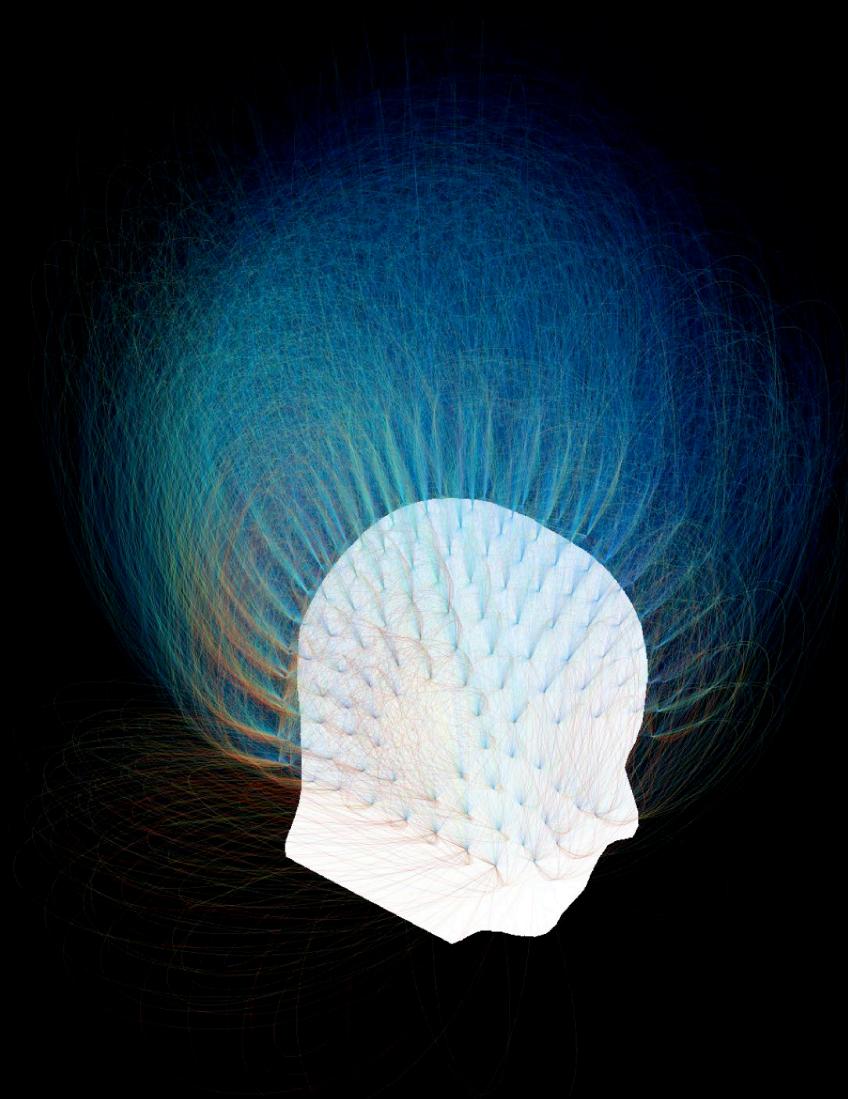






A dense network of colored neurons on a black background.

LE  
C3RV34U  
APPREND



LE C3RV34U  
EN ACTIVITÉ

