

OATAO is an open access repo	sitory that	collects	the w	ork of \ceil{cont}	Foulouse
researchers and makes it freely	y available (over the	web	where	possible

This is an author's version published in: http://oatao.univ-toulouse.fr/ 25317

To cite this version:

Marcadier, Fanny. Description du principe de latéralisation cérébrale et de cohérence cérébrale, et discussion autour des mécanismes de la prise de décision. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse – ENVT, 2017, 87 p.





ANNEE 2017 THESE: 2017 - TOU 3 - 4102

DESCRIPTION DU PRINCIPE DE LATERALISATION CEREBRALE ET DE COHERENCE CEREBRALE, ET DISCUSSION AUTOUR DES MECANISMES DE LA PRISE DE DECISION

THESE pour obtenir le grade de DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

présentée et soutenue publiquement devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

par

MARCADIER Fanny

Née, le 16 novembre 1991 à MONTAUBAN (82)

Directeur de thèse : Mme Agnès WARET-SZKUTA

JURY

PRESIDENT : M. Pierre PAYOUX

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESSEURS:

Mme Agnès WARET-SZKUTA M. Guy-Pierre MARTINEAU

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE







Répartition des Enseignants-Chercheurs par **Département**. Mise à jour : 03/11/2017

DIRECTRICE: ISABELLE CHMITELIN

ELEVAGE ET PRODUITS/SANTE PUBLIQUE VETERINAIRE	SCIENCES BIOLOGIQUES ET FONCTIONNELLES	SCIENCES CLINIQUES DES ANIMAUX DE COMPAGNIE, DE SPORT ET DE LOISIRS
Responsable : M. SANS	Responsable : Mme GAYRARD	Responsable : Mme CADIERGUES
Responsable: M. SANS ALIMENTATION ANIMALE: M. ENJALBERT Francis, PR Mme PRIYMENKO Nathalie, MC Mme MEYNADIER Annabelle, MC EPIDEMIOLOGIE: Mathilde PAUL, MC PARASITOLOGIE-ZOOLOGIE: M. FRANC Michel, PR M. JACQUIET Philippe, PR M. LIENARD Emmanuel, MC Mme BOUHSIRA Emilie, MC HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS: M. BRUGERE Hubert, PR M. BAILLY Jean-Denis, PR Mme BIBBAL Delphine, MC Mme COSTES Laura, AERC Mme DAVID Laure, MCC PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION: M. BERTHELOT Xavier, PR M. BERGONIER Dominique, MC Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, PR Mme HAGEN-PICARD Nicole, PR M NOUVEL Laurent-Xavier, MC Mme MILA Hanna, MC PATHOLOGIE DES RUMINANTS: M. SCHELCHER François, PR M. FOUCRAS Gilles, PR M. CORBIERE Fabien, MC M. MAILLARD Renaud, PR M. MEYER Gilles, PR PRODUCTION ET PATHOLOGIE AVIAIRE ET PORCINE: Mme WARET-SZKUTA Agnès, MC M. JOUGLAR Jean-Yves, MC M. JOUGLAR Jean-Yves, MC M. GUERIN Jean-Luc, PR M. LE LOC'H Guillaume, MC PRODUCTIONS ANIMALES AMELIORATION GENETIQUE ECONOMIE: M. DUCOS Alain, PR M. SANS Pierre, PR M. SANS Pierre, PR M. RABOISSON Didier, MC	ANATOMIE: M. MOGICATO Giovanni, MC M. LIGNEREUX Yves, PR Mme DEVIERS Alexandra, MC ANATOMIE PATHOLOGIQUE - HISTOLOGIE: M. DELVERDIER Maxence, PR Mme LETRON-RAYMOND Isabelle, PR Mme BOURGES-ABELLA Nathalie, PR Mme LACROUX Caroline, PR M GAIDE Nicolas, AERC BIOLOGIE MOLECULAIRE: Mme BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle, MC MICROBIOLOGIE - IMMUNOLOGIE - MALADIES INFECTIEUSES: M. MILON Alain, PR M. BERTAGNOLI Stéphane, PR M. VOLMER Romain, MC Mme BOULLIER Séverine, MC Mme DANIELS Hélène, MC BIOSTATISTIQUES: M. CONCORDET Didier, PR M. LYAZRHI Faouzi, MC PHARMACIE-TOXICOLOGIE: M. PETIT Claude, PR Mme CLAUW Martine, PR M. GUERRE Philippe, PR M. JAEG Philippe, MC PHYSIOLOGIE -PHARMACOLOGIE THERAPEUTIQUE: M. BOUSQUET-MELOU Alain, PR Mme GAYRARD-TROY Véronique, PR Mme GAYRARD-TROY Véronique, PR Mme FERRAN Aude, MC M. LEFEBVRE Hervé, PR BIOCHIMIE: Mme BENNIS-BRET Lydie, MC ANGLAIS: M. SEVERAC Benoît, PLPA Mme MICHAUD Françoise, PCEA	ANESTHESIOLOGIE M. VERWAERDE Patrick, MC CHIRURGIE: M. AUTEFAGE André, PR M. ASIMUS Erik, MC M. MATHON Didier, MC Mme MEYNAUD-COLLARD Patricia, MC Mme PALIERNE Sophie, MC MEDECINE INTERNE: Mme DIQUELOU Armelle, MC M. DOSSIN Olivier, MC Mme GAILLARD-THOMAS Elodie, MCC OPHTALMOLOGIE: M. DOUET Jean-Yves, MC DERMATOLOGIE: Mme CADIERGUES Marie-Christine, PR IMAGERIE MEDICALE M. CONCHOU Fabrice, MC BIOLOGIE MOLECULAIRE.: Mme TRUMEL Catherine, PR PATHOLOGIE DES EQUIDES: M. CUEVAS RAMOS Gabriel, MC Mme LALLEMAND Elodie, AERC

Remerciements

A Monsieur le Professeur Pierre PAYOUX,

Professeur de l'Université de Paul Sabatier de Toulouse Praticien hospitalier au CHU de Purpan, Toulouse *Médecine nucléaire*

> Qui nous a fait le grand honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse, Hommages respectueux.

A Madame le Docteur Agnès WARET-SZKUTA

Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse *Production et* pathologie *porcines*

> Qui nous a fait l'immense honneur d'accepter de diriger cette thèse, Sincères remerciements.

A Monsieur le Professeur Guy-Pierre MARTINEAU

Professeur émérite de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse Production et pathologie porcine

> Qui nous a fait l'honneur de prendre part à notre jury de thèse, Sincères remerciements.

Sommaire

DESCRIPTION DU PRINCIPE DE LATERALISATION CEREBRALE ET DE COHERENCE CEREBRALE, ET DISCUSSION AUTOUR DES MECANISMES DE LA PRISE DE DECISION

IN	NTRODUCTION3				
I.		héorie de la latéralisation cérébrale			
	1.	Historique			
	2.	Méthodes d'étude	7		
	3. aujo	Connaissances à propos de l'asymétrie cérébrale fonctionnelle chez l'Homme jusqu'à urd'hui	8		
	4.	Latéralisation, spécialisation ou dominance cérébrale : des termes à ne pas confondre	. 11		
	5.	Discussion : « cerveau droit » et « cerveau gauche » des concepts à ne pas extrapoler	. 12		
		❖ Discussion autour du phénotype souvent associé à l'hémisphère droit : celui de la créativité, et du traitement des émotions	. 15		
	6. décis	Etude de la latéralisation chez les animaux, sa place dans le comportement, les prises de sion	. 16		
	a.	Définition de la latéralisation	. 16		
	b.	Détermination de la latéralisation cérébrale chez les animaux	. 18		
	c.	La latéralisation cérébrale et les capacités cognitives	. 18		
	d.	La latéralisation cérébrale et les émotions	. 20		
	e.	Discussion des avantages et inconvénients de l'acquisition d'une latéralisation cérébrale .	. 21		
	f.	Perspective évolutive de la latéralisation cérébrale	. 22		
	g.	Bilan du modèle de spécialisation hémisphérique à travers l'étude des Vertébrés	. 24		
II		Le principe de cohérence cérébrale	. 26		
	1.	Résultats cliniques	. 27		
	a.	Etudes sur la méditation et la cohérence cérébrale	. 27		
	2.	Mécanismes biologiques	. 29		
	a.	Les oscillations cérébrales	. 29		
	b.	L'émergence d'un nouveau modèle de communication par cohérence inter-neuronale	. 29		
	c.	La question du liage dans le fonctionnement cérébral	. 30		
	d.	L'influence du contexte mental dans les messages neuraux	. 31		
	e.	La boucle thalamo-corticale	. 33		
	f.	La complexité des facteurs pouvant modifier la perception, quelques illustrations	. 35		
	g. pr				
		❖ Les ondes cérébrales sont modifiées par des stimuli externes et sont le reflet de process internes de l'activité cérébrale			

❖ La classification des fréquences des ondes cérébrales	38
❖ Ondes Alpha	39
❖ Ondes Beta	39
❖ Ondes Alpha et Thêta	40
❖ Ondes Thêta	40
❖ Ondes Gamma	40
Résumé des principales significations fonctionnelles auxquelles les fréquer cérébrales ont pu être reliées	
III. Etude de la prise de décision chez l'animal	43
1. Approche physique : que sait-on de la biologie des ondes cérébrales ?	44
a. Les ondes cérébrales : leur nature, l'évolution au sein des espèces	44
b. Une étude sur les ondes cérébrales menée autour de la dolphinothérapie	46
2. L'approche comportementale : que disent les études sur la prise de décision cher 47	z les animaux ?
a. Premier grand constat des spécialistes de l'étude de la prise de décision chez le perception d'une situation dépend de l'écologie des espèces	
 b. Conditionnement et flexibilité comportementale chez l'animal : comment cela 52 	a fonctionne?
b.1. Conditionnement	52
❖ De l'hypothèse de l'existence de modes de réponse systématiques chez les celle de l'existence de prises de décisions plus flexibles	
Définition du conditionnement classique et du conditionnement opérant	52
❖ Le processus de conditionnement	53
❖ Définition de l'extinction et du contre-conditionnement	53
❖ La place du contexte sur le conditionnement classique, l'extinction, le cont conditionnement	
b.2. Innovation et créativité	55
Méthodes d'études rigoureuses des capacités d'adaptation comportementale	e 55
❖ L'innovation chez les animaux : quels sont les facteurs déclencheurs ?	57
c. L'enrichissement environnemental : une méthode d'optimisation de la flexibi comportementale à l'état naturel	
❖ Les différents types d'enrichissement environnementaux	59
❖ Exemple de l'étude du comportement anti-prédateur	60
CONCLUSION	62
DISCUSSION	65
DIDI IOCD ADUIE	70

INTRODUCTION

Dans l'exercice de sa profession, un vétérinaire se retrouve face aux tâches suivantes : prendre connaissance du cas qui lui est présenté, établir un diagnostic et choisir un traitement. Il s'agit de récolter des données qui relèvent d'un examen clinique, interroger le patient, écouter ses réponses. La perception de toutes ces données doit être la plus objective possible afin de les confronter à des connaissances objectives et aboutir à des prises de décision multiples telles que les hypothèses à privilégier ou encore des éventuelles investigations supplémentaires. Il s'agit d'une tâche cognitive complexe faisant appel aux différents systèmes sensoriels, et fonctions cognitives comme l'attention, à la mémorisation.

L'étude des différents biais cognitifs lors de l'étude d'un cas a fait l'objet de quelques études en médecine afin d'optimiser les performances des médecins et des vétérinaires (MCKENZIE BA (2004)). Les biais cognitifs de la prise de décision en clinique sont répertoriés (BORNSTEIN, BRIAN H., EMLER, CHRISTINE A (2001)) : la généralisation; ne garder qu'une hypothèse; laisser sa perception et son jugement être influencés par ses propres attentes ; juger la probabilité d'un diagnostic par la facilité/rapidité à laquelle il vient à l'esprit ; agir sous le prétexte d'un besoin non justifié ; ne voir que les éléments qui confirment son idée première ; vouloir en faire un minimum pour limiter certains risques liés à certaines prises en charge ; se croire plus intelligent que l'on est et n'écouter que son intuition ; être trop scolaire face aux symptômes ; oublier d'autres problèmes lorsqu'une pathologie est diagnostiquée ; avoir peur de regretter de ne pas traiter une cause hypothétique.

Les prises de décision en clinique a donc intéressé des études en psychologie cognitive. La théorie dite « des deux systèmes de pensée » est actuellement utilisée pour décrire certains mécanismes de la prise de décision en clinique, en médecine humaine ou vétérinaire. Le système 1 est un système de prise de décision rapide et intuitif, le système 2 est un système plus long et raisonné (KAHNEMAN D. (2012)). D'autres psychologues (STANOVICH K. E., WEST R. F. (2008)) expliquent que les processus de raisonnement en clinique sont basés sur le processus hypothético-déductif. Ce processus est celui par lequel le médecin émet de manière inconsciente un certain nombre d'hypothèses qu'il teste ensuite lors de l'abord d'un problème clinique complexe, et qui peut être de deux types : analytique ou non-analytique. Comme le système 1, le raisonnement non-analytique permet une économie de temps et d'énergie alors que le système 2 et le raisonnement analytique permettent une meilleure adaptation aux diverses situations. Quel que soit le vocabulaire employé, les deux études se justifient par l'importance de la représentation qu'un vétérinaire a du problème et de ses connaissances, supérieure à celle du problème en lui-même. Le recueil des données n'est pas neutre ; il est influencé par les connaissances et les attentes du vétérinaire.

Ces représentations liées à l'expérience du clinicien sont un gain de temps et d'énergie pour ce dernier lorsqu'il se trouve dans le système de pensée 1, ou dans un raisonnement non-analytique. Mais si le système 1 présente des avantages il est mis à mal par le fait de se référer à une habitude et par le fait qu'il soit intrinsèquement lié à l'individu et ses propres états personnels : son état de concentration, le souvenir d'une expérience similaire négative, positive ou neutre, ses propres besoin de reconnaissance, ses états émotionnels comme le stress, peuvent être autant de facteurs qui justifient la nécessité d'une approche rationnelle plus systématique idéalement débarrassée des multiples représentations liées aux expériences passées et divers automatismes cognitifs qu'elles engendrent.

La prise de décision met en jeu plusieurs fonctions cérébrales dont une importante : celle de la perception des informations de notre environnement. La perception est un ensemble d'opérations cognitives qui codent et coordonnent les diverses sensations liées à la présence d'un contexte extérieur, leur donnent une signification et permettent une prise de connaissance de la situation. Ce que rapportent les chercheurs en matière de perception, est que consciemment ou non, nous sommes en réalité toujours actifs : nous sélectionnons, choisissons ce que nous percevons, nous organisons, structurons, interprétons les signaux qui nous parviennent. Une idée unanimement admise par les chercheurs en croisant les approches physiologiques, psychologiques, psychiatriques et sociologiques de la perception est que consciemment ou inconsciemment, nous sélectionnons ce qui nous intéresse de notre environnement, et ce que l'on connaît (BACHMANN T. (2011)). Certains facteurs favorisent cette sélection : les facteurs environnementaux : l'intensité, la dimension, le contraste, la répétition, le mouvement, la familiarité; les facteurs physiologiques (physiques), le corps humain ayant des limites physiologiques qui limitent la perception ; les facteurs psychologiques : la motivation, chacun tend à percevoir en priorité ce qui correspond à ses besoins ou ses intérêts, les expériences et apprentissages passés appelés grille perceptuelle car nous percevons plus ce que nous connaissons (ANDERSON J.R (1990)). Nos apprentissages et notre formation infuencent ce que nous percevons. Nous utilisons tous une «grille perceptuelle », elle est faite de tout ce qui rend un individu unique : notre physiologie, nos motivations, aspirations, besoins, intérêts, peurs, désirs, apprentissages, expériences, formations, etc.

Existe-t-il un moyen d'optimiser notre perception, de la rendre plus complète et objective afin que l'intuition ou la réflexion puissent être les plus justes ? Comment les récentes techniques d'investigation cérébrale et les nouveaux modèles cognitifs nous permettent d'expliquer ces biais cognitifs? Des neuroscientifiques dont le Docteur Jeffrey L. Fannin, au Centre « Cognitive Enhancement » se sont intéressés à la latéralisation cérébrale fonctionnelle et sa place dans les prises de décision à travers l'étude des ondes cérébrales. Ces études ont permis la mise au point d'un outil basé sur les cartographies cérébrales qui permettrait d'optimiser l'état cérébral et d'obtenir des améliorations du bien être des individus au travail. de leurs performances au sein de sociétés, de l'apprentissage, des performances sportives. La théorie sur laquelle ces expériences se basent est appelée « whole-state brain », « l'état complet du cerveau ». Elle est liée à un état de cohérence cérébrale à travers différentes aires des cortex cérébraux droits et gauches qui leur permet de fonctionner de façon synchronisée. De nombreuses publications scientifiques démontrent aujourd'hui le lien de l'augmentation de cette cohérence cérébrale avec la pratique de certains entrainements de méditation ainsi que les nombreux bénéfices de ces entrainements, notamment au niveau émotionnel et de la flexibilité cognitive. Cet état est un état énergétique particulier et ses mécanismes biologiques sont encore étudiés. Il serait lié à une représentation, une perception de l'environnement plus complète, et donc l'optimisation les prises de décisions.

Dans l'étude des prises de décision et des capacités cognitives dans le règne animal, les scientifiques débattent sur les éléments biologiques déterminants et la taille du cerveau comme indicateur d'une plus grande intelligence a été remise en question. Le débat s'est ouvert à l'étude de la taille du cerveau proportionnellement à celle du corps, la taille relative des différentes parties du cerveau, mais aussi la densité cellulaire des différentes parties, les

connections cellulaires. Si les études autour du « whole-state brain » concernent l'Homme et relèvent en parti du domaine psychologique, il pourrait néanmoins être intéressant d'en savoir plus sur les théories et mécanismes mis en jeu, de les comparer aux résultats des recherches chez l'animal et de discuter des mécanismes de la prise de décision aux regards des études cognitives et comportementales chez les animaux.

Comment la théorie de la latéralisation cérébrale a-t-elle été décrite depuis son origine à aujourd'hui, que sait-on réellement de son lien avec le comportement et la prise de décision dans le règne animal? En quoi l'activité électrique du cerveau est liée aux mécanismes de la prise de décision chez l'Homme et que sait-on de l'évolution de la biologie des ondes cérébrales au sein du règne animal? Quelle place occupe la perception de l'environnement dans l'étude de la prise de décision au sein du règne animal, quels sont les mécanismes de conditionnement et de flexibilité comportementaux et leur lien avec l'environnement de l'animal?

T				1• 4•	/ /I '	•
	Induria	CI AN	Intara	lication	cérébra	Ω
1.		ut ia	iauta	usauvu	CCI CDI a.	IJ

1. Historique

Dans les années 1940 Van Wagenen et Herren ont introduit le concept de la chirurgie sectionnant la connection entre les deux hémisphères cérébraux (ou commissurotomie) afin de contrôler des crises d'épilepsies de certains patients (VAN WAGENEN W. P, HERREN R. Y. (1940)). Cet essai n'a pas connu de réussite. A.J Akelaitis a alors étudié ces patients à l'Université de Rochester et n'a montré aucun impact cognitif et comportemental de la déconnexion entre les deux hémisphères cérébraux.

De leur côté, Sperry et ses collègues ont développé des techniques afin d'évaluer les fonctions de chaque hémisphère indépendamment (MYERS R. E. (1956); MYERS R. E., SPERRY R. W. (1958)). Ils ont réalisé leurs expériences sur des rats, singes, chats, ayant préalablement subit une commissurotomie. Ils se sont alors aperçus que l'entrainement d'un hémisphère cérébral laissait l'autre hémisphère naîf. Les résultats de l'Institut de Californie montrent en effet qu'endommager la commissure cérébrale chez des animaux non-humains limite profondément l'échange d'information entre les deux hémisphères.

Trente ans plus tard Philip Vogel et Joseph Bogen, neurochirurgiens à Loma Linda Medical School ont trouvé un argument pour réintroduire la chirurgie de commissurotomie afin de contrôler les crises d'épilepsie sévères (VAN WAGENEN W. P, HERREN R. Y. (1940)). Une commissurotomie complète a été réalisée sur un patient présentant des crises mettant sa vie en jeu (BOGEN J. E., VOGEL P. J. (1962)). Les chirurgies précédentes étaient accusées de n'avoir pas été bien menées, de n'avoir pas permis l'entière section du corps calleux, expliquant donc leur échec. Sperry et Gazzaniga ont découvert que cet individu ne pouvait plus décrire verbalement un stimulus présenté à son hémisphère droit. C'est ainsi que la théorie de la latéralisation cérébrale est née et que Sperry et Gazzaniga ont poursuivi les recherches.

Depuis les recherches sur la latéralisation cérébrale ont permis d'apporter des aperçus importants dans les mécanismes neuronaux, car la fonction de chaque hémisphère a pu être testée indépendamment de l'autre. L'étude de patients à Caltech, Harvard, Yale, Medical College of Ohio, Dartmouth, UC Davis et plus récemment en Italie ont confirmé les résultats jusque-là obtenus.

2. Méthodes d'étude

Endommager sévèrement tout le corps calleux bloque le transfert inter-hémisphérique des informations perceptuelles, sensitives, motrices, et permet d'avoir un aperçu des différences hémisphériques ainsi que les mécanismes à travers lesquels ils interagissent (GAZZANIGA M. S. (2000)). C'est pourquoi l'étude de patient ayant subi une commissurotomie a permis l'investigation de cette asymétrie fonctionnelle cérébrale.

De plus, on sait aussi que l'information visuelle perçue dans le champ visuel droit est traitée par l'hémisphère gauche du cerveau, et vice versa. En effet, les nerfs optiques quittent les deux yeux au niveau des disques optiques et se réunissent pour former le chiasma optique où les axones provenant de la rétine décussent, c'est-à-dire changent de côté. Les axones en provenance du côté nasal de la rétine vont changer de côté au niveau du chiasma optique. La partie de la rétine du côté des tempes reçoit déjà son information du champ visuel qui lui est opposé, les axones continuent tout droit dans le tractus optique. Ainsi, la moitié gauche du champ visuel est perçu par l'hémisphère cérébral droit, et la moitié droite est perçue par

l'hémisphère gauche (RIGAUDIERE F., LE GARGASSON J.F, DELOUVRIER E. (2010)). A partir de ce principe des expériences ont pu être réalisées sur des patients ayant eu une commissurotomie. On présente par exemple une photo aux patients dont le corps calleux a été sectionné, d'abord au champ droit, soit à l'hémisphère gauche ; puis au champ gauche, soit à l'hémisphère droit. En demandant la première fois au patient ce qu'il a vu, il répond le nom de l'objet visionné. Dans le second cas, le patient ne sait pas répondre à la question mais peut montrer l'objet qu'il reconnait en photo au milieu d'autres photos. Ces expériences ont permis d'observer que l'hémisphère gauche permet la verbalisation, et l'hémisphère droit permet la résolution de taches visio-motrices (GAZZANIGA, MICHAEL S. (1975)).

Les scientifiques ont aussi mis en évidence le fait que chacun des deux hémisphères puisse contrôler le haut de chacun des membres antérieurs mais que la mobilité des mains soit traitée uniquement par l'hémisphère cérébral du côté opposé (SINGH I. (2005)). Ainsi, la préférence d'utilisation d'une main fournit des indices sur l'utilisation d'un hémisphère cérébral plutôt que l'autre.

L'étude du flux sanguin dans les deux cortex cérébraux chez l'Homme a aussi permis de mettre en évidence des différences individuelles dans l'activation hémisphérique lors de certaines tâches. Des différences peuvent également être étudiées grâce à des méthodes de mesure indirectes (électroencéphalogramme et étude du mouvement oculaire latéral) (C.GUR R., REIVICH M. (1980)).

Les résultats sont en faveur d'un lien entre l'activation latérale hémisphérique, les performances cognitives et les stratégies de résolution d'un problème, comme nous allons le voir.

3. <u>Connaissances à propos de l'asymétrie cérébrale fonctionnelle chez l'Homme jusqu'à aujourd'hui</u>

L'asymétrie fonctionnelle la plus importante chez les Hommes est celle du domaine du langage. Dans la vaste majorité de la population, l'hémisphère gauche est dominant par rapport au langage. Les discours sont générés par cet hémisphère (MOUNTCASTLE V B. (1962)). L'hémisphère gauche est spécialisé dans le langage écrit, même si l'hémisphère droit à une petite capacité de lecture. Il est capable de lire des mots en entier mais ne peut convertir ce qu'il lit en sons, une tâche qui est facilement accomplie par l'hémisphère gauche (ZAIDEL E., PETERS A. M. (1981); ZAIDEL E.BENSON D.F (1985)). L'hémisphère gauche qui domine pour la fonction du langage est complémenté par la spécialisation de l'hémisphère droit dans les processus spatiaux-visuels. En effet, les études montrent la supériorité de cet hémisphère pour diverses tâches impliquant la vue d'ensemble (NEBES R. (1972)), la vision spatiale (NEBES R. (1973)), la détection de mouvements (FORSTER B. A., CORBALLIS P. M., CORBALLIS M. C. (2000)), la rotation mentale (CORBALLIS M. C., SERGENT J.(1988)), l'association spatiale (CORBALLIS P. M., FUNNELL M. G., GAZZANIGA M. S. (1999)), et la capacité à différencier une représentation miroir (CORBALLIS P. M., FUNNELL M. G., GAZZANIGA M. S. (1999)). En dépit des différences hémisphériques dans ces tâches, les deux hémisphères peuvent être égaux dans les performances pour de nombreuses tâches visuelles qui n'impliquent pas une composante spatiale (CORBALLIS P. M., FENDRICH R., SHAPLEY R., GAZZANIGA M. S. (1999)).

La préférence dans l'usage des mains et les asymétries cérébrales sont liés (AMUNTS K. et al. (1996)). Si dans de nombreuses espèces des individus ont des préférences motrices pour un coté de leurs corps, il semblerait que l'Homme soit la seule espèce à présenter une distribution non aléatoire concernant la préférence manuelle. On sait que la plupart des Hommes (90%) préfèrent utiliser leur main droite, comme cela a pu être observé dans presque toutes les cultures et ethnies à travers l'histoire (CORBALLIS M.C.(2003); COREN S., PORAC C. (1977)). Des études statistiques suggèrent que la latéralité manuelle pourrait être sous contrôle génétique. Il existe au moins deux modèles génétiques connus à ce propos (CORBALLIS M.C. (1997); KLAR A.J. (1999)). Bien que ces modèles semblent refléter des mécanismes génétiques de l'asymétrie corticale et de la latéralité manuelle, les gènes qui régulent ces asymétries n'ont pas été clairement identifiés.

Les études sur la mémoire révèlent que l'hémisphère gauche dirige la capacité à déterminer la source de la mémoire, en basant l'information dans le contexte large qui leur est associé. L'hémisphère droit lui s'en tient plutôt à l'aspect perceptuel des stimuli. Ainsi les scientifiques suggèrent que les phénomènes de fausse mémoire pourraient être attribués non pas à une mauvaise mémorisation mais à une mauvaise remobilisation des informations : l'hémisphère gauche permet de beaucoup chercher la signification des évènements, un ordre aux choses et généraliser de façon excessive (WALKER S.F (1980)).

Un autre domaine dans lequel les hémisphères cérébraux humains ont été supposés différemment impliqués est l'expression, la perception, l'expérience de l'émotion. Le vécu émotionnel est généralement relié au contrôle par l'hémisphère droit (GAINOTTI. G. (1972); GAZZANIGA M. S. (1975); ORNSTEIN, R. E. (1972)). L'hémisphère droit serait en effet spécialisé dans la perception des informations sensorielles en provenance du corps comme les émotions, la représentation de l'état fonctionnel des viscères, et celle de l'état fonctionnel des muscles squelettiques des membres, du tronc et du visage d'autre part. Les messages relatifs aux cotés droits et gauches du corps convergent dans l'hémisphère droit, au niveau des trois régions du cortex somato-sensoriel (DAMASIO A.R, (1994)).

Même si les comportements agressifs chez les humains sont reconnus complexes, il doit être noté qu'au moins un type d'agressivité a été relié à une forte activation de l'hémisphère droit (ROHLFS P., RAMIREZ J. M (2006)). Les humains montrent une tendance générale de spécialisation de l'hémisphère droit dans les comportements agressifs. Même si les mécanismes sont encore peu connus l'hémisphère droit a plusieurs fois été lié aux émotions négatives (DAVIDSON R.J. (1992); DAVIDSON R.J. (1995)).

Des données d'IRM combinées à des expériences avec des patients ayant subi une commissurotomie a permis de nombreuses observations sur la nature de la perception causale (ROSER M. E., FUGELSANG J. A., DUNBAR K. N., CORBALLIS P. M., GAZZANIGA M. S. (2005)). Elles indiquent que la perception de la causalité physique est le résultat de processus corticaux mis en jeu dans l'hémisphère droit. A l'inverse, des inférences causales d'ordre supérieur sont basées sur des processus de l'hémisphère gauche. Ainsi, dans un cerveau intact, l'activité coordonnée des deux permet une compréhension complète de la causalité dans le monde physique.

De nombreuses études ont été réalisées, amenant à montrer que l'hémisphère gauche dominerait dans les tâches de résolution mathématiques, le raisonnement logique, la synthèse

alors que l'hémisphère droit dominerait dans les taches de reconnaissances, d'attention spatiale, de traitement des émotions, dans les fonctions musicales et artistiques. Les personnes les plus créatives notamment ont tendance à plus utiliser leur cortex cérébral droit (KATZ A. N. (1983)). Mais ces notions demeurent très larges et des approfondissements sont nécessaires, comme nous allons le voir plus loin.

Une expérience intéressante a montré qu'à la vue d'un objet l' hémisphère droit est plus actif lors du traitement des propriétés perceptuelles de l'objet, alors que l'hémisphère gauche est plus actif lors de la réflexion autour des raisons pour lesquelles l'objet pourrait être utilisé (WARRINGTON E. K. (1982)).

Sectionner le corps calleux a amené à la question fondamentale à propos de la nature du soi : chaque hémisphère a-t-il son propre sens du soi ? Les recherches sur les patients a permis d'établir que chaque hémisphère est spécialisé pour certaines fonctions et est capable de traiter des stimuli sans l'aide de l'autre, mais est-il possible que chacun ait son propre référentiel du soi ? (TURK D. J., HEATHERTON T. F., MACRAE C. N., KELLEY W. M., GAZZANIGA M.S (2003)) De premières observations ont indiqué que cela se pourrait (GAZZANIGA M. S. (1972), n.d.). Les données indiquent que le sens du soi provient de réseaux distribués dans les deux hémisphères (COONEY J. W., GAZZANIGA M. S. (2003) ; TURK D. J., HEATHERTON T. F., MACRAE C. N., KELLEY W. M., GAZZANIGA M.S (2003)). Il est probable que les deux aient leurs processus spécialisés et que le sens de soi soit construit par l'interprétation de l'hémisphère gauche, à partir des données de ces réseaux.

Cependant, il faut faire attention à l'extrapolation. Par exemple, un patient de 70 ans ayant des troubles vasculaires endommageant particulièrement le splénium (extrémité postérieure du corps calleux) pouvait être considéré comme un patient ayant subi une commissurotomie, et pourtant celui-ci a pu conserver ses capacités de langage (GAZZANIGA, MICHAEL S., (1998)). Ce genre de fait suggère que dans le développement normal une redondance existe dans le système : tout du langage ou des fonctions spatiales n'est pas strictement latéralisé. L'hémisphère droit par exemple peut aussi parler mais avec une syntaxe moins développée. De nombreuses études ont révélés que des personnes ayant perdu un hémisphère cérébral entièrement avaient pu retrouver et développer approximativement des capacités normales. De même que si un dommage a lieu tôt dans la vie d'un individu, il y a par exemple une bilatéralisation du langage (GAZZANIGA, MICHAEL S., (1998)). Des personnes ayant subi des traumatismes cérébraux plus tardivement peuvent dans les deux cas parvenir à parler à nouveau, même si c'est avec plus ou moins de difficulté et de succès selon l'hémisphère. Il existe aussi des variations de plasticité inter-individuelles. On peut par exemple citer une personne ayant eu le corps calleux sectionné mais qui a pu réapprendre le langage 13 ans après le chirurgie, et ceci dans les deux hémisphères (GAZZANIGA, MICHAEL S. (1975)).

Dans certains cas les deux hémisphères semblent pouvoir fonctionner totalement indépendamment. C'est le cas par exemple en ce qui concerne la capacité d'attention (LUCK S. J., HILLYARD S. A., MANGUN G. R., GAZZANIGA M. S. (1989)). L'attention met en jeu plusieurs structures dans le cortex et le subcortex qui est la partie du cerveau la plus primitive. Dans les années 1980 J.D Holtzman de l'Université de Cornell a trouvé que chaque hémisphère était capable de diriger l'attention spatiale dans sa propre sphère sensitive d'une part mais aussi jusqu'à une certaine mesure dans la sphère opposée. Ces découvertes ont

suggèré que le système de l'attention pouvait fonctionner indépendamment dans chaque hémisphère mais qu'il est commun aux deux hémisphères, au moins en regard des informations spatiales. Cette mise en commun peut toujours fonctionner grace à des connections, outre le corps calleux (GAZZANIGA, MICHAEL S. (1975)).

La difficulté des tâches influence l'intégration inter-hémisphérique. Les tâches simples sont mieux traitées dans un hémisphère, alors que les tâches plus complexes bénéficient de la coopération inter-hémisphérique (HOLTZMAN J. D., GAZZANIGA M. S. (1982)). Les recherches sur le système de l'attention en particulier révèlent que plus une tâche à résoudre est difficile pour un hémisphère dont le système de l'attention est mis en jeu, plus les ressources de l'autre hémisphère sont sollicités. L'influence de la difficulté d'une tâche sur l'intégration inter-hémisphérique a bien été étudiée (BANICH M. T., BELGER (1990); BELGER A., BANICH M. T. (1998); WEISSMAN D. H., BANICH M. T. (2000)): lorsque les capacités de traitement d'un hémisphère sont inadéquates pour une tâche donnée, les ressources de la seconde sont mobilisées.

De nombreuses études ont également montré que pour des tâches fortement latéralisées dans un cerveau de jeune adulte, les cerveaux de personnes plus âgées montrent une activation neurale bilatérale (BANICH M. T. (1998); WEISSMAN D. H., BANICH M. T. (2000)). Une explication est que l'activation bilatérale a lieu en réponse à une diminution de la capacité neuronale d'un hémisphère, par phénomène de vieillissement cellulaire.

Cet usage introduit la question de la manière dont le corps calleux alloue l'utilisation des ressources entre les deux hémisphères. Les différences individuelles dans l'organisation du corps calleux déterminent peut-être les voies d'intégration inter-hémisphérique, et influencent la latéralisation fonctionnelle (COLVIN M. K. (2004); COLVIN M. K., WIG G. S., KELLEY W. M., GRAFTON S. T., GAZZANIGA M. S. (2005)). Cette nouvelle information déterminée par neuro-imagerie appelle à repenser les conclusions à propos des interactions inter-hémisphériques qui ont été tirées à partir d'expériences sur le cerveau à commissurotomie uniquement. Combiner des tests comportementaux et des études IRM permettra d'en apprendre encore plus sur la fonction du corps calleux. Enfin il ne faut pas oublier que malgré la déconnection corticale, les deux hémisphères sont tout de même connectés à travers des connections subcorticales. Une intégration inter-hémisphérique est possible même lorsque la commissure corticale est sectionnée (LAMBERT A. J. (1991))(CORBALLIS M. C. (1994)).

4. <u>Latéralisation, spécialisation ou dominance cérébrale : des termes</u> à ne pas confondre

(HABIB M. (2009)) Lorsque l'on se réfère à l'asymétrie fonctionnelle du cerveau, on utilise de façon à peu près indifférente les termes de spécialisation, latéralisation ou dominance. En fait, chacun de ces trois termes possède sa propre signification. Comme l'explique M.Habib (HABIB M. (2009)), on parle de spécialisation d'un hémisphère dans une fonction donnée et de latéralisation d'une fonction à un hémisphère, tout en sachant qu'un hémisphère n'est jamais le seul impliqué dans une fonction (comme en témoignent, après lésion unilatérale par exemple, les possibilités de récupération d'une fonction par la mise en jeu de l'hémisphère controlatéral), et qu'une fonction n'est jamais strictement localisée à un hémisphère, grâce en particulier à la

richesse des connexions inter-hémisphériques. Le terme de dominance cérébrale est souvent banni en raison du fait qu'il sous-entend qu'un hémisphère joue un rôle fonctionnel plus important (en l'occurrence le gauche qui, contrôle à la fois l'activité de la main droite et les principaux mécanismes de la parole et du langage). De fait, le rôle fonctionnel de l'hémisphère droit, réputé « mineur », s'est avéré complémentaire et sans doute aussi crucial, souvent largement supérieur au gauche dans certains domaines de la vie mentale et cognitive. Il existe toutefois des circonstances où l'hémisphère gauche apparaît « dominer » le droit, par exemple dans certains actes délibérés, comme en témoignent les comportements moteurs aberrants de sujets « split-brain », chez qui la séparation des hémisphères révèle la prévalence de l'hémisphère gauche dans la prise de décision d'un acte et le contrôle de son déroulement.

Que les deux hémisphères fonctionnent de manière différente et complémentaire est une propriété du cerveau humain qui, jusqu'à présent, n'a pas reçu une explication simple et univoque. Au contraire, il apparaît que ce qu'il est convenu d'appeler la dominance cérébrale est une qualité probablement multifactorielle, répondant à des mécanismes sous-jacents de nature diverse, innés pour les uns, environnementaux pour d'autres, ayant abouti, au cours des âges, à une caractéristique majeure du cerveau humain, la latéralisation des fonctions, fruit d'une longue évolution peut-être permettant d'optimiser les relations cerveau-cognition. En outre, la distribution de cette qualité dans une population donnée est inégale entre les individus et varie selon les fonctions en cause, répondant à une règle selon laquelle une majorité des individus présentent un pattern dit « typique », parce que le plus fréquent, alors que les autres divergent de ce pattern typique. Enfin, chez un individu donné, la latéralisation de diverses fonctions semble se faire de manière conjointe, en particulier pour les deux les plus largement étudiées : la latéralisation du langage et la préférence manuelle, toutes deux étant chez la grande majorité des individus liées à l'hémisphère gauche. A l'inverse, la spécialisation de l'hémisphère droit pour les émotions, l'attention, les processus visuo-spatiaux, entre autres, a été beaucoup moins souvent prise en considération dans la recherche des mécanismes neurobiologiques responsables.

5. <u>Discussion : « cerveau droit » et « cerveau gauche » des concepts</u> à ne pas extrapoler

L'étude et les découvertes autour de la latéralisation suscitent un grand engouement mais doivent être considérées et décrites de façon juste. Bien souvent il faut se méfier des sources d'information dans lesquelles on peut malheureusement trouver de nombreuses généralisations fausses.

Sperry a publié un essai en 1984 dans le journal *Neuropsychologia* dans lequelle lui-même a précisé: « les polarités de styles cognitifs dits "gauche et droit" observées expérimentalement sont une idée générale avec laquelle il est très vite arriver d'extrapoler. Il est important de se souvenir que les deux hémisphères dans un cerveau intact tendent à fonctionner ensemble comme un tout. » Il est donc important d'adopter un regard critique sur les nombreuse publications autour du sujet et de faire quelques précisions (SPERRY R. (1984)).

Notons tout d'abord que les différences révélées par les patients ayant subi une comissurotomie ont bien été répliquées (puis étendues) en utilisant des techniques plus modernes ainsi qu' avec des personnes présentant des cerveaux intacts.

De façon certaine, les résultats montrent bien que lorsque les hémisphères sont connectés ils ne partagent pas toutes les informations et n'opèrent pas d'une façon strictement unifiée. En effet, physiquement cela n'est pas faisable car la connection nerveuse que constitue le corps calleux n'est pas assez grande comparée aux réseaux neuronaux que représentent les deux hémisphères.

Cependant, les fonctions exécutées par les deux hémisphères peuvent effectivement être différentes mais d'une façon plus subtile que beaucoup de personnes le pensent.

Dans une étude par des chercheurs de l'Université de l'Utah, plus de 1000 participants ont été sujets d'une analyse fontionnelle de milliers de régions cérébrales afin de déterminer s'il existait une préférence d'utilisation d'un hémisphère plutôt qu'un autre. L'étude a révélé que si l'activité était parfois supérieure dans certaines régions, l'activité des deux côtés du cerveau était essentiellement égale. Le docteur Jeff Anderson qui a mené le projet a dit : « Il est absolument vrai que certaines fonctions cérébrales ont lieu dans un des deux hémisphères. Le langage tend à être dans le gauche. Mais les gens n'ont pas un réseau neuronal plus fort que l'autre. Il semblerait que ce soit plutôt déterminé connection à connection » (NIELSEN J.A. , ZIELINSKI B.A., FERGUSON M.A., JAINHART J.A., ANDER J.S (2013)).

En effet, aucune preuve de l'existence de phénotypes que l'on pourrait appeler « gauche dominant » ou « droit dominant » n'a été apportée. Un hémisphère n'est pas plus faible qu'un autre et les personnes n'utilisent pas préférentiellement une partie plutôt qu'une autre d'une façon générale. La neuro-imagerie ne fournit pas de preuve que de telles différences phénotypiques entre une dominance droite ou gauche existe : la latéralisation des connections cérébrales semble être plus locale que globale, et les données ne soutiennent pas l'existence de phénotypes « cérébral gauche » ou « cérébral droit ». Selon les chercheurs, il y a de façon très probable des différences de spécialisation hémisphérique à travers une population, mais ces différences sont très difficiles à mettre en évidence de façon sûre (NIELSEN J.A. , ZIELINSKI B.A., FERGUSON M.A., JAINHART J.A., ANDER J.S (2013)).

Il est d'ailleurs souvent énoncé que le cerveau droit et le cerveau gauche sont liés respectivement à la créativité et à la logique. Ces affirmations rencontrent cependant un problème même de définition. Souvent, le coté logique est associé aux capacités en mathématiques. Pourtant, les mathématiques regroupent de nombreuses capacités qui ont lieu dans les deux hémisphères. En effet, l'activité dominante à gauche est surtout observée pour des tâches de comptage et récitation de multiplication qui font aussi intervenir la mémorisation d'information verbales et donc pas vraiment ce que l'on peut appeler la « logique ». L'hémisphère droit peut être préférentiellement activé pour des tâches de quantification d'objets (DICKSON D., FEDERMEIER K. D. (2017)).

De même, si des troubles d'aphasie sont beaucoup plus associés à des dommages dans l'hémisphère cérébral gauche que droit, comme tout autre capacité complexe, le langage est permis par un travail séparé et conjoint des deux hémisphères. Certains résultats mènent par exemple à supposer que l'hémisphère droit pourrait jouer un rôle dans la création d'une expérience sensorielle riche qui accompagne souvent la compréhension du langage (ROMMERS J., FEDERMEIER K. D.)

Il ne faut pas oublier que ces deux parties cérébrales ne fonctionnent pas strictement de façon séparée, elles fonctionnent toujours comme un système. En effet, de récentes recherches (SINGH H., O'BOYLE M.W (2004)) ont montré que le cerveau n'était pas aussi dichotomique que cela. Par exemple, la recherche a montré qu'une capacité à faire des mathématiques supérieure à celle d'autres individus peut être liée au moment où les deux hémisphères fonctionnent ensemble. Lors des tests de cette étude, pour la moitié des adolescents et étudiants en faculté, des asymétries d'activité hémisphérique ont été mises en évidences pour différentes tâches cognitives. Cependant les garçons particulièrement doués en mathématiques, dits « précoces » n'ont révélés aucune de ces différences hémisphériques. Les enfants précoces en maths étaient aussi bons dans les deux tâches proposées, et avec les deux hémisphères. Le co-auteur le Docteur Michael O'Boyle, affirme : « Nous n'avons pas une partie spécialement dédiée aux mathématiques quelque part dans le cerveau mais l'organisation fonctionnelle du cerveau est telle qu'une partie, en collaboration avec l'intégration des informations traitées ailleurs, est prédisposée à l'utilisation des compétences spatiales et d'abstraction, ce qui est très utile pour des problèmes de mathématiques. »

Les récentes avancées espèrent que les découvertes à propos des différences hémisphériques permettront de ne plus penser en terme de cartographie fonctionnelle. Les chercheurs pensent aujourd'hui que les fonctions cognitives relèvent de la configuration des réseaux neuraux: le rôle des différentes régions cérébrales dépend du réseau auquel elles appartiennent et de son activité au cours du temps.

Les différences cognitives mesurables s'expliquent certainement par de légères différences dans la force avec laquelle les aires cérébrales sont connectées, ce qui conduit à des schémas d'activation neuronaux à travers le temps réellement différents. Pour le langage par exemple, il a été montré que les connections dites "top-down" influencaient plus l'hémisphère gauche que le droit. La psychologie cognitive appelle aussi ces connections "traitement descendant": ce sont les processus qui utilisent des connaissances concernant l'environnement et qui influencent la perception. L'hémisphère gauche est plus prompt à anticiper les mots et les processus de l'hémisphère gauche sont plus influencés par ces prédictions. L'hémisphère droit à l'inverse est plus influencé par d'autre types de connections dites "bottom-up" (ou "traitement ascendant" : processus qui utilisent les informations provenant des organes sensoriels et analysent l'environnement seulement sur la base de ces informations) et est donc plus prompt à se souvenir des détails des mots qu'il a rencontré (SHUKHAN Ng, PAYNE B. R., STEEN A. A., STINE-MORROW E. A. L., FEDERMEIER K.D (2017)). De très légères différences de connections mènent donc à des perceptions, des significations, des mémorisations des mots différentes et mesurables.

Pour finir, il est intéressant de noter que M.Kosslyn, neuroscientifique en cognition, et G.Wayne Miller, auteur, ont écrit un nouveau livre en 2013 <u>Top Brain, Bottom Brain: Harnessing the Power of the Four Cognitive Modes</u> dans lequelle ils présentent une nouvelle distinction qui est la distinction « partie haute ou basse du cerveau ». Ils y décrivent de nouvelles tendances ou styles cognitifs selon les localisations hautes ou basses des hémisphères cérébraux. Selon eux cependant, tout le monde utilise toutes les parties cérébrales, mais plus ou moins intensément, et ce qui compte par-dessus tout serait la façon dont les parties interagissent entre elles.

Tout en conservant les concepts énoncés plus haut dans ce paragraphe, qui mettent en garde contre la catégorisation des aires cérébrales, le déterminisme de la localisation fonctionnelle, la

généralisation des phénomènes mesurables, cette nouvelle distinction permet de remettre en perspective la primauté de la séparation droite et gauche des hémisphères cérébraux.

Discussion autour du phénotype souvent associé à l'hémisphère droit : celui de la créativité, et du traitement des émotions

Ces phénotypages soulèvent tout de même un ou deux questions intéressantes. En effet, les excès de dualisation et de généralisation entre les fonctions de l'hémisphère droit et celles de l'hémisphère gauche aboutissent bien souvent à l'opposition entre émotions, créativité et rationnalité, mathématiques. Si le modèle complémentaire entre un cerveau gauche dit « rationnel, mathématique » et un cerveau droit dit « lié aux émotions, créatif » n'est, nous l'avons vu, pas recevable, il est intéressant d'éclaircir ces concepts en faisant le point sur la place de l'hémisphère droit dans la créativité et celle des émotions dans les prises de décision.

Des études (ABERG KC, DOELL KC, SCHWARTZ S, (2016)) apportent des informations supplémentaires sur la contribution de l'hémisphère droit dans les capacités créatives : l'idée que la créativité réside dans l'hémisphère cérébral droit n'est pas totalement exacte. Cependant la créativité met en jeu des processus d'association qui ont bien lieu dans l'hémisphère droit. Il a été montré qu'une réponse neurale réduite dans le système dopaminergique de l'hémisphère droit permettait de plus grandes performances de créativité et une optimisation des processus d'association dans cet hémisphère.

La créativité serait donc en partie au moins liée à l'activité de la dopamine et aux processus d'association qui ont lieu dans l'hémisphère droit.

Concernant les émotions, Antonio R. Damasio directeur du département de neurologie de l'Université de l'Iowa, aux Etats-Unis, et enseignant à l'institut d'études biologiques de La Jolla, défend (DAMASIO A.R (1994)) que le raisonnement aboutissant à la prise de décision est indissociable de la perception des informations en provenance du corps, en particulier ici les émotions. Selon lui être rationnel, ce n'est pas se couper de ses émotions. Le cerveau qui pense, qui calcule, qui decide n'est pas autre chose que celui qui rit, qui pleure, qui aime, qui éprouve du plaisir et du déplaisir. A.R Damasio révèle des acquis de la neurologie contre ceux qui voudraient réduire le fonctionnement de l'esprit humain à de froids calculs dignes d'une machine. Dans son récit il montre qu'il existe un amoindrissement concomitant de la faculté de raisonnement et de la capacité d'éprouver des émotions. Cela est observé dans le cadre de lésions préfrontales mais aussi d'autres sites cérébraux. Cette double déficience suggère l'existence d'interactions entre le système neural responsable de la capacité de ressentir des émotions et celui sous-tendant la faculté de raisonnement. Certaines régions sont particulièrement notées comme une région de l'hémisphère cortical droit dans lequel figure diverses aires corticales assurant le traitement des informations en provenance du corps; ou encore un autre site des structures limbique: l'amygdale.

Les observations sur les états pathologiques se traduisant par des déficits dans la faculté de raisonnement et de prise de décision, ainsi que dans la capacité d'exprimer et ressentir des émotions, mettent en évidence les faits suivants :

- Il existe une région du cerveau humain, le cortex préfrontal ventro-médian, dont la lésion perturbe, de façon constante et très claire, les processus de raisonnement et de prise de décision, ainsi que ceux de l'expression et de la perception des émotions, surtout dans le

domaine personnel et social.

Les processus neuraux sous-tendant la raison et les émotions se « recoupent » au niveau du cortex pré-frontal, ainsi qu'au niveau de l'amygdale.

- Il existe une région dans le cerveau humain, constitué par un ensemble d'aires corticales somato-sensorielles situées dans l'hémisphère droit, dont la lésion perturbe également les processus de raisonnement et de prise de décision, ainsi que ceux relatifs à l'expression et à la perception des émotions et, en outre, interrompt la perception des messages sensoriels en provenance du corps.
- Il existe des régions situées dans le cortex pré-frontal, outre le secteur ventro-médian, dont la lésion perturbe aussi les processus de raisonnement et de prise de décision, ainsi que ceux relatifs à l'expression et à la perception des émotions, mais selon des modalités différentes : soit le déficit est beaucoup plus large, impliquant les fonctions intellectuelles dans tous les domaines.

En bref, il semble y avoir dans le cerveau humain une série de systèmes neuraux impliqués de façon étroite dans les processus de pensée orientés vers un but, que nous appelons raisonnement, ainsi que dans l'organisation des réponses que nous appelons prises de décision et cette série de systèmes est aussi impliquée dans les processus présidant à l'expression et à la perception des émotions, et se rapporte en partie au traitement des messages provenant du corps.

6. <u>Etude de la latéralisation chez les animaux, sa place dans le</u> comportement, les prises de décision

a. Définition de la latéralisation

Avant de s'intéresser à la latéralisation cérébrale les scientifiques ont commencé par observer la latéralisation d'une façon générale. De récentes études sur les Primates, les Oiseaux, les Poissons, suggèrent que l'asymétrie est connue chez beaucoup de Vertébrés. Une grande variation de la latéralisation est observée dans les répartitions au sein d'une même espèce, les directions et les degrés de latéralisation (TORRICE M. (2009))((BISAZZA A., FACCHIN L., PIGNATTI R., VALLORTIGARA G. (1998); BROWN C, GARDNER C, BRAITHWAITE V.A, (2004); BROWN C., MAGAT M. (2011); FACCHIN L, BISAZZA A, VALLORTIGA G. (1999)) ((BYRNES E.E, VILA POUCA C., BROWN C.(2016)).

Trois sortes distinctes de distributions de la latéralisation sont nommées (LESLEY J. ROGERS, (2002)).

La première est l' «antisymétrie ». Elle est présente dans la majorité des individus d'une population, ou d'une espèce, mais il n'y a pas de biais latéral global dans la population. Pour un trait donné, le côté le plus prononcé est aléatoirement le droit ou le gauche. La préférence d'utilisation d'une patte chez les rongeurs est l'exemple le plus connu pour illustrer cette forme de latéralisation. En effet, la moitié des individus préfère utiliser la patte gauche afin d'atteindre de la nourriture dans un tube, alors que l'autre moitié préfère utiliser la patte droite (BULMAN-FLEMING M. B., BRYDEN M. R, ROGERS T. T. (1997); COLLINS R. L. (1985)). La majorité des individus a une préférence de patte mais la population en elle-même n'a pas de tendance à utiliser un côté plus que l'autre.

La seconde sorte de latéralisation est la « latéralisation directionnelle » ou « latéralisation de la population ». Elle est présente dans la population autant que chez les individus. Un trait est souvent plus prononcé d'un même côté. Le biais de la population provient du fait que la plupart des individus soient latéralisés dans la même direction, comme c'est le cas par exemple pour le cas des droitiers chez les Humains (MOILER A. R, SWADDLE J. P. (1997)).

La troisième est la fluctuation de la symétrie. Elle se réfère aux populations où la latéralisation a lieu seulement dans un petit pourcentage de la population, et d'une façon aléatoire pour la gauche ou la droite. Dans ce cas, la symétrie dans la population est maintenue en dépit des perturbations du développement, due à des blessures occasionnelles ou des attaques parasitaires qui fait que certains individus de la population seulement sont latéralisés d'un côté ou de l'autre.

Il semblerait aujourd'hui que la latéralisation directionnelle soit le type le plus commun dans les populations en ce qui concerne les fonctions cérébrales et le comportement (PALMER A. R. (1996)).

Il est possible que les préférences individuelles puissent être favorisées par la pratique pour certaines caractéristiques, certaines tâches et dans certaines espèces. Il était par exemple supposé que les Primates avaient acquis des préférences individuelles d'utilisation d'une main à travers la pratique (WALKER S.F (1980)), cependant une examination plus fine montre ce biais de population dans un certain nombre d'autres espèces (McNEILAGE R. E., STUDDERT-KENNEDY M. G., LINDBLOM B. (1987)). De nombreuses études montrent aussi que la latéralisation dépend de la tâche étudiée et que la présence ou non, le degré, la direction de la latéralisation peuvent aussi être liés à de nombreux facteurs comme l'environnement social, le sexe (MOSCICKI M.K, REDDON A.R, HURD P.L (2011)). L'importance de la latéralisation dans une tâche ne permet pas de prédire celle dans une autre. De même une population latéralisée en réponse à un stimulus n'a pas forcément la même réponse à un autre stimulus (MOILER A. R, SWADDLE J. P. (1997)).

Notons enfin qu'une latéralisation comportementale ne reflète pas nécessairement une spécialisation hémisphérique cérébrale. Cependant, même dans les espèces avec un biais moteur (comme la préférence de patte) distribué de façon bilatérale, les chercheurs supposent qu'il y ait une claire latéralisation de l'attention, des processus sensitifs, et des réponses émotionnelles. Les rats présentent un exemple très clair de ceci (BIANKI V. L. (1988); DENENBERG V. H. (1981)). Malgré l'absence de biais de population pour la préférence de patte face à la nourriture cachée, les rats seraient latéralisés au niveau de la population en ce qui concerne la réponse émotionnelle, les capacités spatiales et un certain nombre d'autres fonctions corticales.

La plupart de ces biais de population permettent de construire un modèle général de la spécialisation cérébrale, applicable à travers les espèces de Vertébrés que nous allons voir plus tard.

b. Détermination de la latéralisation cérébrale chez les animaux

Chez les animaux, les façons variées de révéler la latéralisation inclut l'étude de l'altération des hémisphères, des tests mono-oculaires ou mono-auditifs, l'étude de la rotation de la tête afin qu'ils puissent atteindre des informations sensorielles optimales, la mesure des biais moteurs. Les fonctions cérébrales latéralisées se manifestent soit comme des biais de côté lors d'une réponse motrice soit par des réponses différentes au cours des tests mono-oculaires ou mono-auditifs. Dans la plupart des espèces aviaires les yeux sont positionnés latéralement, donc la latéralisation peut être révélée par des tests mono-oculaires car l'information visuelle perçue par chaque œil est traitée par l'hémisphère opposé, bien qu'il y ait aussi quelques projections dans l'hémisphère ipsilateral (ROGERS, DENG (1998)).

Une façon de mener des tests comportementaux a été de comparer la performance d'individus fortement latéralisés et celle d'individus faiblement latéralisés. Comme il est possible de produire des poussins avec ou sans latéralisation pour l'attaque et le comportement alimentaire (ROGERS L. J. (2000)), tester des poussins latéralisés et des cerveaux symétriques a été considéré comme une façon d'étudier l'impact de la latéralisation. Voici l'exemple d'une des méthodes d'étude de la latéralisation fonctionnelle cérébrale les plus connu : deux groupes de poussins sont créés, le premier étant les poussins incubés à la lumière, ce qui provoque une asymétrie cérébrale, et l'autre non. Les poussins sont mis en présence d'un objet menaçant pendant qu'ils sont en train de manger. Les résultats montrent alors que les individus latéralisés mettent moins de temps à détecter la menace que les autres.

D'autres tests consistent à recouvrir un œil d'un groupe de poussin n'ayant pas forcément connu de traitement latéralisant lors de leur incubation (ROGERS L. J., ZAPPIA J. V., BULLOCK S. R (1985)). Des graines mélangées à des cailloux immangeables leur sont proposés. Lorsque l'œil droit est recouvert, et donc lorsque seul leur hémisphère gauche est sollicité pour cette tache visuelle, les poussins ne sont pas capables de séparer des graines et des cailloux. A l'inverse, les poussins sont capables de séparer des graines de cailloux immangeables quand ils utilisent leur œil droit (et donc leur hémisphère gauche) (MENCH J., ANDREW R. J. (1986); ROGERS L. J. (1997)). Ceci signifie que l'hémisphère gauche contrôle la prise de nourriture et cela a été confirmé par le traitement au glutamate (appelé traitement « Wulst ») de la région visuelle de l'hémisphère gauche qui a inhibé la capacité du poussin à catégoriser les graines et les cailloux, alors que le même traitement visuel dans l'hémisphère droit n'a eu aucun effet (MENCH J., ANDREW R. J. (1986)).

Un large nombre de tâches comportementales ont en effet montré que l'hémisphère gauche des poussins est spécialisée dans la catégorisation des stimuli et la direction de réponses appropriées (ANDREW, R. J. (1991)).

c. La latéralisation cérébrale et les capacités cognitives

Il a été accepté que la différence de spécialisation des hémisphères peut renforcer les capacités neurales et cognitives (DUNAIF-HATTIS J. (1984) ; GAZZANIGA M. S., LE DOUX J. E. (1978)). Certaines études sur les animaux montrent que les individus plus latéralisés sont plus rapides pour apprendre une tâche et peuvent accomplir des tâches cognitives plus complexes (MAGAT M., BROWN C. (2009) ; SOVRANO V.A., DADDA M.,

Le traitement en parallèle des informations, le partage des données entre les différentes aires cérébrales est une façon d'augmenter les capacités de résolution de problèmes (DENG C., ROGERS L. J. (1998)). De nombreuses études menées sur les poussins ont déjà été citées.

Des résultats ont été obtenus notamment en testant des chats dans une tâche où ils devaient suivre une tache lumineuse avec l'une de leurs deux pattes avant (FABRE-THORPE M., FAGOT J., LORINCZ E., LEVESQUE F., VAUCLAIR J. (1993)). La comparaison des temps de réaction des chats avec ou sans préférence de patte a pu montrer que les chats manisfestant une préférence de patte avaient un temps de réaction significativement plus court que les autres. Cette capacité renforcée semble dépendre de la canalisation de la réponse vers une patte ou l'autre, et donc du contrôle par l'un des deux hémisphères. Dans ce cas c'est la latéralisation des informations motrices efférentes qui renforce la performance, plutôt qu'une information sensorielle afférente comme pour les poussins. On suppose que cette meilleure performance soit liée à une spécialisation dans différentes fonctions : une patte pour maintenir l'équilibre du corps, l'autre pour suivre un stimulus en mouvement.

Des résultats similaires ont été trouvés chez des singes capucins (*Cebus apella*) ; des individus avec une large préférence pour une main mettent moins de temps à résoudre la tâche qui leur avait été présentée (FRAGASZY D. M., MITCHELL S. R. (1990)). Mc Grew et Marchant (McGREW W. C., MARCHANT L. E (1999)) ont aussi étudié l'efficacité des chimpanzés à attraper des termites et ont pu montrer que des chimpanzés complètement latéralisés attrapaient beaucoup plus de proies pour un même effort fourni, que les autres.

Une corrélation entre l'efficacité de réponse et le degré de latéralisation a aussi été montré chez des perroquets (TORRICE M. (2009)) ou encore des pigeons. Güntürkün (GÜNTÜRKÜN O. (2000)) a testé des pigeons devant faire la différence entre des graines et du gravillon, une tâche mieux réalisée chez les individus avec une dominance hémisphérique au test monoculaire, que les autres. Les chercheurs ont d'abord déterminé la différence de performance pour chaque hémisphère et ont utilisé les résultats pour crée un index des degrés de latéralisation. Ils ont ensuite testé les oiseaux binoculairement pour voir l'association entre le degré de latéralisation et l'efficacité à résoudre la tâche.

De même, une plus forte latéralisation est observée chez les femelles Elasmobranches plutôt que chez les mâles. Cela pourrait leur permettre une meilleure capacité à traiter différents stimuli de l'environnement au cours de l'accouplement, facilitant ainsi l'insémination (DADDA M., BISAZZA A. (2006)).

La spécialisation d'un champ visuel et d'un hémisphère est aussi observable dans la reconnaissance de congénères dans un groupe social (VALLORTIGARA G. (1992)).

La mémorisation visuelle chez les poussins et l'apprentissage de chants chez les oiseaux chanteurs servent de modèle pour l'étude des mécanismes neuraux de la mémoire. Dans les deux cas, la latéralisation neurale est impliquée dans mémorisation. Il semble qu'elle augmente les capacités cérébrales, rendant le traitement des données plus efficace ou en empêchant l'interférence des signaux informationnels (MOORMAN S, GOBES S.M.H, C. VAN DE CAMP F., ZANDBERGEN A., BOLHUIS J.J (2015)). Il y a de forts parallèles comportementaux et neuraux entre l'acquisition d'un langage chez les hommes et du chant chez les oiseaux. Chez les Hommes l'activation cérébrale liée au langage est majoritairement latéralisée à gauche. Au cours de l'acquisition du langage chez les humains, la latéralisation

hémisphérique se développe avec la compétence du langage. Dans des expériences les oiseaux qui imitent leur tuteur correctement sont gauches dominant alors que les imitateurs moins bons étaient droit dominants. Cela est similaire à la compétence du langage et son lien avec l'activation hémisphérique chez l'Homme (OLSON EM, MAEDA RK, GOBES SM. (2016)). Si chez les Homme qui ne parlent qu'une langue, l'activation hémisphérique est dominante à gauche, la latéralisation neurale pour les secondes langues dépend de nombreux facteurs. Les oiseaux chanteurs, comme pour les Hommes, apprennent leurs chants de leurs tuteurs tôt dans leur développement. Plus ils se souviennent du chant de leur premier tuteur, plus l'activation de leur cerveau droit domine lorsqu'ils sont exposés à cette chanson; plus ils ont appris de leur second tuteur, plus ils activent leur hémisphère gauche quand ils sont exposés à ce second chant. Il y a une grande ressemblance avec les humains : les représentations du premier langage formées tôt dans la vie sont maintenues même si l'exposition à ce langage est discontinue. La modification de la dominance hémisphérique liée à l'acquisition de la mémoire auditive précoce et la mémorisation d'éléments plus récents peut être une adaptation évolutive nécessaire à la flexibilité comportementale pour acquérir de nouvelles vocalisations, comme un second langage.

d. La latéralisation cérébrale et les émotions

La perception et la manifestation d'expressions faciales émotionnelles ont été reliées à l'hémisphère droit chez l'humain (WALKER S.F (1980)). Alors que des expressions faciales similaires aux nôtres sont observées chez les primates (JOLLY A. (1972)), et non chez d'autres ordres d'espèces, les mécanismes cérébraux associés à l'émotionnalité ne sont pas restreints à ce groupe. En général, il semble que la moitié de nos structures limbiques soit suffisante pour contrôler notre comportement, et des lésions bilatérales sont nécessaires pour provoquer des détériorations comportementales (WALKER S.F (1980)). Cependant des affirmations à propos du rôle de l'asymétrie hémisphérique dans le contrôle du comportement émotionnel chez les animaux demeurent rares. Les scientifiques défendent qu'il serait préférable de considérer des comportements spécifiques comme l'agressivité, les réponses sexuelles et les réponses à de nouveaux objets, plutôt qu'un index émotionnel global (BYRNES E.E, VILA POUCA C., BROWN C.(2016)).

Les mécanismes étant encore inconnus, une hypothèse a été formulée sur un lien avec les personnalités des individus (GAZZANIGA M. S., LE DOUX J. E. (1978)). Par exemple l'agression semble être un trait très latéralisé chez les Vertébrés et Invertébrés, chez les crapauds (ROGERS L. J. (1997)), lézards (MENCH J., ANDREW R. J. (1986)), poussins,... Des recherches se sont donc focalisées sur le lien entre la latéralisation et le courage, l'agressivité et plus particulièrement la réactivité au stress (BYRNES E.E, VILA POUCA C., BROWN C.(2016)). Celles-ci sont liées (SHERMAN G. F., GARBANATI J. A., HOFMANN M. J., ROSEN G. D., YUTZEV D. A., DENENBERG V. H. (1979)). Les mesures des paramètres physiologiques montrent que l'hémisphère droit est associé à l'expression des émotions intenses souvent négatives et au contrôle des états hormonaux (McGREW W. C., MARCHANT L. E (1999); ROGERS L. J., WORKMAN L. (1989)). L'hypothèse est que la latéralisation à droite est liée à une plus grande réponse émotionnelle et de stress. D'autres études, notamment sur des ouistitis, corroborent ces résultats (MAGAT M., BROWN C. (2009)).

L' « émotionnalité » chez les rats a fréquemment été mesurée en plaçant l'animal pour la première fois dans une boite obscure, et en comptant le nombre de mouvement en un temps donné. Les animaux qui bougent peu sont considérés comme les plus émotionnels (GRAY J. A. (1979)). C'est ainsi qu'une étude, à partir d'ablations hémisphériques, a indiqué que l'hémisphère droit affecterait plus l'émotionnalité que le gauche (DENENBERG V. H., GARBANATI J., SHERMAN G., YUTZEVD A., KAPLAN R. (1978) ; SHERMAN G. F., GARBANATI J. A., HOFMANN M. J., ROSEN G. D., YUTZEV D. A., DENENBERG V. H. (1979)). Cependant aucune conclusion réelle n'est acquise d'après les scientifiques de ces expériences, sans qu'elles ne puissent être répétées.

Enfin, il semblerait que l'engagement hémisphérique dans le traitement des émotions soit espèce dépendant (RACCA A, GUO K, MEINTS K, MILLS D.S (2012)).

e. <u>Discussion des avantages et inconvénients de l'acquisition d'une latéralisation cérébrale</u>

Le biais latéral observé chez les animaux implique des inconvénients certains quant à la survie comme la tendance à s'échapper plus vite seulement lorsqu'un prédateur arrive par l'un des deux côtés ou bien celle d'aborder ses proies plus souvent par la gauche par exemple (ROGERS L. J. (2000)). Mais l'ubiquité de ces caractéristiques suggère qu'elles confèrent un certain avantage évolutif.

Pour commencer comme nous l'avons vu précédemment avec les expériences menées sur les poussins latéralisés ou non, la latéralisation semble permettre une double attention : une attention était dirigée vers la tâche concernant la nourriture à trier (controlée par l'hémisphère gauche), et une vigilance était dirigée vers les prédateurs (controlée par l'hémisphère droit). Nous l'avons noté également, un cerveau latéralisé semble permettre l'optimisation des capacités cognitives grâce au traitement en parallèle des informations, et permettre un temps de réaction plus court. D'une manière générale les individus plus latéralisés seraient aussi plus rapides dans l'apprentissage d'une tâche cognitive (MAGAT M., BROWN C. (2009) ; SOVRANO V.A., DADDA M., BISAZZA A. (2012)). Jusqu'à présent le renforcement des performances n'a été considéré qu'à l'échelle de l'individu. Ces avantages semblent indépendants de la direction de la latéralisation.

Deuxièmement, dans un récent article Rogers et Workman (ROGERS L. J., WORKMAN L. (1989)) reportent que dans les deux premières semaines de vie les poussins non latéralisés grâce au traitement forment des hiérarchies moins stables que l'autre groupe de poussins. Etre latéralisé rendrait les interactions sociales plus prédictibles. Plus récemment, Bisazza et ses collègues ont fourni des preuves convaincantes en faveur de l'association de la latéralisation à l'échelle de la population avec le comportement social. Ils ont pour cela utilisé les poissons comme modèle et ont montré que les poissons moustiques nagaient plus près de leur prédateur lorsqu'un de leur congénère se trouvait à leur gauche (BISAZZA C., CANTALUPO, VALLORTIGARA G (1997)). Le même biais gauche de réponse sociale semble être présente dans d'autres espèces : le crapaud *Bufo marinus* (ROBINS A., LIPPOLIS G., BISAZZA A., VALLORTIGARA G., ROGERS L. J. (1998) ; VALLORTIGARA G., ROGERS L. J., BISAZZA A., LIPPOLIS G., ROBINS A. (1998)) et les babouins Gélada (CASPERD J. M., DUNBAR R. I. M. (1996)) ont une préférence pour diriger leurs adversaires sur leur côté gauche. Enfin en testant la latéralisation de la rotation effectuée face à un détour

imposé chez une large variété de poissons, vivant en banc ou non, il a été montré que la latéralisation de la population était présente dans les espèces qui forment des bancs (BISAZZA A., CANTALUPO C., CAPOCCHIANO M., VALLORTIGARA G. (1999); BISAZZA A., ROGERS L. J., VALLORTIGA G. (1998)). Cela permettrait de mieux maintenir l'intégrité du banc lors d'une attaque de prédateur.

Finalement deux types d'avantages conférés par la latéralisation semblent émerger : un à l'échelle de l'individu, l'autre à celle de la population. Le premier fait référence à des performances renforcées, des réactions plus vives. Le renforcement des capacités cognitives suggère que la latéralisation soit bénéfique à un individu, même si cela reste dépendant du contexte. Il est toujours concevable que des individus moins latéralisés montrent de meilleures performances dans des tâches avec des demandes cognitives différentes. C'est d'ailleurs ce que montre une expérience menée par le psychobiologiste Marco Dadda à l'Université de Padova en Italie, sur des poissons frétins, connus pour leur cerveau latéralisé. Pendant 4 ans les scientifiques ont entrainé les poissons afin de développer trois groupes : deux avec des dominances cérébrales différentes, un sans dominance particulière. Dans la tâche qui leur est présenté, les individus ont à choisir d'aller vers un des deux bancs de poissons qui leur sont visuellement présentés, l'un à leur droite, l'un à leur gauche, et dont les caractéristiques sont différentes. Les individus ayant une dominance cérébrale ne choisissent pas les bancs de poissons de façon optimale pour leur survie, à l'inverse des individus non latéralisés. L'hypothèse ici est que la symétrie cérébrale permette de juger les informations de l'environnement des deux champs latéraux de façon égale (chez les Hommes, l'asymétrie cérébrale est compensée par un recouvrement plus important des deux champs visuels latéraux) et que cela peut donc constituer un avantage, à opposer à la préférence de côté (TORRICE M. (2009)).

Le second est un avantage social lorsque l'ensemble du groupe est latéralisé dans la même direction. La fonction sociale de la latéralisation à l'échelle d'une population varierait bien sûr avec le contexte social et selon les espèces mais les expériences menées sur les poussins et les poissons fournissent une base solide pour poursuivre les recherches sur les fonctions relatives de la latéralisation dans les autres espèces. Jusqu'à présent la plupart des exemples de latéralisation proviennent d'expérimentations en laboratoire chez des animaux captifs. Il y a relativement peu d'exemples démontrant la latéralisation à l'état sauvage, malgré les évidentes implications de la latéralisation pour la survie des espèces et des individus.

f. Perspective évolutive de la latéralisation cérébrale

Les expériences menées jusque-là dans le règne animal ont montré qu'au moins certaines formes de latéralisation ont évolué depuis les premiers Vertébrés (BISAZZA A., FACCHIN L., PIGNATTI R., VALLORTIGARA G. (1998) ; BISAZZA A., ROGERS L. J., VALLORTIGA G. (1998)) et ont pu être conservées chez les Primates modernes (ROGERS L. J. (1996) ; WARD J. R, HOPKINS W. D. (1993)).

Malgré les nombreuses publications qui s'accumulent depuis 130 ans sur l'architecture fonctionnelle de l'asymétrie du cerveau humain, les fondements biologiques de cette asymétrie sont encore peu connus (VALLORTIGARA G., ROGERS L. J., BISAZZA A. (1999)). Des asymétries physiques marquées du système limbique des Vertébrés inférieurs ayant de petits

cerveaux, et les os de certains Mammifères marins ayant de grands cerveaux, fournit une base pour la spéculation que les asymétries du prosencéphale est peut être répandue chez les Vertébrés. Les récentes avancées dans les neurosciences cognitives comparatives ont permis l'émergence de modèles animaux permettant de fournir des aperçus dans les origines évolutives et les mécanismes neuronaux(WALKER S.F (1980)). Les modèles animaux, en particulier le cerveau aviaire permet de mettre en évidence des interrelations génétiques, hormonales et environnementales qui produisent des asymétries neurales et comportementales. (SACKEIM H. H., GUR R. C., SAULY M. C. (1978))(SCHWABL H. (1993); SCHWABL H. (1996))

On sait aujourd'hui que d'une même structure anatomique on peut avoir des fonctions différentes d'une espèce à l'autre. En effet, des singes ayant une section du corps calleux peuvent par exemple, quand la commissure antérieure est intacte, transférer des informations visuelles d'un hémisphère à l'autre alors que l'Homme ne le peut jamais.

Les différences recensées entre l'hémisphère cérébral droit et gauche chez de nombreuses espèces de Vertébrés a permis d'apporter un argument contre l'idée que la latéralisation soit une caractéristique unique spécifique de l'espèce humaine, associée à l'utilisation d'outils, au langage, à la conscience. La réponse asymétrique est parfois associée à une structure asymétrique du système nerveux central mais n'est pour la plupart du temps pas associée à une asymétrie structurelle (LESLEY J. ROGERS, (2002)).

En effet, d'un point de vue anatomique, étant donné les nombreux exemples de latéralisation chez les Vertébrés Inférieurs, comme les Poissons Téléostéens, il semblerait qu'il n'y ait aucune raison de penser que la latéralisation n'ait pas évolué avec les Vertébrés. Comme l'indique Andrew (ANDREW R. L, ROGERS, L. J. (2001)), le système nerveux des Vertébrés les plus anciens était fortement latéralisé. (BYRNES E.E, VILA POUCA C., BROWN C.(2016)). Des études prouvent que la latéralisation cérébrale chez les requins existe indiquant ainsi une latéralisation datant de 240 à 450 millions d'années. Depuis longtemps donc les Vertébrés présentaient une latéralisation structurelle, à ne pas associer par conséquent à une évolution adaptative à des tâches cognitives complexes.

Les recherches récentes sont en faveur de l'idée que des tâches qui requièrent des fonctions complémentaires induisent des asymétries comportementales au cours de l'évolution (DADDA M., BISAZZA A. (2006)). La division hémisphérique serait une propriété émergente lorsque le système doit exécuter des tâches complexes (MONAGHAN P., POLLMAN S. (2003)), seulement lorsque l'opération peut être divisée entre les deux hémisphères (BELGER A., BANICH M. T. (1998)).

Certains utilisent des concepts issus de la théorie mathématique des jeux pour argumenter que l'alignement de la latéralisation à l'échelle de la population constitue une émergente stratégie de l'évolution stable, c'est pourquoi ils émettent l'hypothèse que la structure de la latéralisation de la population résulterait de gènes spécifiant la direction des asymétries sélectionnées sous des pressions sociales (VALLORTIGA, GIORGIO (2006)).

On sait actuellement que l'asymétrie anatomique et fonctionnelle du cerveau précède l'interaction avec des informations de l'environnement et le développement cognitif. On ne sait toujours pas si les asymétries précoces du cerveau contribuent à renforcer la préférence d'utilisation d'une main ou à de meilleures compétences du langage (SUN T., WALSCH C.A

(2006)).

En tout cas la possession de capacités cognitives identiques aux Hommes chez les animaux n'est pas une condition nécessaire à l'apparition de la latéralisation hémisphérique. Une théorie émise par les chercheurs est celle de la théorie « du moindre effort » (WALKER S.F (1980)). Elle part de l'hypothèse que le développement des vocalisations soit associé avec la latéralisation. L'idée est que l'espace hémisphérique n'est pas utilisé si la compétence ne nécessite pas une application symétrique comme la locomotion par exemple, contrairement à la vocalisation.

Une autre théorie a été émise par des chercheurs qui suggèrent que l'hémisphère gauche soit plus développé et plus utilisé que l'hémisphère droit chez les Hommes. George L.Wolford a réalisé un test (GAZZANIGA, MICHAEL S., (1998)) : un individu doit deviner si un point lumineux apparaîtra en haut ou en bas d'un écran. L'expérimentateur règle la distribution de sorte que la lumière soit 80% du temps en haut, dans un ordre aléatoire. Voyant que la lumière se trouvait plus souvent en haut, les Hommes soumis à ce test tentent toujours de deviner indifféremment la prochaine localisation. A l'inverse des animaux soumis à ce test finissent par toujours choisir la localisation haute. Certains chercheurs y voient un parallèle avec l'hémisphère droit qui permet plutôt d'optimiser une situation plutôt que de chercher à la comprendre, alors que l'hémisphère gauche permet d'essayer de comprendre l'expérience, de tenir compte de la séquence à venir.

Des scientifiques ont aussi réalisé une expérience à travers laquelle on peut voir que l'hémisphère gauche humain peut ne pas résoudre une tâche, alors que ceux de souris en sont capables. A partir de ces observations, la théorie émise est celle que la latéralisation cérébrale soit liée à une perte de capacités (GAZZANIGA, MICHAEL S., (1998)). L'hypothèse est que des compétences de l'Homme comme le langage, se soit substituées à d'autres compétences du cerveau gauche.

g. Bilan du modèle de spécialisation hémisphérique à travers l'étude des Vertébrés

La latéralisation opposée pour les comportements agressifs et pour les comportements alimentaires semble refléter une spécialisation hémisphérique pour le traitement perceptuel et pour la réponse immédiate. Il semble y avoir une tendance générale pour l'hémisphère gauche à traiter les informations basées sur des catégories et à permettre de considérer les décisions possibles avant de répondre, alors que l'hémisphère droit traite la nouveauté et l'immédiat, les caractéristiques non triées d'un stimulus et contrôle les réponses rapides (DADDA M., BISAZZA A. (2006)).

Finalement la scientifique Lesley Rogers, chercheuse reconnue dans le domaine de la latéralisation cérébrale, a fait ressortir un modèle général de la spécialisation hémisphérique chez les Vertébrés, à partir des études réalisées jusqu'à aujourd'hui. Pour ce faire elle a utilisé les études menées chez les Oiseaux, les Amphibiens, les Poissons, les Mammifères Primates et non-Primates dans les domaines de l'alimentation, la capture de proie, l'échappement à des prédateurs et les réponses de peur, les capacités de cartographie spatiale, l'attention et les réponses agressives (WALKER S.F (1980)).

Elle suppose que l'hémisphère gauche est préférentiellement impliqué dans le contrôle des réponses qui requièrent une évaluation des alternatives possibles avant de répondre. Pour

ce faire, il doit permettre d'inhiber la réponse jusqu'à ce que la décision appropriée soit prise. Cela inclut l'inhibition de réponses à des stimuli inappropriés et la direction des réponses à des stimuli appropriés. De même, l'utilisation de cet hémisphère chez les animaux serait à l'origine d'une concentration de l'attention sur des caractéristiques précises du stimulus permettant l'analyse des informations de façon séquentielle.

Elle suppose aussi que l'hémisphère droit est impliqué dans l'attention globale et le contrôle des réponses spontanées, sans inhibition, sans évaluer les alternatives possibles. Dans d'autres termes, l'hémisphère droit permet le contrôle des réponses intenses à des stimuli qui caractérisent les comportements propres aux espèces. Il est utilisé dans l'expression des émotions intenses. Il est aussi impliqué dans les tâches spatiales, la construction de la topographie mentale de l'environnement, le guidage de la locomotion. Il contrôle par exemple les comportements de fuite ou d'attaque.

Conclusion de Lesley Rogers sur le mode de fonctionnement permis par chacun des deux hémisphères au sein des Vertébrés (WALKER S.F (1980))

L'hémisphère gauche	L'hémisphère droit
Réponses avec considération préalable	Réponses rapides
Inhibition de la réponse immédiate	Expression des émotions intenses, peur, fuite,
	agressivité
Concentration de l'attention	Attention globale, diffuse
Analyse séquentielle	Traitement de données parallèles
	Attention sur les informations spatiales
	Cartographie spatiale

II. Le principe de cohérence cérébrale

1. Résultats cliniques

a. Etudes sur la méditation et la cohérence cérébrale

(TRAVIS F., ARENANDER A. (2006)) Le cortex frontal est considéré comme la structure neurale la plus haute hiérarchiquement en ce qui concerne l'intégration des informations externes, les états internes pour la représentation, l'organisation temporelle, l'exécution de tâches mentales complexes ainsi que des réponses comportementales aux défis de l'environnement (CASE R, (1992); FUSTER J. M. (1999)). Le cortex frontal est réciproquement connecté avec presque toutes les autres régions internes du cortex, et structures subcorticales (FUSTER J. M. (1993) ; FUSTER J.M. (2000)). Ce support de connectivité neurale étendu permet le fonctionnement des circuits frontaux responsables de l'attention, l'apprentissage, la mémoire de travail, la langage, le jugement, le raisonnement moral, les émotions, la conception du soi (DAVIDSON R. J., IRWIN W. (1999); KELLEY W. M., MACRAE C. N., WYLAND C. L., CAGLAR S., INATI S. (2002); SHALOM D.B (2000); VOGELEY K., KURTHEN M., FALKAI P., MAIER W. (1999)). Deux mesures électrophysiologiques sont utilisées pour caractériser le fonctionnement du lobe frontal. L'une d'entre elle est la mesure de la différence de puissance interhémisphérique appelée « asymétrie latérale », l'autre est la mesure du fonctionnement de la connectivité appelée « cohérence ». La cohérence quantifie la constance de phase dans une paire de signaux pour des bandes de fréquences spécifiques (NUNEZ P. L., WINGEIER B. M., SILBERSTEIN R. B. (2001)) (THATCHER R. W. (1992)). Elle est considérée comme une mesure de la connectivité du cerveau fonctionnel nécessaire à la formation et à l'intégration d'un réseau (NUNEZ P. L., WINGEIER B. M., SILBERSTEIN R. B. (2001)). Les valeurs basses de cohérence en EEG sont associées aux lésions de la matière blanche, à une baisse du flux sanguin cérébral (LEUCHTER A. F., COOK I. A., UIJTDEHARGE S. H., DUNKIN J., LUFKIN R. B., ANDERSONHANLEY C., ABRAMS M., ROSENBERG-THOMPSON S., O'HARA R., SIMON S. L., OSATO S., BABAIE A. (1997)), la schizophrénie (WADA Y., NANBUY., KIKUCHI M., KOSHINO Y., HASHIMOTOT., YAMAGUCHI N. (1998)), la dépression (LEUCHTER A. F., COOK I. A., UIJTDEHARGE S. H., DUNKIN J., LUFKIN R. B., ANDERSONHANLEY C., ABRAMS M., ROSENBERG-THOMPSON S., O'HARA R., SIMON S. L., OSATO S., BABAIE A. (1997)) et le vieillissement (KAYAMA K., HIRASAWA H., OKUBO Y., KARASAWA A. (1997)). De hauts niveaux de cohérence sont associés à une maturation normale (THATCHER R. W., KRAUSE P. J., HRYBYK M. (1986)), des échanges d'informations (PETSCHE M., KAPLAN S., VON STEIN A., FILZ O. (1997); PFURTSCHELLER G., ANDREW C. (1999)) et la coordination fonctionnelle (GEVINS A. S., BESSLER S. L., MORGAN N. H., CUTILLO B. A., WHITE R. M., GREER D. S., ILLES J. (1989)) entre les régions du cerveau. Des recherches antérieures rapportent que l'augmentation de la cohérence frontale est associée avec une amélioration de l'intégration neurophysiologique (WALLACE R. K., MILLS P. J., ORME-JOHNSON D. W., DILLBECK M. C., JACOBE E. (1983)), la flexibilité cognitive (DILLBECK M. C., ORME-JOHNSON D. W., WALLACE R. K. (1981)), et la performance lors de tâches d'attention (TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002)). La cohérence frontale a été positivement corrélée avec le raisonnement moral, la stabilité émotionnelle, et inversement corrélée avec l'anxiété.

De récentes recherches ont étudié l'effet d'un programme de méditation sur le fonctionnement frontal à travers le marqueur de mesure de la cohérence cérébrale, grâce à des electroencéphalogrammes (EEG). Des EEG ont été enregistrés sur des sujets après 8 semaines de programme, ou sans pour le groupe contrôle. La recherche sur la méditation transcendantale (MT) rapporte que la cohérence frontale est supérieure au cours de la pratique, comparé à un repos yeux clos (DILLBECK M. C., BRONSON E. C. (1981); DILLBECK M. C., ORME-JOHNSON D. W., WALLACE R. K. (1981); LEVINE P. (1976); TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002); WALLACE R. K., MILLS P. J., ORME-JOHNSON D. W., DILLBECK M. C., JACOBE E. (1983)); qu'elle augmente à de hauts niveaux dans les premières minutes et continue à de hauts niveaux au cours de la pratique (TRAVIS F, WALLACE RK. (1999)); enfin elle est supérieure pendant des tâches yeux ouverts chez des sujets ayant pratiqué pendant plusieurs années (LEVINE P. (1976); TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002)). Même si la recherche sur la pratique de la MT a étudié des bandes d'EEG étroites (theta et alpha), de plus récentes recherches suggèrent que la cohérence sur de plus larges bandes de fréquences caractérise la pratique de la MT (TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002)). Afin de comparer la sensibilité de ces mesures, une étude transversale et longitudinale a été menée sur les effets de la pratique de la MT sur la cohérence cérébrale frontale (TRAVIS F., ARENANDER A. (2006)).

Certaines recherches considèrent que la cohérence sur une large gamme de fréquences est un mécanisme qui permet le liage spatial des différentes activités séparées du cortex et la création de l'unité de l'expérience consciente (VARELA F, LACHAUX J-P, RODRIGUEZ E, MARTINERIE J (2001)). Dans cette étude, l'augmentation de la cohérence à travers une large gamme de fréquences d'EEG pourrait signaler un fonctionnement frontal exécutif plus intégré appelé « état complet du cerveau ». Une seconde conclusion (TRAVIS F., ARENANDER A. (2006)) est que la cohérence frontale sur une large gamme de fréquences au cours de tâches cognitives soit associée avec une amélioration de la fonction cognitive et de la santé mentale.

b. Le concept de cohérence cérébrale et ses résultats cliniques chez l'Homme

Des recherches ont été réalisées sur les résultats cliniques de l'utilisation d'un système (PSYCH-K) qui permettrait de favoriser la cohérence cérébrale symétrique. Il a été utilisé par des psychiatres, psychologues (FANNIN J.L, WILLIAMS R.M (2011)), équipes de travail (FANNIN J.L, WILLIAMS R.M (2012)), coachs sportifs (FANNIN JL.(2012)), depuis 23ans. A partir de ces observations, l'hypothèse est que cet état cérébral serait optimal pour avoir de meilleurs raisonnements, de meilleures performances, de meilleurs échanges au sein d'une équipe de travail, de meilleures prises de décision.

Malgré le volume de données collecté, et 98% des cas étudiés présentant des modifications de performances statistiquement significatives, les chercheurs ne peuvent encore pas scientifiquement certifier le lien entre la cohérence cérébrale symétrique et ces divers changements. A l'heure actuelle ces résultats ont tout de même encouragé les scientifiques qui poursuivent les recherches.

2. <u>Mécanismes biologiques</u>

a. Les oscillations cérébrales

Un rythme cérébral désigne une oscillation électromagnétique dans une bande de fréquences donnée résultant de l'activité électrique cohérente d'un grand nombre de neurones du cerveau telle qu'on peut l'observer en électroencéphalographie (EEG). Ces ondes sont de très faible amplitude, elles sont de l'ordre du microvolt (chez l'être humain) et ne suivent pas toujours une sinusoïde régulière.

Denis Schwartz du Laboratoire de Neurosciences cognitives et imagerie cérébrale (LENA) à Paris explique que le cerveau a deux modes de fonctionnement : la ségrégation où chaque aire corticale est spécialisée dans un traitement de l'information particulier et parcellaire, et un mode de coopération où les aires interagissent entre elles pour aboutir à un comportement intégré. Cette coopération se fait par l'établissement de « liens dynamiques » entre ces aires et est révélée par les signaux MEG (magnétoencéphalogaphie) et EEG (électroencéphalographie) : les courants neuronaux se synchronisent pour former des assemblées neuronales transitoires, émergentes et synchrones.

Depuis plusieurs années, une hypothèse de travail propose que la coopération à l'intérieur et entre les aires cérébrales impliquées dans un même processus pourrait s'appuyer sur la synchronisation dynamique des populations neuronales sous-jacentes sur un mode oscillatoire en particulier dans les gammes de fréquences beta et gamma (20-150 Hz) (GARNERO L. (2009)).

Les activités oscillatoires peuvent être limitées à des aires sensorielles de bas-niveau (synchronisation locale) ou encore distribuées sur des réseaux plus étendus pour des processus de plus haut niveau (interactions à longue distance). Les processus mentaux sont connus pour activer des réseaux épars de structures cérébrales spécialisées. Bien que les techniques de neuro-imagerie fournissent des images de plus en plus précises de ces réseaux dans diverses situations sensorielles et cognitives (PORRO C.A, LUI F., FACCHIN P., MAIERON M., BARALDI P., (2004)), les mécanismes neuronaux sous-tendant leur dynamique d'activation et d'interactions, sont encore mal connus.

L'approche temps-fréquence par décomposition en ondelettes présente un intérêt évident pour étudier ces activités. Toutefois, des développements méthodologiques sont encore nécessaires pour avancer dans la description et la compréhension de l'ensemble des interactions neuronales, telles qu'elles peuvent être appréhendées par l'électrophysiologie SEEG-EEG-MEG (Stéréo-encéphalographie-Electroencéphalographie-Magnétoencéphalographie).

b. L'émergence d'un nouveau modèle de communication par cohérence interneuronale

La communication des neurones est liée aux propriétés intrinsèques des neurones mais aussi à la coopération complexe de plusieurs neurones formant des réseaux. En effet, si les études in vitro ont montré que certains neurones sont capables de décharger de façon rythmique

isolément, l'enregistrement de neurones in-vivo dans un cerveau intact montre moins d'autorythmicité. Le comportement de décharge des neurones au sein des populations neuronales intactes est largement dépendant de mécanismes liés à l'organisation des réseaux de neurones (COHEN I, MILES R (2000)). Il a été montré que les réseaux contenant à la fois des éléments excitateurs et inhibiteurs peuvent s'auto-organiser et générer des propriétés électriques complexes (SHU Y, HASENSTAUB A, McCORMICK DA (2003)). Le nouveau modèle de communication par cohérence est important. En effet, on a jusqu'à aujourd'hui considéré que le codage du message neural était basé sur la décharge neuronale. Celui-ci s'est avéré insuffisant car l'efficacité de la communication neuronale pourrait dépendre d'un mécanisme de groupage des potentiels d'action en bouffées, à la fois à l'échelon du neurone isolé et à celui de la population (SALINAS E., SEJNOWSKI T. J. (2001)). La communication est supportée par la synchronie oscillatoire et la cohérence entre les groupes de neurones envoyeur et groupes de neurone cible. L'argument central de cette théorie est que les groupes neuronaux activés ont des propriétés oscillatoires intrinsèques. Ces oscillations constituent des fluctuations de l'excitabilité qui affectent non seulement la sortie du groupe neuronal, mais aussi sa sensibilité aux entrées. Ainsi, les oscillations d'un groupe neuronal ouvrent et ferment rythmiquement les portes de la communication. Il est ainsi évident que différents groupes de neurones peuvent communiquer effectivement entre eux seulement si l'ouverture rythmique de la communication est coordonnée entre les groupes. L'efficacité de la communication entre deux groupes neuronaux dépend dès lors de la synchronisation de la sortie du groupe "envoyeur" avec l'étroite fenêtre d'excitabilité du groupe "receveur" (JUNG J., (2006)).

D'un point de vue physique des principes fondamentaux expliquent aussi cet état de cohérence cérébrale (FANNIN J.L., WILLIAMS R.M. (2012)). Il s'agit en fait d'un état énergétique particulier. En physique, la cohérence est une propriété d'onde qui permet une interférence stationnaire. Plus précisément, deux ondes sont dites cohérentes si leurs phases relatives sont constamment en phase (le sommet de chacune se déplace dans la même direction en même temps). Une composante supplémentaire de cet état est que des interférences peuvent être constructives, c'est le cas dans la cohérence, mais aussi destructrices. En effet deux ondes qui interfèrent peuvent créer une onde de plus grande amplitude lorsqu'elles sont en phase ; ou une onde de plus petite amplitude si ce n'est pas le cas. L'annulation dans le cas d'interférences négatives est virtuelle car une onde ne peut pas avoir d'énergie négative. Le degré de cohérence est mesuré par l'interférence visible. Permettre aux ondes énergétiques d'être dans un état optimal est relié par certaines études à une meilleure capacité de raisonnement (CRICK F., KOCH C. (1990) ; FANIN J.L, WILLIAMS R. (2012), ; FANNIN J.L (2012) , WILLIAMS R.M (2012)).

c. La question du liage dans le fonctionnement cérébral

Une des grandes questions des neurosciences est appelée « le problème du liage » (ENGEL AK, SINGER W (2001) ; SINGER W (1999) ; VARELA F, LACHAUX J-P, RODRIGUEZ E, MARTINERIE J (2001)). Ce problème concerne la façon dont différents éléments qui sont codés par des circuits cérébraux distincts sont combinés pour aboutir à une perception cohérente, puis la prise de décision, et la mise en action. Selon Béla Julesz (JULESZ B.(1994)), ce qui donne le sentiment d'unité à un objet et à une figure est la cohérence spatiale et temporelle de ses parties. Toutefois, tous les attributs d'un objet ne sont pas toujours présents

en même temps, et la reconnaissance d'un objet dépend de la complétion d'un pattern incomplet avec les connaissances antérieures issues de l'expérience passée. Ces propriétés sont traitées dans des modules séparés du cortex, et l'enjeu est de comprendre comment elles sont regroupées pour former une représentation cohérente. D'un point de vue neurophysiologique, l'essence du problème est de comprendre comment des populations neuronales distantes codant des attributs différents plus ou moins complexes donnent naissance à une représentation unique cohérente.

Ce problème fait entièrement parti des questions appartenant à l'étude mécanismes de la prise de décision. Antonio.R.Damasio en parle dans son livre L'erreur de Descartes : arriver à une décision demande de posséder des informations relevant de toutes sortes de domaines, et d'être en mesure de leur appliquer certaines stratégies de raisonnement. Les informations en question doivent porter sur les choses, les personnes et les situations rencontrées dans le monde externe. Mais dans la mesure où les décisions dans les domaines personnels sociaux sont inextricablement liées à la survie, ces informations doivent aussi comprendre des données concernant la régulation de l'organisme en tant que tout. Les stratégies de raisonnement, quant à elles, doivent envisager des objectifs à atteindre, des séries d'actions alternatives, des prédictions sur l'avenir, des programmes d'application des décisions sur des échelles de temps plus ou moins vastes. Deuxièmement, les processus d'expression et de perception des émotions font partie des mécanismes neuraux desservant la régulation de l'organisme, lesquels comprennent notamment des mécanismes homéostasiques, des instincts et des pulsions. Troisièmement, étant donné la façon dont est organisé le cerveau, les informations nommées ci-dessus dépendent de nombreux systèmes neuraux siégeant dans les régions cérébrales relativement séparées, et non pas dans une seule. Une grande partie de ces informations est rappelée à la mémoire sous la forme d'images distribuées entre de nombreux sites cérébraux, et non pas en un seul. Bien que nous ayons l'impression d'un seul théâtre mental pour ces images, des données récentes indiquent que celui-ci est formé de nombreuses parties distinctes. C'est probablement la relative simultanéité des processus se déroulant à leurs différents niveaux qui conduit à une impression d'unité. Quatrièmement, puisque les informations ne peuvent être rappelées à la mémoire que sous forme distribuée, en des sites relevant de nombreux systèmes parallèles, les stratégies de raisonnement ne peuvent leur être appliquées que si leurs représentations y sont maintenues présentes pendant des périodes de temps prolongées (au minimum, plusieurs secondes). En d'autres termes, les images sur lesquelles nous raisonnons (images d'objets spécifiques, schémas d'actions et diagrammes de relations, ainsi que leur traduction sous forme de mots) doivent non seulement occuper le centre du champ mental, ce qui est obtenu grace aux mécanismes neuraux de l'attention, mais doivent y être maintenues plus ou moins longtemps, ce qui est obtenu grace aux mécanismes d'une mémoire de travail perfectionnée afin que les informations puissent être manipulées durant une certaine période de temps.

d. L'influence du contexte mental dans les messages neuraux

Les théories classiques voient le cerveau comme un système passif, dirigé par les stimuli externes ne créant pas de signification activement par lui-même. Dans ces théories, le traitement sensoriel est considéré principalement comme une extraction séquentielle et une recombinaison d'attributs, conduisant à une reconstruction véridique des propriétés des objets. En

conséquence, la perception délivre un « modèle du monde » qui procure une connaissance générale de l'environnement externe, indépendante du contexte.

Ces approches classiques se sont centrées sur un traitement sériel dit « bottom-up » dans des architectures neuronales hiérarchiquement organisées. Ces concepts ont reçu un support considérable des études électro-physiologiques portant sur les neurones isolés, mais des données récentes indiquent que le cerveau est en fait un système beaucoup plus actif et adaptatif. Ainsi, les approches actuelles soulignent la relation intime entre la cognition et l'action qui est apparente dans les interactions du cerveau et les dynamiques riches des réseaux de neurones. Dans ce contexte, la cognition n'est plus construite sur des modèles du monde « universels » et indépendants du contexte, mais elle est sujette à des contraintes imposées par un changement perpétuel de l'environnement. En accord, les fonctions cognitives dépendraient du comportement cohérent de larges populations neuronales qui sont dynamiquement liées. En opposition aux traitements « bottom-up », le concept de traitements « top-down » fait référence au fait que de nombreux aspects de la cognition et du comportement ne sont pas dirigés par les stimuli de manière réflexe, mais sont dans une large mesure basés sur des anticipations issues d'expériences antérieures (FREGNAC Y. (2009) ; SIGNORET C. (2010)).

Les processus appelés « bottom-up » ou « topdown » modulent les activités oscillatoires générées par un stimulus. En effet, la perception peut être facilitée ou dépendante de la mémoire, et on distingue ces deux grands processus perceptifs. L'approche directe est appelée processus de « bottom-up » : (SINCERO A.M (2013)) l'environnement s'impose aux connaissances. Lorsque l'on perçoit pour la première fois un stimulus, seules les informations de l'environnement sont prises en compte pour se former une représentation mentale. Celle-ci peut par ailleurs être stockée par la suite en mémoire. Par exemple : un jeu d'image, avec une image dans laquelle est cachée un objet : la première fois que nous voyons l'image, nous ne percevons que ce qu'elle renvoie, et nous entamons un processus de recherche visuelle pour trouver l'objet. Une fois que celui-ci est trouvé, nous l'avons en mémoire. L'approche indirecte dite « top-down » a lieu lorsque les connaissances s'imposent à l'environnement : dans l'exemple précédent, si l'on nous présente à nouveau l'image, nous trouvons tout de suite l'objet caché. Or l'image n'a pas changée. La seule chose qui puisse expliquer que nous la percevons tout de suite, est la représentation que nous avions préalablement mise en mémoire. C'est bel et bien la mémoire qui influence nos perceptions.

Il a été montré à de nombreuses reprises que le taux de décharge neuronale et le profil des réponses pouvait changer sous l'influence de l'attention, de la mémoire de travail et du contexte comportemental. Les modulations des réponses liées à l'attention sélective sont probablement les plus étudiées. De nombreuses études, utilisant des enregistrements unitaires ou l'imagerie fonctionnelle, ont établi que les fluctuations de l'attention peuvent influencer les niveaux d'activation neuronale : l'attention favorise les réponses pour les localisations ou attributs attendus, et supprime les réponses pour les stimuli non attendus (DESIMONE R., DUNCAN J. (1995) ; KASTNER S., PINSK M. A., DE WEERD P., DESIMONE R., UNGERLEIDER L. G. (1999)). Cet effet modulateur de l'attention est présent dès les cortex sensoriels primaires. Les études en imagerie fonctionnelle ont indiqué que l'attention peut également moduler l'entraînement que des populations neuronales d'une région corticale exercent sur les cellules d'une autre région (BÜCHEL C1, FRISTON KJ. (1997)). En complément de l'attention, d'autres facteurs top-down peuvent moduler les taux de décharge neuronale comme la familiarité avec le stimulus (MILLER E. K., COHEN J. D.

(2001))(HAENNY P.E, SCHILLER P.H, (1988)). Néanmoins, cet effet sur le taux de décharge des neuronales ne résume pas tout. Il existe de plus en plus d'études montrant que les effets modulateurs top-down peuvent influencer non seulement les taux de décharge neuronale, mais également la structure temporelle des réponses neuronales.

Jusqu'à présent les mécanismes évoqués pour expliquer et comprendre la fonction de cohérence cérébrale ont été étudiés et liés au cortex cérébral. Cependant d'autres résultats expérimentaux illustrent que le liage des évènements n'est pas cortical mais plutôt thalamocortical (LLINAS R., PARE D (1991)). Alain Berthoz a fait une énumèration les pathologies de la prise de décision (BERTHOZ A. (2008)). La première pathologie considérée est la commissurotomie inter hémisphérique, qui supprime les informations transmises par le corps calleux, décrite par Sperry. Les patients ont alors des difficultés dans certains processus de décision mais J. Sergent montre que certains sont capables de prendre des décisions dans des tâches cognitives de haut niveau. Elle propose qu'en réalité les deux hémisphères puissent dialoguer par l'intermédiaire de voies sous-corticales. La coordination entre les aires corticales est en effet réalisée par des relais thalamiques et non par des voies cortico-corticales. Des scientifiques de l'Institut de neurosciences cognitives et intégratives d'Aquitaine (INCIA, CNRS/Université de Bordeaux) ont découvert qu'une zone du cerveau située dans le thalamus joue également un rôle capital dans la mise en œuvre d'aptitudes évoluées dans les prises de décision. Menés chez le rat, ces travaux sont publiés le 23 septembre 2015 dans The Journal of Neuroscience (ALCARAZ F., MARCHAND A.R, VIDAL E., GUILLOU A., FAUGERE A., COUTUREAU E., WOLFF M. (2015)).

Ces dernières années, les études ont montré que l'activité électrique cohérente dans le cortex a un rapport avec la fonction de résonance en relation avec la pensée consciente (CRICK F., KOCH C. (1990)). En 1993, Singer propose que la cohérence des évènements a lieu au niveau du cortex(SINGER W. (1993)). L'utilisation de la magnétoencéphalographie (MEG) indique que cette activité est réalisée grâce à la résonance entre les structures thalamiques et corticales dans des gammes de fréquences gamma, souvent centrées autour de 40Hz (LLINAS R. R. (1988)). La résonance thalamocorticale est une explication possible de la cohérence de perception dans le cerveau et de sa capacité à supporter des évènements synchronisés dans des régions cérébrales éloignées. Elle permet donc la synchronisation des activités neurales entre les différentes régions du cortex. Il a aussi été montré que l'activité dans les colonnes de résonance thalamocorticales lie un contexte mental et un environnement extérieur, ce qui génère une expérience cognitive (FANNIN J.L , WILLIAMS R.M (2012)).

e. La boucle thalamo-corticale

Comme nous l'avons vu les systèmes sensoriels sont continuellement confrontés à un flux continu d'information. Cette information peut être traitée d'une manière continue à chaque instant dans le temps, mais la perception peut aussi fluctuer entre des périodes favorables et moins favorables (BUSCH N. A., DUBOIS J., VANRULLEN R. (2009)) . Les oscillations en cours de façon spontanée dans le cerveau peuvent contribuer à cette modulation temporelle du traitement de l'information, car elles affectent le champ électrique local et l'excitabilité intrinsèque des populations neuronales (ALTWEGG-BOUSSAC T. (2015) ; SIROTA A.,

MONTGOMERY S., FUJISAWA S., ISOMURA Y, ZUGARO M, BUZSA'KIG (2008)).

Plus précisément, les variations toniques de la puissance des rythmes spontanés du cerveau dans certaines bandes de fréquences, sont connues pour accompagner les changements d'amplitude de réponse des neurones (SAUSENG P, KLIMESCH W, STADLER W, SCHABUS M, DOPPELMAYR M, HANSLMAYR S, GRUBER WR, BIRBAUMER N (2005); WORDEN MS, FOXE JJ, WANG N, SIMPSON GV (2000)), l'état attentionnel (BABILONI C, BRANCUCCI A, DELPERCIO C, CAPOTOSTO P, ARENDT-NIELSEN L, CHEN ACN, ROSSINI PM (2006); THUT G, NIETZEL A, BRANDT SA, PASCUAL-LEONE A A (2006)), et la performance perceptive (BARRAL J. (2013); STERIADE M (2000); STERIADE, MIRCEA (1997); WOMELSDORF T, FRIES P, MITRA PP, DESIMONE R (2006)). Les oscillations ne sont pas seulement caractérisées par leur puissance, mais aussi par leur phase instantanée. La phase oscillante à une fréquence donnée reflète les fluctuations cycliques de l'excitabilité d'un réseau qui se produisent à des échelles de temps beaucoup plus courtes que les variations de la puissance oscillatoire à la même fréquence (BISHOP G.H (1932); KLIMESCH W, SAUSENG P, HANSMAYR S (2007); MONTEMURRO MA., RASCH M.J, MURAYAMA Y, LOGOTHETIS NK, PANZERI S (2008)). Les effets de phase permettent de mieux comprendre le fin codage de l'information sensorielle. En effet, les oscillations affectent la perception. Des expériences d'EEG et d'études psychophysiques (JONES MR, MOYNIHAN H, MACKENZIE N, PUENTE J (2002)) ont pu le démontrer jusqu'à présent pour les fréquences lentes (c.-à-d., Les fréquences <2 Hz).

Les propriétés résonantes des neurones expliquent qu'ils répondent plus efficacement aux entrées ayant certaines fréquences des oscillations cérébrales. Ces caractéristiques liées à la résonance permettent aux neurones de sélectionner leurs entrées en fonction de leurs propres caractéristiques fréquentielles intrinsèques. Ce principe de résonance est un principe important pour la compréhension du rôle de la boucle thalamo-corticale dans la coincidence temporelle entre des évènements sensoriels externes et un contexte mental donné qui permet d'aboutir à une perception.

La résonance thalamocorticale est un mécanisme important à l'heure actuelle car il semblerait être une explication pour la cohérence de la perception dans le cerveau.

Détails du fonctionnement de la boucle thalamo-corticale

Les axones du réseau neuronal du système thalamocortical sont de plusieurs sortes (LLINAS, RODOLFO, (2002)): il existe des neurones dits thalamocorticaux, connectés aux couches corticales et à des neurones thalamiques réticulaires. Ces neurones dits réticulaires sont une deuxième sorte de neurones. Ils possèdent des propriétés oscillatoires intrinsèques, sont capables d'inhiber l'activité thalamocorticale par leur connections aux neurones thalamocorticaux et sont connectés aux couches corticales mais ont également de nombreuses autres connections.

La boucle thalamocorticale commence avec les oscillations des cellules thalamiques (LLINAS R. (2003)). Ces cellules reçoivent des informations sensorielles du corps ainsi que des retours informationnels des réseaux cérébraux corticaux. Les informations des structures corticales concernant les évènements extérieurs, les informations sensorielles, sont référées au thalamus comme informations spécifiques par les nuclei thalamiques « spécifiques ». En même temps, des informations non spécifiques procurent des éléments sur le contexte cérébral interne

et rentrent par les nuclei dits « non spécifiques ». Les deux types de neurones ont des synapses sur les cellules pyramidales corticales qui intègrent le signal. De cette manière les informations externes sont introduites dans un contexte cognitif particulier. Le thalamus joue le rôle de processeur et de directeur de flux d'informations dans la perception sensorielle.

La coincidence temporelle pourrait donc bien avoir lieu à travers ce mécanisme par l'intégration aux cellules pyramidales corticales des messages procurés simultanément par les deux sortes de nuclei thalamiques.

Des études ont montré que la résonance thalamocorticale suite à la stimulation des neurones thalamocorticaux induit la formation de régions cohérentes de même activité électrique à travers les couches verticales du cortex (LLINAS R., RIBERY U., CONTRERAS D., PEDROARENA P., (1998)). Le regroupement des cellules corticales activées se forme bien à partir de l'activation des cellules thalamiques. Plusieurs boucles thalamocorticales ont lieu simultanément à travers différentes régions du cortex et c'est cette capacité à supporter des évènements synchronisés à grande échelle entre des régions du cerveau éloignées qui pourrait permettre une perception cohérente (LLINAS R., RIBERY U., CONTRERAS D., PEDROARENA P., (1998)).

Pour résumer, les neurones spécifiques du thalamus servent à introduire les informations sensorielles à une boucle auto-entretenue d'informations relayées par les neurones non spécifiques à propos de l'état cérébral du moment, et ceci simultanément à travers plusieurs régions cérébrales. Ce mécanisme pourrait expliquer la cohérence temporelle des diverses informations internes ou externes qui aboutissent à une perception.

On peut noter que la magnétoencéphalographie a été utilisée pour montrer que lors de la perception consciente, les bandes de fréquence gamma et la résonance thalamocorticale ont lieu ensemble de façon proéminente. L'absence de ces bandes de fréquence gamma à l'inverse est corrélée avec des états non conscients (LLINAS R., RIBERY U., CONTRERAS D., PEDROARENA P., (1998)) (SERGENT C., BAILLET S., DEHAENE S (2005)).

f. La complexité des facteurs pouvant modifier la perception, quelques illustrations

De récentes études suggèrent que les traits de personnalité n'affectent pas simplement notre façon de voir la vie, mais la façon de percevoir la réalité. Même si les psychologies commencent à peine à définir le concept de "personnalité", qui est une importante caractéristique de l'identité individuelle, certaines études sont en faveur de cette suggestion (ANTINORI A, CARTER O.L, SMILIE L.D, (2017)).

Une étude publiée en 2017 dans le Journal of Research in Personality suggère que l'ouverture d'esprit change ce que les gens peuvent voir de leur environnement. 123 volontaires ont passé un test de personalité mesurant l'extroversion, l'agréabilité, la conscienciosité, le neuroticisme et l'ouverture aux nouvelles experiences. Le dernier trait de personalité implique la créativité, l'imagination et la volonté d'essayer de nouvelles choses.

Ils ont ensuite fait le test du phénomène de perception visuelle appelé "rivalité binoculaire". Ce phénomène a lieu lorsqu' à chaque oeil est presentée une image différente.

Dans ce cas, un patch rouge devant un oeil et un vert devant l'autre. La plupart des personnes se baladent entre les deux images incompatibles, car le cerveau ne peut en percevoir qu'une seule à la fois. Mais certaines personnes mélangent les deux images en un patch vert et rouge unifié. Les participants qui ont obtenus les plus hauts scores d'ouverture d'esprit sont ceux qui ont le plus perçus l'image combinée.

Selon les chercheurs, cela est logique car l'ouverture d'esprit est liée à la créativité. Dans la discussion de cet article, la caractérisation suggérée de cette abilité à combiner deux images est celle de "solution créative" à un problème où deux stimuli sont incompatibles.

L'auteur de cette étude Anna Antinori explique que l'on est constamment en train de filtrer les informations sensorielles pour se concentrer. Et cela determine ce que l'on perçoit. La "porte" qui laisse passer les informations atteignant la conscience pourait avoir différents niveaux de flexibilité.

Bien que la recherche suggère que la personnalité affecte la façon dont on filtre nos expériences conscientes, le processus n'est pas encore tout à fait clair. Il y a aussi des preuves en faveur du fait que les traits de personnalité ne soient pas fixés. En effet une étude montre que la méditation affecte la rivalité binoculaires (CARTER OL, PRESTI D.E , CALLISTEMON C., UNGERER Y., LIU G.B, PETTIGREW J (2005)), et que l'entrainement peut render les personnes plus ouvertes à de nouvelles experiences.

Les mécanismes qui expliquent comment se forme la personnalité et ses conséquences sont toujours méconnus. Cependant de nombreuses études suggèrent que notre personnalité affecte notre façon d'expérimenter notre monde plus que l'on ne le réalise.

Une étude apparue plus tôt montre aussi que les personnes ayant une plus grande ouverture d'esprit ont moins de chance d'expérimenter ce qui est appelé la "cécité d'inattention" (KREITZ C ,SCHNUERCH R, GIBBONS H, MEMMERT D. (2015)). Ce phénomène visuel a lieu lorsque les personnes se concentrent sur une caractéristique d'une scène et ne voient pas quelque chose d'évident, comme lors du test du gorille invisible (CHABRIS C., SIMONS D ; vidéo disponible: "www.theinvisiblegorilla.com/videos.html,"). Dans ce test la consigne donnée aux participants est de regarder attentivement une vidéo où deux équipes de joueurs de basket, l'une habillée en blanc, l'autre en noir, se lancent un ballon, et de compter le nombre de passes entre les membres de l'équipe des blancs. Pendant la partie, une personne déguisée en gorille traverse la scène de droite à gauche. On demande ensuite aux participants combien de passes ils ont comptées et s'ils ont vu quelque chose qui sortait de l'ordinaire. Environ 50 % d'entre eux n'ont pas vu passer le gorille.

Ce test illustre la limite de nos ressources attentionnelles : quand nous effectuons une tâche qui requiert toute notre attention, comme de compter le nombre de passes du ballon, nous pouvons difficilement prendre en compte un stimulus inattendu, comme le passage du gorille. Ce phénomène cognitif est connu sous le nom de « cécité d'inattention ».

Ce phénomène pourrait-il avoir des conséquences sérieuses et même graves ? Cette question a conduit des chercheurs en psychologie à imaginer un test destiné à des professionnels expérimentés, qui ont passé des années à perfectionner leur capacité à détecter des anomalies dans des images particulières, telles que des radiographies (TRAFTON D., MELISSA L.-H. Võ, WOLFE J.M., (2013)). Dans une étude publiée vingt-quatre radiologues expérimentés, et

vingt-quatre volontaires naïfs, non expérimentés, devaient détecter des nodules pulmonaires présents sur une série de radiographies des poumons de cinq patients atteints d'un cancer. La consigne donnée était de cliquer avec la souris sur chaque nodule. Chaque radiographie présentait une dizaine de nodules. La photographie d'un gorille minuscule, mais faisant quarante-huit fois la taille d'un nodule, avait été insérée en haut et à droite de la dernière image. Tous les radiologues ont bien détecté les nodules, mais vingt sur vingt-quatre n'ont pas vu le gorille. Les psychologues ont enregistré les mouvements oculaires des médecins pendant qu'ils observaient les radiographies. L'eye-tracking (l'enregistrement du mouvement des yeux) a montré que ceux qui avaient raté le gorille avaient bien regardé l'endroit où il était placé, mais sans le voir. Quand, après l'épreuve, on leur a demandé s'ils voyaient le gorille, tous ont dit « oui ».

Si des radiologues ont vu le gorille sur la radio : « C'est probablement parce que leur capacité d'attention complète n'est pas absorbée par la tâche principale, à laquelle ils sont habitués », selon l'Association for Psychological Science. Ainsi, même des professionnels expérimentés, opérant dans leur domaine d'expertise, peuvent être vulnérables à la cécité d'inattention.

Cette étude montre que lorsque notre attention est concentrée sur une seule chose, il peut nous arriver de ne pas remarquer d'autres choses même très évidentes dans notre champ de vision. On peut ne pas voir ce que l'on est pourtant en train de regarder.

La « leçon du gorille » est contre-intuitive : nous croyons que c'est par manque d'attention que nous ne voyons pas quelque chose, alors que c'est au contraire parce que nous sommes trop attentifs à une chose que nous n'en voyons pas une autre. L'autre surprise, c'est que nous croyons que notre attention sera alertée lorsque quelque chose d'insolite surgira dans notre champ de vision. Or même un gorille, ou sa photographie, peuvent passer inaperçus.

g. <u>Etats mentaux : les différentes fréquences cérébrales et leur lien avec la résolution d'un problème chez l'Homme</u>

Les ondes cérébrales sont modifiées par des stimuli externes et sont le reflet de processus internes de l'activité cérébrale.

Les résultats d'une étude (BASAR E, BASAR-EROGLU C, KARAKAS S, SCHURMAN (2001)) dans plusieurs laboratoires montrent qu'il est impossible d'assigner une seule fonction à un type d'activité oscillatoire. Ces oscillations ont de multiples fonctions. En plus de la fréquence et du site des oscillations, plusieurs autres paramètres existent comme l'amplitude, le délai d'arrivée de la réponse, l'angle de phase, la durée des oscillations.

L'hypothèse de cette étude est que les fonctions complexes et intégratives du cerveau se manifestent dans la superposition de plusieurs oscillations. Elle suggère que les stimuli complexes (comme par exemple la présentation de la photo d'un visage famillier qui reprend une expérience connue dans le domaine de la recherche sur les ondes cérébrales, nommée « Is grandmother an oscillation ? » (STRYKER M.P. (1989)) induisent des oscillations multiples, en parallèle ou surimposées, distribuées dans des réseaux avec des degrés d'intensité, des synchronisations, des durée et des délais variés.

S'il a été montré que, à la différence d'une photo d'un inconnu ou d'un stimulus lumineux, la reconnaissance d'une photo d'un visage familier pouvait induire des modifications des ondes cérébrales, certaines expériences permettent de supposer que les ondes cérébrales sont aussi liées aux processus cognitifs internes.

Dans une série d'expériences (JUNG-BEEMAN M., BOWDEN E.M, HABERMAN J., FRYMIARE J.L, ARAMBEL-LIU S., GREENBLATT R, REBER P.J, KOUNIOS J (2004)) (CAO Z, LI Y, HITCHMAN G, QIU J, ZHANG Q., (2015); GALLOTTO S., SACK A.T, SCHUHMANN T., DE GRAAF T. A. (2017)), des chercheurs ont utilisé de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle et des électroencéphalogrammes afin d'étudier l'activité neurale de personnes pendant qu'elles résolvent un problème d'observation. Les résultats montrent, dans la zone fonctionnelle permettant de résoudre la tâche en question, une diminution importante de l'activité des ondes cérébrales lentes Alpha juste avant l'apparition brutale d'ondes Gamma observable 0,3 secondes avant la résolution du problème. Ces observations suggèrent que le cerveau abaisse l'activité électrique Alpha des neurones dans la zone concernée, l'attention est abaissée focalement, juste avant la prise de conscience caractérisée par les ondes Gamma.

La classification des fréquences des ondes cérébrales

Depuis les premières découvertes de Hans Berger qui a mis en évidence les premières ondes cérébrales, les activités oscillatoires ont été documentées dans le cerveau des Mammifères et dans des gammes fréquentielles très larges recouvrant des oscillations très lentes ayant des périodes de plusieurs minutes jusqu'à des oscillations très rapides atteignant 600 Hz (BUZSAKI G., DRAGUHN A. (2004)). Une taxonomie fonctionnelle de ces rythmes cérébraux n'est apparue que tardivement. La première classification, introduite par les experts de la Fédération Internationale des Sociétés pour l'Electroencéphalographie et la Neurophysiologie Clinique en 1974, a été motivée par des considérations cliniques pragmatiques. Suivant la tradition de Berger, les rythmes cérébraux découverts depuis lors ont été dénommés avec des lettres grecques, et les limites entre les différentes bandes de fréquences ont été dessinées arbitrairement :

```
\delta = 0.5-4 \text{ Hz}; \theta = 4-8 \text{ Hz}; \alpha = 8-12 \text{Hz}; \beta = 12-30 \text{ Hz}; \gamma > 30 \text{ Hz}
```

Les frontières entre ces différents rythmes ont été établies par nécessité, puisque les mécanismes et l'indépendance de ces différents patterns oscillatoires étaient largement inconnus à cette date.

Bien que la classification internationale conserve une importance pratique, elle regroupe potentiellement des activités ayant des significations fonctionnelles différentes suivant les structures cérébrales et les espèces concernées (JUNG J. (2006) ; SHAKSHI, JASWAL R. (2016)).

Les états mentaux spécifiques sont associés à la gamme de fréquences de l'activité oscillatoire la plus importante. Les recherches en neuroscience de la cognition considèrent l'état cérébral comme un aspect très important dans les performances lors de la résolution d'une tâche. Les oscillations cérébrales jouent un rôle majeur dans les communications fonctionnelles du cerveau en relation avec la mémoire et les fonctions intégratives notamment. Une telle intégration existe à travers un certain nombre de domaines fonctionnels, avec différents rythmes de fréquences, associés à chaque domaine (KLIMESCH (1999) ; SHAKSHI, JASWAL R.

Ondes Alpha

Il a été démontré que les rythmes Alpha sont liés à l'objet de notre attention: une focalisation externe sur des tâches visuelles diminue l'activité Alpha et une focalisation interne comme les tâches de mémorisation lourdes montrent une augmentation des grandeurs Alpha (BOLLIMUNTA, ANIL (2011)). Elles jouent un rôle important dans le contrôle de l'attention, en intervenant comme une sorte de "contrôleur de trafic" du flux d'informations à travers le cortex (LOPES DA SILVA F. (2013)). Les ondes Alpha participent en effet aux processus d'inhibition qui contribuent à des opérations cognitives variées comme l'attention et la mémorisation, la mémoire de travail en particulier. L'importance des fonctions d'inhibition est associée à l'augmentation des ondes Alpha au cours de l'évolution. En ontogénèse, ces fonctions se développent plus tardivement et sont sûrement plus sensibles à des influences environnementales variées. Dans de nombreuses étapes du développement et des conditions pathologiques, un déficit d'Alpha et/ou une augmentation des activités des ondes lentes sont associés à des déficits cognitifs et une absence de contrôle négatif (DECOTTIGNIE S. (2015)). On a pu montrer que les ondes lentes et les ondes Alpha étaient réciproquement reliées entre elles. Une hypothèse est que cette relation aurait un effet sur le contrôle négatif de la motivation et des émotions, qui est mis en place dans le cortex préfrontal. L'activité Alpha reflète aussi les capacités d'un individu à s'adapter à un environnement (HORSCHIG J.M, JENSEN O., VAN SCHOUWENBURG M.R, BONNEFOND M. (2014)). On a pu montrer que les ondes cérébrales Alpha appartiennent aux ondes associées aux états de méditation ou d'hypnose et à une amélioration des capacités de concentration (TANG Y.-Y., MA Y., WANG J., FAN Y., FENG Y., LU S. et al. (2007)). La performance de concentration est améliorée suite à un épisode de méditation et cette modification est différente de celle qui serait simplement due à un état de relaxation.

L'origine des oscillations alpha sont des neurones pyramidaux des couches corticales profondes IV et V du néocortex et le noyau thalamique (BOLLIMUNTA A, CHEN Y, SCHROEDER CE, DING M. (2008)) .

Ondes Beta

L'activité Beta est impliquée dans les contractions toniques, mais est quasi inexistante lors de mouvements volontaires (JOUNDI RA, JENKINSON N, BRITTAIN J-S, AZIZ TZ, DRIVING B.P (2012)) . Les ondes Beta sont également impliquées dans un bon nombre d'autres processus cognitifs (CANNON J, McCARTHY MM, LEE S, LEE J, BÖRGERS C, WHITTINGTON MA, KOPELL N. (2014)) : coordination de plusieurs parties du néocortex, traitement du langage, évaluation de la suffisance ou non d'informations pour la prise de décision, règles d'association, utilisation d'indices pour le mouvement, planification motrice, inhibition du mouvement.

Ces ondes ont été majoritairement enregistrées dans le cortex somato-moteur, le système du cervelet, et dans les ganglions de la base (DECOTTIGNIE S. (2015)).

❖ Ondes Alpha et Thêta

(KLIMESCH, (1999)) Des recherches ont montré que les ondes cérébrales dans les fréquences Alpha et Thêta reflètent des performances cognitives et de mémoire particulières. Les bonnes performances sont liées d'une part à une augmentation des ondes Alpha et une baisse des ondes Thêta. D'autre part elles sont liées à une diminution de la phase entre les ondes Alpha et l'évènement cognitif dont il est question et une augmentation de la phase entre les ondes phase des Thêta et cet évènement, en fonction du type de mémoire mise en jeu. Au cours de la transition de l'éveil à l'endormissement, alors que la capacité à répondre à des stimuli externes diminue, la puissance des ondes Alpha diminue alors que celle des ondes Thêta augmente. La désynchronisation des ondes Alpha est positivement corrélée aux performances de la mémoire à long terme, alors que la synchronisation des ondes Thêta est positivement corrélée avec la capacité à traiter de nouvelles informations. Enfin, la puissance des ondes Alpha augmente de l'enfance à l'age adulte alors qu'elle diminue de l'age adulte jusqu'à la fin de vie pour les ondes Thêta.

❖ Ondes Thêta

Elles sont connues pour être impliquées dans plusieurs fonctions cérébrales comme les processus sensoriels, la mémoire (notamment la mémoire de travail), et le contrôle des mouvements volontaires (BASAR E, GUNTEKIN B.(2008)) et sont supposées être liées aux tâches de traitement des nouvelles informations épisodiques (KLIMESCH W. (2012)). De plus, les ondes Thêta sont un élément crucial indispensable au processus mnémonique. En effet, elles jouent le rôle de médiateur opérationnel pour grouper et ségréger les groupements neuronaux (BUZSAKI G. (2006)). Par ailleurs, les rythmes Thêta vont engendrer un phénomène de résonnance, dans l'acheminement du flux d'informations à travers l'hippocampe, le thalamus, et le néocortex temporo-frontal. De récentes théories avancent également que les oscillations Thêta sont impliquées dans la maintenance active et le rappel de la mémoire de travail (BASAR E, GUNTEKIN B.(2008)). L'activité des bandes Thêta est spécifiquement impliquée dans l'organisation temporale des éléments (objets / items) dans la mémoire de travail.

Elles sont particulièrement présentes dans le système hippocampo-enthorinal mais aussi dans des régions extra-hyppocampales (cortex prefrontal, amygdale, cortex visuel) (ROUX F, UHLAAS P. (2014))

❖ Ondes Gamma

Des données récentes suggèrent que cette activité à haute fréquence électroencéphalographiques, dite activité Gamma, est impliquée dans des processus cognitifs variés : la magnétoencéphalographie (MEG) a été utilisée pour montrer que lors de la perception consciente, l'activité électrique de fréquence Gamma et la résonance thalamocorticale se produisent dans le cerveau humain (LLINAS R., RIBERY U., CONTRERAS D. , PEDROARENA P., (1998)). Le Gamma est associé à la concentration consciente et sélective sur des tâches (TIITINEN H (1993)), l'apprentissage (perceptif et associatif)(MILTNER W (1999)) et la mémorisation à court terme (TALLON-BAUDRY C (1998)). L'absence de motifs de la bande Gamma est en corrélation avec des états non conscients et se caractérise par la présence d'oscillations de basse fréquence à la place. L'attention sélective et l'évaluation des conséquences des actions se traduisent par des amplifications transitoires de l'activité Gamma au sein de larges réseaux corticaux. En outre, ces deux processus peuvent également donner lieu à des suppressions focales de l'activité Gamma. Ainsi, les modulations temporellement organisées de l'activité Gamma corticale pourraient constituer des marqueurs robustes des fonctions exécutives chez l'Homme permettant la réalisation de comportements adaptatifs (JUNG J. (2006)). Enfin, l'activité Gamma est aussi liée aux fonctions végétatives (BASAR E. (2013), n.d.) et de manière générale, est en lien avec les situations émotionnelles (HEADLEY DB, PARE D. (2013)).

Tout comme les ondes Alpha, les ondes Gamma naissent de l'interaction entre des interneurones inhibiteurs et des signaux excitateurs des cellules pyramidales du cortex (BUZSAKI G, WANG X-J. (2012)).

* Résumé des principales significations fonctionnelles auxquelles les fréquences des ondes cérébrales ont pu être reliées

(SHAKSHI, JASWAL R. (2016))

Ondes Alpha : liées aux états de relaxation de type éveillé les yeux fermés, ou encore méditation.

Ondes Beta : liées à des états éveillés ou des rêves lorsque le sommeil est court, dominent en cas d'agitation, d'anxiété.

Ondes Delta : liées au sommeil profond ou sans rêves.

Ondes Thêta: liées à la relaxation profonde, la méditation, rêves pendant sommeil.

Ondes Gamma : liées à la résolution de problèmes ou à des activités de créativité, aux activités mentales supérieures.

Dans une première partie nous avons vu que les deux hémisphères cérébraux jouaient des rôles différents dans les processus cérébraux. La synchronisation de l'activité électrique entre les deux hémisphères cérébraux, aussi nommée cohérence cérébrale, se traduit par l'état de phase temporelle et spatiale entre les différentes ondes cérébrales générées au sein de diverses régions du cerveau. Après plusieurs études certains postulent qu'elle serait en lien avec de meilleurs jugements et des prises de décisions optimales. Malgré les nombreuses données aucune étude n'a pu confirmer cette hypothèse. Cependant certaines ont pu montrer qu'elle permet le liage spatial des différentes activités séparées du cortex et la création de l'unité de l'expérience consciente (VARELA F, LACHAUX J-P, RODRIGUEZ E, MARTINERIE J (2001)) et qu'une amélioration de la cohérence cérébrale est positivement corrélée à l'intégration neurophysiologique (WALLACE R. K., MILLS P. J., ORME-JOHNSON D. W., DILLBECK M. C., JACOBE E. (1983)), la flexibilité cognitive (DILLBECK M. C., ORME-JOHNSON D. W., WALLACE R. K. (1981)), la performance lors de tâches d'attention (TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002)), la fonction cognitive (TRAVIS F., ARENANDER A. (2006)), le raisonnement moral, la stabilité émotionnelle, et est inversement corrélée avec l'anxiété.

La prise de décision est composée de plusieurs étapes : réception de l'information, traitement de l'information qui aboutit à une perception, traitement conscient des informations, conation (qui signifie l'impulsion dirigée vers la mise en action). Nos connaissances influencent notre façon de percevoir notre environnement (BREWER W. F., LAMBERT B. L. (2001)). Perception et cognition partagent de l'information (TACCA M.C (2011)). Chaque expérience cognitive (définie par état interne associé à un environnement externe) est mémorisée et influencerait donc la perception des prochaines interactions avec l'environnement. Une des grandes hypothèses des chercheurs aujourd'hui est que la synchronisation des aires cérébrales permette une perception plus objective des informations lorsqu'elles sont traitées et intégrées par plusieurs aires à l'activité synchrone (ENGEL AK, SINGER W (2001)).

A l'heure actuelle peu d'études permettent d'en savoir plus sur la cohérence cérébrale au sein du règne animal, et son lien avec leurs comportements et leurs capacités cognitives. Si les données physiques sur le fonctionnement cérébral animal offrent peu de renseignements, l'étude du comportement est néanmoins très documentée. Notons que le croisement entre les neurosciences et l'éthologie est appelé neuroéthologie et embrasse la large gamme d'approches qui questionnent la base neurale des caractéristiques comportementales de chaque espèce. Cela englobe la physiologie, psychobiologie, les sciences cognitives ainsi que la biologie évolutive. Il n'y a pas de limite claire entre tous ces domaines. Il sera en premier intéressant de comprendre la biologie des ondes cérébrales et de connaître l'état de la recherche actuelle à leur sujet et au sujet de leur évolution à travers les espèces. Puis nous nous intéresserons à ce que nous enseigne l'étude de la prise de décision chez les animaux à l'échelle comportementale. Nous verrons que le premier grand constat rétrospectif de ces études est que la perception qu'un animal a de son environnement dépend de son écologie. Ce constat défi les résultats d'expérimentation animale en captivité sur les capacités cognitives et pose l'importance du facteur de conditionnement dans la prise de décision. C'est pourquoi nous nous intéresserons à l'étude du conditionnement, et des capacités de réversion et/ou d'adaptation à une nouvelle situation chez les animaux. Enfin, afin d'apporter des données issues d'études en milieu naturel, qui sont plus rares, nous nous intéresserons à la comparaison des méthodes qui permettent d'obtenir les meilleurs résultats d'adaptation suite à la remise en liberté des animaux en captivité.

III. Etude de la prise de décision chez l'animal

1. Approche physique : que sait-on de la biologie des ondes cérébrales ?

a. Les ondes cérébrales : leur nature, l'évolution au sein des espèces

Comme nous l'avons évoqué, les ondes cérébrales s'expliquent par des phénomènes biologiques complexes, mettant en jeu de nombreux facteurs. Les générateurs de l'activité électrique sont de natures cellulaires variées (neurones, névroglies, ou encore parois de vaisseaux sanguins, potentiels des épithéliums de surfaces épendymaires) ou subcellulaires comme les membranes cellulaires. La longue liste des mécanismes, cellulaires ou subcellulaires, convergeant au niveau des neurones, qui les inhibent ou les excitent, qui sont facilités ou non dans le temps par des constantes temporelles plus ou moins longues, est déjà en partie décrite et ne cesse d'être allongée (BULLOCK T.H (1993)). Les neurones peuvent avoir des caractéristiques diverses selon leur type, comme la faculté à produire des pics électriques ou non. Les membranes cellulaires sont quant à elles caractérisées par une impédance, variable au cours du temps, liée aux potentiels d'action. Les mécanismes responsables du codage des messages cérébraux sont nombreux : synthèse protéique, messagers intracellulaires, relargage de modulateurs de différentes sortes, l'ouverture de canaux ou leur fermeture, transfert de fonctions et non linéarité de nombreuses étapes. L'ensemble de ces facteurs joue un rôle dans les évènements synaptiques ou non synaptiques. Ils sont dus à l'activité neuronale intrinsèque ou à une information extérieure, dont la somme aboutit à des synchronicités. Il faut encore en apprendre sur les propriétés spécifiques de chaque unité et site d'interaction, en particulier les propriétés dynamiques et plastiques. Elles représentent des formules, équations et graphiques dépendant du temps et de l'état, en tant qu'éléments additionnels déterminants. Beaucoup d'éléments sont encore à étudier afin de mesurer les séries temporelles et leur distribution spatiale dans différentes parties du cerveau et différentes espèces pour fournir une description adéquate des ondes cérébrales.

Tous ces éléments constituent autant de pistes à investiguer afin de mieux comprendre les différents états mentaux et degrés de synchronicité/cohérence possibles dans le règne animal.

Que sait-on aujourd'hui de la nature des ondes cérébrales à travers les espèces animales ?

Quelques études sur les ondes cérébrales chez les Oiseaux, Reptiles, Amphibiens, Poissons, Invertébrés de phylla variés en particulier les mollusques, arthropodes, annelides ont été réalisées (ADIRAN, BUYTENDIJK (1931); ADRIAN (1931).; BULLOCK T.H (1989); BULLOCK T.H (1993); BULLOCK TH, BASAR E (1988)). L'enregistrement typique de l'activité électrique des Invertébrés est composée de pics isolés et forme des pics d'une ou quelques millisecondes de largeur, chevauchant des ondes lentes qui passent d'habitude inaperçu. Tous les Invertébrés présentent des pics omniprésents, simples ou forment des pics formés de plusieurs pics, qui surmontent de petites ondes lentes.

Il existe une exception majeure : les Céphalopodes ont des électroencéphalogrammes (EEGs) qui ressemblent plus à ceux des Vertébrés qu'à ceux des Invertébrés. Dans certaines conditions, peu comprises, les ondes lentes peuvent devenir proéminentes chez les Invertébrés (SCHUTT et al. (1999) ; SCHÜTTet al. (1999)) alors que chez tous les Vertébrés et dans la

plupart des régions du cerveau, les ondes lentes sont omniprésentes et relativement plus importantes, et les pics doivent être recherchés par un positionnement précis. Les spectres de fréquence sont assez différents. Les Vertébrés ont presque invariablement un maximum entre 5 et 15Hz et montent à de plus hautes fréquences jusqu'à 100Hz. Chez les Invertébrés la puissance reste haute en général et se lève même à un maximum de 100Hz.

Deux différences générales existent. La première est liée à la différence des spectres de fréquences. Elle peut être due à l'impédance du tissu des Vertébrés qui ont plus de membranes cellulaires et de capacitance, ce qui a tendance à court-circuiter les hautes fréquences. L'autre possibilité est la différence de synchronicité. Cela a été estimé de façon préliminaire par la mesure de la cohérence comme une fonction de la distance entre deux paires d'électrodes référencées à une électrode inactive. Il faudra davantage d'échantillons mais pour l'instant on peut uniquement suggérer qu'il y a peut-être une évolution significative du degré et de la distribution de la synchronicité des ondes cérébrales lentes (MOORE N.C, ARIKAN M. K (2004)).

Chez tous les Vertébrés les enregistrements et les spectres de puissance se ressemblent à part pour l'amplitude. Les principales caractéristiques sont : absence de pics (à part pour certaines localisations comme la couche profonde du cortex cérébral) et le spectre de fréquence atteignant un maximum d'entre 5 et 15Hz. La présence d'un cortex n'est pas responsable de différences généralisables dans la forme du spectre de fréquence, ni la taille du cerveau et son degré de différenciation microscopique. L'amplitude est en général plus basse chez les espèces non-Mammifères mais elle est différente parmi les Mammifères, de la souris au dauphin, mais on ne connait pas encore les facteurs clés (MOORE N.C, ARIKAN M. K (2004)). De nombreux facteurs influencent l'amplitude. Enfin, comme nous l'avons évoqué plus haut, certaines observations rapportent une plus basse cohérence pour une même distance entre deux électrodes chez les reptiles que chez les Mammifères et une encore plus basse chez les Téléostéens et les Elasmobranches. Avec plus d'échantillons on pourrait tenter de généraliser le fait que les degrés de synchronicité tendent à augmenter dans les cerveaux les plus complexes (BULLOCK, HOLMES T. (2002)).

Le plus grand mystère qui demeure est l'absence d'autres différences entre les formes, les spectres de fréquence et les dynamiques des EEGs parmi les classes de Vertébrés, à mettre en parallèle avec les changements dans l'anatomie cérébrale et les éthogrammes comportementaux. Il existe des similarités surprenantes entre les potentiels des Poissons et les Mammifères (PRECHTL et al. (1998)). On pense aujourd'hui qu'il manque encore des caractéristiques majeures pour décrire les EEGs.

Comme nous l'avons évoqué cependant, les différences de taille, d'organisation et de différenciation du cortex ne sont pas responsables des différences dans le spectre de puissance des ondes cérébrales chez les animaux.

Le thalamus est également une structure intervenant dans la cohérence de la perception consciente. Une revue (BUTLER A.B (2008)) fonctionnelle et morphologique du thalamus au sein des Vertébrés amène les conclusions suivantes : si le système thalamo-cortical qui a évolué chez les Amniotes est essentiel pour la génération d'ondes Gamma, de hauts niveaux de cognition et la perception conscience, l'hypothèse des chercheurs est encore une fois que tous les éléments de ce système ne doivent tout de même pas être essentiels à ces fonctions. Certains poissons par exemple, les Cichlidés en particulier, ont des prosencéphales relativement élaborés et présentent de nombreux comportements sociaux complexes. Le fait que le circuit de la région préglomérulaire et du pallium ressemblent suffisamment au circuit thalamo-cortical des

Amniotes pour être le support de capacités cognitives élevées et du processus de mémoire de travail conscient est bel et bien une hypothèse (BUTLER A.B (2008)). La compréhension des différents enregistrements electro-encéphalographiques, des performances évaluées chez les animaux en regard des structures anatomiques est donc encore loin d'être élucidée.

A l'heure actuelle en tout cas des générateurs Alpha corticaux ont été mis en évidence chez le chien et surtout chez le macaque (BOLLIMUNTA A, CHEN Y, SCHROEDER CE, DING M. (2008)) Des études sur les rongeurs ont permis de mettre en évidence un lien étroit entre l'apparition d'ondes Thêta dans l'hippocampe, la locomotion et l'encodage spatial de positions (ROUX F, UHLAAS P (2014)).

Des ondes Gamma ont été observées in vitro dans l'hippocampe de rongeurs, dans le cortex préfrontal de furet, et in vivo chez des animaux en activité.

La littérature sur les états éveillés chez les Oiseaux et autres animaux non Mammifères est limitée, en particulier concernant les fréquences oscillatoires Gamma qui sont associées avec la conscience chez les animaux (BUZSAKI G.(2006)). Certaines recherches (HUNTER M., BATTILANA M., BRAGG T., ROSTAS J.A.P. (2000)) rapportent l'enregistrement de basses (3-10Hz) et à la fois hautes (26-28Hz) fréquences chez les poussins en développement. Ainsi, les Oiseaux semblent présenter des bandes oscillatoires dans les basses fréquences Gamma.

b. Une étude sur les ondes cérébrales menée autour de la dolphinothérapie

Une étude menée en 1988 dans le Journal International de Neuroscience par les chercheurs de l'Université Nationale Autonome de Mexico, suggère que les états de synchronisation cérébrale influencent significativement la communication non verbale. L'étude a été réalisée avec 13 duos de personnes. Ils ont été testés dans une salle insonorisée, dans le noir, et coupée des activités électromagnétiques extérieures. Chaque duo devait fermer les yeux et essayer de communiquer en prenant conscience de la présence de l'autre personne sans contact physique et en faisant signe quand ils pensent que cela arrive. Les ondes cérébrales des sujets ont été enregistrées pendant tout le processus. Les expérimentateurs reportent qu'au cours des sessions, une augmentation dans la similarité des EEG entre les deux communicants a lieu. De plus, on peut remarquer que le sujet qui présente la plus haute cohérence ou intégration inter-hémisphérique, est celui qui influence le plus la session. Plus précisément, l'EEG de l'individu ayant le moins de synchronicité entre les deux hémisphères tendrait à ressembler à celui dont les deux cotés se synchronisaient le plus. Ces conclusions défendent le fait que notre état mental, même non exprimées verbalement, puisse influencer les autres. Plus nous augmentons notre cohérence cérébrale inter-hémisphérique, plus on influence l'état cérébral des autres. L'état de cohérence cérébrale, et particulièrement la synchronisation des deux hémisphères cérébraux semble être un facteur déterminant dans les interactions humaines (GRINBERG-ZYLBERBAUM J.,RAMOS J (1987)).

Les dauphins sont connus pour la nature uni-hémisphérique de leurs ondes cérébrales lentes : les Cétacés présentent des ondes lentes dans une moitié de leur cerveau à la fois, alors que l'autre moitié du cerveau présente une activité électrique au contraire basse. Ils sont donc capables d'une très faible cohérence entre les deux hémisphères de leur cerveau, ce qui pourrait être lié à la quantité réduite de fibres du corps calleux chez les dauphins (LYAMIN O., MANGER P., RIDGWAY S., MUKHAMETOV L.M., SIEGEL J.M. (2008)). Cependant,

David Cole, chercheur membre du « Hello Dolphins Project » à Fort Myers en Floride s'intéressait à la possibilité que les dauphins puissent avoir de forts impacts physiologiques sur les humains. Il a étudié les effets neurologiques d'un contact avec des dauphins sur le cerveau humain, en particulier ici sur celui d'enfants atteints de troubles psychologiques ou physiques (COLE D.M (1996)). Cole a observé qu'après avoir nagé, avoir touché, joué avec des dauphins, les ondes cérébrales de la fréquence dominante du participant baissent significativement d'une fréquence Beta à un état Alpha, la fréquence des ondes cérébrales de médiation légère. Il a aussi particulièrement montré une augmentation du nombre d'ondes cérébrales inter-hémisphériques de même fréquence en phase. Ces études montrent qu'une augmentation de la cohérence inter-hémisphérique est observable chez l'Homme, après une séance d'interaction avec des dauphins. Il serait par ailleurs intéressant de répéter l'expérience avec d'autres espèces animales.

2. L'approche comportementale : que disent les études sur la prise de décision chez les animaux ?

a. <u>Premier grand constat des spécialistes de l'étude de la prise de décision chez les animaux : la perception d'une situation dépend de l'écologie des espèces.</u>

La cognition est définie de manière générale comme la façon dont l'animal acquière, stocke, traite et agit à partir de l'information de son environnement (SHETTLEWORTH S.J (2009)). Une des méthodologies les plus utilisées afin d'étudier l'évolution de la cognition est une approche comparative. En testant des espèces variées dans les même tâches cognitives, les chercheurs ont pour objectif de comprendre comme les compétences cognitives sont distribuées à travers les taxons, et pourquoi. Même si cette approche s'est montrée très utile par la documentation des différences et similarités à travers les taxons, mesurer la variation dans la cognition dans des environnements controlés est sujet à de nombreux biais potentiels (ROWE C., HEALY S. D. (2014)). Par exemple, des différences de motivations inhérentes, la perception sensorielle, les expériences passées peuvent affecter les capacités des différentes espèces (ainsi que des individus) à réaliser une performance dans une même tâche (ROWE C., HEALY S. D. (2014)).

En effet, dans la nature les animaux sont entourés d'une grande quantité d'informations disponible dans leur environnement. Lorsqu'ils acquièrent des informations, ils doivent sélectionner les signaux pertinents et surlesquels ils peuvent compter pour leurs propres besoins. Par exemple, si des espèces se nourrissent régulièrement sur des fleurs de couleurs rouges, elles sont peut-être plus promptes à apprendre si le signal associé à la récompense est le rouge. A l'opposé, si des espèces se nourrissent sur des fleurs de couleurs variées, mais toujours avec la même forme, la couleur du signal peut ne pas être aussi importante dans le processus d'apprentissage que la forme. La comparaison de différentes espèces peut donc révéler des facteurs pouvant possiblement influencer la révélation des capacités cognitives. Un exemple est la comparaison de la performance des poissons et des chimpanzés dans une tâche de discrimination (PRETOT L., BSHARY R., BROSNAN S.F (2016)): les poissons, mais aussi les perroquets, pour une tâche similaire (PEPPERBERG IM, HARTSFIELD LA (2014)) font de meilleures performances que les chimpanzés. Les auteurs proposent que la contrainte « réaliser un unique choix » dans ce design experimental précis puisse expliquer ces

différences. En effet, au contraire des poissons ou des perroquets dans la préhension des objets ou de la nourriture, les singes sont capables d'obtenir deux choses en une fois, parce qu'ils ont deux mains. Le fait de devoir décider d'une priorité, pourrait avoir rendu la résolution de la tâche plus difficile ou en tout cas moins rapide pour eux. Lotem et Halpern (LOTEM A., HALPERN J. Y. (2012)), ont récemment suggéré que les mécanismes impliqués dans l'acquisition de données et dans l'apprentissage soient accordés ensemble, permettant ainsi aux animaux de s'en sortir plus efficacement avec la quantité d'informations qui les entoure. En fonction du paradigme experimental utilisé, l'apprentissage est peut-être facilité ou rendu plus difficile en fonction de l'espèce. Cela peut avoir des conséquences dramatiques dans la comparaison de la cognition parce que des différences observées au niveau des performances sont peut-être dues aux choix faits dans l'élaboration du design expérimental, et ne reflètent pas nécessairement les véritables différences dans les capacités cognitives.

A travers des expériences d'apprentissage chez les animaux, la première grande observation est donc que la variation de la performance ne signifie pas nécessairement qu'il y a une variation dans les capacités cognitives. En effet, la mesure des capacités cognitives dépend du contexte: plus l'expérimentation est proche du contexte écologique, plus on peut révéler les capacités qui sont développées. Si le contexte est loin de la réalité écologique, il y a une modification du contexte comportemental. Dans certains cas, l'environnement captif affaiblit artificiellement les capacités caractéristiques des animaux sauvages (THORNTON A., LUKAS D. (2012)). Par exemple, Boesch (BOESCH C. (2010)) argumente que la faible performance des chimpanzés captifs dans les études expérimentales de coopération est surprenante comparé aux coopérations et coordinations complexes lorsqu'ils chassent dans la nature à l'état sauvage. D'un autre côté, la présence d'une quantité de nourriture importante et le manque de pression de prédation peuvent consituer un contexte qui permette de faciliter la persistence ou le développement d'autres capacités, comme l'utilisation d'outils par exemple (BIRD C. D., EMERY N.J. (2009)).

C'est pourquoi mesurer des capacités cognitives demande un grand travail empirique: l'élaboration du système écologique doit être aussi pertinente que possible. L'influence de la représentativité du design dans les recherches en prise de décision est particulièrement discutée (DHAMI MK, HERTWIG R, HOFFRAGE U., (2004)): "Egon Brunswik affirme que les processus psychologiques sont adaptés aux propriétés de l'environnement". Il a proposé une méthode pour la représentativité du design afin de mettre en évidence ces processus et défendre que la psychologie soit une science des relations entre l'organisme et son environnement. Cette représentativité du design implique de sélectionner des stimuli de l'environnement ou de créer des stimuli dans lesquels les propriétés environnementales soient préservées. A l'heure actuelle par exemple certains chercheurs se concentrent notamment sur la fonction mentale de catégorisation (FIZE D., CAUCHOIX M, FABRE-THORPE M. (2011)): ils essaient de comparer des macaques et des humains, en contrôlant l'influence que le contexte informationnel de la scène visuelle a sur les performances de catégorisation d'un objet. La capacité (justesse, rapidité) à désigner des paires d'objets appartenant à un même concept (par exemple deux fruits, deux animaux, deux objets) a été évaluée en fonction du contexte dans lequel se trouvaient les différents stimuli ainsi que la paire à former (un paysage naturel, un décor urbain...). Cette expérience (FIZE D., CAUCHOIX M, FABRE-THORPE M. (2011)) avait pour objectif de savoir si la capacité des macaques à former des paires d'après un aspect conceptuel (relevant de la capacité d'abstraction) se maintenait indépendamment des statistiques liées au contexte global. Par exemple, un animal a plus de chance d'être photographié dans un milieu naturel plutôt qu'urbain. Les résultats montraient ici que le contexte global n'avait pas joué un rôle majeur pour la catégorisation chez les macaques, et que l'interférence entre le concept présenté et le contexte global avait eu la même influence sur les performances des Hommes et des macaques.

Certains scientifiques pensent qu'il devrait y avoir une quantification du lien entre les capacités et la pertinence du contexte écologique avant de comparer les capacités cognitives. De simples études préalables permettraient cette phase de quantification, et l'élaboration d'un design représentatif pertinent. Une illustration de cela est l'étude de Nachev et Winter (NACHEV V, WINTER Y (2012)). Ils utilisent une analyse psychométrique et montrent que la capacité de discrimination mesurée chez les animaux se nourrissant du nectar afin de trouver la plus haute concentration en nectar, augmente mais de façon non linéraire en fonction de l'intensité de la récompense. Ils supposent que la capacité à faire la différence est peut-être contrainte par des processus non linéaires de perception et de cognition qui résultent en un choix non économique.

Pour résumer Rowe et Healy (ROWE C., HEALY S. D. (2014)) exposent les facteurs majeurs connus qui biaisent la mesure de la cognition, à travers un exemple. L'expérience qu'ils choisissent est une tâche dans laquelle les oiseaux doivent apprendre à associer un signal de couleur avec une récompense à base de nourriture.

Première observation: l'expérience passée peut influencer la mesure de la cognition. Par exemple, si les oiseaux mangent des proportions d'insectes verts différentes ou que certains individus préfèrent manger des fruits violets dans leur repas, alors ces individus vont faire des associations entre certaines couleurs et la récompense de la tâche proposée. Ces biais peuvent différer à travers les individus de façon quantitative (la force de l'association qui existe déjà entre le vert et la récompense) ou qualitativement (si ils ont plus prompts à associer du vert ou du violet à une récompense, selon leurs précédents repas). Ces biais cachés dans l'association de certaines couleurs avec les récompenses affectent le nombre d'essais que cela recquière avant de trouver le critère d'apprentissage.

Un second facteur qui peut aussi expliquer une variation dans la vitesse d'acquisition d'un conditionnement, d'un apprentissage est l'état énergétique. Les animaux qui ont faim, ou ceux qui ont des besoins énergétiques supérieurs, vont plus probablement être plus motivés à apprendre. En plus, on sait qu'une quantité fixe de nourriture peut être perçue comme une plus grande récompense lorsque l'animal a faim que lorsque celui-ci est rassasié (POMPILIO L, KACELNIK A, BEHMER ST. (2006)). Une autre expérience sur les oiseaux montre que certains oiseaux plus lourds mangent plus rapidement que ceux dont la masse corporelle est plus basse, mais aussi plus rapidement lorsque la temperature baisse. Ces oiseaux mangent alors des proies toxiques. Il est possible que la baisse de température soit à l'origine d'un mécanisme physiologique leur permettant de se détoxifier. L'état physiologique est donc dépendant du contexte environnemental, et cela peut par la suite affecter les performances dans une tâche donnée (CHATELAIN M., HALPIN C.G., ROWE C. (2013)).

Pour finir, la pertinence d'un stimulus de conditionnement, c'est à dire le signal que l'animal est en train d'apprendre, peut aussi fort probablement avoir un impact sur la performance de l'animal dans sa tâche. Par pertinence on désigne le degré à partir duquel un animal prête attention à un stimulus, et dans des termes psychologiques cela détermine la quantité d'attention qu'un animal prête à un stimulus au cours du processus d'apprentissage.

Par exemple, la pertinence d'un signal de couleur peut dépendre de la gamme de couleur qu'un animal a expérimenté dans le passé et en particulier ce qu'il a déjà appris à propos des stimuli dans son environnement. L'aposématisme (stratégie à travers laquelle les animaux émettent des avertissements visuels, sonores ou chimiques) peut par exemple être à l'origine d'un biais de stimuli (ALATALO RV, MAPPES J. (1996)). Une étude s'est focalisée sur la comparaison de la performance de poissons et de primates dans une tâche avec un choix dichotomique (PRETOT L., BSHARY R., BROSNAN S.F (2016)). Dans cette tache les poissons ont fait une meilleure performance que les chimpanzés. La tâche d'origine (SALWICZEK L.H., PRETOT L., DEMARTA L., PROCTOR, D., ESSLER J., PINTO A. l. et al (2012)) impliquait de la nourriture visible. Une hypothèse est en effet que, même si les chimpanzés sont capables de faire des choix rationnels lorsque la nourriture est visible, la tâche puisse avoir constitué un véritable challenge pour eux à cause de la présence de ce signal extérieur, qui aurait attiré leur attention.

En expérimentation animale les recherches montrent qu'il est difficile de mesurer les capacités cognitives à proprement parlé car une réponse comportementale, une décision, est aussi liée à de nombreux facteurs internes en interaction avec l'environnement. La complexité de l'étude de la prise de décision au sein du règne animal semble montrer ici qu'elle est liée à la représentation que l'espèce et qu'un individu a de son environnement. Ils sont influencés entre autre par les habitudes, les expériences passées, la condition physiologique mais aussi par un contexte interne chez l'animal : celui de l'attention, la motivation, l'état énergétique et physiologique, la mobilisation de mémoires.

❖ <u>Un exemple de la complexité de la perception : quand la multimodalité s'en mêle</u> (HOY R. (2005))

L'intégration des différentes vues et sons isolés de notre environnement est réalisée de façon inconsciente au fur et à mesure de ce que nous vivons. Les neuroscientifiques en cognition savent que les mécanismes neurosensoriels responsables de l'intégration cohérente de nos perceptions sont complexes (BOLHIS J. (2000)). L'unité de la perception de notre monde peut cependant être rompue en cas de désordres neurologiques (SACKS O. (1985)) ou encore lorsque nous faisons l'expérience d'illusions sensorielles (NARINS PM, GRABUL DS, SOMA KK, GAUCHER P, HODL W. (2005); PURVES D., LOTTO B. (2002)).

Les éthologistes et écologistes comportementalistes ont pu montrer que les animaux ont de nombreuses interactions sociales les menant à prendre des décisions comportementales (séduire puis se reproduire ou fuir, appeler au défi puis se battre ou fuir, etc...) De telles interactions sont mises en place grâce à des éléments sensoriels et des informations de multiples modalités que l'individu doit traduire pour agir et s'adapter.

L'étude de Narins *et al.*(NARINS PM, GRABUL DS, SOMA KK, GAUCHER P, HODL W. (2005)) intéresse les éthologues, les psychologues en psychologie comparée et les neuroscientifiques en cognition. Leur article est une contribution à la discussion autour de la « conscience animale » (GRIFFIN D. (2001)). Ils ont travaillé dans la forêt tropicale amazonienne en Guyane afin de disséquer le comportement territorial et agressif de l'espèce de grenouille *Epipedobates femoralis*. Dans cette espèce, le mâle émet des vocalises et présente

un gonflement du corps qui permet d'attirer les femelles sur son territoire. Lorsqu'un mâle entre sur le territoire d'un mâle résident, le premier s'approche et l'attaque. Dans cette étude les chercheurs ont confectionné une imitation de la grenouille capable d'émettre le même son et de reproduire le même gonflement corporel grâce à un contrôle à distance. Aussi, des études territoriales et comportementales préalables ont été réalisées afin de s'assurer que toute l'expérimentation puisse se dérouler dans les conditions les plus naturelles possible.

Les résultats ont montré que le mâle non-résident ne réalise pas d'approche exploratoire si le modèle de la grenouille n'est pas présent, même en présence du bruit caractéristique. De même, celui-ci n'attaque pas si le modèle est présent mais qu'aucun son n'est émis. Cela illustre la synergie et le pouvoir modulateur des modalités sensorielles lorsqu'elles sont

une à une séparée dans un signal multimodal. Il y a de plus en plus d'appréciation de ces signalements multimodaux dans la communication animale, des Invertébrés (HEBETS E. A., PAPAJ D. R. (2005)) aux Vertébrés (PARTAN S., MARLER P. (1999)).

Les auteurs n'ont pas seulement testé les intégrations sensorielles mais également spatiales et temporelles. Les résultats montrent qu'en dissociant temporellement le son du modèle visuel, il existe une durée au-delà de laquelle le mâle n'attaque pas. En dissociant spatialement le son du modèle visuel, une distance au-delà de laquelle le mâle n'attaque pas a aussi été mise en évidence.

Dans les neurosciences cognitives, le design expérimental de l'étude de la cohérence perceptuelle utilise le plus souvent la modalité visuelle de la perception (PURVES D., LOTTO B. (2002)). Pourtant la confluence des processus visuels disparates en une vision perceptuelle cohérente n'est pas complètement comprise encore à l'heure actuelle. Il a été mis en évidence que la reliure de multiples courants d'informations au point de vue spatial et temporel a également lieu dans le cerveau.

Cette étude est riche en possibilités pour en apprendre plus sur d'importants mécanismes perceptuels comme l'attention sélective, la reliure sensorielle, la dominance sensorielle et les interactions multimodales, chacune d'entre elles sont des problèmes étudiés en cognition et perception humaine mais émergent tout juste dans les études comparatives chez les animaux.

Le pouvoir modulateur et synergique des interactions multimodales sensorielles, spatiales et temporelles a pu être mis en évidence dans ce cas. En y intégrant une multi-modalité plus large que la multi-modalité sensorielle telle que la considération des interactions multimodales sensorielles temporelles et spatiales ou encore les processus attentionnels, la dominance sensorielle,...cela suggère la complexité et la diversité des perceptions cohérentes inhérentes à une même situation.

Jusqu'ici nous nous sommes intéressés à l'aspect comparatif des capacités cognitives au sein des espèces à travers leurs performances de prise de décision suite à un apprentissage, un conditionnement dans une tâche cognitive donnée. Elle est très fortement influencée par la complexité de la perception qu'une espèce a de son environnement. Une modification du contexte environnemental externe mais aussi interne de l'animal à travers les designs expérimentaux rend délicate l'interprétation des performances cognitives chez les animaux.

Finalement d'un point de vue comportemental l'étude de la prise de décision au sein du règne animal fait suite à une série de conditionnements de chaque espèce, de chaque individu. Que savons-nous des facteurs qui rentrent en compte dans le déconditionnement d'un individu ? S'attacher à regarder la flexibilité d'un animal dans une situation ne dispense pas de tous les biais perceptifs inhérents à un individu ou à une espèce puisque le déconditionnement n'est toujours que partiel. Pour autant l'étude de son mécanisme peut fournir des informations supplémentaires sur les élèments des mécanismes de la prise de décision.

b. <u>Conditionnement et flexibilité comportementale chez l'animal : comment cela fonctionne ?</u>

b.1. Conditionnement

L'importance de la capacité à effectuer des changements de règles rapidement et facilement a été fortement évoquée par Goldstein (GOLDSTEIN, K (1939) ; GOLDSTEIN, K (1940)). D'après lui, ces changements lorsqu'une réponse comportementale n'est plus appropriée, est une des caractéristiques de l'attitude « abstraite » à opposer à l'attitude « concrète » d'un individu. En tant que tel, il peut être regardé comme une mesure de l'intelligence ou comme un aspect de l'intelligence.

De l'hypothèse de l'existence de modes de réponse systématiques chez les animaux à celle de l'existence de prises de décisions plus flexibles.

La sélection et l'utilisation de schémas de réaction afin de résoudre un problème chez les animaux non humains a été démontré par Krechevski (KRECHEVSKI I. (1932)) qui pensait pouvoir montrer qu'un animal « répond d'une manière ordonnée systématique ». Il utilise le terme « hypothèse » pour décrire un mode de réponse d'apparence systématique. Cependant les données de ces expériences montrent qu'un animal (ici un singe) ne répond pas systématiquement en termes d'hypothèse mais peut aussi bien abandonner rapidement une hypothèse qui devient incorrecte pour adopter un nouveau mode de réponse correct.

L'étude d'une tâche d'innovation chez les hyènes suggère l'existence de trois composants cognitifs potentiels dans les mécanismes de l'innovation (HAUSER M. D. (2003)): le contrôle inhibiteur, le nouveau conditionnement, l'extraction d'une règle générale.

Que savons-nous exactement de l'étude des mécanismes de conditionnement/déconditionnement au sein du règne animal?

Définition du conditionnement classique et du conditionnement opérant

L'étude de la prise de décision chez les animaux à travers des tâches d'apprentissage, met en jeu des processus de conditionnements simples. Le conditionnement classique (aussi appelé conditionnement répondant, conditionnement de type I ou conditionnement pavlovien) est un concept du Behaviorisme proposé par Ivan Pavlov au début du XX^e siècle. Cette théorie

s'intéresse aux résultats d'un apprentissage dû à l'association entre des stimuli de l'environnement et les réactions automatiques de l'organisme. Cette notion de réaction non volontaire est le principal point qui la différencie du conditionnement opérant.

Le conditionnement opérant s'intéresse à l'apprentissage qui aboutit à une action et tient compte des conséquences de cette dernière, rendant plus ou moins probable la reproduction du dit comportement. La réponse du sujet est donc volontaire, parce que motivé à être récompensé (BOUTON M.E (2002)).

Le processus de conditionnement

Le conditionnement se réalise de cette manière : l'animal est préexposé à un stimulus noté le stimulus A. Dans une deuxième phase l'apparition de ce stimulus est associée à celle d'un autre stimulus B tel que l'activation de l'appétit ou bien encore le sentiment d'aversion, ou de peur. Le stimulus A est alors appelé stimulus de conditionnement (SC) et le stimulus B est appelé stimulus inconditionné (SI).

On a alors deux possibilités pour tester la réversibilité de cet apprentissage : l'extinction ou l'inhibition aussi appelée contre-conditionnement.

Définition de l'extinction et du contre-conditionnement

Des réponses comportementales non désirées face à une situation sont modifiées par l'extinction ou le contre-conditionnement de la réponse. L'extinction consiste à présenter le stimulus conditionnant sans la réponse non conditionnée jusqu'à ce que la réponse conditionnée soit suffisamment réduite. Le contre-conditionnement consiste à remplacer progressivement une réponse conditionnée par une nouvelle.

A l'heure actuelle il y a de nombreuses mises en évidence sur le fait que la perte de la performance par extinction ou contre-conditionnement, ne signifie pas une destruction de l'apprentissage d'origine. L'alternative au « désapprentissage » implique un nouvel apprentissage, mémorisé comme le précédent.

La place du contexte sur le conditionnement classique, l'extinction, le contre- conditionnement

Lorsque l'on modifie le contexte après un conditionnement on trouve souvent, de façon surprenante, peu d'effet sur le comportement qui reste conditionné ((BOUTON ME, KING DA (1983)) (BOUTON M. E., PECK C. A. (1989) ; HARRIS J.A., JONES M. L., BAILEY G.K., WESTBROOK R.F (2000)).

A l'heure actuelle de nombreux chercheurs suggèrent que le contexte soit un moyen qui permette les processus d'apprentissage (conditionnement et déconditionnement). Bouton décrit la variation d'une réponse conditionnée en fonction du contexte (BOUTON M. E., RICKER S. T. (1994)). Il montre que le souvenir de la préexposition au stimulus de conditionnement est

codé en termes de deux types de contextes qu'il nomme contextes physique et contexte temporel (BOUTON M. E. (1993)) et qu'ils séparent en contextes dits « exterieurs » et « intérieurs ». Exemples de stimuli contextuels mis en évidence chez les animaux et les humains, en laboratoire :

Contexte extérieur : espace, localisation, environnement visuel ; Contexte intérieur : l'état physiologiques ((CUNNINGHAM C.L. (1979)) ;(OVERTON D.A. (1985)), l'état hormonal (AHLERS, RICHARDSON (1985)), les émotions (ROELOFS S., BOLEIJ H., NORDQUIST R., STAAY F. J. VD. (2016)), l'humeur ((BOWER G.H. (1981)); (EICH E. (1995)), le manque (DAVIDSON RJ. (1993)), les récents évènements (RICKER, BOUTON (1996)), l'attente d'évènements (comme l'attente de ce stimulus incondittioné), le passage du temps (BOUTON M. E. (1993) ; ROSAS, BOUTON (1998)),

Contexte interoceptif crée par des médicaments, et chez l'Homme le contexte imaginatif ou mental (ex : stéréotypes) (NELSON J.B, BOUTON M.E (2002)).

Notons que ces études sur l'influence du contexte sur la performance après l'extinction ont été réalisées dans le cadre d'un conditionnement aversif ou aussi appétitif (BOUTON M. E., PECK C. A. (1989)).

Ces études sont en faveur de la possibilité de parvenir au déconditionnement d'un apprentissage dans le cas d'un conditionnement classique, c'est-à-dire non volontaire. Ce n'est jamais un « désapprentissage » mais à chaque fois un nouvel apprentissage, soit à travers une extinction soit à travers un contre-conditionnement. Les processus d'inhibition semblent généralisables à plusieurs contextes pour le contre-conditionnement (BOUTON M, NELSON JB. (1994); NELSON J.B. (2002); NELSON J.B., BOUTON M.E. (1997)), et non pour l'extinction.

En effet, l'extinction est aussi permise par le contexte mais y serait limitée, donc contexte spécifique. Une des hypothèses est que l'extinction soit comme une second apprentissage en comparaison d'un premier (SWARTZENTRABER D., BOUTON M. E. (1992)) : c'est comme si le système d'apprentissage et de mémorisation codaient la seconde chose apprise à propos du stimulus comme une condition, une exception à la règle determinée par le contexte.

Une spécificité de réponse liée au contexte peut donc apparaître lorsqu'il y a un second type d'information, incluant l'absence d'information, qui est associé au stimulus. La première association apprise elle est de toute façon indépendante du contexte et plus stable dans le temps (BOUTON M. E. (1993)). Quand le stimulus a deux significations possibles, le contexte peut permettre de déterminer la signification. C'est analogue à la manière dont le système verbal détermine le sens de mots ambigus.

La perte de l'inhibition est de toute façon liée au contexte. La restauration est permise par un retour au contexte de préexposition (HARRIS J.A., JONES M. L., BAILEY G.K., WESTBROOK R.F (2000)). Elle peut avoir dans plusieurs cas de figures : après plusieurs extinctions mais aussi après un contre-conditionnement. La mise en évidence qu'une restauration ou non d'un conditionnement après une inhibition dépende du contexte montre encore une fois la variation de la perception du stimulus de conditionnement en fonction de l'environnement et de l'expérience passée.

L'environnement semble donc être un moyen d'inhiber un apprentissage, de générer un nouvel apprentissage ou nouveau conditionnement, ou encore d'en restaurer un.

La flexibilité d'un animal face à des conditionnements est un élément important pour lui permettre de s'adapter à de nouvelles règles. Cependant elle n'est pas toujours suffisante. La capacité créative et innovante est aussi importante (KAUFMAN A.B, KAUFMAN J.C (2005)). C'est le cas où l'inhibition d'une réponse aboutit à un comportement non appris et nouveau.

L'innovation est issue de la capacité créatrice d'un individu qui permet d'aboutir à un nouveau comportement. Ce nouveau comportement est issu de la génération de nouvelles possibilités, elle-même associée à une inhibition de réponse, qui renforce la génération de nouveautés (BENEDEK M., FRANZ F., HEENE M., NEUBAUER A.C. (2012)). C'est une sélection à partir de toutes les productions possibles générées afin de poursuivre des idées valables (KAUFMAN A.B, KAUFMAN J.C (2005)). Elle est permise par la mémoire de travail.

En bref, trois points sont extraits des bilans de recherches sur la cognition créative chez les humains et les animaux pour définir une capacité créatrice : l'inhibition de la réponse dont nous avons parlé, qui semble possible au moins par une modification de l'environnement, la mémoire de travail considérée comme une capacité cognitive à proprement parlé, la génération d'une nouveauté dont les facteurs d'origine sont certainement nombreux mais difficles à définir et à mettre en évidence.

b.2. Innovation et créativité

Méthodes d'études rigoureuses des capacités d'adaptation comportementale

L'habilité à ajuster un comportement peut augmenter la probabilité de survie d'un animal. C'est le cas lorsque les conditions environnementales changent par exemple : des études montrent que de jeunes oiseaux, les Géospizes des cactus (*Geospiza conirostris*) ont acquis des capacités de faire les provisions nécessaires pour exploiter des sources peu familières lorsqu'il y a une sécheresse. Ceux-ci ont donc plus de chance de survivre que des juvéniles qui ont gardé leur comportement typique de la saison humide (GRANT B.R., FRANT P.R., (1989)). En effet, l'innovation est un processus qui génère l'apprentissage de nouveaux comportements chez un individu (RAMSEY G., BASTIAN M. L., VAN SCHAIK C. (2007)). Cela permet aux animaux d'exploiter de nouvelles ressources, de s'adapter aux changements d'environnement, d'envahir de nouvelles niches, et mène à la diffusion de l'information d'adaptation à travers les groupes, en formant des traditions locales (RAMSEY G., BASTIAN M. L., VAN SCHAIK C. (2007)).

La flexibilité du comportement a longtemps été un terme standard en psychologie et neuroscience, où elle est souvent quantifiée en utilisant la performance du sujet dans des tests de réversibilité de l'apprentissage (FELLOWS L.K., FARAH M.J., (2003)); (IZQUIERDO A., NEWMAN T.K, HIGLEY J.D., MURRAY E.A, (2007)); (HALUK D.M, FLORESCO S.B. (2009)). De nombreuses expérimentations ont été mises en place afin d'étudier les capacités d'inhibition des réponses chez des modèles animaux ou humains, et les recherches les plus nombreuses se sont focalisées sur les tâches d'apprentissage réversibles. Ces paradigmes impliquent l'apprentissage d'une nouvelle discrimination initiale (c'est à dire une association

entre un signal A et une récompense, pendant que des signaux B et C sont neutres), suivie d'une tâche de réversion (c'est à dire le signal B ou C maintenant associé à une récompense, pas le signal A). La maîtrise de cette tâche nécessite la capacité de remarquer un changement dans le renforcement, l'inhibition de l'apprentissage et former une nouvelle association cohérente avec la nouvelle réponse (LEE B., GROMAN S., LONDON E. D., JENTSCH J. D. (2007)).

Malgré son utilité en tant que mesure de la flexibilité, l'apprentissage réversible n'a jamais été démontré sur le terrain. A part pour quelques cas illustratifs, des différences intraspécifiques dans la flexibilité du comportement ont été difficiles à quantifier sur le terrain. A la place des tests d'apprentissage réversible, des mesures de la flexibilité sur le terrain se sont centrées sur de nouvelles tâches de résolution de problèmes(WEBSTER S.J., LEFEBVRE L. (2001)) et sur le comptage de la fréquence de prise de nourriture innovante dans le milieu sauvage (LEFEBVRE L., WHITTLE P., LASCARIS E., FINKELSTEIN A. (1997); OVERRINGTON S.E, MORAND-FERRON J., BOOGERT N.J., LEFEBVRE L. (2009)). Un désavantage de cette dernière approche est que les innovations dans les modes d'approvisionnement dans des espèces moins avancées cognitivement sont trop rares pour être concrètement utilisées comme mesure quantitative des différences inter individuelles dans la flexibilité du comportement (OVERRINGTON S.E, MORAND-FERRON J., BOOGERT N.J., LEFEBVRE L. (2009)). En plus, les organismes n'ont pas systématiquement besoin de dévier de leurs routines comportementales afin d'acquérir de nouvelles associations entre un stimulus et une récompense dans des conditions environnementales stables (TEBBICH S., STERENLY K., TESCHKE L., (2010)).

La majorité des études ont résolu des questions à propos de l'innovation en présentant des problèmes nouveaux à des animaux captifs, mais dont les réponses ne reflètent pas forcément les réponses propres à un contexte de groupe à l'état naturel. La présentation à des groupes sociaux d'animaux captifs (KENDAL R. L., COE R. L., LALAND K. N.(2005)) est assez réaliste, mais ne rend pas compte de tous les facteurs qui mènent à l'innovation dans la nature (RAMSEY G., BASTIAN M. L., VAN SCHAIK C. (2007).; BIRO D., BIRO S.M (2010)). Inversement, des études sur l'innovation dans l'état naturel se sont largement appuyées sur des comptes rendus anecdotiques (DUCNAN R. P., BLACKBURN T. M., CASSEY P., LEFEBVRE L.(2005); LEFEBVRE L., READER S. M., SOL D. (2004); OVERRINGTON S.E, MORAND-FERRON J., BOOGERT N.J., LEFEBVRE L. (2009)), rendant difficile d'affirmer avec certitude si un comportement est réellement nouveau ou non.

L'approche la plus pertinente est d'examiner des schémas d'innovation en présentant de nouveaux problèmes aux animaux dans leur environnement naturel. Des expériences de ce type ont été menées à terme, mais la cible taxonomique reste restreinte (MORAND-FERRON J, COLE E.F, RAWLES J.E.C , QUINN J.L (2011) ; OVERRINGTON S.E, MORAND-FERRON J., BOOGERT N.J., LEFEBVRE L. (2009) ; WEBSTER S.J., LEFEBVRE L. (2001)). De plus, de telles études considèrent rarement les mécanismes par lesquels les animaux apprennent à résoudre de nouveaux problèmes, et leurs conclusions ne sont écrites qu'à partir d'échantillons de petites tailles (la plus grande étude est une étude récente à grande échelle réalisée sur les grandes mésanges sauvages *Parus major*, et les mésanges bleues, *Cyanistes caeruleus* (MORAND-FERRON J, COLE E.F, RAWLES J.E.C , QUINN J.L (2011)). Par exemple la prédiction que l'innovation puisse être causée par la faim ou de faibles états corporels doit encore être testée à l'état naturel. Les estimations de l'état corporel n'ont en général pas été reliées à la propension à innover (BOOGERT N. J., MONCEAU K., LEFEBVRE L. (2010) ; MORAND-FERRON J, COLE E.F, RAWLES J.E.C , QUINN J.L

(2011), n.d.; OVERINGTON S. E., CAUCHARD L., COTE K.-A., LEFEBVRE L. (2011); THORNTON A., LUKAS D. (2012)). Cependant ces estimations sont dérivées de mesures morphométriques qui ne reflètent peut-être pas l'état interne ou la véritable condition au moment du test de l'animal.

Malgré de nombreuses implications de la capacité de flexibilité comportementale et d'innovation, les facteurs qui mènent certains individus à innover demeurent peu connus.

❖ L'innovation chez les animaux : quels sont les facteurs déclencheurs ?

Les tendances innovatrices pourraient être inversement reliées aux capacités compétitrices. L'innovation implique nécessairement des coûts, comme de la perte de temps, d'énergie et une exposition au danger. En conséquence, des individus qui ne peuvent pas physiquement entrer en concurrence avec les autres seraient particulierement plus enclins à prendre des risques pour développer des solutions face à de nouveaux problèmes (READER S. M., LALAND K. N. (2003)). Cette suggestion a de nombreux supports empiriques sur les Poissons (LALAND K. N., READER S. M. (1999)), les Oiseaux (BIONDI L. M., BO M. S., VASSALLO A. I. (2010); COLE E. F., QUINN J. L. (2012); KATZIR G. (1982)); (MORAND-FERRON J, COLE E.F, RAWLES J.E.C, QUINN J.L (2011)), les Primates (KENDAL R. L., COE R. L., LALAND K. N.(2005); READER S. M., LALAND K. N.(2001)), chez lesquels des jeunes ou des individus plus bas dans la hiérarchie tendent à montrer une plus grande propension à innover. Chez certaines espèces certains individus atteindraient de plus hauts rangs et des capacités de competition précisément en étant innovants (BOUCHARD J., GOODYER W., LEFEBVRE L. (2007); GAJDON G. K., FIJN N., HUBER L. (2006.); BOOGERT N. J., READER S. M., LALAND K. N. (2006)). Par exemple, J. Goodall a montré en 1986 qu'un jeune chimpanzée mâle, Pan troglodytes, a atteint le status d'alpha à travers l'utilisation innovatrice de bidons vides pour augmenter ses démonstrations de menaces. Alternativement, les individus dans de particulièrement bonnes conditions seraient capables de s'accorder du temps et de l'énergie nécessaires à l'innovation (l'hypothèse du "temps libre") (KUMMER H., GOODALL J. (1985)). Des animaux captifs, par exemple, montreraient des niveaux d'innovation plus importants car ils sont bien nourris et ne doivent pas chercher de la nourriture ou éviter des prédateurs. Similairement, de jeunes animaux seraient capables de s'investir dans l'exploration et l'innovation si leurs besoins énergétiques sont comblés par leurs ainés ((KUMMER H., GOODALL J. (1985)); (READER S. M., LALAND K. N. (2003)).

Les tendances innovatrices reflètent des différences de capacités compétitives à travers des facteurs comme l'âge, le rang, le sexe mais elles diffèrent également à l'intérieur de ces catégories là. Par exemple, l'innovation pourrait être associée avec la faim à court terme (LALAND K. N., READER S. M. (1999)) ou sur un plus long terme à des différences de courage ou néophobie (GREENBERG R. (2003) ; WEBSTER S.J., LEFEBVRE L. (2001)). Les tendances innovatrices sont aussi affectées par les réponses émotionnelles (GREENBERG R. (2003)) et la motivation.

Finalement, la capacité des animaux à générer des solutions innovantes peut aussi être déterminée par leurs capacités cognitives (HAUSER M. D. (2003)). Par exemple, la capacité à reconnaitre la structure causale de problèmes ou à généraliser rapidement à travers les différents problèmes faciliterait l'innovation. Cela expliquerait le grand nombre de publications sur le

comportement innovant chez les Oiseaux et les Primates, au cerveau plus développé, comparé aux individus dont le cerveau est moins développé. Cependant, la relation entre les facteurs cognitifs et la variation des tendances innovantes au sein et entre les espèces demeure peu claire. De nombreux cas d'innovation chez les animaux impliqueraient simplement des processus d'apprentissage associatifs conservés, présents à travers les taxons des Vertébrés et Invertébrés. D'autres travaux sont nécessaires pour comprendre la relation entre les capacités compétitives et les tendances innovatrices à travers les différents taxa et systemes sociaux. Si ces différences de flexibilité comportementales sont observables sur le plan phénotypique, certains suggèrent qu'elles puissent également être lisibles sur le plan génétique. Cela suggère que ces différences inter-individuelles ne soient pas uniquement liées au contexte (COLE E. F., QUINN J. L. (2012)).

c. <u>L'enrichissement environnemental : une méthode d'optimisation de la flexibilité</u> comportementale à l'état naturel

Les animaux expriment souvent les comportements qui semblent être adaptés à l'environnement dans lequel ils vivent. Dans de nombreux cas, le développement du comportement adaptatif semble être influencé et affiné par de premières expériences de la vie. Par exemple, des mâles épinoches (Gasterosteus aculeatus) chassent leur progéniture quelques jours après leur éclosion pour favoriser chez elle des réponses anti-prédatrices appropriées (HUNTINGFORD FA, WRIGHT PJ, TIERNEY JF, (1994)). De même, les signaux de navigation employés par différents pigeons voyageurs (Colomba livia) sont influencés par l'information la plus répandue dans l'environnement lors du développement des jeunes oiseaux ; les oiseaux exposés aux conditions venteuses apprennent typiquement à diriger utilisant les signaux olfactifs et aéroportés (WILTSCHKO R, SCHÖPS M, KOWALSKI U (1989)), tandis que les pigeons élevés dans les greniers abrités prêtent plus d'attention aux points de repère visuels (BRAITHWAITE VA, GUILFORD T (1995)). De cette façon, l'expérience pendant ces phases précoces de la vie jouent un rôle significatif en produisant des phénotypes comportementaux qui sont bien adaptés à différents genres d'environnement ou de mode de vie. Des changements dans le cerveau, structurels et neurophysiologiques, soutiendraient des différences dans des phénotypes comportementaux. L'étude des cerveaux et répertoires comportementaux des animaux élevés en captivité permet de le montrer. Les animaux élevés en captivité ont généralement une diversité comportementale réduite, moins de flexibilité comportementale, et beaucoup de régions du cerveau sont plus petites et moins en activité comparées aux homologues sauvages (CLAYTON NS, KREBS JR.(1994); HEALY SD, GWINNER E, KREBS JR. (1996); KIHSLINGER RL, LEMA SC, NEVITT GA. (2006); MATHEWS F., ORROS M., McLAREN G., GELLING M, FOSTER R. (2005)). De telles réductions semblent être un sous-produit d'un environnement moins exigeant (PRICE EO. (1999); SALVANES AGV, BRAITHWAITE VA. (2005)). Plusieurs expériences avec des rongeurs de laboratoire ont exploré les effets de l'enrichissement environnemental dans les cages logeant les animaux (HARBURGER LL, NZEREM CK, FRICK KM. (2007); LEGGIO M.G, MANDOLESI L., FEDERICO F., SPIRITO F., RICCI B., GELFO F., PETROSINI L. (2005); MOHAMMED AK, WINBLAD B, EBENDAL B, LARKFORS L. (1990)). L'enrichissement, sous forme d'objets qui peuvent être manipulés (comme des morceaux de corde et de jouets) ou explorés et utilisés (comme des tubes) fournissent aux animaux des expériences plus variables. En termes de comportement, il a été montré que l'enrichissement exerçait un effet positif sur la capacité d'apprendre et de se rappeler les nouvelles tâches (FALKENBERG T, MOHAMMED AK, HENRIKSSON B, PERSSON H, WINBLAD B, LINDFOS N. (1992) ; ICKES BR, PHAM TM, SANDERS LA, ALBECK DS, MOHAMMED AH, GRANHOLM AC. (2000)).

Ainsi les animaux qui se développent dans un état naturel ont l'avantage qu'une expérience directe leur permette de s'adapter aux exigences des environnements locaux. En revanche, les animaux qui sont élevés en captivité sont comportementalement mal équipés pour traiter le nouvel environnement. C'est pourquoi plusieurs études proposent que l'utilisation de l'enrichissement environnemental dans l'environnement captif aide à amorcer des mécanismes neuraux de base et leur plasticité comportementale, permettant une plus grande possibilité de survie de post-libération (SALVANES AG, MOBERG O, EBBESSON LO, NILSEN TO, JENSEN KH, BRAITHWAITE VA. (2013)). Dans le cerveau, il a été montré que l'enrichissement affecte la neurogénèse, la plasticité synaptique et la potentialisation à long terme de la région de l'hippocampe, une région liée à certaines formes de mémoires associatives. La pertinence fonctionnelle de la neurogénèse de l'hippocampe a été très étudiée, prouvant que les conditions environnementales et physiologiques telles que l'effort, l'exercice et l'étude peuvent la moduler. Dans le cadre de programmes de conservation où les animaux sont élevés et destinés à vivre en liberté, l'enrichissement environnemental a d'ailleurs été proposé comme addition positive à l'environnement d'élevage (RABIN LA. (2003)). Au cours de la dernière décennie, des études ont exploré les effets de différents genres d'enrichissement chez des poissons (BEREJIKIAN BA, TEZAK EP, RILEY SC, LARAE AL. (2001); BROWN C., DAVIDSON T., LALAND K. (2003); SALVANES A.G, MOBERG V.O, BRAITHWAITE V.A. (2007)). Même si les preuves à cette échelle ne sont pas encore suffisantes les résultats sont de plus en plus en faveur du fait que l'enrichissement augmente la flexibilité comportementale de poissons (BRAITHWAITE V.A, SALVANES A.G.V. (2005); LEE J.S.F, BEREJIKIAN B.A. (2008)). Tandis qu'il y a eu un grand succès en élevant des animaux pour des programmes de réintroduction, la survie de ces animaux une fois sortis a été généralement pauvre, et dans de nombreux cas les libérations ne permettent pas d'augmenter la biomasse des populations (FISCHER J. LINDENMAYER DB. (2000); SEDDON PJ. (1999)). Des environnements enrichis et des entraınements sont donc encore en exploration afin de favoriser le développement de la compétence et de la flexibilité comportementale, et faciliter la survie de post-libération (DOBSON A, LYLES A. (2000); MALONEY RF, McLEAN IG. (1995); SEDDON PJ, ARMSTRONG DP, MALONEY RF. (2007); SHIER D.M, OWINGS D.H. (2006)).

Les différents types d'enrichissement environnementaux

(BLOOMSMITH, BRENT, SCHAPIRO (1991))

L'enrichissement social avec des contacts directs ou indirects avec des congénères ou des Hommes. Les contacts indirects peuvent être visuels, olfactifs, auditifs.

- Enrichissement du lieu d'habitat, qui met en jeu la psychologie (mettre en place des challenges, encourager l'exercice, ...)
- Un enrichissement physique qui implique une altération de la taille ou de la complexité de l'enclos, l'ajout d'objets, de substrats,...
- Un enrichissement sensoriel: des stimuli visuels, auditifs, olfactifs, tactiles ou gustatifs.

- Un enrichissment nutritionnel : le type de nourriture, la manière de la délivrer.

Exemple de l'étude du comportement anti-prédateur

Les réintroductions et les translocations animales sont des interventions potentiellement importantes pour sauver des espèces de l'extinction, mais sont plutôt infructueuses. La mortalité due à la prédation est une cause principale d'échec. Les animaux qui ont été isolés dans des prédateurs, durant toute leur vie ou au-dessus de temps évolutionnaire, peuvent ne plus exprimer le comportement anti-predateur approprié.

Pour cette raison, les biologistes de la conservation commencent à inclure la formation anti-predateur dans des procédures de préparation de pré-libération. Ils décrivent les circonstances évolutionnaires et ontogénétiques dans lesquelles le comportement d'anti-prédateur peut dégénérer ou être perdu, et tentent d'élaborer des principes pour prévoir quels éléments peuvent être renforcés ou récupérés. Ils observent que la formation de pré-libération a le potentiel d'augmenter l'expression du comportement anti-prédateur préexistent. Les techniques potentielles de formation impliquent les procédures de traitement classique où les animaux apprennent à partir de modèles de prédateurs, avec lesquelles l'émergence de réponses inadéquates peut surgir.

Selon ces chercheurs la faisabilité de la formation anti-prédateur dépend du type d'isolement (évolutionnaire ou ontogénétique) et des éléments spécifiques du comportement anti-predateur (manière d'éviter, reconnaissance, réponse) qui ont été perdus. Des animaux qui ont été isolés des prédateurs pour beaucoup de générations montreront vraisemblablement le comportement anti-prédateur modifié, bien que le taux de changement et les types de comportement perdus dépendent du degré avec lequel les processus perceptuels sous-jacents et cognitifs sont partagés avec d'autres traits comportementaux (COSS R. G. (1999)). En conséquence, le degré de perte est peu susceptible d'être simplement proportionnel au nombre de générations depuis l'isolement. Les preuves empiriques de la littérature psychologique et éthologique démontrent que beaucoup d'animaux améliorent non seulement l'efficacité de leur comportement anti-prédateur avec l'expérience mais se renseignent également sur des dangers nouveaux (BECK B. B., KLEIMAN D. G., DIETZ J. M., CASTRO I., CARVALHO C., MARTINS A., RETTBERG-BECK B. (1991)). Certaines études montrent que la survie postlibération est améliorée par l'exposition à un prédateur vivant avant relâchement. Elles montrent aussi que l'élevage avec minimisation du contact humain et la formation avec un modèle de prédateur non vivant n'ont eu aucun effet sur la survie post-libération. En effet les réponses comportementales de pré-libération à un prédateur non vivant, dit « modèle », n'étaient pas des facteurs prédictifs de survie post-libération (VAN HEEZIK, SEDDON, MALONEY (1999)). Ces études seraient à étendre à un plus large éventail d'espèces. Ces résultats soutiennent fortement l'idée que les programmes de formation anti-prédateurs de pré-libération devraient fonctionner. Le défi sera de concevoir les techniques efficaces de formation qui engagent les mécanismes d'apprentissage typique des espèces, d'identifier et exploiter le potentiel pour la transmission culturelle (GRIFFITH S., REED C. (1989)).

L'environnement enrichit la plasticité cérébrale grâce à la création de nouvelles connexions inter-neuronales par le processus de neurogénèse. Ce qui est intéressant, et que semblent relever les chercheurs à l'heure actuelle est qu'un apprentissage peut être à l'origine de comportements nouveaux plus étendus. Par exemple au fur et à mesure que le comportement

anti-prédateur gagne en performance, la recherche de renseignements sur des dangers nouveaux se fait de plus en plus.

L'environnement a un réel impact sur les réactions comportementales. De nombreux facteurs environnementaux, appelés facteurs épigénétiques sont par ailleurs capables de moduler l'activité cérébrale. La science qui étudie l'influence de l'environnement sur l'expression des gènes de façon plus générale est l'épigénétique.

Un exemple peut être donné, celui décrit par Cédric Florian, au cours d'une conférence nommée « épigénétique et cognition : regarder au dela des gènes ». Sa présentation regroupe les résultats de recherches menées dans le centre REMEMBER (Centre de recherche sur la cognition animale) et le CBI (Centre de biologie intégrative). Il a été mis en évidence sur des souris, par un test nommé « le test du labyrinthe aquatique », que des protéines (ici des HDAC) étaient capables d'agir sur l'acétylation des histones responsables de transcriptions liées au processus de la mémoire (VECSEY C.G, HAWK J.D, LATTAL K.M, STEIN J.M, FABIAN S.A, ATTNER M.A, CABRERA S.M, McDONOUGH C.B, BRINDLE P.K, ABEL T., WOOD M.A (2007)). André Fisher, dans une publication pour Nature, reprend le test et compare deux souris, ayant subi les mêmes modifications que celles qui avaient permis de montrer l'action altérative qu'on les HDAC sur la mémoire. L'une des souris a été mise dans un environnement fortement enrichi, l'autre non. Les meilleurs scores de mémoire au test du labyrinthe sont obtenus par la première. Ceci a permis de montrer que des modifications épigénétiques, ici l'enrichissement environnemental, étaient capables de pallier des altérations du cerveau. D'autres exemples ont pu être cités tels que les études montrant qu'un comportement maternel chez la souris était à l'origine d'un codage normal des récepteurs aux glucocorticoides (WEAVER IC, CERVONI N, CHAMPAGNE FA, D'ALESSIO AC, SHARMA S, SECKL JR, DYMOV S, SZYF M, MEANEY MJ. (2004)). La progéniture ayant connu une mère maternelle présentait des réactions d'anxiété beaucoup plus faibles face à des situations stressantes que des souriceaux n'ayant pas reçu le même comportement de la part de leur mère. Le mécanisme biologique a pu être mis en évidence : il met en jeu des méthylations de facteurs de transcriptions des récepteurs aux glucocorticoides. Notons que la réversibilité des méthylations a aussi pu être observée suite à l'administration de molécules chimiques, suite à des modifications d'environnement mais aussi parfois de façon lente et spontannée.

Les facteurs épigénétiques sont nombreux : le sport, les radiations, les médicaments, le stress, la pollution, l'alimentation, les pratiques méditatives, ... Il existe réellement un échange à double sens entre notre cerveau et son environnement.

Finalement, les données en matière d'états cérébraux sont trop peu nombreuses pour en savoir plus sur l'évolution des ondes cérébrales au sein de règne animal. La comparaison des comportements en captivité et à l'état naturel met en évidence que la définition d'intelligence animale est très relative aux conditions écologiques, ce qui en repousse les critères d'objectivation. Ce dont on est sûr c'est qu'il existe une forte composante environnementale dans les apprentissages. L'environnement modifie la représentation qu'un individu a d'un problème et de sa résolution et, comme c'est le cas de l'enrichissement environnemental sur la plasticité neuronale, peut également avoir un impact sur l'expression génétique à l'origine de ses comportements.

CONCLUSION

Il existe bien une latéralisation cérébrale fonctionnelle. Cependant il faut garder à l'esprit de ne pas catégoriser les aires cérébrales en les associant strictement à des fonctions. En effet la phrénologie est une science qui associe des « centres cérébraux » à des fonctions mentales. Cette hypothèse a amené à des notions erronées au cours de l'évolution des neurosciences. Le fonctionnement mental est bien le produit de plusieurs unités cérébrales ainsi que du fonctionnement coordonnée de systèmes formés par les interconnexions de ces unités.

Chez l'Homme l'exemple de spécialisation le plus connu se rapporte au langage, fonction assurée par des structures situées dans le cortex cérébral gauche. Le deuxième concerne la perception des informations sensorielles en provenance du corps. La représentation de l'espace en dehors du corps, de même que les processus émotionnels font l'objet d'une spécialisation hémisphérique droite. Cela ne signifie pas que le corps ou l'espace ne sont pas représenté dans l'hémisphère gauche mais les représentations ne sont probablement que partielles et ne font pas l'objet d'une intégration sensorielle (DAMASIO A.R, 1994).

L'étude comparative au sein des Vertébrés a montré une tendance fonctionnelle spécifique pour chaque hémisphère dans les fonctions suivantes :

L'hémisphère gauche	L'hémisphère droit
Réponses avec considération préalable	Réponses rapides
Inhibition de la réponse immédiate	Expression des émotions intenses, peur, fuite,
	agressivité
Concentration de l'attention	Attention globale, diffuse
Analyse séquentielle	Traitement de données parallèles
	Attention sur les informations spatiales
	Cartographie spatiale

A la suite de ces études il est important de retenir que chacun des deux hémisphères possède un fonctionnement séparé de l'autre mais que leur fonctionnement à terme demeure unifié et coopératif. La localisation anatomique n'est pas un unique élément déterminant dans les processus cognitifs, l'activité des aires cérébrales au cours du temps et le réseau neuronal auquel elles appartiennent sont autant d'éléments qui rentrent en jeu. Depuis longtemps, les mécanismes de la prise de décision ont été mis en relation avec la communication entre les deux hémisphères cérébraux à travers le corps calleux, puis plus récemment les communications thalamo-corticales. Des études en psychologie, psychiatrie, des études sur les processus cérébraux engagés lors de la méditation ont permis de s'intéresser au phénomène de latéralisation des ondes cérébrales et à celui d'entrée en cohérence des ondes cérébrales à travers diverses régions du cerveau. La cohérence entre deux régions cérébrales permet d'optimiser la création de réseaux neuronaux, aboutissant à un meilleur échange, à une meilleure coordination entre ces régions. Cette communication favorise entre autre la stabilité émotionnelle, les capacités cognitives, le raisonnement, les prises de décision.

En effet, l'étude des prises de décisions amène à se questionner sur la perception qu'un individu a des informations de son environnement à un instant donné. Les apports des neurosciences actuelles permettent de montrer qu'une expérience cognitive est générée par un contexte environnemental associé à un contexte mental (attention, concentration,

mémorisation : mobilisation des mémoires et donc aussi expériences passées). A un instant donné dans l'environnement extérieur tous les attributs d'un objet de l'environnement ne sont pas présents : seules les informations obtenues par les perceptions sensorielles peuvent être accessibles. Grâce à la capacité à supporter des évènements neuraux synchronisés dans des régions cérébrales éloignées, la résonance thalamocorticale est une explication possible de la cohérence de perception spatiale et temporelle dans le cerveau.

Favoriser la synchronicité des neurones et redistribuer le travail à travers les différentes aires cérébrales est une modification du contexte interne, modifiant la perception finale qu'un individu a de son environnement et pourrait permettre d'aboutir à des raisonnements plus adaptés aux situations rencontrées.

L'étude des animaux montre que la prise de décision est liée à la perception qu'a une espèce de son environnement, elle-même influencée par ses habitudes, ses expériences passées. Les résultats des études sur la réversibilité d'un apprentissage, les prises de décisions automatisées, soutiennent l'importance d'un contexte environnemental interne et externe. L'environnement extérieur et intérieur constitue un contexte dans lequel se construit la connaissance. La mise en jeu des processus cognitifs dans les prises de décision chez les animaux est donc très difficilement évaluable lorsque l'on ne connait pas réellement la perception que ceux-ci ont de l'environnement, elle-même conditionnée par leurs expériences passées, leurs motivations,... Ainsi l'étude des capacités cognitives et l'appréciation de l'intelligence peuvent être questionnées : peut-on réellement mettre en évidence une forme d'intelligence en sortant de l'environnement naturel ? Cela met en évidence la difficulté de mettre en place des designs expérimentaux pertinents dans l'étude des capacités cognitives animales. Cela replace la créativité, les capacités d'adaptation, la flexibilité en tant que composantes de l'évaluation de l'intelligence mais relativise également la définition de l'intelligence qui semble justifiée par des adaptations évolutives et prend donc de nombreuses formes. Ces connaissances permettent par la même occasion de mieux comprendre l'intérêt que peuvent présenter les méthodes d'enrichissement environnemental sur la flexibilité comportementale. L'épigénétique permet par ailleurs aujourd'hui de démontrer que l'environnement, les expériences de vie, peuvent réellement avoir un impact sur l'expression des gènes et donc aussi sur les comportements.

Comme on a pu le noter plus haut, les états cérébraux sont importants dans les mécanismes de prises de décisions et donc dans les comportements. Cependant ce domaine est peu documenté pour le règne animal. Grâce à de récentes études l'origine des différentes ondes cérébrales a pu être reliée à différentes localisations cérébrales, même si les mécanismes de production de ces activités électriques sont complexes et non entièrement élucidés encore aujourd'hui. Les modèles de génération des oscillations eux sont nombreux et complexes. Chacune de ces bandes de fréquences ont déjà été observées chez des animaux mais les données restent insuffisantes pour comprendre l'évolution des ondes cérébrales au sein du règne animal. Même si certaines ondes Alpha prennent leur origine dans les couches IV et V du néocortex qui n'est pas présent chez tous les Vertébrés, les chercheurs ne pensent pas que la présence ou non des couches du cortex cérébral soit responsable de différences généralisables dans la forme du spectre de puissance, ni même la taille du cerveau et son degré de différenciation microscopique. Une des hypothèses est par ailleurs celle d'une évolution significative du degré et de la distribution de la synchronicité des ondes cérébrales lentes avec la complexité des cerveaux. Si les spectres de puissance sont assez différents entre Vertébrés et Invertébrés, les

enregistrements et le spectre de puissance se ressemblent chez tous les Vertébrés à part pour l'amplitude. L'absence d'autres différences entre les formes, les spectres de puissance et les dynamiques des EEGs parmi les classes de Vertébrés pose encore beaucoup de question à mettre en parallèle avec les changements dans l'anatomie cérébrale et les éthogrammes comportementaux.

Des états proches de l'état complet du cerveau, qui se traduisent par une plus grande cohérence cérébrale entre les hémisphères cérébraux dans toutes les bandes de fréquences, n'ont été mis en évidence que chez l'Homme jusqu'à aujourd'hui, notamment après des entraînements méditatifs, et en particulier au niveau du cortex préfrontal. D'autres facteurs sont peut-être à l'origine d'une augmentation de la cohérence cérébrale, comme la delphinothérapie. Si l'impact de l'état de cohérence cérébrale sur les prises de décisions à proprement parlé reste difficilement objectivable et mesurable, les effets positifs de la méditation favorisant cet état sont eux nombreux à avoir été publiés. Ils touchent, pour rappel, de nombreux domaines tels que : la dépression, l'anxiété, la stabilité émotionnelle, l'insomnie, le stress post-traumatique, l'hypertension , le cholestérol, le diabète, la fibromyalgie, les addictions, l'hyperactivité, l'intelligence, la créativité, la confiance en soi.

Ailleurs dans le monde, des projets pilotes pour l'enseignement de la méditation transcendentale s'ouvrent. Le gouvernement Britanique a récemment décidé de financer le support de ces écoles. Le gouvernement a également mobilisé des fonds afin de construire plusieurs nouvelles écoles de ce type. Au Brésil, le Ministère de l'éducation a décidé d'instaurer la méditation transcendentale comme une part standard du programme dans toutes les écoles publiques du pays. Dans les prochaines années environ 30 million d'enfants apprendront la méditation transcendentale. Au Mexique, et à San Francisco les autorités responsables de l'éducation financent actuellement aussi ces écoles.

DISCUSSION

Finalement, quelle définition pour objectiver une forme d'intelligence animale?

L'étude du comportement animal permet actuellement de voir que la définition de l'intelligence demeure un sujet de débat au sein de la communauté scientifique. Plusieurs théories existent à propos de la façon de définir et donc d'étudier objectivement l'intelligence. Certains axent leur étude de l'intelligence selon une théorie appelée « béhaviorisme ». Les béhavioristes s'intéressent particulièrement aux comportements observables et ne se préoccupent pas des processus mentaux internes qui interviennent dans l'apprentissage. L'apprentissage est considéré ici comme le résultat de l'apprentissage. Selon eux il y a apprentissage lorsqu'une réponse à un stimulus est donnée. Ils ne s'intéressent pas à tous les processus mentaux internes qui concourent à l'élaboration de la réponse. Leurs travaux ont systématisé la doctrine du courant behavioriste par la théorie $S \to R$ (c'est-à-dire le stimulus entraîne une réponse) signifiant ainsi une réponse directe de l'organisme à un stimulus provenant de l'environnement.

Au contraire des béhavioristes, les cognitivistes cherchent à mettre en lumière les processus internes de l'apprentissage. Pour eux l'apprentissage est un processus interne qui implique la mémoire, le raisonnement, la réflexion, l'abstraction, la motivation et la métacognition. L'apprentissage est considéré comme étant exclusivement une science s'intéressant aux activités de traitement de l'information. Pour eux, l'esprit est une « machine », un ensemble de processus de traitement des informations. L'individu est ainsi considéré comme un système actif de traitement des informations qui lui proviennent du monde extérieur. La théorie cognitive considère l'apprentissage comme un processus d'information durant lequel les sensations sont reçues à travers les sens qui sont dirigés vers le stockage sensoriel avant le traitement.

Enfin, l'approche constructiviste considère l'apprentissage comme un processus de construction des connaissances qui se réalise dans l'interaction entre le sujet pensant et l'environnement dans lequel il évolue. Pour construire ses connaissances, l'individu utilise les connaissances antérieures comme moyen de représentation, de calcul et de réflexion sur sa propre action. Les connaissances anciennes jouant le rôle de processus d'assimilation des connaissances nouvelles. En effet ce que l'individu va apprendre dépend de ce qu'il sait déjà. La théorie piagétienne représente l'intelligence comme un système d'actions intériorisées ou d'opérations construites à partir de la coordination des actions que l'individu pose dans l'environnement. Piaget définit l'intelligence comme un instrument indispensable de l'adaptation de la personne à son environnement. L'intelligence se construit lentement. Selon Piaget, l'équilibration est un processus qui permet aux personnes d'adapter leurs comportements à l'environnement lorsqu'elles sont en présence de situations ou d'objets nouveaux et de réorganiser leurs structures intellectuelles lorsqu'elles apprennent des connaissances nouvelles. Von Glasersfeld en 1995, propose quatre principes fondamentaux pour la formation concernant le constructivisme : la connaissance est construite par l'apprenant et non transmise et stockée; l'interaction sociale avec l'apprenant est au centre de la construction du savoir; l'apprentissage nécessite l'engagement de l'apprenant actif qui construit ses représentations grâce à du matériel ou des personnes, à un contexte ; l'environnement extérieur et intérieur constituent un contexte dans lequel se construit la connaissance. La cognition est fonctionnelle et adaptative. La cognition permet une organisation individuelle de ses propres expériences et non la découverte d'une réalité objective.

Modèle de psychologie cognitive pour la prise de décision et son application en clinique.

Comme nous l'avons vu en introduction autour de la prise de décision en clinique, certains psycholoques proposent un modèle de raisonnement pour la décision et l'action. Selon eux, deux systèmes de pensée peuvent être décrits (KAHNEMAN D. (2012)). Ce concept a été proposé à l'origine par les psychologues Keith Stanovich et RichardWest et utilisé par divers auteurs dont Daniel Kahneman et Olivier Houdé.

Le système 1 est le système des raisonnements et pratiques automatiques. Il fonctionne automatiquement et rapidement avec peu ou pas d'effort, sans sensation de maîtrise délibérée. Le défaut du système 1 : il est peu fiable en raisonnement, il rend automatique les pratiques répétitives y compris quand inappropriées, il fonctionne par associations et prend mal en compte les statistiques, il est pollué par le mécanisme des stéréotypes. Comme le Système 1 fonctionne automatiquement, il ne peut pas être mis hors circuit et il est souvent difficile d'éviter les erreurs de la pensée intuitive. Cependant le contrôle systématique est coûteux en énergie.

Kahneman distingue deux modes de la pensée pour le Système 1: «experte» et «heuristique»

- L' «intuition experte» est automatiquement construite par le cerveau par l'analyse des points communs dans des situations rencontrées (capacité innée).
- L' «intuition heuristique» est le résultat d'apprentissage (lecture, conduite automobile, musique avec un instrument).

Le système 2 est le système de raisonnement réfléchi. Il fonctionne à la demande et exige de la concentration et de l'effort, son fonctionnement est lent et conscient.

Le défaut du système 2 : il monopolise l'attention, il protège l'activité la plus importante et attribue des «fenêtres» pour les autres activités. Il peut «épuiser le contrôle de soi», il peut déconnecter pour se concentrer sur une tâche prioritaire. Alors l'individu n'est plus attentif à son environnement. La «déconnection» d'une personne dont l'attention est centrée sur une tâche a été démontrée par Christopher Chabriset Daniel Simons dans de nombreuses expériences, dont la plus connue est le «gorille invisible».

Quelques exemples de tâches du système 2, système de la réflexion : Lire un mot dont on ne connaît pas le sens, calculer 18 x 23, changer de direction alors qu'on conduit sur un parcours habituel.

Le système 1 se construit automatiquement par apprentissage. Selon les chercheurs, « plus on se familiarise avec une tâche, moins elle est gourmande en énergie ». Des études ont montré que l'activité cérébrale associée à une activité évolue quand la compétence se développe impliquant de moins en moins de régions du cerveau au fur et à mesure.

Le système 2 est mobilisé quand une question se pose à laquelle le système 1 n'a pas de réponse. Il s'agit d'une économie d'énergie en fonction de l'enjeu. «La répartition des tâches entre le système 1 et le système 2 est extrêmement efficace: elle minimise les efforts et optimise

Un autre système est nommé, le système 3 selon Houdé, qui contrôle le système 1 et permet le passage au système 2: il regroupe les mécanismes qui vont, consciemment ou non, débrancher le pilotage automatique. D'après Houdé, pour ne pas faire de faute de raisonnement, il faut «apprendre à résister à la première pensée», aux mécanismes venant de la vérification automatique, et savoir débrancher le système 1.

Selon ces chercheurs en psychologie, les prises de décisions mobiliseraient une certaine quantité d'énergie, et l'usage des différentes régions du cerveau serait différent selon la situation. Une situation familière nécessite moins d'énergie, moins de régions du cerveau. Le système 1, permettrait une économie d'énergie et un système 3 serait nécessaire à son inhibition pour passer à un système de pensée plus adapté, le système 2.

En effet, d'après Moran Cerf, un neuroscientifique à l'Université de Northwestern qui a étudié la prise de décision pendant plusieurs années, la prise de décision est un mécanisme qui demande de l'énergie. De nombreuses recherches ont montré que les humains avaient une quantité d'énergie limitée à dédier à leurs décisions. Choisir ses vêtements, que manger, où passer son temps libre,... demande déjà d'en utiliser une grande partie au quotidien. Cette fatigue provenant de la prise de décision est la plus récente découverte liée à un phénomène baptisé « ego depletion » par Roy.F.Baumeister professeur de psychologie à l'Université de Floride (MILLER H.C, PATTISON K.F, DEWALL C.N (2010)). Prendre des décisions reduirait l'énergie mentale et la volonté. Selon le professur R.F.Baumeister : « les meilleurs décideurs sont ceux qui savent quand ils ne doivent plus se faire confiance ».

La psychologie cognitive est l'étude des mécanismes de la cognition qui permet d'en savoir plus sur le raisonnement clinique. Il a par ailleurs été étudié à travers la psychologie cognitive dans une thèse vétérinaire (DUQUERROUX V.(2009)). Voici ce qui y est énoncé :

Chaque fonction de la cognition humaine renvoie à un aspect de la démarche clinique. Par exemple, l'attention est un mécanisme de contrôle de détection de l'anormal. La perception permet de caractériser l'anormal. L'organisation des connaissances permet de se représenter les cas cliniques.

La démarche clinique débute par le recueil des données. Ce processus est contrôlé par des mécanismes attentionnels qui filtrent l'information. Le recueil des données n'est pas neutre ; il est influencé par les connaissances et les attentes du vétérinaire. Ainsi, détecter l'anormal n'est pas quelque chose d'inné : le clinicien novice doit apprendre à observer au fur et à mesure qu'il enrichit ses connaissances.

La « révolution copernicienne » illustrée par E. Kant à la fin du XVIIIème siècle dans la préface de la <u>Critique de la Raison Pure</u> permet d'expliciter cette difficulté en changeant de point de vue. Il différencie l'objet en soi de la représentation de l'objet par le sujet. Ce concept a d'intéressantes répercussions sur la représentation du problème par le clinicien et la représentation de ses connaissances.

En effet, les processus de raisonnement sont basés sur le processus hypothético-déductif, processus par lequel le médecin émet de manière inconsciente un certain nombre d'hypothèses qu'il teste ensuite lors de l'abord d'un problème clinique complexe. Des processus sont décrits, semblables aux processus décrits par les psychologues Keith Stanovich et RichardWest: un dit

analytique et un autre non-analytique.

Dans un cadre purement analytique, le médecin pourrait expliciter étape par étape son raisonnement sur une feuille de papier. A contrario, dans un cadre purement non analytique, le médecin serait incapable d'expliciter son raisonnement. Il sait simplement que c'est la bonne solution mais il est incapable d'expliquer l'imputabilité de l'hypothèse à la suite de son raisonnement. Nombre d'heuristiques ou raccourcis mentaux font partie de cet arsenal non analytique, faussement « intuitif ». En général, les processus analytiques sont plus longs, plus lourds mais plus sûrs d'utilisation en vue de la résolution d'un problème. A contrario, les processus non analytiques sont plus économes cognitivement, donc plus rapides mais moins souples d'utilisation.

Enfin, les experts ou cliniciens expérimentés exploitent beaucoup mieux ces processus non analytiques que les novices. Ces processus non analytiques constituent la base de «ce sixième sens » qui résulte d'une forme d'organisation de connaissances en réseaux richement interconnectés, formées par la somme de connaissances provenant de la littérature et de l'expérience. Les connaissances de l'étudiant elles sont plus éparpillées. Elles sont organisées en unités de connaissances faiblement interconnectées entre chaque discipline. Ainsi si le novice utilise des raccourcis mentaux comme les experts, il échouera probablement dans sa prise de décision.

Cependant on comprend aisément que si l'expertise implique une meilleure résolution de problème dans la plupart des cas courants face à des cas atypiques, les cliniciens expérimentés manquent de flexibilité : ils restent ancrés dans leurs scripts adaptés aux situations courantes. Ainsi, le « bon sens clinique » est un masque qui déforme les perceptions. Face à un cas atypique ou un manque de ressources en temps et en moyen, ce « bon sens » peut le tromper. Enfin, la psychologie cognitive appuie sur l'importance de la représentation que le clinicien a d'un problème donné. Selon elle, l'étudiant devra avant tout centrer toute son attention sur le motif de consultation et les circonstances d'apparition du trouble pour mieux se représenter le problème au sein de son réseau de connaissances.

Ces études sont en cohérence avec la présence d'un filtre de la perception qui dépend de la direction de l'attention, les attentes, les expériences passées, que nous avons évoquées et qui influencent tout le raisonnement. L'auteur évoque également le biais des décisions issu de la construction d'un réseau de connaissances que le clinicien expérimenté utilise dans un raisonnement non-analytique et qui met à mal la flexibilité face à de nouvelles situations par automatisme et économie d'énergie. Cette science met l'accent sur l'importance de la représentation d'un problème : « la prise de décision dépend plus de la représentation que le clinicien a du problème plutôt que du problème en lui-même ». En effet cette représentation implique l'expérience du clinicien et pas seulement de la formulation verbale des connaissances.

Les systèmes 1 et 2, le raisonnement analytique ou non-analytique sont-ils seulement une question de vitesse de pensée ? Il semble que la différence soit plus précisément due à une différence dans la mobilisation d'énergie lors de la réflexion. Cependant est-il si simple d'échapper à tous nos automatismes ? La réflexion se base-t-elle sur des représentations liées à l'expérience malgré nous?

Let si la raison de nos décisions nous échappait plus que nous ne le pensions ?

Selon certains chercheurs, les prises de décisions seraient fortement influencées par le subconscient. D'après certains neuroscientifiques en cognition, comme Bruce Lipton, psychologues et sociologues, nous ne serions conscients que de 5% de notre activité cognitive et la plupart de nos décisions, actions, émotions et comportements dépendraient de 95% de l'activité de notre cerveau qui mettrait en jeu des données qui dépassent notre état conscient (ZALTMAN G. (2003); LIPTON B. H. (2005)). Selon eux il existerait des mémoires implicites qui dirigeraient nos habitudes, nos compétences, nos comportements, nos réponses conditionnées, nos réflexes, réactions émotionnelles que nous prenons en compte dans notre pensée consciente. La recherche en neurosciences cognitives qui considère que l'état mental du cerveau est un aspect primordial de la performance cognitive a par ailleurs lancé de plus en plus d'études sur l'hypnose, espèrant rendre ce processus moins « mystérieux » aux yeux de la communauté scientifique. Une des idées intéressantes issue de ces récentes expériences est justement que l'hypnose altérerait l'état mental d'une façon qui permette aux informations extérieures de dominer sur des motivations qui seraient internes (POSNER M.I, ROTHBART M.K (2011)). Notons par la même occasion qu'un modèle neuropsychologique a mis en évidence que la susceptibilité à l'hypnose est liée à la capacité de passer d'un état d'activité cérébrale importante à gauche, à une inhibition de cet hémisphère, l'atténuation de son contrôle, et une plus grande activation de l'hémisphère droit (GRUZELIER J, BROW T, PERRY A, RHONDER J, THOMAS M. (1984); KENNETH R., GRAHAM, PERNICANO K. (1979)). L'auteur du livre Thinking Fast and Slow (KAHNEMAN D. (2011)), prix Nobel d'économie en 2011, a mis à profit plusieurs décennies de recherches universitaires pour montrer une trop grande confiance dans le jugement humain. Il défend également l'idée que les prises de décision que nous prenons ne seraient finalement prises qu'à partir de peu d'informations et que le raisonnement permettrait surtout de donner de la cohérence au choix qui est fait, à la solution qui est trouvée.

Les références bibliographiques de ce paragraphe mériteraient de faire l'objet d'une recherche critique plus poussée malgré la confirmation scientifique de leurs sources. Néanmoins il semblait intéressant de les citer car elles représentent l'actuelle marche en avant en matière de recherche et terminent d'ouvrir le débat sur les mécanismes de la prise de décisions.

BIBLIOGRAPHIE

- ABERG KC, DOELL KC, SCHWARTZ S, (2016). The "Creative Right Brain" Revisited: Individual Creativity and Associative Priming in the Right Hemisphere Relate to Hemispheric Asymmetries in Reward Brain Function. Cereb Cortex. 2017 Oct 1;27(10):4946-4959. doi: 10.1093/cercor/bhw288.
- ADIRAN, BUYTENDIJK (1931). Potential changes in the isolated brain stem of the goldfish.J Physiol. 1931 Feb 25; 71(2): 121–135.
- ADRIAN (1931). Potential changes in the isolated nervous system of Dysticus marginalis. J Physiol. 1931 Jun 6; 72(1): 132–151.
- AHLERS, RICHARDSON (1985). Administration of dexamethasone prior to training blocks ACTH-induced recovery of an extinguished avoidance response. Behavioral Neuroscience, 99, 760-764.
- ALATALO RV, MAPPES J. (1996), n.d. Tracking the evolution of warning signals. Nature 382, 708–710 doi:10.1038/382708a0.
- ALCARAZ F., MARCHAND A.R, VIDAL E., GUILLOU A., FAUGERE A., COUTUREAU E., WOLFF M. (2015). Flexible use of predictive cues beyond the orbitofrontal cortex: role of the submedius thalamic nucleus. J Neurosci. 2015 Sep 23;35(38):13183-93. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1237-15.2015.
- ALTWEGG-BOUSSAC T. (2015). Impact des activités synaptiques endogènes sur l'excitabilité cellulaire et le traitement sensoriel cortical : apports de l'etat isoélectrique, Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, Ecole doctorale Cerveau-Cognition-Comportement Spécialité Neuroscience, pp223.
- AMUNTS K. et al. (1996). Asymmetry in the human motor cortex and handedness. Neuroimage 4, 216-222.
- ANDERSON J.R (1990). Cognitive psychology and its implications (3rd ed.) New York, NY: W.H. Freeman/Times Books/Henry Holt & Co. ISBN-13: 978-1429219488, ISBN-10: 1429219483.
- ANDREW, R. J. (1991). The nature of behavioural lateralization in the chick. In "Neural and Behavioural Plasticity: The Use of the Domestic Chick as a Model" (R. J. Andrew, Ed.), pp. 536-554. Oxford Univ. Press, Oxford.
- ANDREW R. L, ROGERS, L. J. (2001). The nature of lateralization in tetrapods. In "Comparative Vertebrate Lateralization" (L. L Rogers and R. J. Andrew, Eds.). Cambridge Univ. Press, New York. In press.
- ANTINORI A, CARTER O.L, SMILIE L.D, (2017). Seeing it both ways: Openness to experience and binocular rivalry suppression.
- BABILONI C, BRANCUCCI A, DELPERCIO C, CAPOTOSTO P, ARENDT-NIELSEN L, CHEN ACN, ROSSINI PM (2006). Anticipatory electroencephalography alpha rhythm predicts subjective perception of pain intensity. J Pain. 2006 Oct;7(10):709-17.
- BACHMANN T. (2011). Attention as a process of selection, perception as a process of representation, and phenomenal experience as the resulting process of perception being modulated by a dedicated consciousness mechanism. Department of Psychology and Institute of Law, University of Tartu, Tartu, Estonia. Front. Psychol.
- BANICH M. T., BELGER (1990). A. Interhemispheric interaction: how do the hemispheres divide and conquer a task? Cortex 26, 77–94.
- BANICH M. T. (1998). The missing link: the role of interhemispheric interaction in attentional processing. Brain Cogn. 36, 128–157.
- BARRAL J. (2013). Principes et analyses du signal électroencéphalographique (EEG): les relations entre les changement des rythmes corticaux et les comportements perceptivomoteurs. Institut des Sciences du sport de l'Université de Lausanne.

- BASAR E. (2013). A review of gamma oscillations in healthy subjects and in cognitive impairment. Int J Psychophysiol. 2013 90:99–117.
- BASAR E, BASAR-EROGLU C, KARAKAS S, SCHURMAN (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. Int J Psychophysiol. 2001 Jan;39(2-3):241-8.
- BASAR E, GUNTEKIN B.(2008). A review of brain oscillations in cognitive disorders and the role of neurotransmitters. Brain Research. 2008. 1235:172–193.
- BECK B. B., KLEIMAN D. G., DIETZ J. M., CASTRO I., CARVALHO C., MARTINS A., RETTBERG-BECK B. (1991). Losses and reproduction in reintroduced golden lion tamarins Leontopithecus rosalia. Dodo: Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust 27:50–61.
- BELGER A., BANICH M. T. (1998). Costs and benefits of integrating information between the cerebral hemispheres: a computational perspective. Neuropsychology 12, 380–398.
- BENEDEK M., FRANZ F., HEENE M., NEUBAUER A.C. (2012). Differential effects of cognitive inhibition and intelligence on creativity. Pers Individ Dif. 2012 Sep; 53-334(4): 480–485. doi: 10.1016/j.paid.2012.04.014.
- BEREJIKIAN BA, TEZAK EP, RILEY SC, LARAE AL. (2001). Competitive ability and social behaviour of juvenile steelhead reared in enriched and conventional hatchery tanks and a stream environment. Journal of Fish Biology. Volume 59, Issue 6, December 2001, Pages 1600–1613, DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00224.x.
- BERTHOZ A. (2008). Physiologie de la perception et de l'action. Annuaire du Collège de France 2007-2008 : résumé des cours et travaux 108e année. Chaires Physiologie de la perception et de l'action. ISBN 978-2-7226-0082-9.
- BIANKI V. L. (1988). The Right and Left Hemispheres of the Animal Brain: Cerebral Lateralisation of Function. In "Monographs in Neuroscience," Vol. 3. Gordon & Breach, New York.
- BIONDI L. M., BO M. S., VASSALLO A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (Milvago chimango). Anim Cogn. 2010 Sep;13(5):701-10. doi: 10.1007/s10071-010-0319-8.
- BIRD C. D., EMERY N.J. (2009). Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. Proc Natl Acad Sci U S A. 2009 Jun 23;106(25):10370-5. doi: 10.1073/pnas.0901008106.
- BIRO D., BIRO S.M (2010). Experimental identification of social learning in wild animals. Learn Behav. 2010 Aug;38(3):265-83. doi: 10.3758/LB.38.3.265.
- BISAZZA A., CANTALUPO C., CAPOCCHIANO M., VALLORTIGARA G. (1999), Population lateralization and social behaviour: A study with sixteen species of fish. Laterality. 2000 Jul;5(3):269-84.
- BISAZZA A., FACCHIN L., PIGNATTI R., VALLORTIGARA G. (1998). Lateralization of detour behaviour in Poeciliid fishes: The effect of species, gender and sexual motivation. Behav. Brain Res. 91, 157-164.
- BISAZZA A., ROGERS L. J., VALLORTIGA G. (1998). The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioral and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. Neurosci. Biobehav. Rev. 22, 411-426.
- BISAZZA C., CANTALUPO, VALLORTIGARA G (1997). Lateral Asymmetries During Escape Behaviour in a Species of Teleost Fish (Jenynsia lineata), Physiol. Behav. 61, 31–35.
- BISHOP G.H (1932). Cyclic changes inexcitability of the optic pathway of the rabbit.

 American Journal of Physiology Published 31 December 1932 Vol. 103 no. 213-224
- BLOOMSMITH, BRENT, SCHAPIRO (1991). Guidelines for developing and managing an environmental enrichment program for nonhuman primates. Lab Anim Sci. 1991 Aug;41(4):372-7.

- BOESCH C. (2010). Away from ethnocentrism and anthropocentrism: towards a scientific understanding of 'what makes us human. Behav Brain Sci. 2010 Jun;33(2-3):86-7. doi: 10.1017/S0140525X10000051.
- BOGEN J. E., VOGEL P. J. (1962). Cerebral commissurotomy in man. Bull. Los Angel. Neuro. Soc. 27, 169–172.
- BOLHIS J. (2000). Brain, Perception, Memory. Advances in Cognitive Neuroscience, pp: 387, ISBN: 9780198524823.
- BOLLIMUNTA A., ANIL (2011). Neuronal Mechanisms and Attentional Modulation of Corticothalamic Alpha Oscillations. The Journal of Neuroscience. Society for Neuroscience. 31 (13): 4935–4943.
- BOLLIMUNTA A, CHEN Y, SCHROEDER CE, DING M. (2008). Neuronal mechanisms of cortical alpha oscillations in awakebehaving macaques, J Neurosci. 28:9976–9988.
- BOOGERT N. J., READER S. M., LALAND K. N. (2006). The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. Animal Behaviour, 2006, 72, 1229e1239 doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.021.
- BOOGERT N. J., MONCEAU K., LEFEBVRE L. (2010). A field test of behavioural flexibility in Zenaida doves (Zenaida aurita). Behavioural Processes, Elsevier, 2010, 85 (2), pp.135-141.
- BORNSTEIN, BRIAN H., EMLER, CHRISTINE A (2001). Rationality in medical decision making: a review of the literature on doctors' decision-making biases. J. Eval. Clin. Pract. 7, 97–107.
- BOUCHARD J., GOODYER W., LEFEBVRE L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (Columba livia). Anim Cognition. 2007 Apr;10(2):259-66.
- BOUTON M. E. (1993). Context, time, and memory retrieval in the interference paradigms of Pavlovian conditioning. Psychological Bulletin, 114, 80-99.
- BOUTON M. E., PECK C. A. (1989). Context effects on conditioning, extinction, and reinstatement in an appetitive conditioning preparation. Animal Learning & Behavior, 17,188-198.
- BOUTON M. E., RICKER S. T. (1994). Renewal of conditioned responding in a second context. Animal Learning & Behavior, 22,317-324.
- BOUTON M, NELSON JB. (1994). Context-specificity of target versus feature inhibition in a feature-negative discrimination. J Exp Psychol Anim Behav Process. 1994 Jan;20(1):51-65.
- BOUTON M.E (2002). Context, ambiguity, and unlearning: sources of relapse after behavioral extinction. Biol Psychiatry. 2002 Nov 15;52(10):976-86.
- BOUTON ME, KING DA (1983). Contextual control of the extinction of conditioned fear: Tests for the associative value of the context. Journal of Experimental Psychology, Animal Behavior Processes, 9(3), 248-265.
- BOWER G.H. (1981). Mood and memory. American Psychologist, 36, 129-148.
- BRAITHWAITE VA, GUILFORD T (1995). A loft with a view: does exposure to natural landmarks during development encourage adult pigeons to use visual landmarks during homing? Animal Behaviour, 49(1), 252-254. http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472(95)80176-6. Anim Behav.
- BRAITHWAITE V.A, SALVANES A.G.V. (2005). Environmental variability in the early rearing environment generates behaviourally flexible cod: implications for rehabilitating wild populations. Proc Biol Sci. 2005 Jun 7;272(1568):1107-13.
- BREWER W. F., LAMBERT B. L. (2001). The theory-ladenness of observation and the theory-ladenness of the rest of the scientific process. Philosophy of Science Vol. 68, No. 3, Supplement: Proceedings of the 2000 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association. Published by: The University of Chicago Press on behalf of the Philosophy of Science Association.

- BROWN C., DAVIDSON T., LALAND K. (2003). Environmental enrichment and prior experience improve foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. Journal of fish biology, volume 63, Issue s1, December 2003, pp 187–196.
- BROWN C, GARDNER C, BRAITHWAITE V.A (2004). Population variation in lateralized eye use in the poeciliid Brachyraphis episcopi. Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 271 (2004) S455–S457.
- BROWN C., MAGAT M. (2011). The evolution of lateralized foot use in parrots: a phylogenetic approach. Behav. Ecol. 22 (2011) 1201–1208.
- BÜCHEL C1, FRISTON KJ. (1997). Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interactions evaluated with structural equation modelling and fMRI.Cereb Cortex. 1997 Dec;7(8):768-78.
- BULLOCK, HOLMES T. (2002). Biology of Brain waves: natural history and evolution of an information-rich sign of activity. Adv. Electrophysiolgy Clin. Pract. Res.
- BULLOCK T.H (1989). Evolution of compound field potentials in the brain. Brain Dynamics pp 258-266.
- BULLOCK T.H (1993). How do brains work? Papers of a neurophysiologist. ISBN-13: 978-0817635350, ISBN-10: 0817635351.
- BULLOCK TH, BASAR E (1988). Comparison of ongoing compound field potentials in the brains of invertebrates and vertebrates. Brain Res. 1988 Jan-Mar;472(1):57-75.
- BULMAN-FLEMING M. B., BRYDEN M. R, ROGERS T. T. (1997). Mouse paw preference: Effects of variations in testing protocol. Behav. Brain Res. 86, 79-87.
- BUSCH N. A., DUBOIS J., VANRULLEN R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. J Neurosci. 2009 Jun 17;29(24):7869-76. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0113-09.2009.
- BUTLER A.B (2008). Evolution of the thalamus: a morphological and functional review. Thalamus & Related Systems, 4(1), 35–58. doi:10.1017/S1472928808000356.
- BUZSAKI G. (2006). Rhythms of the Brain. Oxford University Press.
- BUZSAKI G., DRAGUHN A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. Science. 2004 Jun 25;304(5679):1926-9.
- BUZSAKI G, WANG X-J. (2012). Mechanisms of gamma oscillations. Annu Rev Neurosci. 2012. 35:203–225.
- BYRNES E.E, VILA POUCA C., BROWN C.(2016). Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (Heterodontus portusjacksoni). Behav Brain Res. 2016 May 15;305:239-46. doi: 10.1016/j.bbr.2016.02.033. Epub 2016 Mar 2. Behav. Brain Res. 305, 239–246. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.02.033
- CANNON J, McCARTHY MM, LEE S, LEE J, BÖRGERS C, WHITTINGTON MA, KOPELL N. (2014). Neurosystems: brain rhythms and cognitive processing. Eur J Neurosci. 2014 Mar;39(5):705-19. doi: 10.1111/ejn.12453.
- CAO Z1, LI Y, HITCHMAN G, QIU J, ZHANG Q., (2015). Neural correlates underlying insight problem solving: Evidence from EEG alpha oscillations. Exp Brain Res. 2015 Sep;233(9):2497-506. doi: 10.1007/s00221-015-4338-1.
- CARTER OL, PRESTI D.E, CALLISTEMON C., UNGERER Y., LIU G.B, PETTIGREW J (2005). Meditation alters perceptual rivalry in Tibetan Buddhist Monks. Curr Biol. 2005 Jun 7;15(11):R412-3. DOI: 10.1016/j.cub.2005.05.043.
- CASE R, (1992). The role of the frontal lobes in the regulation of cognitive development. Brain Cogn. 1992 Sep; 20(1):51-73.
- CASPERD J. M., DUNBAR R. I. M. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions in gelada baboons. Behavioral Processes, 37, 57–65.
- C.GUR R., REIVICH M. (1980). Cognitive Task Effects on Hemispheric Blood Flow in Humans: Evidence for Individual Differences in Hemispheric Activation Cerebrovascular Research Center, University of Pennsylvania. Brain and Language, Volume 9, Issue 1, Pages 78-92.

- CHABRIS C., SIMONS D (2010). The Invisible Gorilla: And Other Ways Our Intuitions Deceive Us Hardcover May 18, 2010. ISBN: 9780007317318.
- CHATELAIN M., HALPIN C.G., ROWE C. (2013). Ambient temperature influences birds' decisions to eat toxic prey. Animal Behaviour, Volume 86, Issue 4, October 2013, Pages 733-740.
- CLAYTON NS, KREBS JR.(1994). Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience. Proc Natl Acad Sci U S A. 1994 Aug 2; 91(16): 7410–7414.
- COHEN I, MILES R (2000). Contributions of intrinsic and synaptic activities to the generation of neuronal discharges in in vitro hippocampus. J Physiol. 2000 Apr 15;524 Pt 2:485-502.
- COLE E. F., QUINN J. L. (2012). Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. Proc Biol Sci. 2012 Mar 22;279(1731):1168-75. doi: 10.1098/rspb.2011.1539.
- COLE D.M (1996). Electroencephalographic Results of Human Dolphin Interaction : A Sonophoresis Model Presented at the Second Annual International Symposium on Dolphin Assisted Therapy, Sept 5-8, 1996, Cancun, Mexico by M.
- COLLINS R. L. (1985). On the inheritance of direction and degree of asymmetry. In "Cerebral Lateralization in Nonhuman Species" (S. D. Glick, Ed.), pp. 41-71, Academic Press, New York.
- COLVIN M. K. (2004). Individual differences in callosal organization: relationship to interhemispheric communication and hemispheric asymmetries. Diss. Abstr. (in the press).
- COLVIN M. K., WIG G. S., KELLEY W. M., GRAFTON S. T., GAZZANIGA M. S. (2005). Callosal organization predicts the level and effect of right frontal activity during verbal encoding on subsequent memory in healthy young adults. Soc. Neurosci. Abstr. 204.4.
- COONEY J. W., GAZZANIGA M. S.(2003). Neurologic disorders and the structure of human consciousness. Trends Cogn. Sci. 7, 161–164.
- CORBALLIS M. C. (1994). Split decisions: problems in the interpretation of results from commissurotomized subjects. Behav. Brain Res. 64, 163–172.
- CORBALLIS M. C., SERGENT J.(1988). Imagery in a commissurotomized patient. Neuropsychologia 26, 13–26.
- CORBALLIS M.C. (1997). The genetics and evolution of handedness. Psychol. Rev. 104, 714-727.
- CORBALLIS M.C.(2003). From mouth to hand: gesture, speech, and the evolution of right-handedness. Behav. Brain. Sci. 26, 199-208; discussion 208-260.
- CORBALLIS P. M., FENDRICH R., SHAPLEY R., GAZZANIGA M. S. (1999). Illusory contours and amodal completion: evidence for a functional dissociation in callosotomy patients. J. Cogn. Neurosci. 11, 459–466.
- CORBALLIS P. M., FUNNELL M. G., GAZZANIGA M. S. (1999). A dissociation between spatial and identity matching in callosotomy patients. Neuroreport 10, 2183–2187.
- COREN S., PORAC C. (1977). Fifty centuries of right-handedness: the historical record. Science 198, 631-632.
- COSS R. G. (1999). Effects of relaxed natural selection on the evolution of behavior in Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms(Foster, S.A. and Endler, J.A., eds), pp. 180–208, Oxford University Pres.
- CRICK F., KOCH C. (1990). Some reflection on visual awareness, Cold Spring Harb Symp Quant Biol. 1990;55:953-62.
- CUNNINGHAM C.L. (1979). Alcohol as a cue for extinction: State dependency produced by conditioned inhibition. Anim.Learn.Behav.7:45–52.
- DADDA M., BISAZZA A. (2006). Does brain asymmetry allow efficient performance of simultaneous tasks? Anim. Behav. 72, 523–529.

- DAVIDDSON R.J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. Brain and Cognition, 20, pp. 125-151.
- DAVIDSON R. J., IRWIN W. (1999). The functional neuroanatomy of emotion and affective style. Trends in Cognitive Neuroscience, 3, 11–21.
- DAVIDSON R.J. (1992). Prolegomenon to the structure of emotion. Gleadings from Neuropsychology. Cognition and Emotion, 6, pp. 245-2268.
- DAVIDSON RJ. (1993). The neuropsychology of emotion and affective style. In: Handbook of emotion. Guilford Press; New York: 1993. pp. 143–154.
- DAVIDSON R.J. (1995). Cerebral asymmetry, emotion and affective style. In: R.J. Davidson, K. Hugdahl (Eds.), Brain Asymmetry, Cambridge, MA: Masssachusetts Institute of Technology, pp. 361-387.
- DECOTTIGNIE S. (2015). Les ondes cérébrales theta, alpha, beta et gamma : fonctions, mécanismes et enjeux. Travail de Master Biologie Gestion, Université de Rennes 1 UFR, Sciences de la Vie de l'Environnement.
- DENENBERG V. H. (1981). Hemispheric lateralization in animals and the effects of early experience. Behav. Brain Sci. 4, 1-49.
- DENENBERG V. H., GARBANATI J., SHERMAN G., YUTZEVD A., KAPLAN R. (1978). Infantile stimulation induces brain lateralization in rats. Science, 22;201(4361):1150-2.
- DENG C., ROGERS L. J. (1998). Bilaterally projecting neurones in the two visual pathways of the chick. Brain Res. 794, 281-290.
- DESIMONE R., DUNCAN J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. Annu Rev Neurosci. 1995;18:193-222.
- DHAMI MK, HERTWIG R, HOFFRAGE U. (2004). The role of representative design in an ecological approach to cognition. Psychol Bull. 2004 Nov;130(6):959-88.
- DICKSON D., FEDERMEIER K. D. (2017). The language of arithmetic across the hemispheres: An event-related potential investigation. Brain Res. 2017 May 1;1662:46-56. doi: 10.1016/j.brainres.2017.02.019.
- DILLBECK M. C., BRONSON E. C. (1981). Short-term longitudinal effects of the transcendental meditation technique on EEG power and coherence. Int J Neurosci. 1981;14(3-4):147-51.
- DILLBECK M. C., ORME-JOHNSON D. W., WALLACE R. K. (1981). Frontal EEG coherence, H-reflex recovery, concept learning, and the TM-Sidhi program. Int J Neurosci. 1981;15(3):151-7.
- DOBSON A, LYLES A. (2000). Black-footed ferret recovery. Science. 2000 May 12;288(5468):985-8.
- DUCNAN R. P., BLACKBURN T. M., CASSEY P. & LEFEBVRE L.(2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. Sol, ;102, 5460 e5465D.
- DUNAIF-HATTIS J. (1984). Doubling the Brain in: On the Evolution of Brain Lateralization and its Implications for Language, Peter Lang, New York. ISBN:9780820400563.
- DUQUERROUX V. (2009). Étude du raisonnement du clinicien expérimenté et de l'étudiant : apports de la psychologie cognitive. Thèse pour le grade de docteur vétérinaire diplomé d'Etat, Université Paul-Sabatier, Toulouse, pp : 249.
- EICH E. (1995). Searching for mood dependent memory. Psychological Science, 6, 67–75.
- ENGEL AK, SINGER W (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness.
- FABRE-THORPE M., FAGOT J., LORINCZ E., LEVESQUE F., VAUCLAIR J. (1993). Laterality in cats: Paw preference and performance in a visuomotor activity. Cortex 29, 15-24.
- FACCHIN L, BISAZZA A, VALLORTIGA G. (1999). What causes lateralization of detour behavior in fish? Evidence for asymmetries in eye use, Behav. Brain Res.103,229-234.
- FALKENBERG T, MOHAMMED AK, HENRIKSSON B, PERSSON H, WINBLAD B, LINDFOS N. (1992). Increased expression of brain-derived neurotrophic factor

- mRNA in rat hippocampus is associated with improved spatial memory and enriched environment. Neurosci Lett. 1992 Apr 13;138(1):153-6.
- FANIN J.L, WILLIAMS R. (2012). Leading-Edge neuroscience reveals significant correlations between beliefs, the whole-brain state, and psychotherapy, from http://enhancedpotential.com/uploads/The_CAPA_Quarterly.pdf.
- FANNIN JL., (2012). Value of brain training in sports. Center for cognitive enhancement.
- FANNIN J.L, WILLIAMS R.M (2012). Neuroscience Reveals the Whole-Brain State and Its Applications for International Business and Sustainable Success.

 The International Journal of Management and Business, Vol. 3 Issue 1, August 2012. Int. J. Manag. Bus.
- FANNIN J.L, WILLIAMS R.M (2011). qEEG reveals interactive link between the principles of business, the principles of nature and the whole-brain state. Neuroconnections Newsletter, 2011. Neuroconnections Fall 2011.
- FELLOWS L.K., FARAH M.J., (2003). Ventromedial frontal cortex mediates affective shifting in humans: evidence from a reversal learning paradigm. Brain 126, 1830-1837.
- FISCHER J, LINDENMAYER DB. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. Biological Conservation, Volume 96, Issue 1, November 2000, Pages 1-11.
- FIZE D., CAUCHOIX M, FABRE-THORPE M. (2011). Humans and monkeys share visual representations. Proc Natl Acad Sci USA. 2011 May 3;108(18):7635-40. doi: 10.1073/pnas.1016213108.
- FORSTER B. A., CORBALLIS P. M., CORBALLIS M. C. (2000). Effect of luminance on successiveness discrimination in the absence of the corpus callosum. Neuropsychologia 38, 441–450.
- FRAGASZY D. M., MITCHELL S. R. (1990). Hand preference and performance on unimanual and bimanual tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). J. Comp. Psychol. 104, 275-282.
- FREGNAC Y. (2009). Cognition visuelle, Complexité et « calcul » neuronal. Sciences cognitives à l'Ecole Polytechnique, pp : 37.
- FUSTER J. M. (1993). Frontal lobes. J Neurocytol. 2002 Mar-Jun;31(3-5):373-85.
- FUSTER J. M. (1999). Cognitive functions of the frontal lobes. J Neurocytol. 2002 Mar-Jun;31(3-5):373-85.
- FUSTER J.M. (2000). Executive frontal functions. Exp Brain Res. 2000 Jul;133(1):66-70.
- GAINOTTI. G. (1972). Emotional behaviour and hemispheric side of lesion. Cortex, 8, 41-55.
- GAJDON G. K., FIJN N., HUBER L. (2006.). Limited spread of innovation in a wild parrot, the kea (Nestor notabilis). Anim Cogn. 2006 Jul;9(3):173-81.
- GALLOTTO S., SACK A.T, SCHUHMANN T., DE GRAAF T. A. (2017). Oscillatory Correlates of Visual Consciousness.Front Psychol. 2017; 8: 1147.
- GARNERO Line (2009). Connectivité fonctionnelle corticale révélée par MEG et EEG. Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale (LENA), Paris.
- GAZZANIGA M. S. (1972). One brain, two minds? Am. Sci. 60, 311–317.
- GAZZANIGA M. S. (1975). Brain mechanisms and behavior. In M.S. Gazzaniga (ed.), Handbook of Psychobiology. London: Academic Press.
- GAZZANIGA M. S. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: does the corpus callosum enable the human condition? Brain 123, 1293–1326.
- GAZZANIGA M. S., LE DOUX J. E. (1978). The Integrated Mind. ISBN: 978-1-4899-2206-9.
- GAZZANIGA, MICHAEL S., (1998). The split brain revisited. Sci. Am. 279, 50-55.
- GAZZANIGA, MICHAEL S. (1975). Review of the split brain. Journal of Neurology. June 1975, Volume 209, Issue 2, pp 75–79. J. Neurol. 209, 75–79.

- GEVINS A. S., BESSLER S. L., MORGAN N. H., CUTILLO B. A., WHITE R. M., GREER D. S., ILLES J. (1989). Event-related covariances during a bimanual visuomotor task. I. methods and analysis of stimulus- and response-locked data. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1989 Jan-Feb;74(1):58-75.
- GOLDSTEIN, K (1939). The organism. American Book Co., New York, 1939, XVII+ 533 pp.
- GOLDSTEIN, K (1940). Human nature. Oxford Univ. Press, London, pp 258.
- GRANT B.R., FRANT P.R., (1989). Natural selection in a population of Darwin's finches. Am.Nat. 133, 377-393.
- GRAY J. A. (1979). Emotionality in male and female rodents: A reply to Archer. British Journal of Psychology, 70, 425440.
- GREENBERG R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In:Animal Innovation (Ed. by S. M. Reader & K. N. Laland), pp. 175e196. Oxford: Oxford University Press.
- GRIFFIN D. (2001). Animal Minds. Editeur: University of Chicago Press; Édition: New edition (1 mai 1994), ISBN-10: 0226308642 ISBN-13: 978-0226308647, pp: 320.
- GRIFFITH S., REED C. (1989), n.d. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. Conservation Biology, pages 1317-1326, Volume 14, N°5, October 2000.
- GRINBERG-ZYLBERBAUM J.RAMOS J (1987). Patterns of Interhemispheric Correlation During Human Communication. International Journal of Neuroscience, cited in Ferguson, M 1988, 'Silent Communication Increases EEG Synchrony'.
- GRUZELIER J, BROW T, PERRY A, RHONDER J, THOMAS M. (1984). Hypnotic susceptibility: a lateral predisposition and altered cerebral asymmetry under hypnosis. Int J Psychophysiol. 1984 Nov; 2(2):131-9.
- GÜNTÜRKÜN O. (2000). Asymmetry pays: Visual lateralization improves discrimination success in pigeons. Curt. Biol. 10, 1079-1081.
- HABIB M. (2009). Développement de la dominance cérébrale : revue des données disponibles et proposition d'une hypothèse originale. Développements, vol. 2, no. 2, 2009, pp. 5-26.
- HAENNY P.E, SCHILLER P.H, (1988). State dependent activity in monkey visual cortex. Exp Brain Res. 1988;69(2):245-59.
- HALUK D.M, FLORESCO S.B. (2009). Ventral striatal dopamine modulation of different forms of behavioral flexibility. Neuropsychopharmacology 34, 2041-2052.
- HARBURGER LL, NZEREM CK, FRICK KM. (2007). Single enrichment variables differentially reduce age-related memory decline in female mice. Behav Neurosci. 2007 Aug;121(4):679-88.
- HARRIS J.A., JONES M. L., BAILEY G.K., WESTBROOK R.F (2000). Contextual control over conditioned responding in an extinction paradigm. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 26, 174-185.
- HAUSER M. D. (2003). To innovate or not to innovate? That is the question. In: Animal Innovation (Ed. by S. M. Reader & K. N. Laland), pp. 329e338. Oxford: Oxford University Press.
- HEADLEY DB, PARE D. (2013). In sync: gamma oscillations and emotional memory. Front Behav Neurosci. 2013. 7:170.
- HEALY SD, GWINNER E, KREBS JR. (1996). Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: effects of age and experience. Behav Brain Res. 1996 Nov;81(1-2):61-8.
- HEBETS E. A., PAPAJ D. R. (2005). Complex signal function: Developing a framework of testable hypotheses. Behav. Ecol. Sociobiol. 57, 197-294.
- HOLTZMAN J. D., GAZZANIGA M. S. (1982). Dual task interactions due exclusively to limits in processing resources. Science 218, 1325–1327.

- HORSCHIG J.M, JENSEN O., VAN SCHOUWENBURG M.R, BONNEFOND M. (2014). Alpha activity reflects individual abilities to adapt to the environment. NeuroImage 89, 235–243. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.12.018
- HOY R. (2005). Animal awareness: The (un)binding of multisensory cues in decision making by animals. Proc Natl Acad Sci U S A. 2005 Feb 15; 102(7): 2267–2268.
- HUNTER M., BATTILANA M., BRAGG T., ROSTAS J.A.P. (2000). EEG as a measure of developmental changes in the chicken brain. Developmental Psychobiology 36, 23–28.
- HUNTINGFORD FA, WRIGHT PJ, TIERNEY JF, (1994). Adaptive variation in antipredator behaviour in threespine stickleback. In The evolutionary biology of the threespine stickleback, Chapter 10 p.277-296.
- ICKES BR, PHAM TM, SANDERS LA, ALBECK DS, MOHAMMED AH, GRANHOLM AC. (2000). Long-term environmental enrichment leads to regional increases in neurotrophin levels in rat brain. Exp Neurol. 2000 Jul;164(1):45-52.
- IZQUIERDO A., NEWMAN T.K, HIGLEY J.D., MURRAY E.A, (2007). Genetic modulation of cognitive flexibility and socioemotional behaviour in rhesus monkeys. PNAS, vol. 104 no. 35, 14128–14133, doi: 10.1073/pnas.0706583104.
- JOLLY A. (1972). The Evolution of Primate. Behavior. Science: Vol. 178, Issue 4056, pp. 48, DOI: 10.1126/science.178.4056.48.
- JONES MR, MOYNIHAN H, MACKENZIE N, PUENTE J (2002). Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. Psychol Sci. 2002 Jul;13(4):313-9.
- JOUNDI RA, JENKINSON N, BRITTAIN J-S, AZIZ TZ, DRIVING B.P (2012). Oscillatory Activity in the Human Cortex Enhances Motor Performance. Curr Biol. 2012 22:403–407.
- JULESZ B. (1994). Dialogues on perception. ISBN-10: 0262100525 ISBN-13: 978-0262100526. pp : 304.
- JUNG J. (2006). Activités oscillatoires haute fréquence et fonctions exécutives chez l'Homme. Thèse de Doctorat en Neurosciences de l'Université Claude-Lyon I. Laboratoire Inserm "Dynamique Cérébrale et Cognition" U82. pp : 268.
- JUNG-BEEMAN M., BOWDEN E.M, HABERMAN J., FRYMIARE J.L, ARAMBEL-LIU S., GREENBLATT R, REBER P.J, KOUNIOS J (2004). Neural Activity When People Solve Verbal Problems with Insight. PLoS Biol. 2004 Apr;2(4):E97.
- KAHNEMAN D. (2012). Thinking, Fast and Slow. ISBN: 9780141033570.
- KASTNER S., PINSK M. A., DE WEERD P., DESIMONE R., UNGERLEIDER L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. Neuron. 1999 Apr;22(4):751-61.
- KATZ A. N. (1983). Creativity and Individual Differences in Asymmetric Cerebral Hemispheric Functioning. Empir. Stud. Arts 1, 3–16. https://doi.org/10.2190/8YM6-AM76-UMJX-DQLX.
- KATZIR G. (1982). Relationships Between Social Structure and Response To Novelty in Captive Jackdaws, Corvus Monedula L. Ii. Response To Novel Palatable Food. Behaviour, Volume 87, Issue 3, pages 183 208, DOI: 10.1163/156853983X00426.
- KAUFMAN A.B, KAUFMAN J.C (2005). Animal innovation and creativity. Edited by: Allison B. Kaufman and James C. Kaufman, ISBN: 978-0-12-800648-1.
- KAYAMA K., HIRASAWA H., OKUBO Y., KARASAWA A. (1997). Quantitative EEG correlates of normal aging in the elderly. Neurobiol Aging. 1994 Jan-Feb;15(1):85-90.
- KELLEY W. M., MACRAE C. N., WYLAND C. L., CAGLAR S., INATI S. (2002). Finding the self? An event-related fMRI study. Journal of Cognitive Neuroscience, 14(5),785–794.
- KENDAL R. L., COE R. L., LALAND K. N (2005), Age differences in neophilia, exploration, and innovation in family groups of callitrichid monkeys, American Journal of Primatology,66,167e188.

- KENNETH R., GRAHAM, PERNICANO K. (1979). Laterality, Hypnosis, and the Autokinetic Effect. Am J Clin Hypn. 1979 Oct;22(2):79-84, DOI:10.1080/00029157.1979.10403202.
- KIHSLINGER RL, LEMA SC, NEVITT GA. (2006). Environmental rearing conditions produce forebrain differences in wild Chinook salmon Oncorhynchus tshawytscha. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. 2006 Oct;145(2):145-51.
- KLAR A.J. (1999). Genetic models for handedness, brain lateralization, schizophrenia, and maniac-depression. Schizophr, Res. 39, 2017-218.
- KLIMESCH W, (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. Brain Res. Rev. 29, 169–195.
- KLIMESCH W. (2012). α-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. Trends Cogn Sci (Regul Ed). 2012. 16:606–617.
- KLIMESCH W, SAUSENG P, HANSMAYR S (2007). EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. Brain Res Rev. 2007 Jan;53(1):63-88.
- KRECHEVSKI I. (1932). "Hypotheses" versus "chance" in the pre-solution period in sensory discrimination learning. Univ. Calif. Publ., 6: 27-44.
- KUMMER H., GOODALL J. (1985). Conditions of innovative behaviour in primates. Philosophical Transactions of the Royal Society B. Published 13 February 1985. DOI: 10.1098/rstb.1985.0020.
- LALAND K. N., READER S. M. (1999). Foraging innovation is inversely related to competitive ability in male but not in female guppies. Behavioral Ecology, Behavioral Ecology, Volume 10, Issue 3, 1 May 1999, Pages 270–274.
- LAMBERT A. J. (1991). Interhemispheric interaction in the splitbrain. Neuropsychologia 29, 941–948.
- LEE B., GROMAN S., LONDON E. D., JENTSCH J. D. (2007). Dopamine D2/D3 receptors play a specific role in the reversal of a learned visual discrimination in monkeys. Neuropsychopharmacology, 32(10), 2125-2134.
- LEE J.S.F, BEREJIKIAN B.A. (2008). Effects of the rearing environment on average behaviour and behavioural variation in steelhead. Journal of fish biology, Volume 72, Issue 7 May 2008, Pages 1736–1749.
- LEFEBVRE L., READER S. M., SOL D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. Brain, Behavior and Evolution 2004;63(4):233-46.
- LEFEBVRE L., WHITTLE P., LASCARIS E., FINKELSTEIN A. (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. Anim. Behav. 53, 549-560.
- LEGGIO M.G, MANDOLESI L., FEDERICO F., SPIRITO F., RICCI B., GELFO F., PETROSINI L. (2005). Environmental enrichment promotes improved spatial abilities and enhanced dendritic growth in the rat. Behav Brain Res. 2005 Aug 30;163(1):78-90.
- LESLEY J. ROGERS, (2002). Lateralization in Vertebrates: Its Early Evolution, General Pattern, and Development. Advances in the Study of Behavior, Volume 31, 2002, Pages 107-161. https://doi.org/10.1016/S0065-3454(02)80007-9.
- LEUCHTER A. F., COOK I. A., UIJTDEHARGE S. H., DUNKIN J., LUFKIN R. B., ANDERSONHANLEY C., ABRAMS M., ROSENBERG-THOMPSON S., O'HARA R., SIMON S. L., OSATO S., BABAIE A. (1997). Brain structure and function and the outcomes of treatment for depression. J Clin Psychiatry. 1997;58 Suppl 16:22-31.
- LEVINE P. (1976). The coherence spectral array (COSPAR) and its application to the study of spatial ordering in the EEG.Proceedings of the San Diego Biomedical Symposium 15: 1976.
- LIPTON B. H. (2005). The biology of belief. Santa Rosa, CA: Mountain of Love/Elite Books. 143.
- LLINAS R. (2003). Conscioussness and the thalamo-cortical loop, International Congress Series, Volume 1250, October 2003, pages 409-416.

- LLINAS R., PARE D (1991). Of dreaming and wakefulness. Neuroscience. 1991;44(3):521-35.
- LLINAS R. R. (1988). The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: Insights into central nervous system function. Science. 1988 Dec 23;242(4886):1654-64.
- LLINAS R., RIBERY U., CONTRERAS D., PEDROARENA P., (1998). The neuronal basis for consciousness. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 1998 Nov 29; 353(1377): 1841–1849. doi: 10.1098/rstb.1998.0336.
- LOPES DA SILVA F. (2013). EEG and MEG: relevance to neuroscience. Neuron. 2013 Dec 4;80(5):1112-28. doi: 10.1016/j.neuron.2013.10.017.
- LOTEM A., HALPERN J. Y. (2012). Coevolution of learning and data-acquisition mechanisms: a model for cognitive evolution. Phil. Trans. R. Soc. B, 367:2686–2694.
- LUCK S. J., HILLYARD S. A., MANGUN G. R., GAZZANIGA M. S. (1989). Independent hemispheric attentional systems mediate visual search in split-brain patients. Nature 342, 543–545.
- LYAMIN O., MANGER P., RIDGWAY S., MUKHAMETOV L.M., SIEGEL J.M. (2008). Review cetacean sleep: an unusual form of mammalian sleep. Neurosci Biobehav Rev. 2008 Oct;32(8):1451-84. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.05.023. Epub 2008 May 24.
- MAGAT M., BROWN C. (2009). Laterality enhances cognition in Australian parrots. Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 276 (2009) 4155–4162.
- MALONEY RF, McLEAN IG. (1995). Historical and experimental learned predator recognition in free-living New Zealand robins. Animal Behaviour, Volume 50, Issue 5, Pages 1193-1201.
- MATHEWS F., ORROS M., McLAREN G., GELLING M, FOSTER R. (2005). Keeping fit on the ark: assessing the suitability of captive-bred animals for release. Biological Conservation. Volume 121, Issue 4, February 2005, Pages 569-577.
- McGREW W. C., MARCHANT L. E (1999). Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. Primates 40, 509-513.
- MCKENZIE BA (2004). Commentary: Veterinary clinical decision-making cognitive biases, external constraints, and strategies for improvement. J Am Vet Med Assoc. 2014 Feb 1;244(3):271-6. doi: 10.2460/javma.244.3.271.
- McNEILAGE R. E., STUDDERT-KENNEDY M. G., LINDBLOM B. (1987). Primate handedness reconsidered. Behav. Brain Sci. 10, 247-263.
- MENCH J., ANDREW R. J. (1986). Lateralization of a food search task in the domestic chick. Behav. Neural Biol. 46, 107-114.
- MILLER E. K., COHEN J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. Annu Rev Neurosci. 2001;24:167-202.
- MILLER H.C, PATTISON K.F, DEWALL C.N (2010). Self-Control Without a "Self"? Common Self-Control Processes in Humans and Dogs. Psychol Sci. 2010 Apr;21(4):534-8. doi: 10.1177/0956797610364968.
- MILTNER W (1999). "Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning." Nature. Nature Publishing Group. 397: 434–436.
- MOHAMMED AK, WINBLAD B, EBENDAL B, LARKFORS L. (1990). Environmental influence on behaviour and nerve growth factor in the brain. Brain Res. 1990 Sep 24;528(1):62-72.
- MOILER A. R, SWADDLE J. P. (1997). "Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution." Oxford Univ. Press, Oxford UK.
- MONAGHAN P., POLLMAN S. (2003). Division of labor between the hemispheres for complex but not simple tasks: an implemented connectionist model. Journal of Experimental Psychology: General, 132, 379-399.

- MONTEMURRO MA., RASCH M.J, MURAYAMA Y, LOGOTHETIS NK, PANZERI S (2008). Phase-of-firing coding of natural visual stimuli in primary visual cortex. Curr Biol. 2008 Mar 11;18(5):375-80. doi: 10.1016/j.cub.2008.02.023.
- MOORE N.C, ARIKAN M. K (2004). Brainwaves and Mind, Recent Advances: a Report from Istanbul. ISBN-10: 0912868058, ISBN-13: 978-0912868059.
- MOORMAN S, GOBES S.M.H, C. VAN DE CAMP F., ZANDBERGEN A., BOLHUIS J.J (2015). Learning-related brain hemispheric dominance in sleeping songbirds. Nature, article 9041, doi:10.1038/srep09041.
- MORAND-FERRON J, COLE E.F, RAWLES J.E.C, QUINN J.L (2011). Who are the innovators? A field experiment with 2 passerine species, Behavioral Ecology, Volume 22, Issue 6, 1 November 2011, Pages 1241–1248.
- MOSCICKI M.K, REDDON A.R, HURD P.L (2011). Lateralized behaviour of a non-social cichlid fish (Amatitlania nigrofasciata) in a social and a non-social environment. Behav. Processes 88, 27–32. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.07.004
- MOUNTCASTLE V B. (1962). Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance. ISBN-10: 0801804795, ISBN-13: 978-0801804793.
- MYERS R. E. (1956). Function of the corpus callosum in interocular transfer. Brain 79, 358–363.
- MYERS R. E., SPERRY R. W. (1958). Interhemispheric communication through the corpus callosum: mnemonic carry-over between the hemispheres. Arch. Neurol. Psychiatry 80, 298–303.
- NACHEV V, WINTER Y (2012). The psychophysics of uneconomical choice: non-linear reward evaluation by a nectar feeder. Anim Cogn. 15:393–400.
- NARINS PM, GRABUL DS, SOMA KK, GAUCHER P, HODL W. (2005). Cross-modal integration in a dart-poison frog. Proc Natl Acad Sci USA. 2005 Feb 15;102(7):2425-9.
- NEBES R. (1972). Superiority of the minor hemisphere in commissurotomized man on a test of figural unification. Brain 95, 633–638.
- NEBES R. (1973). Perception of spatial relationships by the right and left hemispheres of a commissurotomized man. Neuropsychologia 7, 333–349.
- NELSON J.B (2002). Context Specificity of Excitation and Inhibition in Ambiguous Stimuli. Learning and Motivation, Volume 33, Issue 2, May 2002, Pages 284-310.
- NELSON J.B, BOUTON M.E. (1997). The Effects of a Context Switch following Serial and Simultaneous Feature-Negative Discriminations. Learning and Motivation. Volume 28, Issue 1, February 1997, Pages 56-84.
- NELSON J.B, BOUTON M.E (2002). Extinction, Inhibition, and Emotional Intelligence in The Wisdom in Feeling, Psychological Processes in Emotional Intelligence, August 19, 2002, pp: 444. ISBN 9781572307858.
- NIELSEN J.A., ZIELINSKI B.A., FERGUSON M.A., JAINHART J.A., ANDER J.S (2013). An Evaluation of the Left-Brain vs. Right-Brain Hypothesis with Resting State Functional Connectivity Magnetic Resonance Imaging. PLoS One. 2013 Aug 14;8(8):e71275. doi: 10.1371/journal.pone.0071275.
- NUNEZ P. L., WINGEIER B. M., SILBERSTEIN R. B. (2001). Spatial-temporal Structures of Human Alpha Rhythms: Theory. Hum Brain Mapp. 2001 Jul;13(3):125-64.
- OLSON EM1, MAEDA RK1, GOBES SM2. (2016). Mirrored patterns of lateralized neuronal activation reflect old and new memories in the avian auditory cortex. Neuroscience. 2016 Aug 25;330:395-402. DOI: 10.1016/j.neuroscience.2016.06.009.
- ORNSTEIN, R. E. (1972). The Psychology of Consciousness. New York: Viking Press.
- OVERINGTON S. E., CAUCHARD L., COTE K.-A., LEFEBVRE L. (2011). Innovative foraging behaviour in birds: what characterizes an innovator? Behavioural Processes, Volume 87, Issue 3, July 2011, Pages 274-285.

- OVERRINGTON S.E, MORAND-FERRON J., BOOGERT N.J., LEFEBVRE L. (2009). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. Anim. Behav. 78, 1001-1010.
- OVERTON D.A. (1985). Contextual stimulus effects of drugs and internal states. In Context and learning (eds. P.D. Balsam and A. Tomie), pp.357–384.
- PALMER A. R. (1996). Waltzing with asymmetry. Bioscience 46, 518-532.
- PARTAN S., MARLER P. (1999). Communication goes multimodal. Science.1999 Feb 26;283(5406):1272-3.
- PEPPERBERG IM, HARTSFIELD LA(2014). Can grey parrots (Psittacus erithacus) succeed on a "complex" foraging task failed by nonhuman primates (Pan troglodytes, Pongo abelii, Sapajus apella) but solved by wrasse fish (Labroides dimidiatus)? Journal of Comparative Psychology, 128 (3):298 306.
- PETSCHE M., KAPLAN S., VON STEIN A., FILZ O. (1997). The possible meaning of the upper and lower alpha frequency ranges for cognitive and creative tasks. Int J Psychophysiol. 1997 Jun;26(1-3):77-97.
- PFURTSCHELLER G., ANDREW C. (1999). Event-related changes of band power and coherence: methodology and interpretation. J Clin Neurophysiol. 1999 Nov;16(6):512-9
- POMPILIO L, KACELNIK A, BEHMER ST. (2006). State-dependent learned valuation drives choice in an invertebrate. Science. 311:1613–1615.
- PORRO C.A, LUI F., FACCHIN P., MAIERON M., BARALDI P., (2004). Percept-related activity in the human somatosensory system: functional magnetic resonance imaging studies. Magn Reson Imaging. 2004 Dec;22(10):1539-48.
- POSNER M.I, ROTHBART M.K (2011). Brain states and hypnosis research. Conscious. Cogn. 20, 325–327. https://doi.org/10.1016/j.concog.2009.11.008.
- PRECHTL et al. (1998). Sensory processing in the pallium of a Mormyrid fish. Journal of Neuroscience 15 September 1998, 18 (18) 7381-7393.
- PRETOT L., BSHARY R., BROSNAN S.F (2016). Factors influencing the different performance of fish and primates on a dichotomous choice task. Anim Cogn. 2016 Jul;19(4):819-34. doi: 10.1007/s10071-016-0981-6.
- PRICE EO. (1999). Behavioral development in animals undergoing domestication. Applied Animal Behaviour Science, Volume 65, Issue 3, December 1999, Pages 245-271.
- PURVES D., LOTTO B. (2002). Why We See What We Do: An Empirical Theory of Vision, American Scientist Online Volume: 90 Number: 3 Page: 236.
- RABIN LA. (2003). Maintaining behavioural diversity in captivity for conservation: natural behaviour management. Source: Animal Welfare, Volume 12, Number 1, February 2003, pp. 85-94(10).
- RACCA A, GUO K, MEINTS K, MILLS D.S (2012). Reading face: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expression in dogs and 4 year old children. PLoS One. 2012; 7(4): e36076. Published online 2012 Apr 27. doi: 10.1371/journal.pone.0036076.
- RAMSEY G., BASTIAN M. L., VAN SCHAIK C. (2007). Animal innovation defined and operationalized.Behavioral and Brain Sciences, 30, 393e407.
- READER S. M., LALAND K. N.(2001). Primate innovation: sex, age and social rank differences. International Journal of Primatology. October 2001, Volume 22, Issue 5, pp 787–805.
- READER S. M., LALAND K. N. (2003). Animal innovation: an introduction. In: Animal Innovation (Ed. by S. M. Reader & K. N. Laland), pp. 3-35. Oxford: Oxford University Press.
- RICKER, BOUTON (1996). Reacquisition following extinction in appetitive conditioning. Animal learning and Behavior, 24, 423-436.

- RIGAUDIERE F., LE GARGASSON J.F, DELOUVRIER E. (2010). Les voies visuelles : rappels anatomo-fonctionnels. De : Oeil et physiologie de la vision. URL : http://lodel.irevues.inist.fr/oeiletphysiologiedelavision/index.php?id=209,
- ROBINS A., LIPPOLIS G., BISAZZA A., VALLORTIGARA G., ROGERS L. J. (1998). Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads. Animal Behavior, 56, 875–881.
- ROELOFS S., BOLEIJ H., NORDQUIST R., STAAY F. J. VD. (2016). Making decisions under ambiguity: judgment bias tasks for assessing emotional state in animals. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 10(119), 1–16.
- ROGERS, DENG (1998). Light experience and lateralization of the two visual pathways of the chick. Behavioural Brain research, 98, 1-15.
- ROGERS L. J., WORKMAN L. (1989). Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks. Applied Animal Behaviour Science, 23, 187–198.
- ROGERS L. J. (1996). Behavioural, structural and neurochemical asymmetries in the avian brain: A model system for studying visual development and processing. Neurosci. Biobehav. Rev. 20, 487-503.
- ROGERS L. J. (1997). Early experiential effects on laterality: Research on chicks has relevance to other species. Laterality 2, 199-219.
- ROGERS L. J. (2000). Evolution of Hemispheric Specialization: Advantages and Disadvantages. Brain Lang. 73, 236–253. https://doi.org/10.1006/brln.2000.2305
- ROGERS L. J., ZAPPIA J. V., BULLOCK S. R (1985). Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. Experientia 41, 1447-1449.
- ROHLFS P., RAMIREZ J. M (2006). Aggression and brain asymmetries: a theoretical review. Department of Psychobiology & Institute for Biofunctional Studies Universidad Complutense de Madrid, Spain; Aggression and Violent Behavior, 11(3) pp. 283-297.
- ROMMERS J., FEDERMEIER K. D. Electrophysiological methods. In Press, In De Groot, A. M. B., & Hagoort, P. (Eds.), Research Methods in Psycholinguistics: A Practical Guide. Hoboken, NJ: Wiley Blackwell.
- ROSAS, BOUTON (1998). Renewal of a conditioned taste aversion upon return to the conditioning context after extinction in another one. Learning and Motivation, 28, 216-229.
- ROSER M. E., FUGELSANG J. A., DUNBAR K. N., CORBALLIS P. M., GAZZANIGA M. S. (2005). Dissociating causal perception and causal inference in the brain. Neuropsychology (in the press). Neuropsychology. 2005 Sep;19(5):591-602.
- ROUX F, UHLAAS P (2014). Working memory and neural oscillations: α-γ versus θ-γ codes for distinct WM information? Trends in Cognitive Sciences, Volume 18, Issue 1, January 2014, Pages 16-25.
- ROWE C., HEALY S. D. (2014). Measuring variation in cognition. Behavioral Ecology, Volume 25, Issue 6, 1 January 2014, Pages 1287–1292.
- SACKEIM H. H., GUR R. C., SAULY M. C. (1978). Emotions are expressed more intensely on the left side of the face. Science, 202, 434436.
- SACKS O. (1985). The Man Who Mistook His Wife for a Hat and Other Clinical Tales. ISBN: 978-2020146302.
- SALINAS E., SEJNOWSKI T. J. (2001). Correlated neuronal activity and the flow of neural information. Nat Rev Neurosci. 2001 Aug;2(8):539-50.
- SALVANES AG, MOBERG O, EBBESSON LO, NILSEN TO, JENSEN KH, BRAITHWAITE VA. (2013). Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. Proc Biol Sci. 2013 Jul 31;280(1767):20131331. doi: 10.1098/rspb.2013.1331.
- SALVANES A.G, MOBERG V.O, BRAITHWAITE V.A. (2007). Effects of early experience on group behaviour in fish. Animal Behaviour, Volume 74, Issue 4, October 2007, Pages 805-811.

- SALVANES AGV, BRAITHWAITE VA. (2005). Exposure to variable spatial information in the early rearing environment generates asymmetries in social interactions in cod (Gadus morhua). Behavioral Ecology and Sociobiology, 59, 250-257.
- SALWICZEK L.H., PRETOT L., DEMARTA L., PROCTOR, D., ESSLER J., PINTO A. l. et al (2012). Adult cleaner wrasse outperform capuchin monkeys, chimpanzees and orangutans in a complex foraging task derived fro cleaner-client reef fish cooperation. Client Reef Fish Cooperation. PLoS ONE7(11): e49068.
- SAUSENG P, KLIMESCH W, STADLER W, SCHABUS M, DOPPELMAYR M, HANSLMAYR S, GRUBER WR, BIRBAUMER N (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. Eur J Neurosci. 2005 Dec;22(11):2917-26.
- SCHUTT et al. (1999). Dynamics of potentials from inverteabrate brains. Brain Function and Oscillations pp 91-108.
- SCHÜTTet al. (1999). Power spectra of ongoing activity of the snail brain can discriminate odorants. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology. Volume 123, Issue 1, May 1999, Pages 95-110.
- SCHWABL H. (1993). Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 90, 11444-11450.
- SCHWABL H. (1996). Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. Comp. Biochem. Physiol. A 114, 271-276.
- SEDDON PJ. (1999). Persistence without intervention: assessing success in wildlife introductions. Trends Ecol Evol. 1999 Dec;14(12):503.
- SEDDON PJ, ARMSTRONG DP, MALONEY RF. (2007). Developing the science of reintroduction biology. Conserv Biol. 2007 Apr;21(2):303-12.
- SERGENT C., BAILLET S., DEHAENE S (2005). Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink. Nature Neuroscience, 2005, 8, 1391-1400.
- SHAKSHI, JASWAL R. (2016). Brain Wave Classification and Feature Extraction of EEG Signal by Using FFT on Lab View. International Research Journal of Engineering and Technology (IRJET), Volume: 03 Issue: 07 | July-2016.
- SHALOM D.B (2000). Developmental depersonalization: The prefrontal cortex and self-functions in autism. Consciousness and Cognition, 9, 457–460.
- SHERMAN G. F., GARBANATI J. A., HOFMANN M. J., ROSEN G. D., YUTZEV D. A., DENENBERG V. H. (1979). Early experience, brain asymmetry, and muricide in the albino rat. Society for Neuroscience Abstracts, 5, 120.
- SHETTLEWORTH S.J (2009). Cognition, Evolution, and Behavior. Second Edition. pp720 pages ISBN-10: 0195319842 ISBN-13: 978-0195319842.
- SHIER D.M, OWINGS D.H. (2006). Effects of predator training on behaviour and post-release survival of captive prairie dogs (Cynomys ludovicanus). Biol. Conserv. 132, 126–135.
- SHU Y, HASENSTAUB A, McCORMICK DA (2003). Turning on and off recurrent balanced cortical activity. Nature 423, 288–293 (15 May 2003) doi:10.1038/nature01616.
- SHUKHAN Ng, PAYNE B. R., STEEN A. A., STINE-MORROW E. A. L., FEDERMEIER K.D (2017). Use of contextual information and prediction by struggling adult readers: Evidence from reading times and event-related potentials. Journal Scientific Studies of Reading, Volume 21, 2017 Issue 5, Pages 359-375.
- SIGNORET C. (2010). Exploration des mécanismes non conscients de la perception de la parole : approches comportementales et électroencéphalographiques, Thèse de doctorat de Psychologie Mention Psychologie Cognitive. Université Lumière Lyon II.
- SINCERO A.M (2013). Top-Down VS Bottom-Up Processing. Retrieved Nov 14, 2017 from Explorable.com: https://explorable.com/top-down-vs-bottom-up-processing.

- SINGER W. (1993). Sychronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning.
- SINGER W (1999). Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? Neuron. 1999 Sep;24(1):49-65, 111-25.
- SINGH H., O'BOYLE M.W (2004). Interhemispheric interaction during global-local processing in mathematically gifted adolescents, average-ability youth, and college students. Neuropsychology. 2004 Apr;18(2):371-7.
- SINGH I. (2005). Anatomy and physiology for physiotherapists. Publisher: Anshan Ltd; 1 edition (28 April 2005), ISBN-10: 1904798594, ISBN-13: 978-1904798590, pp : 376 pages., Jaypee Brothers Medicals Publishers.
- SIROTA A., MONTGOMERY S., FUJISAWA S., ISOMURA Y, ZUGARO M, BUZSA'KIG (2008). Entrainment of neocortical neurons and gamma oscillations by the hippocampal theta rhythm. Neuron. 2008 Nov 26;60(4):683-97. doi: 0.1016/j.neuron.2008.09.014.
- SOVRANO V.A., DADDA M., BISAZZA A. (2012). Lateralized fish perform better than nonlateralized fish in spatial reorientation tasks. Behav. Brain Res. 163 .122–127.
- SPERRY R. (1984). Consciousness, personal identity and the divided brain. Neuropsychologia, Volume 22, Issue 6, 1984, Pages 661-673.
- STANOVICH K. E., WEST R. F. (2008). On the relative independence of thinking biases and cognitive ability. Journal of Personality and Social Psychology, 94 (4), 672-695.
- STERIADE M (2000). Corticothalamic resonance, states of vigilance and mentation. Neuroscience. Elsevier Science Ltd. 101 (2): 243–276.
- STERIADE, MIRCEA (1997). Synchronized Activities of Coupled Oscillators in the Cerebral Cortex and Thalamus at Different Levels of Vigilance. Cerebral Cortex. Oxford University Press. 7 (6): 583–604.
- STRYKER M.P. (1989). Cortical physiology, is grandmother an oscillation? Nature. 1989 Mar 23;338(6213):297-8.
- SUN T., WALSCH C.A (2006). Molecular approaches to brain asymmetry and handedness. Nature reviews neuroscience 7, 655-662.
- SWARTZENTRABER D., BOUTON M. E. (1992). Context sensitivity of conditioned suppression following preexposure to the conditioned stimulus. Animal Learning & Behavior, 20, 97-10.
- TACCA M.C (2011). Commonalities between Perception and Cognition. Front Psychol. 2011; 2: 358. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00358.
- TALLON-BAUDRY C (1998). Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. The Journal of Neuroscience. Society for Neuroscience. 18: 4244–4254.
- TANG Y.-Y., MA Y., WANG J., FAN Y., FENG Y., LU S. et al. (2007). Short-term meditation training improves attention and self-regulation. Proc Natl Acad Sci U S A. 2007 Oct 23;104(43):17152-6.
- TEBBICH S., STERENLY K., TESCHKE L. (2010). The tale of the finch: adaptive radiation and behavioural flexibility. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2010 Apr 12; 365(1543): 1099–1109.
- THATCHER R. W. (1992). Cyclic cortical reorganization during early childhood. Brain Cogn. 1992 Sep;20(1):24-50.
- THATCHER R. W., KRAUSE P. J., HRYBYK M. (1986). Cortico-cortical associations and EEG coherence: a two-compartmental model. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1986 Aug;64(2):123-43.
- The Invisible Gorilla Strikes Again, Sustained Inattentional Blindness in Expert Observers, n.d. The Invisible Gorilla Strikes Again, Sustained Inattentional Blindness in Expert Observers.

- THORNTON A., LUKAS D. (2012). Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspective. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2012 Oct 5; 367(1603): 2773–2783. doi: 10.1098/rstb.2012.0214.
- THUT G, NIETZEL A, BRANDT SA, PASCUAL-LEONE A A (2006). Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuo-spatial attention bias and predicts visual target detection. J Neurosci. 2006 Sep 13;26(37):9494-502.
- TIITINEN H (1993). "Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans". Nature 364 (6432): 59–60.
- TORRICE M. (2009). The Costs of a Split Brain. Science, Environment, Brain & Behavior. Science.
- TRAVIS F., ARENANDER A. (2006). Cross-sectional and longitudinal study of effects of transcendental meditation practice on interhemispheric frontal asymmetry and frontal coherence. Int J Neurosci. 2006 Dec;116(12):1519-38.
- TRAVIS F. T., TECCE J., ARENANDER A., WALLACE R. K. (2002). Patterns of EEG coherence, power, and contingent negative variation characterize the integration of transcendental and waking states. Biol Psychol. 2002 Nov;61(3):293-319.
- TRAVIS F, WALLACE RK. (1999). Autonomic and EEG patterns during eyes-closed rest and transcendental meditation (TM) practice: the basis for a neural model of TM practice. Conscious Cogn. 1999 Sep;8(3):302-18.
- TURK D. J., HEATHERTON T. F., MACRAE C. N., KELLEY W. M., GAZZANIGA M.S (2003). Out of contact, out of mind: the distributed nature of self. Ann. NY Acad. Sci. 1001, 65–78.
- VALLORTIGA, GIORGIO (2006). The evolutionary psychology of left and right: Costs and benefits of lateralization. Dev Psychobiol. 2006 Sep;48(6):418-27. Dev. Psychobiol. 48, 418–427. https://doi.org/10.1002/dev.20166
- VALLORTIGARA G. (1992). Right hemisphere advantage for social recognition in the chick. Neuropsycologia, 30, 761–768.
- VALLORTIGARA G., ROGERS L. J., BISAZZA A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. Brain Research Reviews, 30, 164–17.
- VALLORTIGARA G., ROGERS L. J., BISAZZA A., LIPPOLIS G., ROBINS A. (1998). Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. NeuroReport, 9, 3341–3344.
- VAN HEEZIK, SEDDON, MALONEY (1999). Helping reintroduced houbara bustards avoid predation: effective anti-predator training and the predictive value of pre-release behaviour. Volume 2, Issue 3, August 1999, pp. 155-163.
- VAN WAGENEN W. P, Herren R. Y. (1940). Surgical division of commissural pathways in the corpus callosum: relation to spread of an epileptic attack. Arch. Neurol. Psychiatry 44, 740–759.
- VARELA F, LACHAUX J-P, RODRIGUEZ E, MARTINERIE J (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. Nature Reviews Neuroscience 2, 229–239 (2001) doi:10.1038/35067550.
- VECSEY C.G, HAWK J.D, LATTAL K.M, STEIN J.M, FABIAN S.A, ATTNER M.A, CABRERA S.M, McDONOUGH C.B, BRINDLE P.K, ABEL T., WOOD M.A (2007). Histone Deacetylase Inhibitors Enhance Memory and Synaptic Plasticity via CREB: CBP-Dependent Transcriptional Activation. J Neurosci. 2007 Jun 6; 27 (23): 6128-40.
- VOGELEY K., KURTHEN M., FALKAI P., MAIER W. (1999). Essential functions of the human self model are implemented in the prefrontal cortex. Consciousness and Cognition, 8(3), 343–363.
- WADA Y., NANBUY., KIKUCHI M., KOSHINO Y., HASHIMOTOT., YAMAGUCHI N. (1998). Abnormal functional connectivity in Alzheimer's disease; Intrahemispheric EEG coherence during rest and photic stimulation. Eur Arch Psychiatry Clin Neurosci. 1998;248(4):203-8.

- WALKER S.F (1980). Lateralization of functions in the vertebrate brain: a review. Br. J. Psychol. 71, 329–367.
- WALLACE R. K., MILLS P. J., ORME-JOHNSON D. W., DILLBECK M. C., JACOBE E. (1983). Modification of the paired H reflex through the Transcendental Meditation and TM-Sidhi program. Experimental Neurology, Volume 79, Issue 1, January 1983, Pages 77-86.
- WARD J. R, HOPKINS W. D. (1993). Primate Laterality: Current Behavioral Evidence of Primate Asymmetries. Editors: Ward, Jeannette P., Hopkins, William D. (Eds.) ISBN 978-1-4612-4370-0.
- WARRINGTON E. K. (1982). Neuropsychological studies of object recognition. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences, 298, 15–53. DOI: 10.1098/rstb.1982.0069.
- WEAVER IC, CERVONI N, CHAMPAGNE FA, D'ALESSIO AC, SHARMA S, SECKL JR, DYMOV S, SZYF M, MEANEY MJ. (2004). Epigenetic programming by maternal behavior. Nature Neuroscience 7, 847–854 (2004) doi:10.1038/nn1276.
- WEBSTER S.J., LEFEBVRE L. (2001), n.d. Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. Anim.Behav. 62, 23-32.
- WEISSMAN D. H., BANICH M. T. (2000). The cerebral hemispheres cooperate to perform complex but not simple tasks. Neuropsychology 14, 41–59.
- WILTSCHKO R, SCHÖPS M, KOWALSKI U (1989). Pigeon homing: wind exposition determines the importance of olfactory input. Naturwissenschaften.1989 May;76(5):229-31.
- WOMELSDORF T, FRIES P, MITRA PP, DESIMONE R (2006). Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. Nature 439, 733–736, doi:10.1038/nature04258.
- WORDEN MS, FOXE JJ, WANG N, SIMPSON GV (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha band electroencephalography increases over occipital cortex. J Neurosci. 2000 Mar 15;20(6):RC63.
- ZAIDEL E., PETERS A. M. (1981). Phonological encoding and ideographic reading by the disconnected right hemisphere: two case studies. Brain and Language 14, 205–234.
- ZAIDEL E.BENSON D.F (1985). The Dual Brain, Guildford, 205–231.
- ZALTMAN G. (2003). How Customers Think: Essential Insights into the Mind of the Market.





AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussignée, Agnès WARET-SZKUTA, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de Fanny MARCADIER intitulée «Description du principe de latéralisation cérébrale et cohérence cérébrale, discussion autour de la prise de décision » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 3 novembre 2017 **Docteur Agnès WARET-SZKUTA** Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Spire

Vu:

La Directrice de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse Isabelle CHMITELIN

Vu:

Le Président du jury :

Professeur Pierre PAYOUX

Vu et autorisation de l'impression : Président de l'Université

Paul Sabatier

Monsieur Jean-Pierre VINEL

Le Président de l'Université Paul Sabatier par délégation,

La Vice-Présidente de la CFVU

Régine ANDRE-OBRECHT

Mlle Fanny MARCADIER

a été admis(e) sur concours en : 2012

a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 23/06/2016

a validé son année d'approfondissement le : 02/11/2017 n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.



NOM: Marcadier PRENOM: Fanny

DESCRIPTION DU PRINCIPE DE LATERALISATION CEREBRALE ET DE COHERENCE CEREBRALE, ET DISCUSSION AUTOUR DES MECANISMES DE LA PRISE DE DECISION

Résumé

La prise de décision en clinique est une tache cognitive complexe. Il existe une certaine division latéralisée du travail entre les deux hémisphères cérébraux. La cohérence cérébrale est l'activité en phase d'ondes cérébrales de même fréquence émises par différentes parties du cerveau. Cet état permet le liage des activités séparées du cortex, influence la perception, et est à l'origine d'améliorations cognitives et émotionnelles. A.R.Damasio affirme que les décisions naissent de calculs mentaux indissociables de la perception d'informations venant du corps, comme les émotions. Les ondes cérébrales ont été peu documentées chez les animaux. Dans les études comportementales, l'écologie d'une espèce modifie la perception de son environnement et donc ses décisions. Ces conditionnements sont à considérer dans la définition de l'intelligence animale. Des facteurs épigénétiques comme l'enrichissement environnemental ou la méditation chez l'Homme peuvent en tout cas moduler la flexibilité cognitive.

<u>Mots clés</u>: latéralisation cérébrale, prise de décision, cohérence cérébrale, ondes cérébrales, perception.

DESCRIPTION OF THE CEREBRAL LATERALIZATION AND CEREBRAL COHERENCE PRINCIPLES, AND DISCUSSION ABOUT DECISION-MAKING

Abstract

Decision-making is a complex cognitive task. A lateralized work division can be observed between the two cerebral hemispheres. Cerebral coherence is the activity when brain waves of several brain areas and of same frequencies are in phase. This state allows the link of the separated cortex activities, which influences perception, and lead to cognitive and emotional improvement. A.R Damasio states that decisions are due to mental calculations but also necessarily to bodily information perception, emotions particularly. Brain waves activity is not documented a lot in animals. From a behavioural point of view, species ecology is proved to influence environmental perception and then decision-making. So these conditionings have to be considered towards the question of animal intelligence definition. Anyway, epigenetic factors like environmental enrichment and meditation for humans can modulate cognitive flexibility.

<u>Keyworlds</u>: cerebral lateralization, decision-making, cerebral coherence, brain waves, perception.