

Fondements cognitifs de l'arithmétique élémentaire

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Troisième Cours

Les neurones des nombres

A la recherche de lois universelles en psychologie

« Multiples niveaux de mise en relation « neuro - psychologique » »

~~Psychologie =
« Software »~~

~~Neurobiologie =
« Hardware »~~

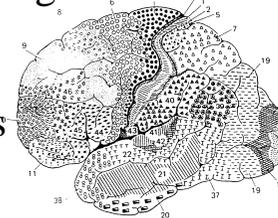
Culture et éducation



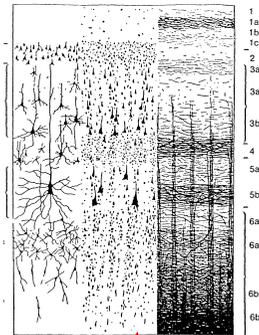
Comportements



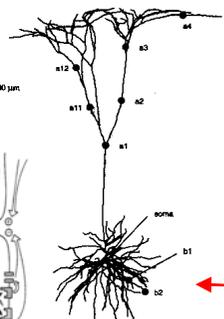
Régions et circuits



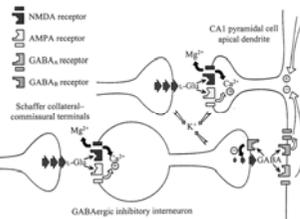
Colonnes corticales



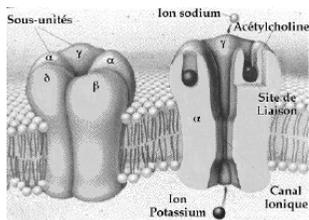
Neurones



Synapses



Récepteurs

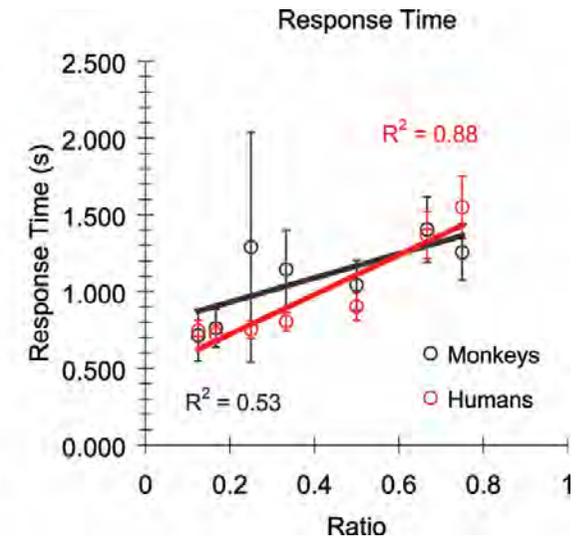
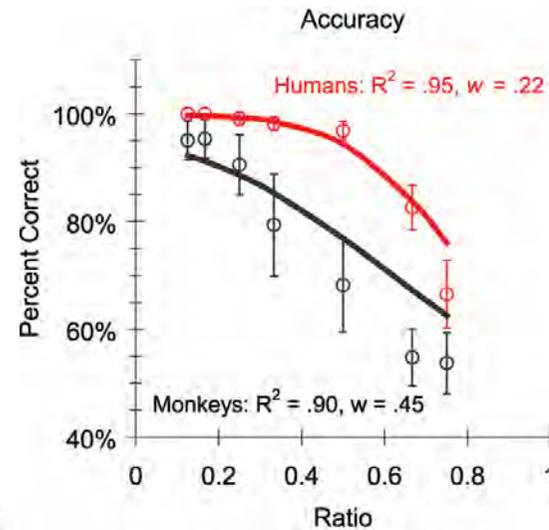
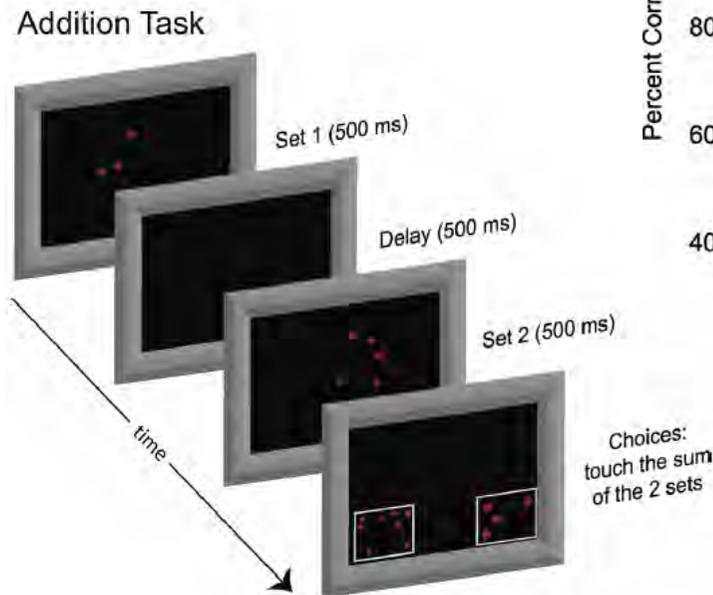


Recherche de lois de transition entre niveaux enchâssés

Cours 1: Parallèles étroits entre les compétences numériques de l'espèce humaine et de nombreuses autres espèces animales

Basic Math in Monkeys and College Students

Jessica F. Cantlon*, Elizabeth M. Brannon

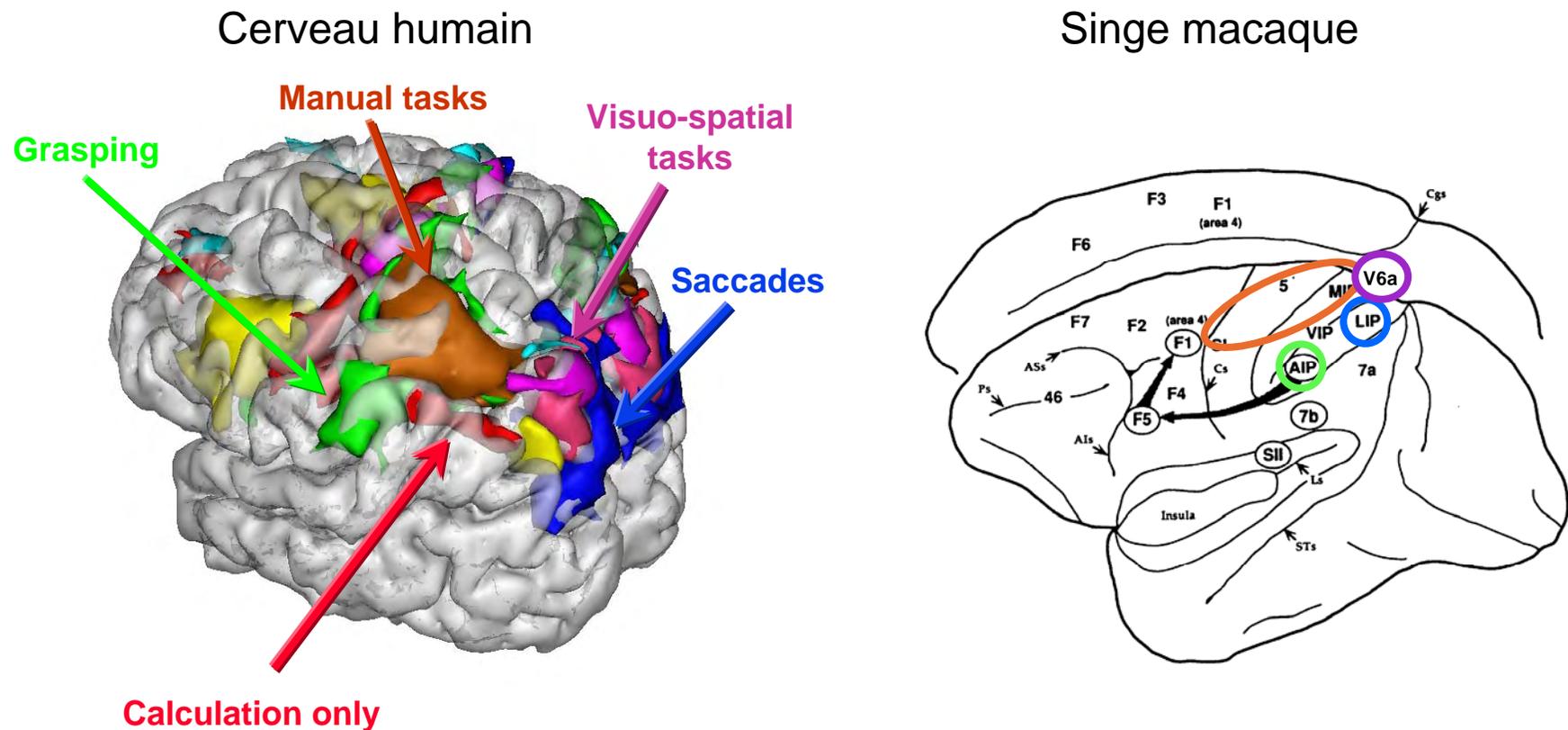


La vérification des opérations **symboliques** montre également un effet de distance numérique (Ashcraft et al., 1981):

21+34=55, 65 ou 95

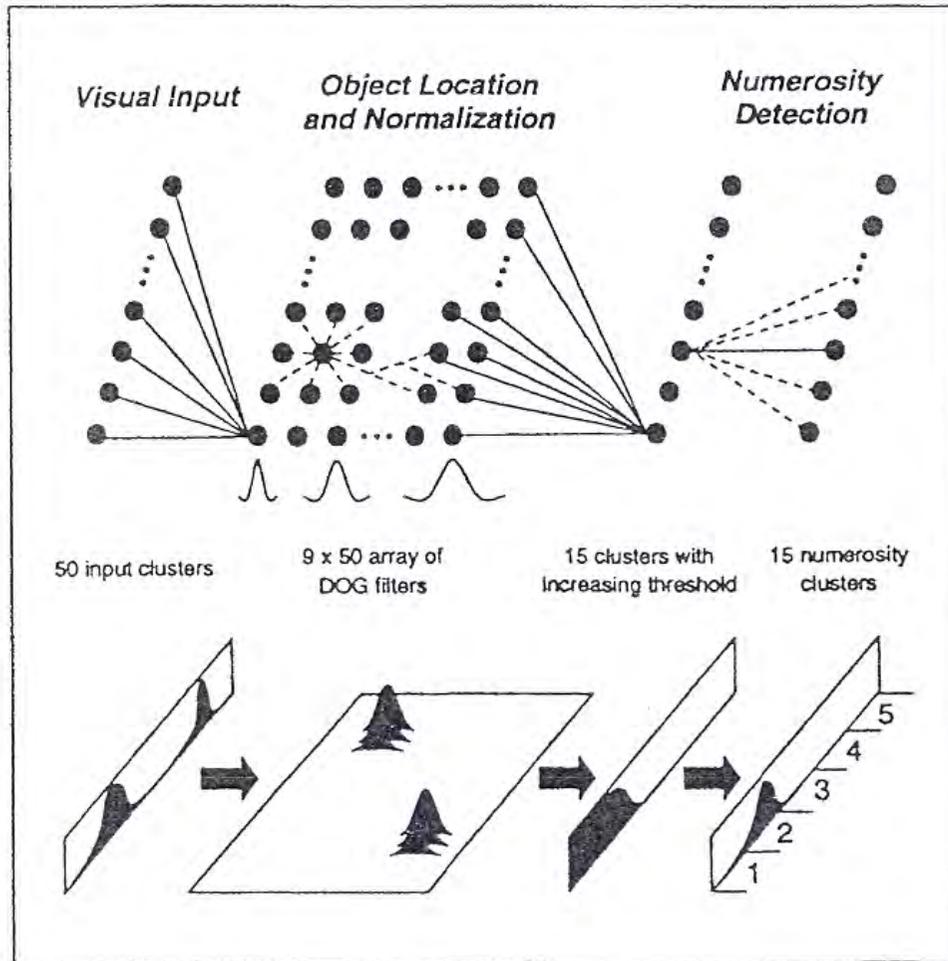
Cours 2. Rôle de la région intrapariétale dans le calcul mental

Il existe une homologie dans l'organisation fonctionnelle du lobe pariétal chez l'homme et chez les autres primates.

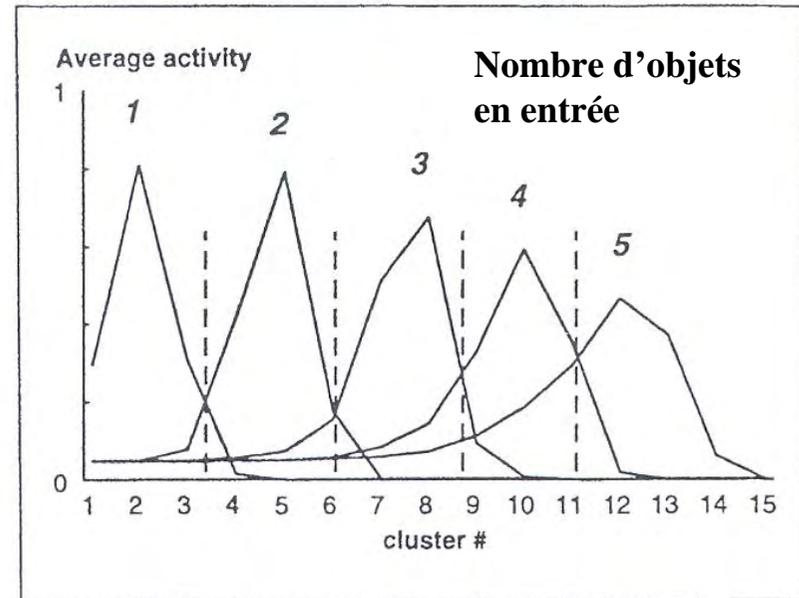


Cette homologie prédit que la compétence numérique des animaux est liée à des populations de neurones situées dans la profondeur du sillon intrapariétal (aire VIP?)

Modèle de réseau de neurones pour l'estimation de la numérosité

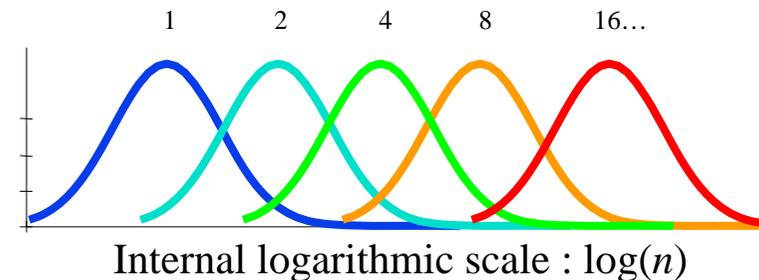


Réseau de neurones proposé par Dehaene et Changeux (1993) pour l'extraction et la comparaison des nombres



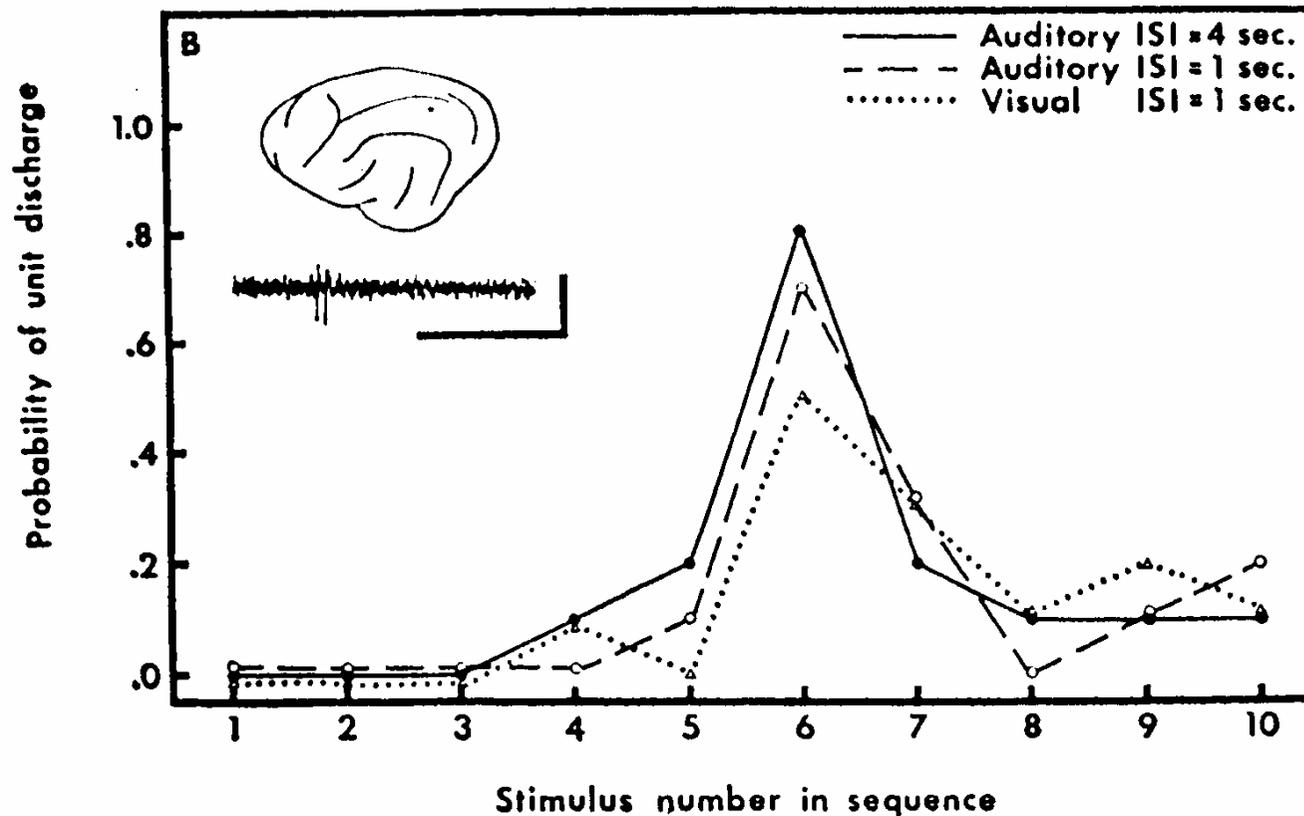
Populations neuronales activées en fonction du nombre présenté.

Modèle Log-Gaussien: chaque neurone possède une courbe d'accord gaussienne sur une échelle logarithmique



Données anciennes chez le chat anesthésié

Quelques neurones répondent au nombre séquentiel de sons ou de flashes lumineux.

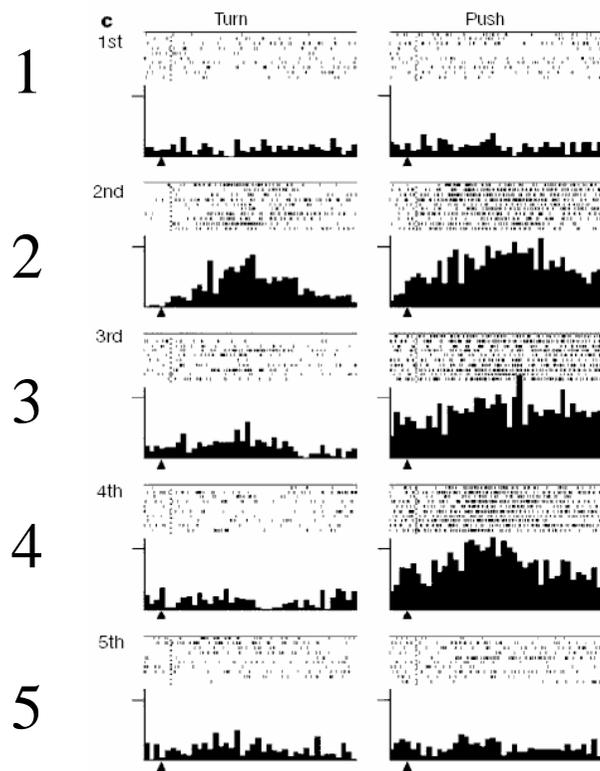
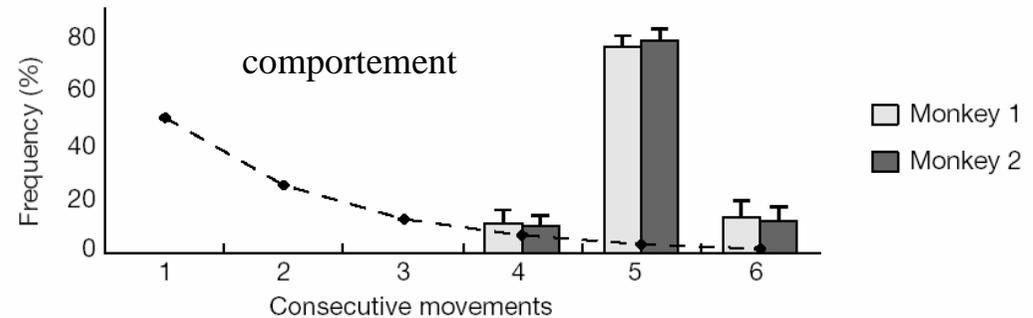


Thompson, R. F., Mayers, K. S., Robertson, R. T., & Patterson, C. J. (1970). Number coding in association cortex of the cat. *Science*, 168, 271-273.

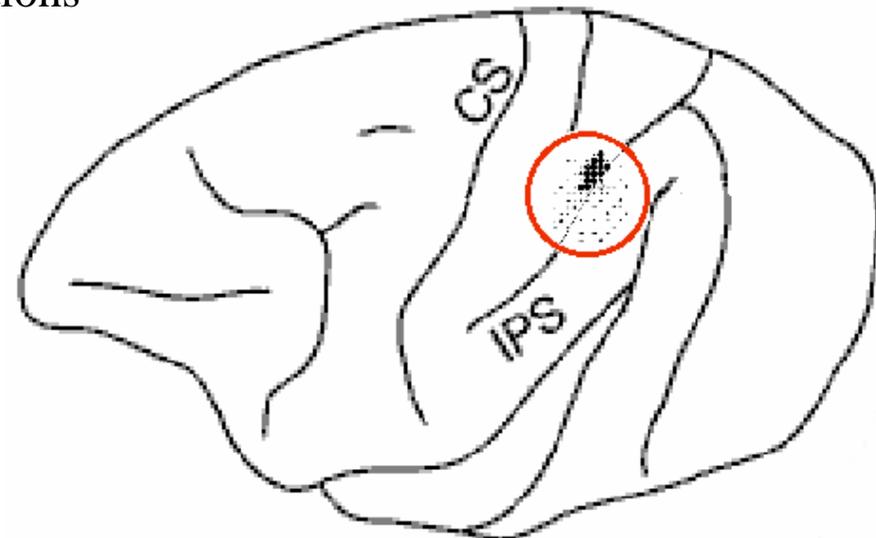
Codage du nombre d'actions dans le cortex pariétal du singe

Sawamura, H., Shima, K., & Tanji, J. (2002). Numerical representation for action in the parietal cortex of the monkey. *Nature*, 415(6874), 918-922.

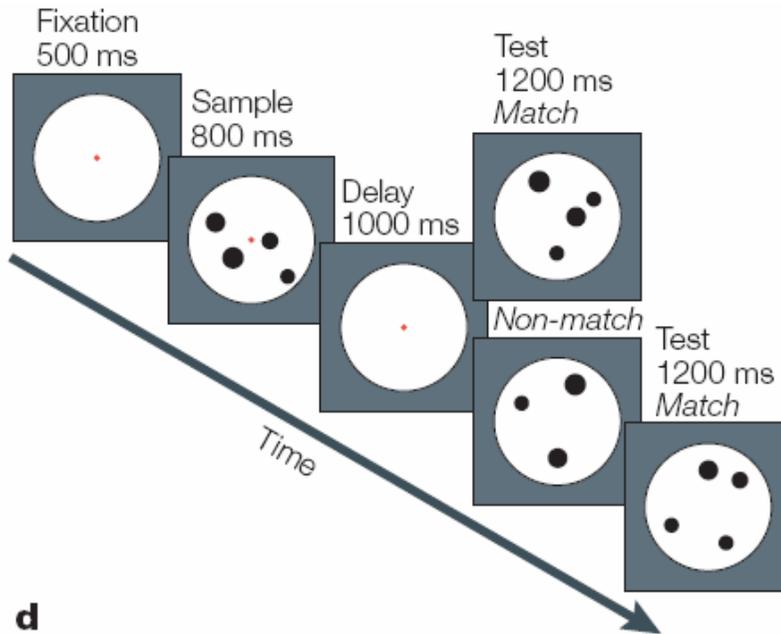
- Les singes apprennent à pousser un bouton 5 fois, puis à le tourner 5 fois
- La durée et le nombre sont décorrélés.



- Des neurones sensibles au nombre d'actions sont observés dans la partie antéro-latérale du sillon intrapariétale
- Cependant, ils répondent souvent différemment aux deux actions



Les travaux d'Andreas Nieder et Earl Miller



Tâche d'appariement différé des nombres

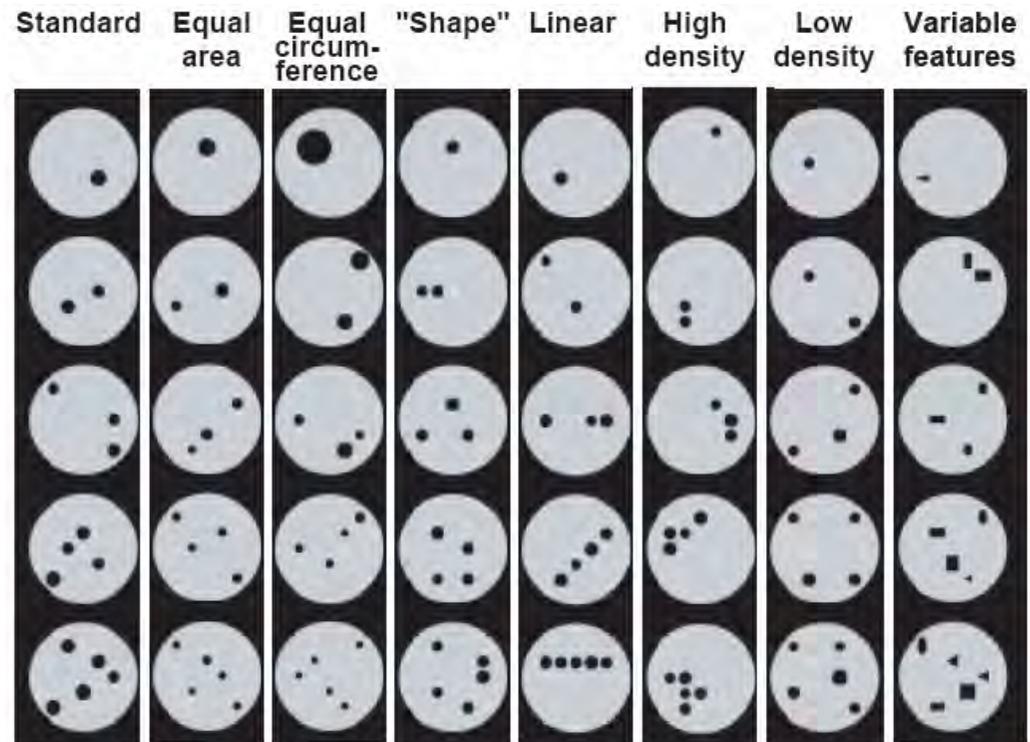
(*numerical delayed match to sample*):

- l'animal voit une première quantité de points (n_1 , 800 ms)
- il doit mémoriser cette quantité pendant un court délai (1 seconde)
- il doit ensuite décider si un autre nuage de points comprend ou non le même nombre d'objets (n_2).

d

- les paramètres non-numériques sont bien contrôlés.

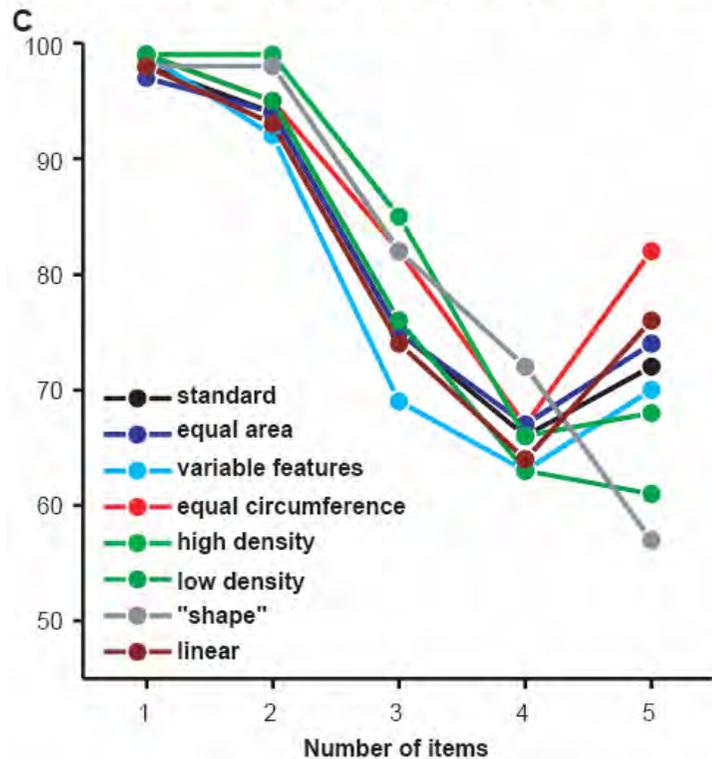
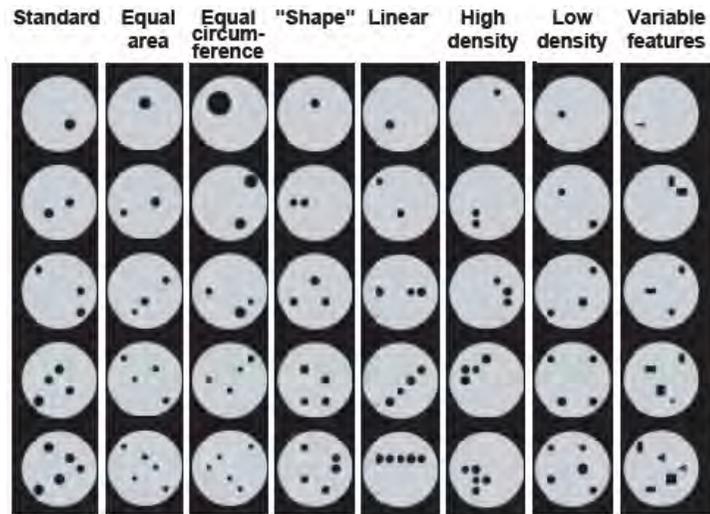
- Initialement, les nombres étaient compris entre 1 et 5 (1 et 10 pour les études de psychophysique), mais récemment Nieder et Merten (*J. Neuroscience*, 2008) ont étendu ce travail aux nombres jusqu'à 30.



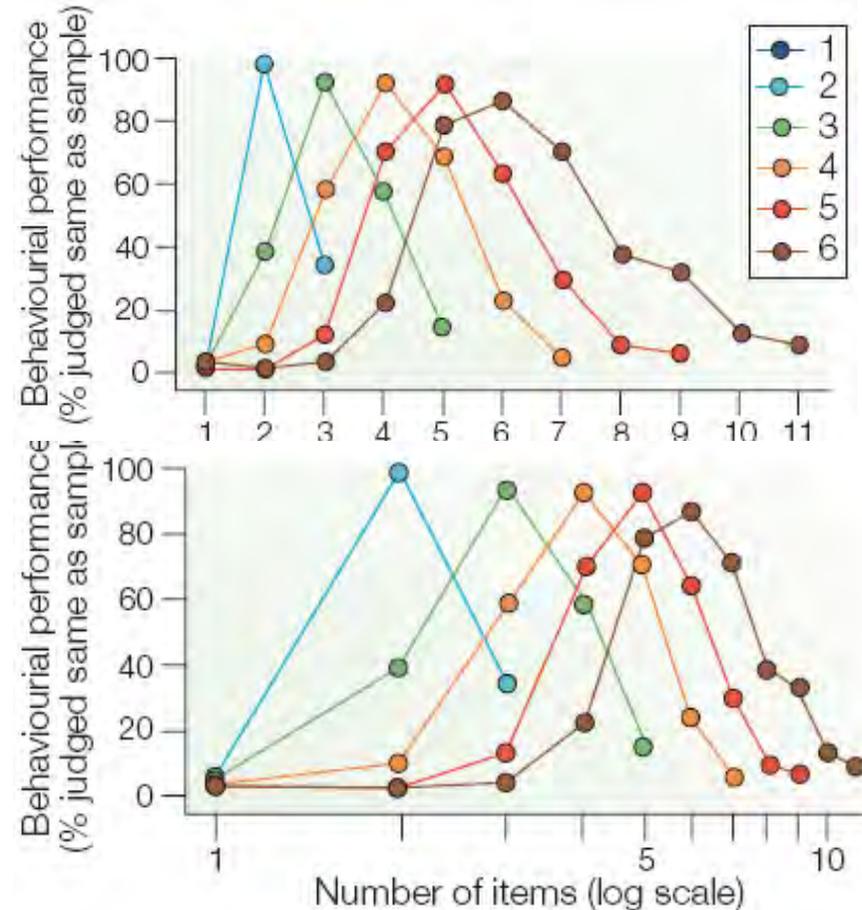
Nieder, A., Freedman, D. J., & Miller, E. K. (2002). Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex. *Science*, 297(5587), 1708-1711.

Nieder, A., & Miller, E. K. (2003). Coding of cognitive magnitude. Compressed scaling of numerical information in the primate prefrontal cortex. *Neuron*, 37(1), 149-157.

Comportement numérique des animaux

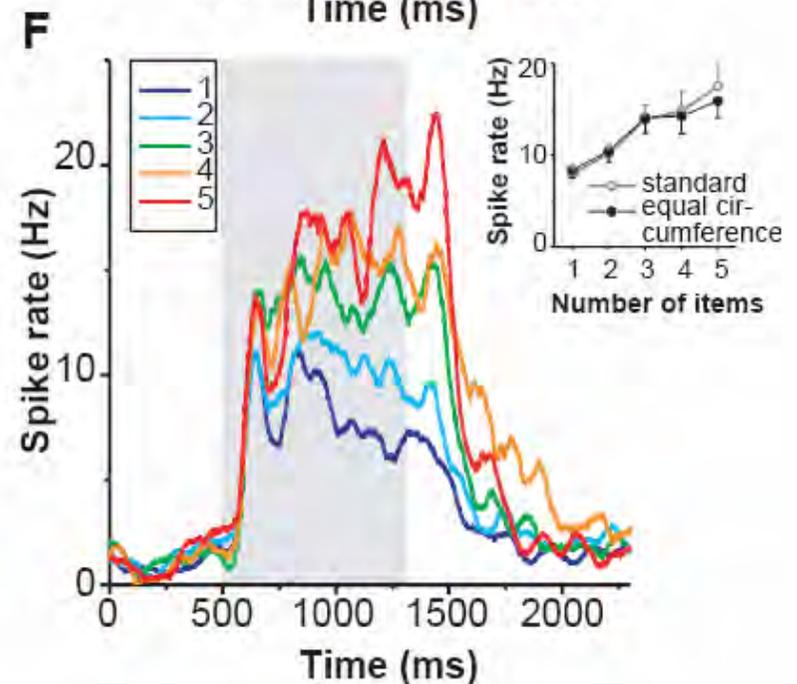
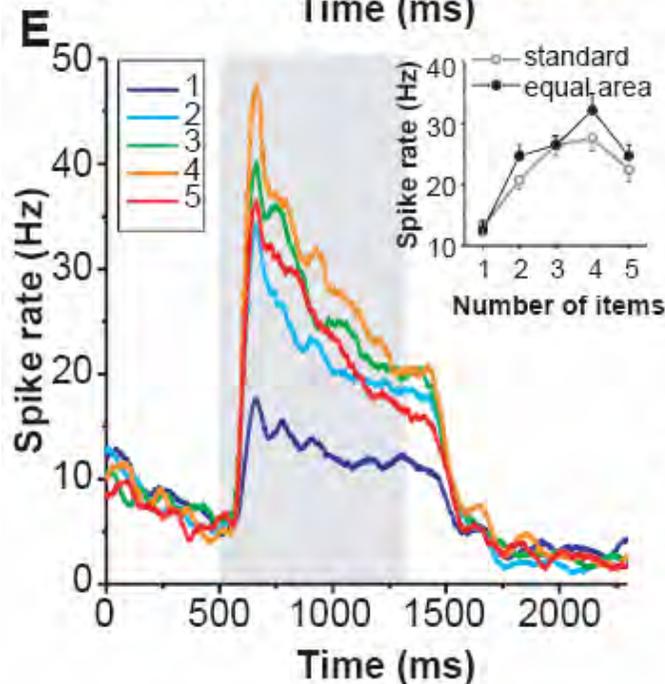
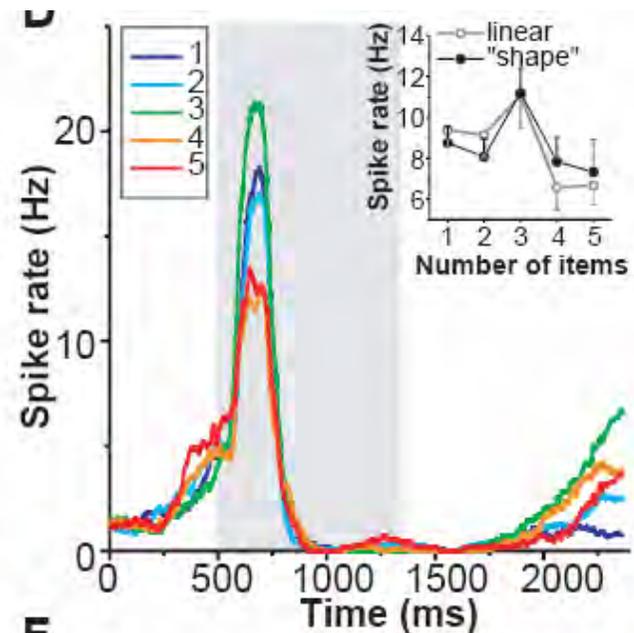
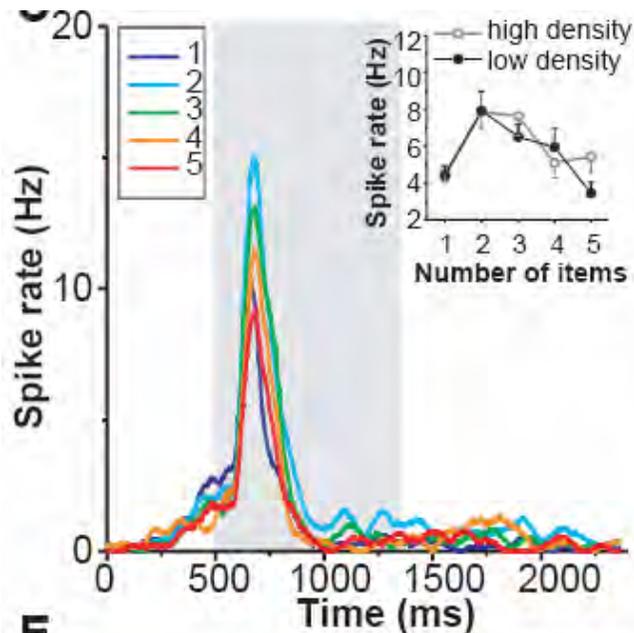


- Le taux de réussite dépend du nombre et non des autres paramètres
- Variabilité « scalaire » (proportionnelle à la moyenne) sur une échelle linéaire, constante sur une échelle logarithmique.
- La performance est entièrement déterminée par le rapport des deux nombres $n1$ et $n2$.



Réponse « numérique » des neurones préfrontaux

- Près d'un tiers des neurones du cortex préfrontal dorsolatéral sont sensibles au nombre d'objets durant la période de délai



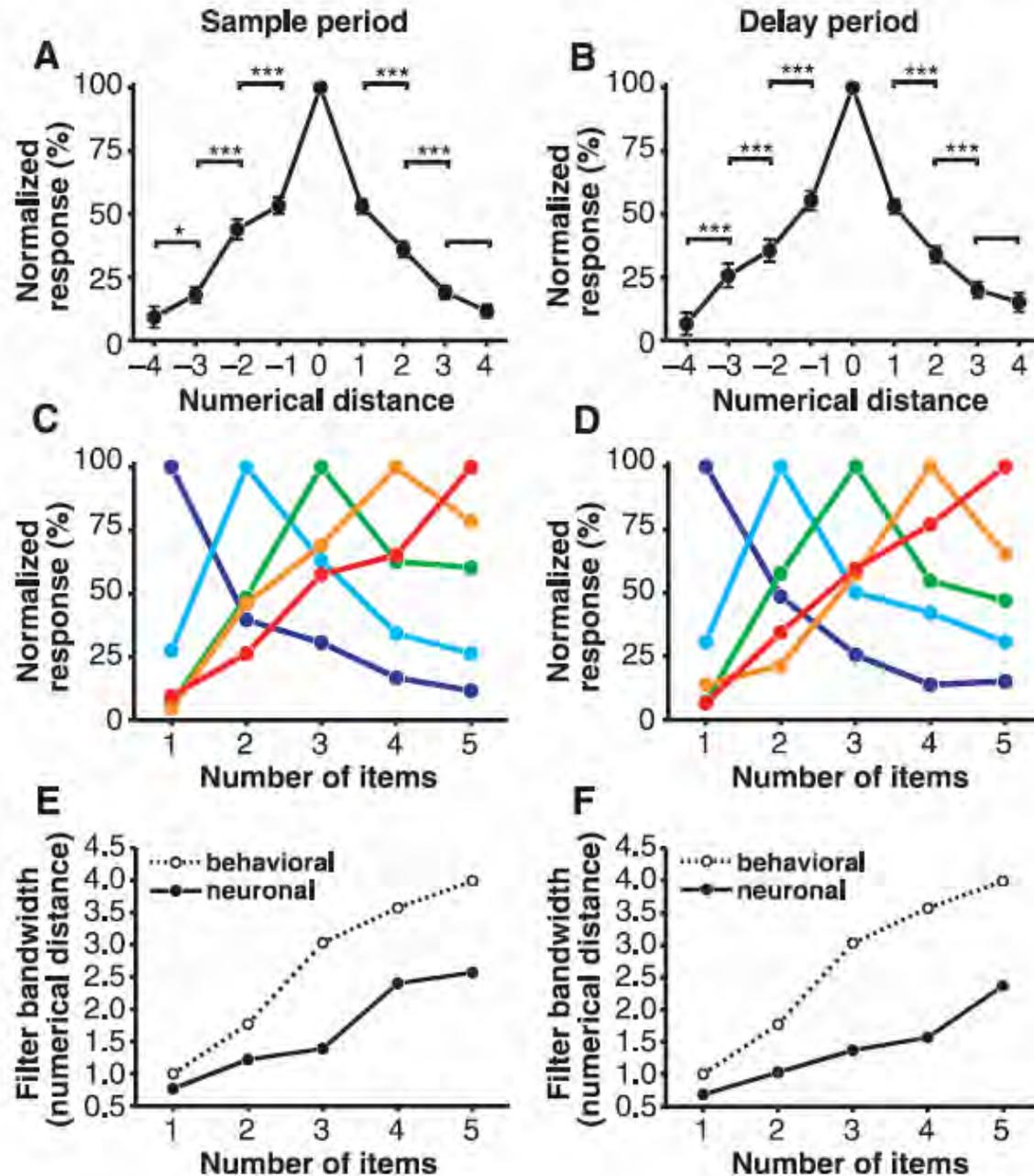
Réponse « numérique » des neurones préfrontaux

Propriétés essentielles des neurones décrits par Nieder et Miller:

1. Différents neurones préfèrent des nombres différents
→ Ensemble de « filtres » accordées à différents nombres

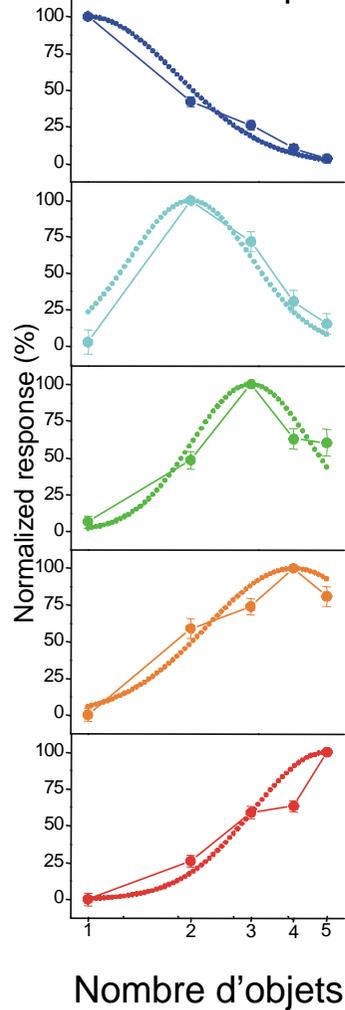
2. Les courbes d'accord des neurones présentent un effet de distance

3. La largeur du filtre est d'autant plus grande que le nombre est grand (loi de Weber)



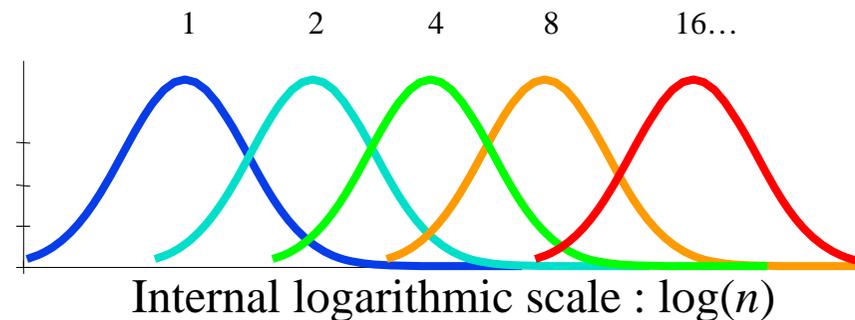
Le codage « log-gaussien » des nombres

Courbes de réponse de neurones uniques

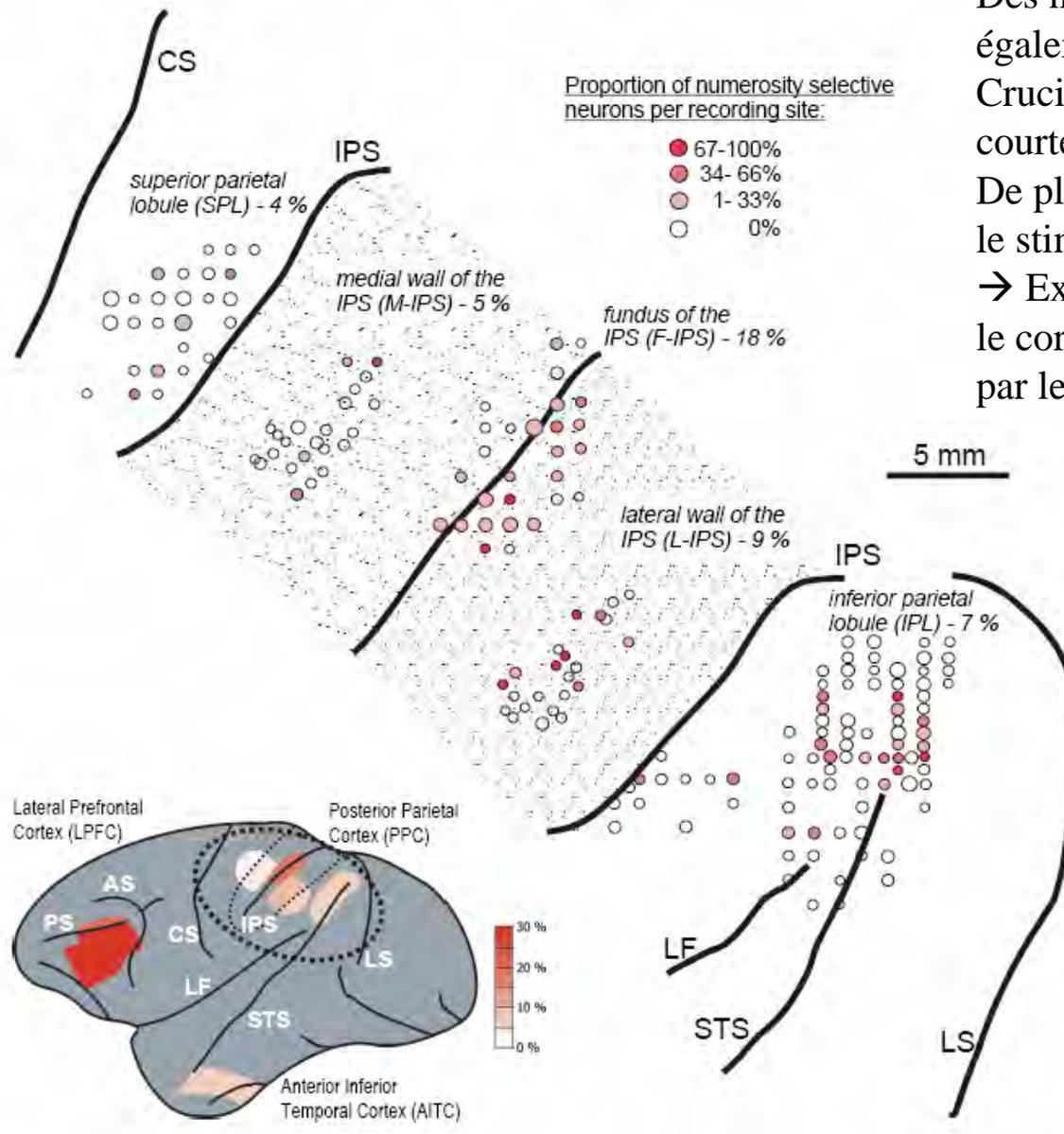


Les courbes d'accord qui décrivent la préférence numérique des neurones sont, en fait, mieux décrites comme des Gaussiennes de largeur fixe sur une échelle logarithmique.

Modèle Log-Gaussien: chaque neurone possède une courbe d'accord gaussienne sur une échelle logarithmique

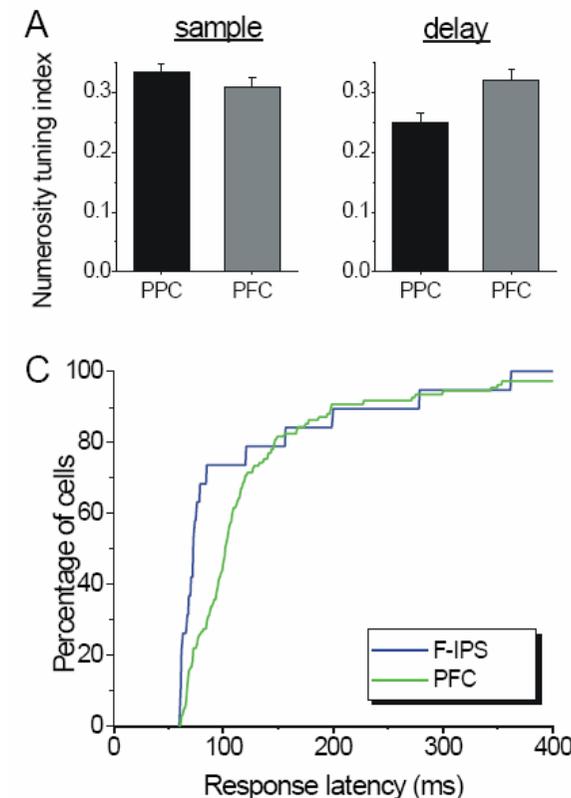


Un réseau pariéto-frontal pour la représentation des nombres

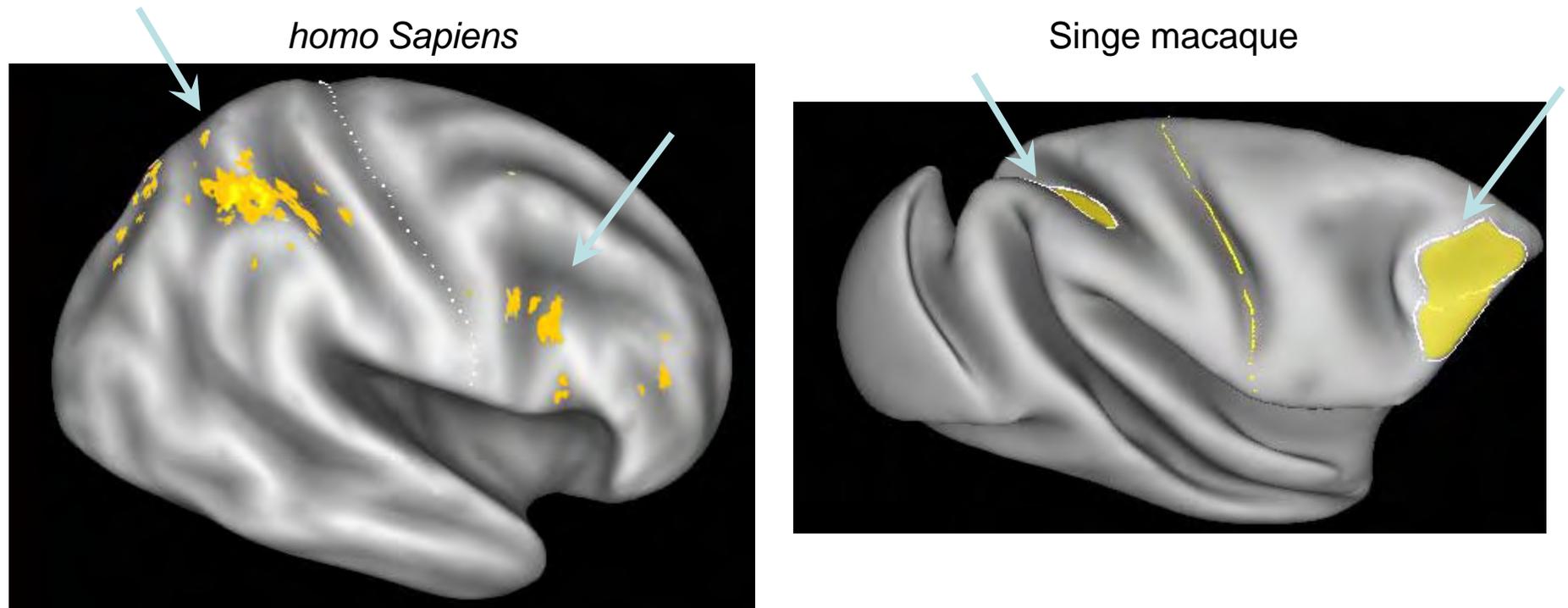


Des neurones accordés à la numérosité sont également présents dans la région pariétale. Crucialement, leur latence de réponse est plus courte que celle des neurones préfrontaux. De plus leur sélectivité est plus élevée durant le stimulus que durant le délai.

→ Extraction de l'information numérique par le cortex pariétal, représentation en mémoire par le cortex préfrontal



Homologies des régions qui répondent aux nombres

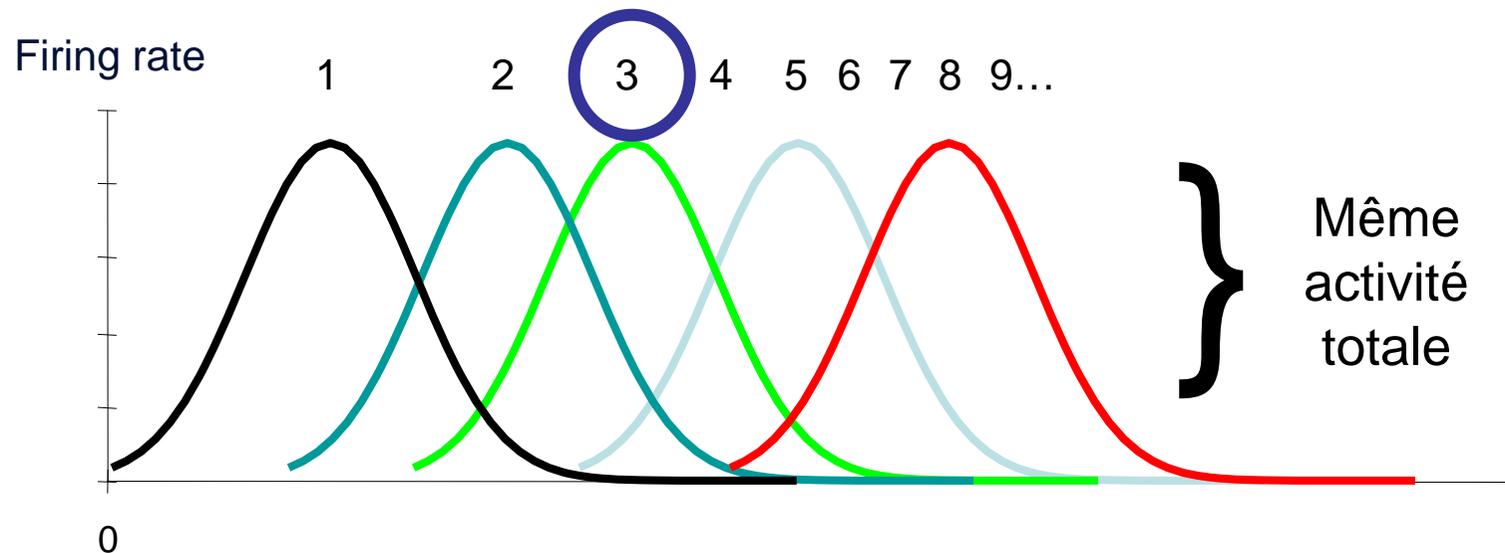


Il est bien possible que la région VIP du singe macaque soit le précurseur de la région hIPS activée pendant l'arithmétique mentale dans l'espèce humaine.

Toutefois, affirmer une homologie précise reste difficile dans l'état actuel des connaissances.

Le cortex préfrontal semble avoir subi une évolution beaucoup plus importante, notamment dans sa partie dorsale et pôlaire.

Les neurones des nombres existent-ils chez l'homme?

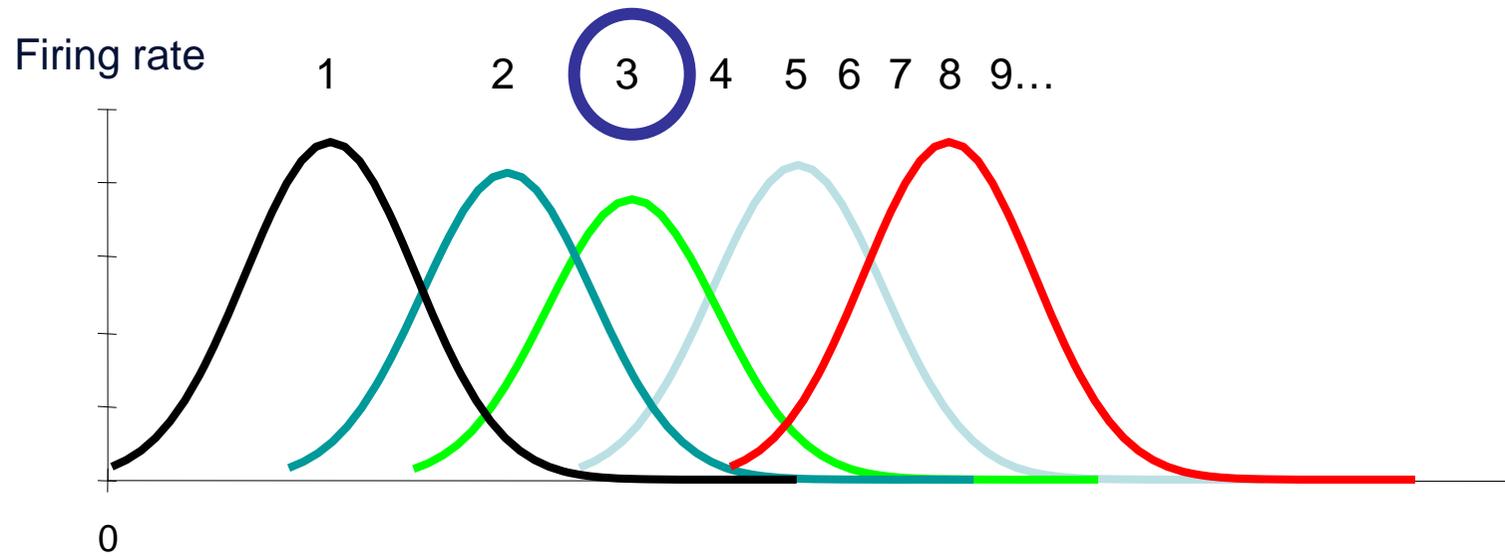


La résolution des méthodes actuelles d'imagerie ne permet pas de voir directement les neurones individuels.

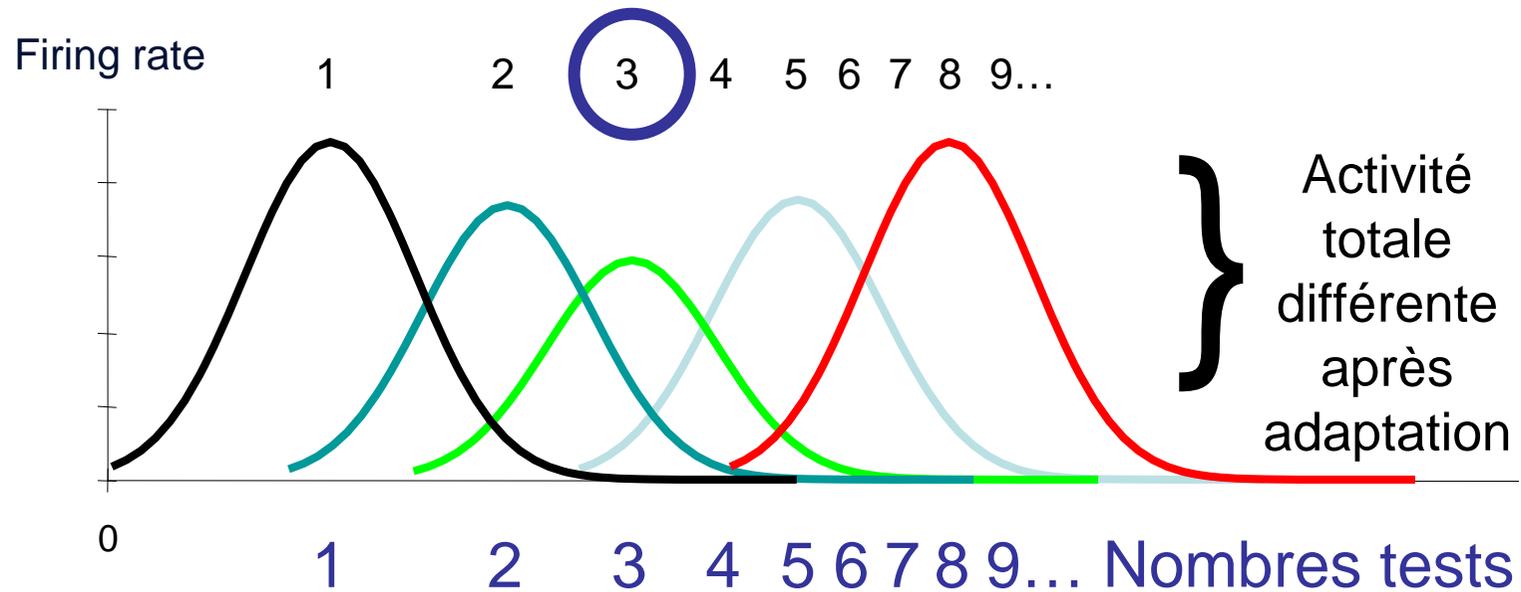
-A l'échelle où nous visualisons le cortex humain (quelques millimètres), on ne voit pas (pour l'instant) de « carte numérotopique ».

- Chez l'animal, les neurones sensibles à différents nombres sont mélangés dans les mêmes secteurs du cortex.

La méthode d'adaptation peut permettre de mesurer indirectement la courbe d'accord des neurones

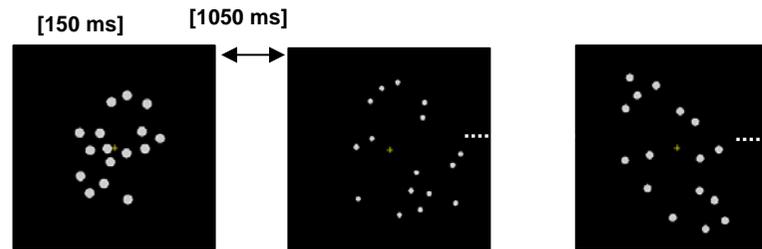


La méthode d'adaptation peut permettre de mesurer indirectement la courbe d'accord des neurones

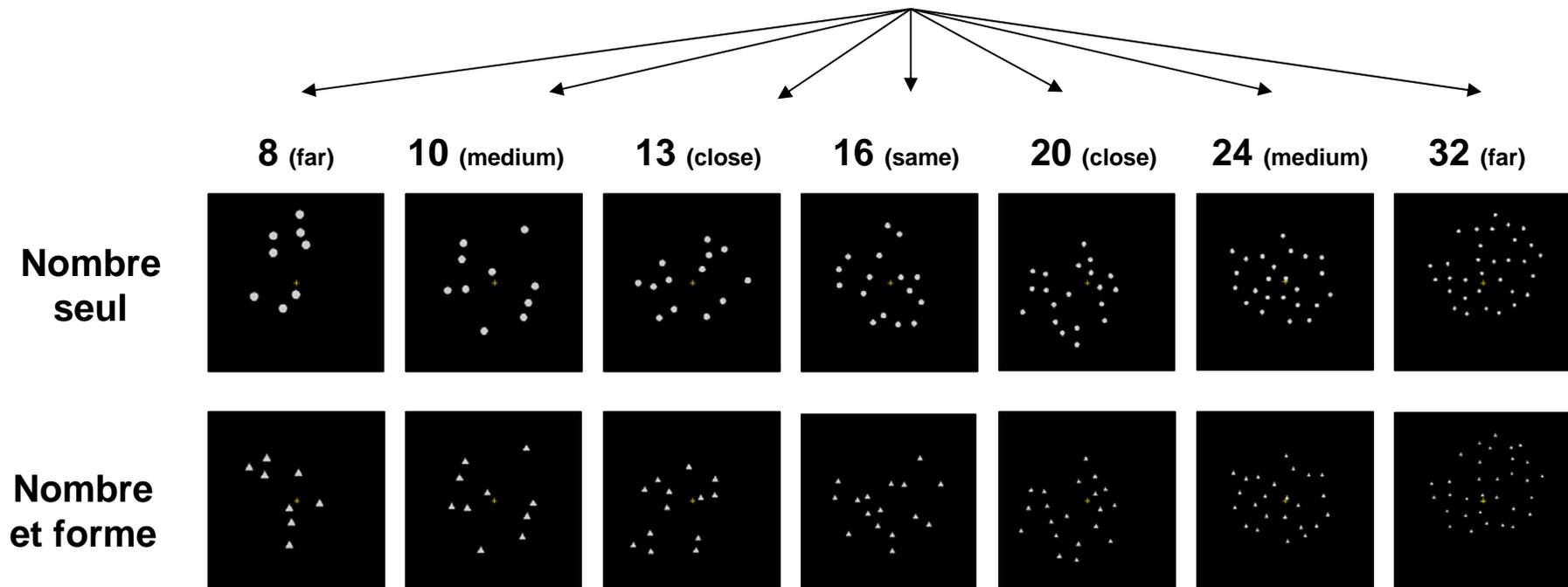


L'expérience d'adaptation numérique de Piazza et al.

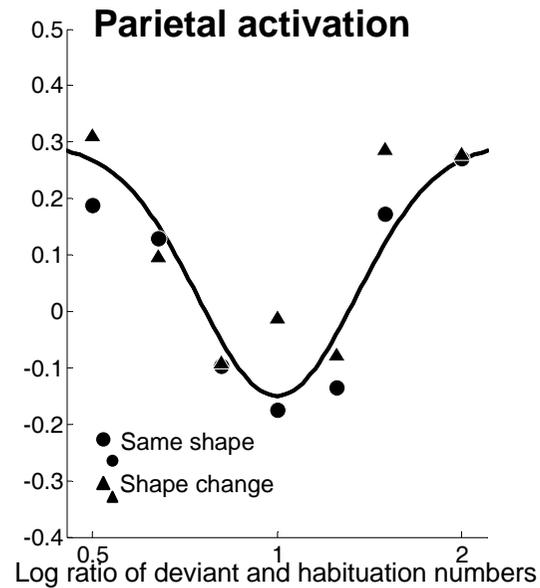
Adaptation à un nombre fixe (par exemple 16 points)



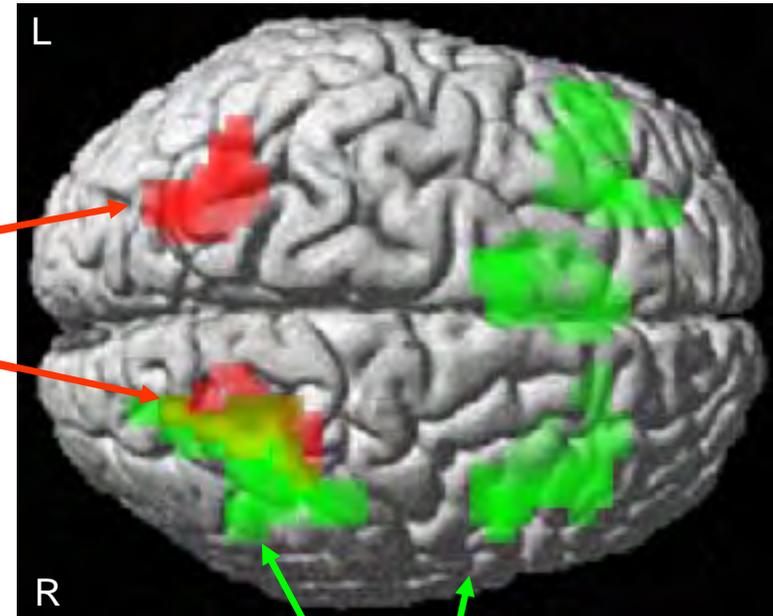
Stimuli de test



Adaptation numérique dans le segment horizontal du sillon intrapariétal (hIPS)



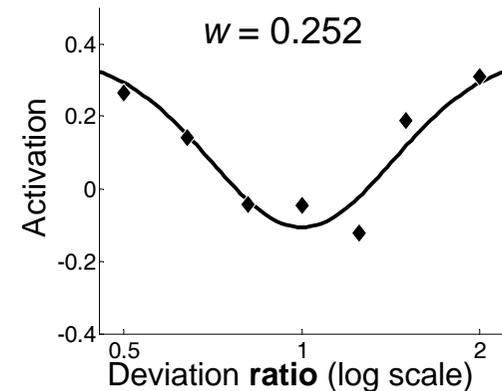
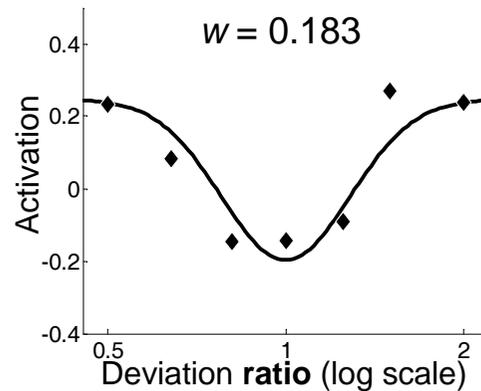
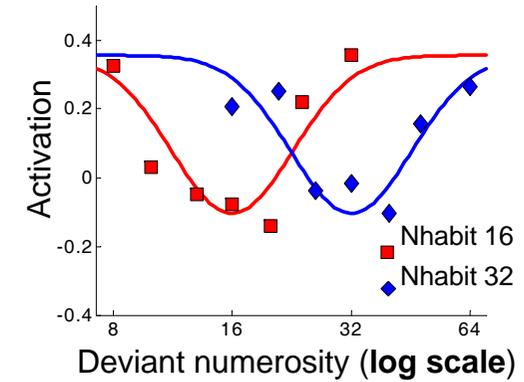
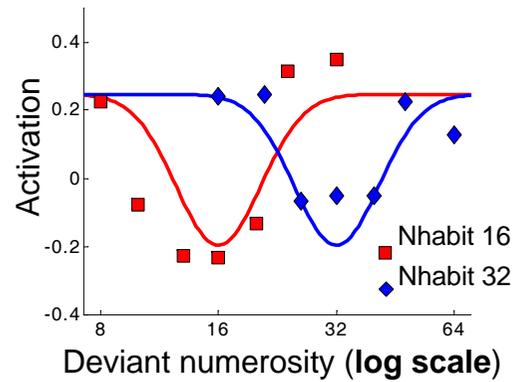
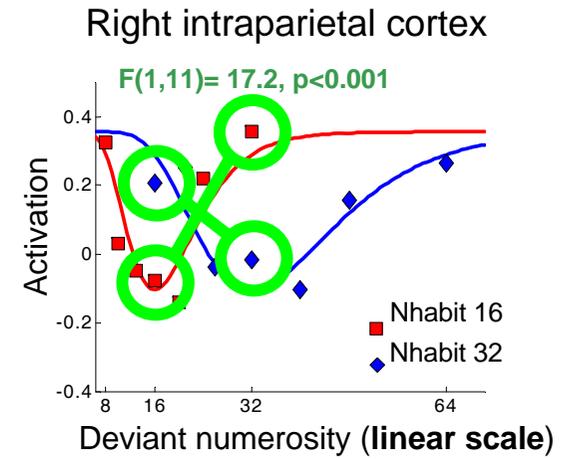
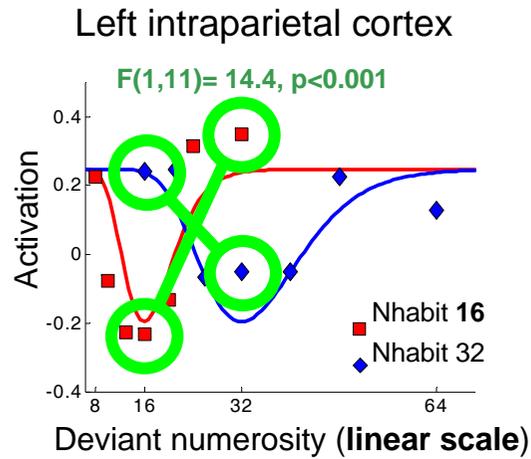
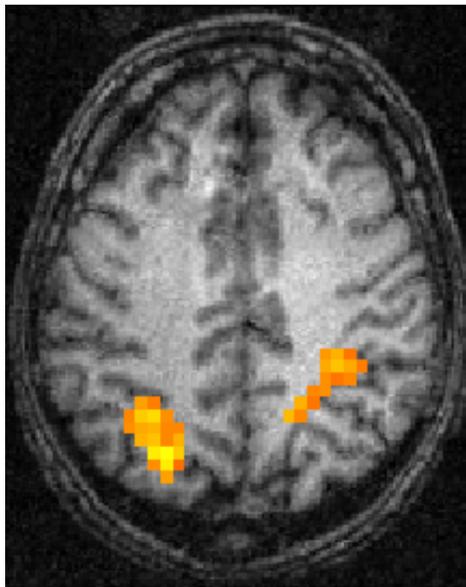
Régions qui répondent à un changement de nombre



Régions qui répondent à un changement de forme

L'adaptation permet de caractériser, indirectement, les courbes d'accords des populations de neurones concernés

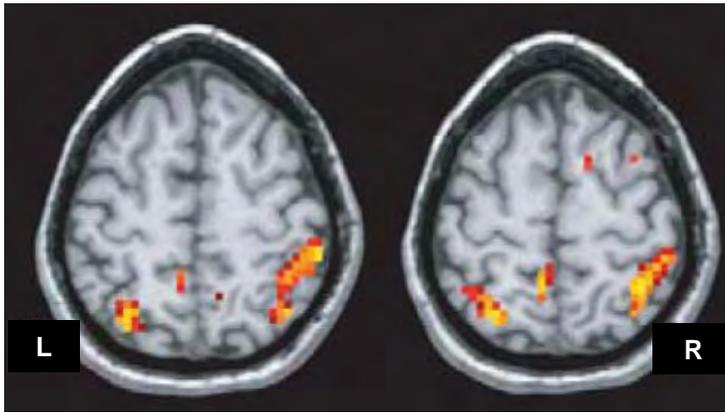
Loi de Weber dans le sillon intrapariétal



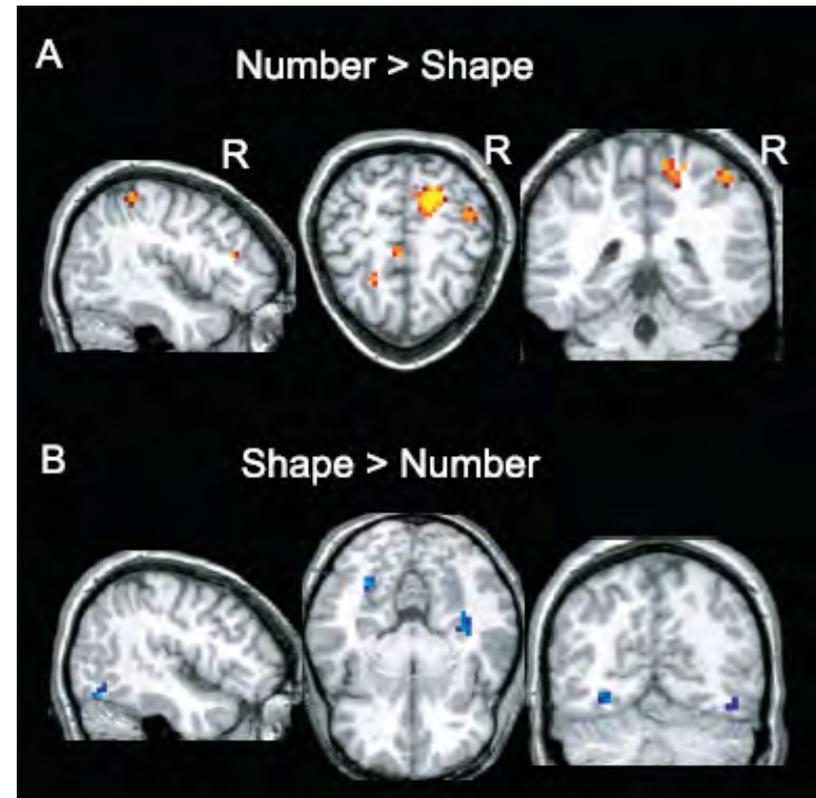
Réplifications de l'effet d'adaptation numérique

Cantlon, Brannon et al. (PLOS, 2006)

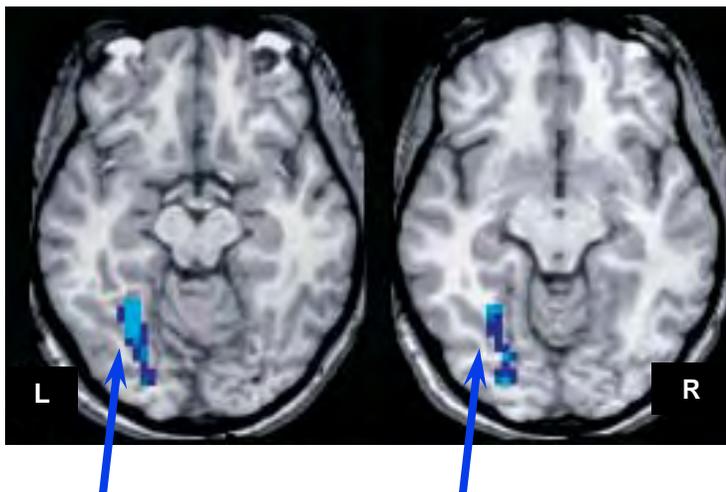
Changement de nombre > changement de forme



Cette opposition ventral/dorsal est déjà présente chez l'enfant de 4 ans

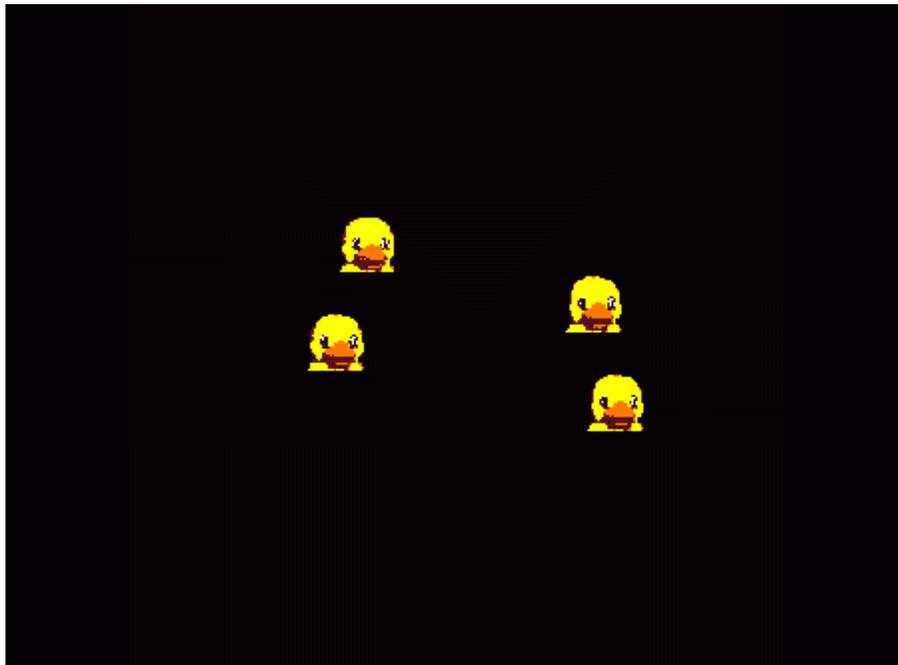
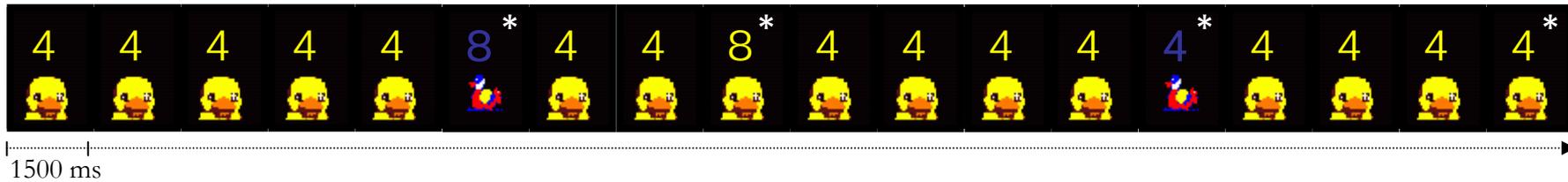


Changement de forme > changement de nombre



Adaptation numérique chez le bébé de trois mois

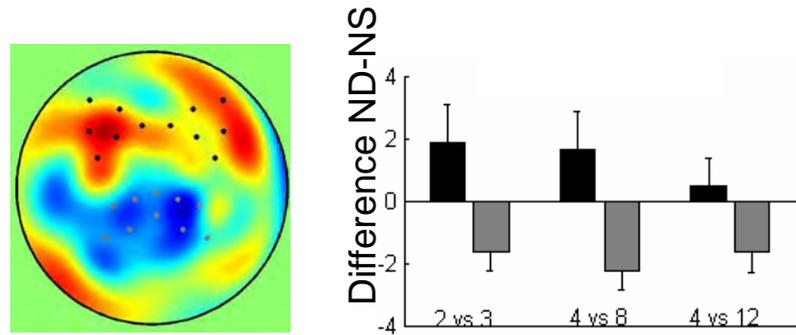
Izard, Dehaene-Lambertz & Dehaene, PLOS:Biologie, 2008



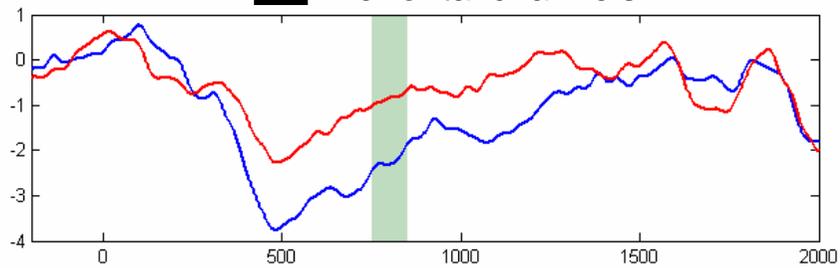
Trois paires de numéros testées dans des groupes différents:
4 vs 8 ; 4 vs 12 ; 2 vs 3

12 enfants par groupe

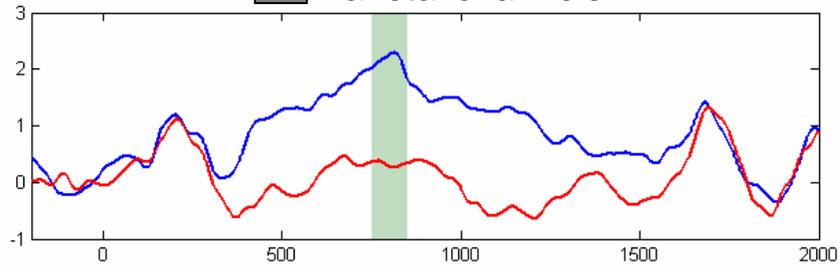
Changement de nombre



■ Prefrontal channels

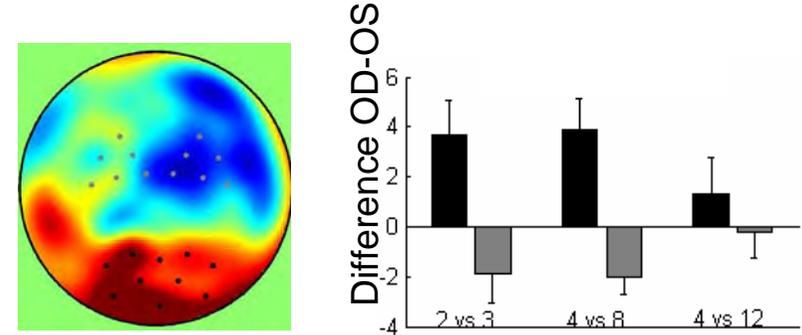


■ Parietal channels

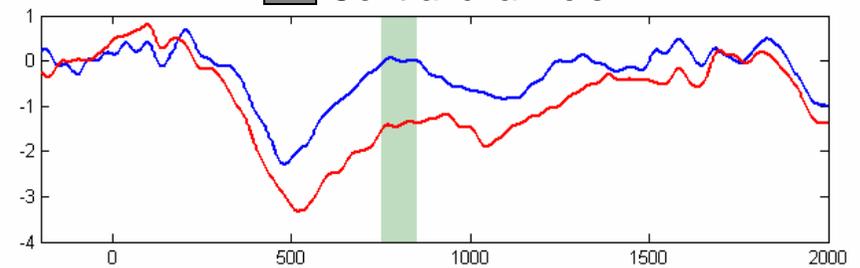


— Deviant number — Standard number

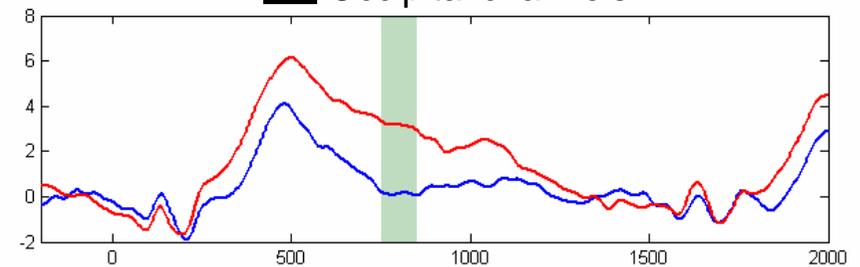
Changement d'objet



■ Central channels



■ Occipital channels

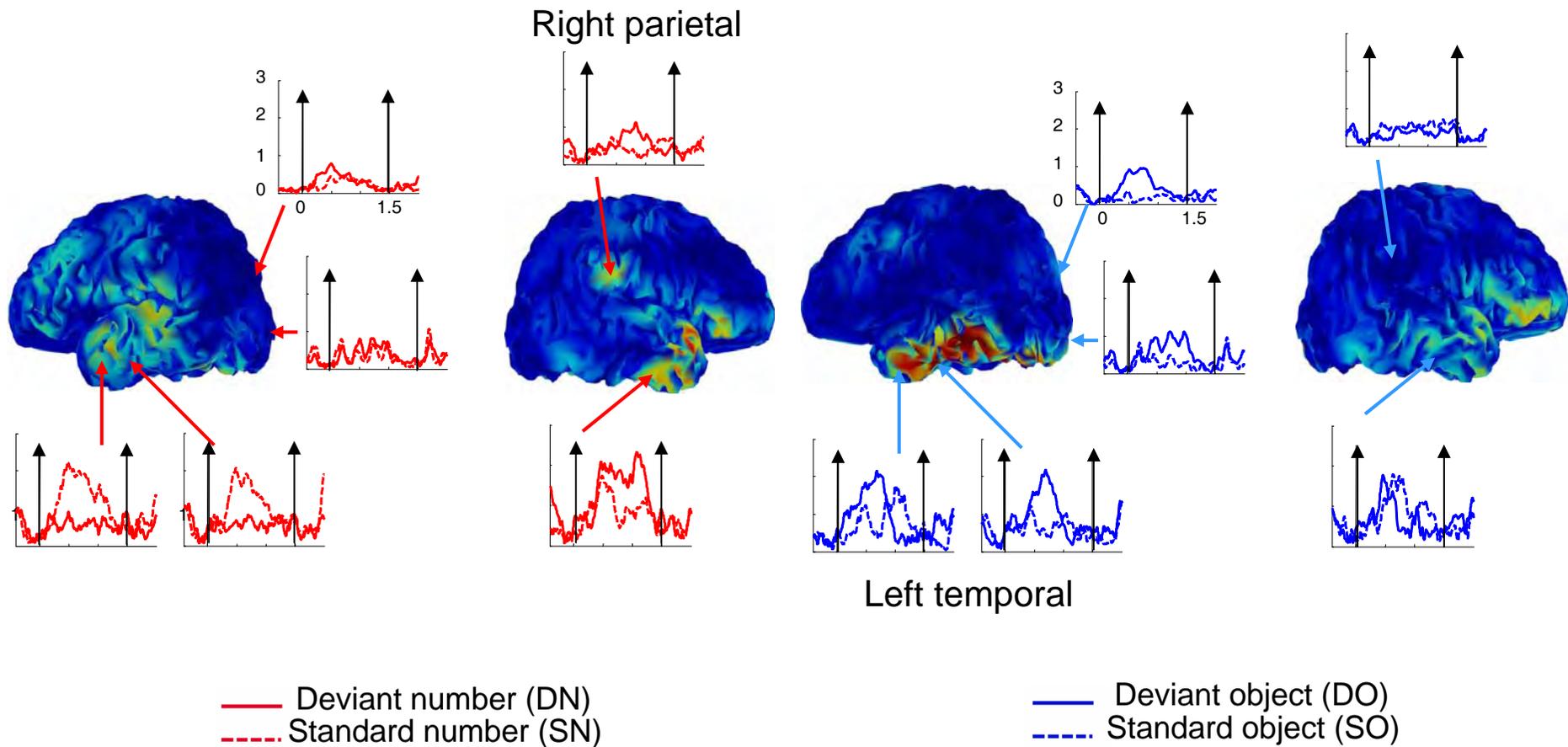


— Deviant object — Standard object

L'opposition ventral/dorsal est déjà présente à trois mois de vie

Changement de nombre

Changement d'objet



Les recherches actuelles

- Nombreux aller-retours
 - entre la théorie et les enregistrements électrophysiologiques
 - entre la recherche chez l'homme et chez l'animal
 - Le cortex pariétal est-il spécifique au nombre?
 - Existe-t-il plusieurs codes neuraux pour la numérosité?
 - Comment sont codés les grands nombres?
 - Quel est le degré d'abstraction du code neural?

1. Le cortex intrapariétal est-il « spécifique » au nombre: Codage de la taille, de la luminance et du nombre

Les stimuli sont construits en variant indépendamment les trois paramètres

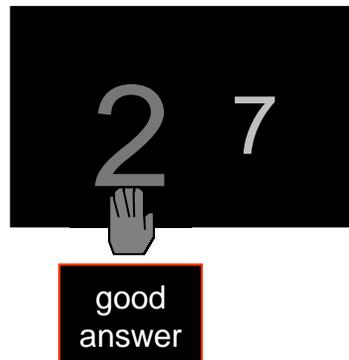
... numerical size	1	2	3	7	8	9
... physical size	8	8	8	8	8	8
... luminance	2	2	2	2	2	2

Dans trois blocs distincts, le sujet se focalise sur le nombre, la taille ou la luminance.

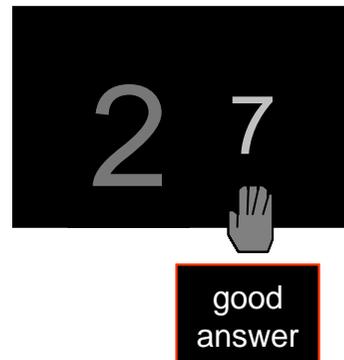
Number comparison



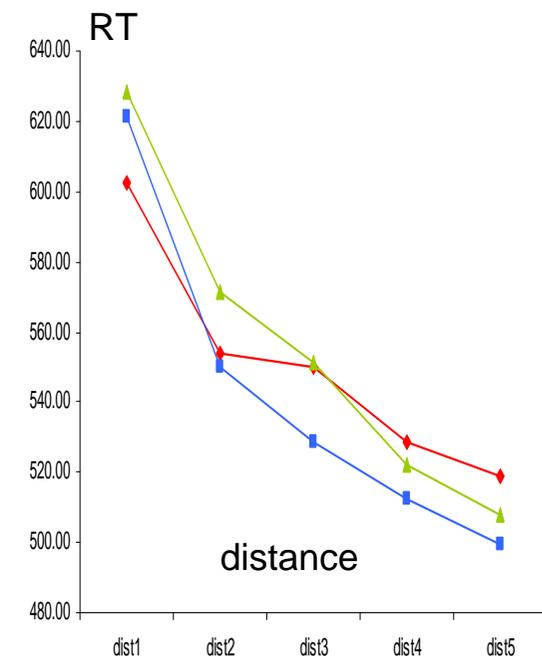
Size comparison



Luminance comparison

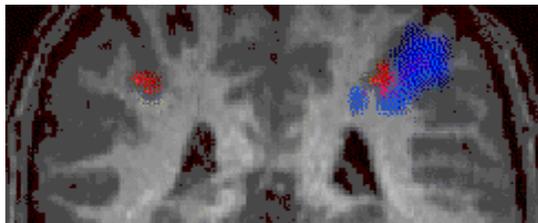
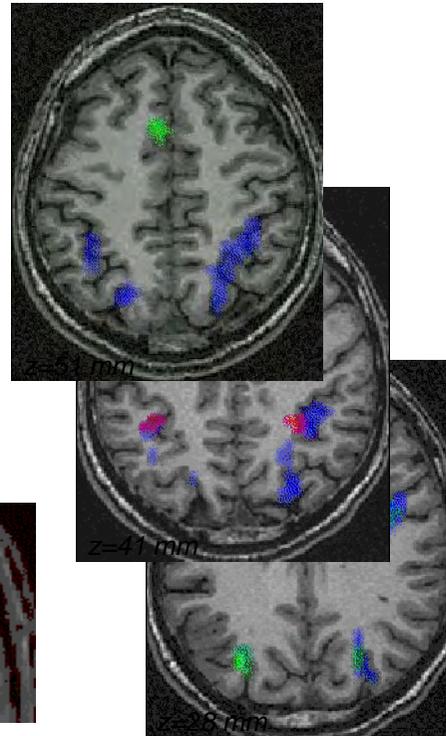


— number comparison
— size comparison
— luminance comparison

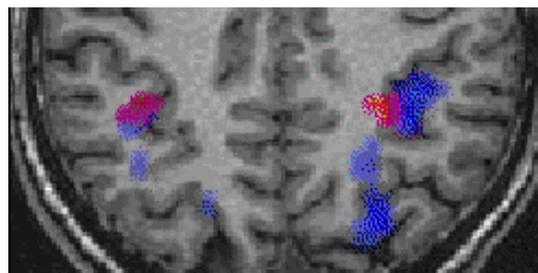


Localisation des trois effets de distance: des codes neuraux distribués et qui se recouvrent partiellement

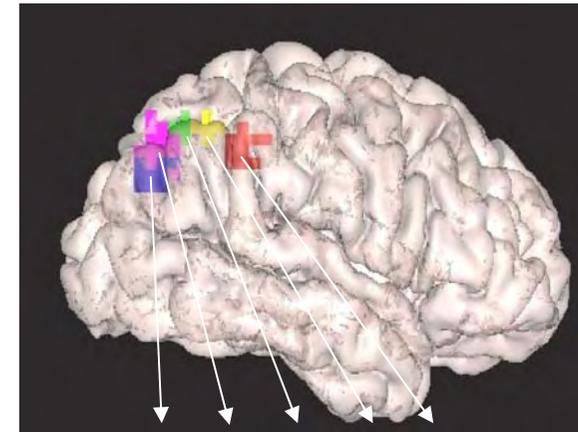
- Number distance effect
- Size distance effect
- Luminance distance effect



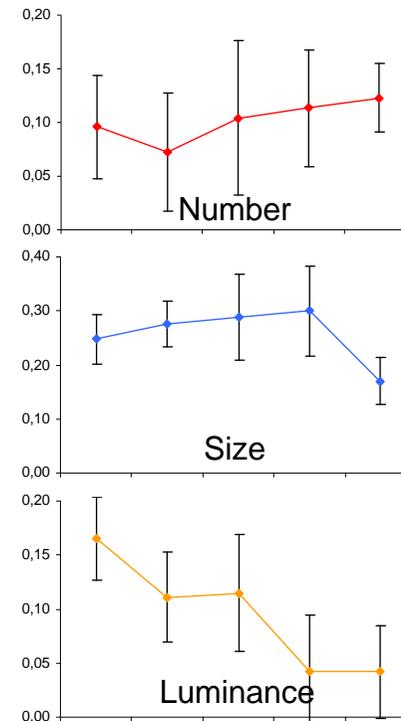
Frontal view of IPS



Axial view of IPS



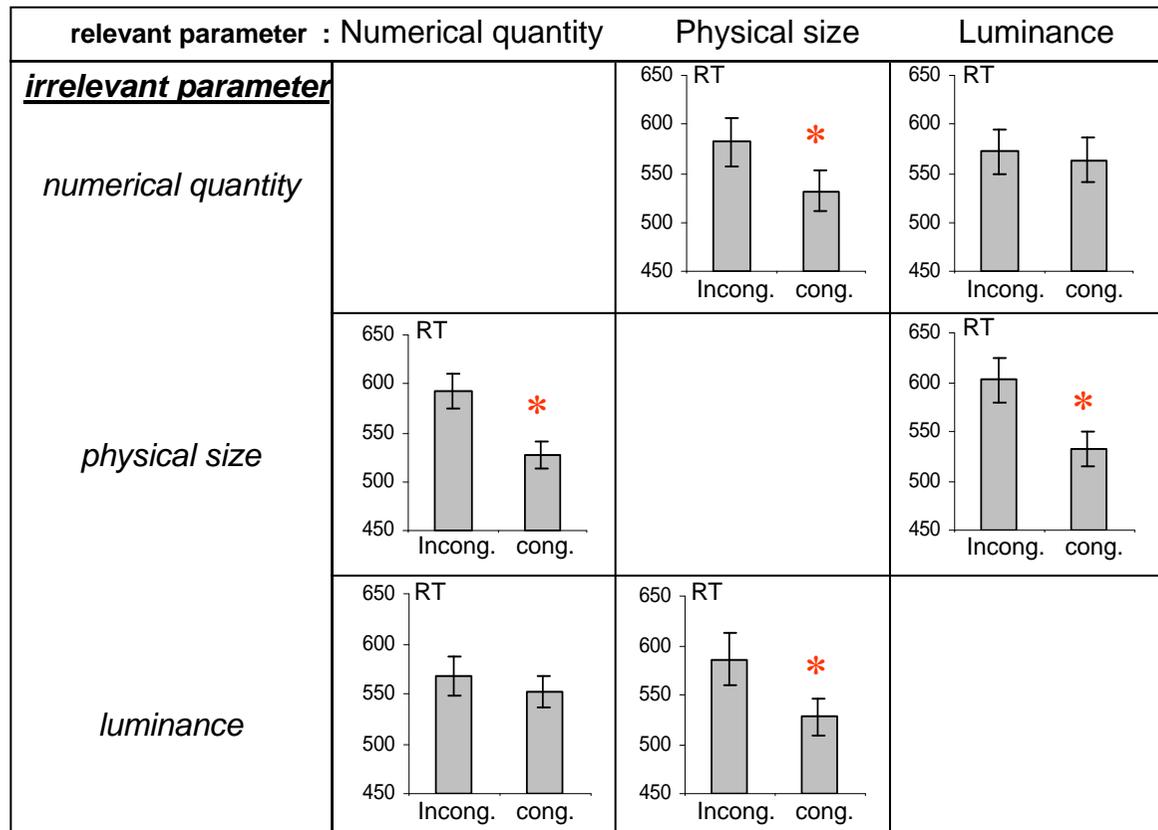
Taille de l'effet de distance



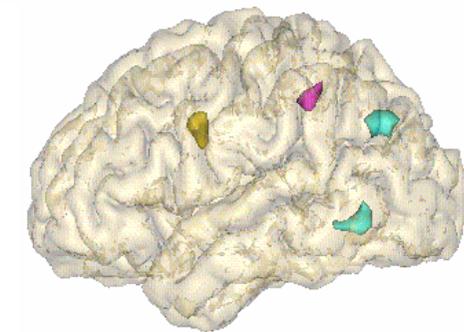
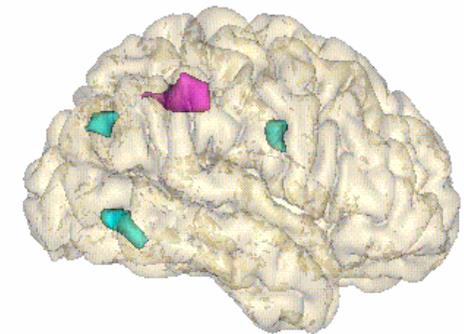
Posterior \leftrightarrow Anterior

Le recouvrement partiel des codes neuronaux à la surface du cortex semble prédire l'interférence comportementale

Effets comportementaux d'interférence



Recouvrement des effets de distance en IRMf

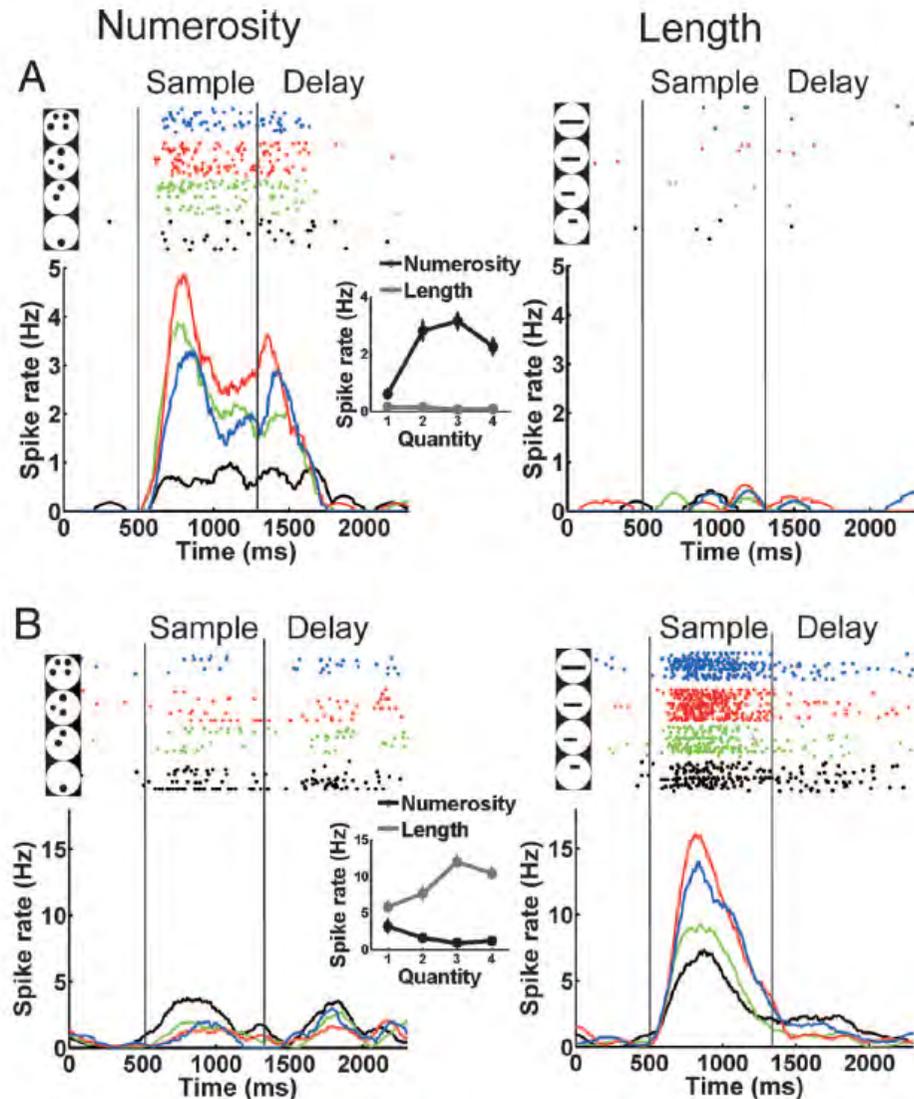
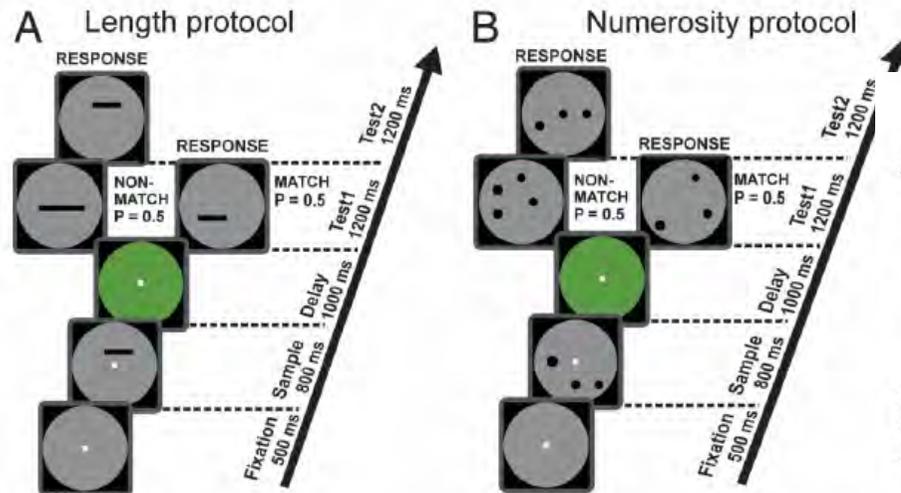


- Number \cap Size effect
- Size \cap Luminance effect

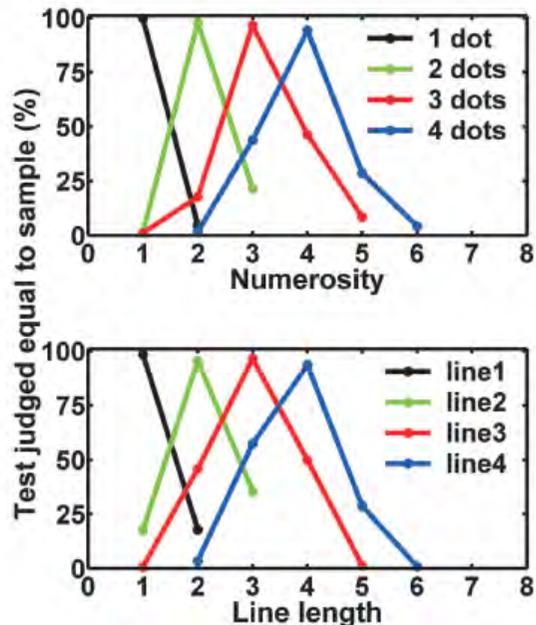
Le réseau pariéto-frontal du singe macaque est-il « spécifique » au nombre?

Tudusciuc, O., & Nieder, A. (2007). Neuronal population coding of continuous and discrete quantity in the primate posterior parietal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104(36), 14513-14518.

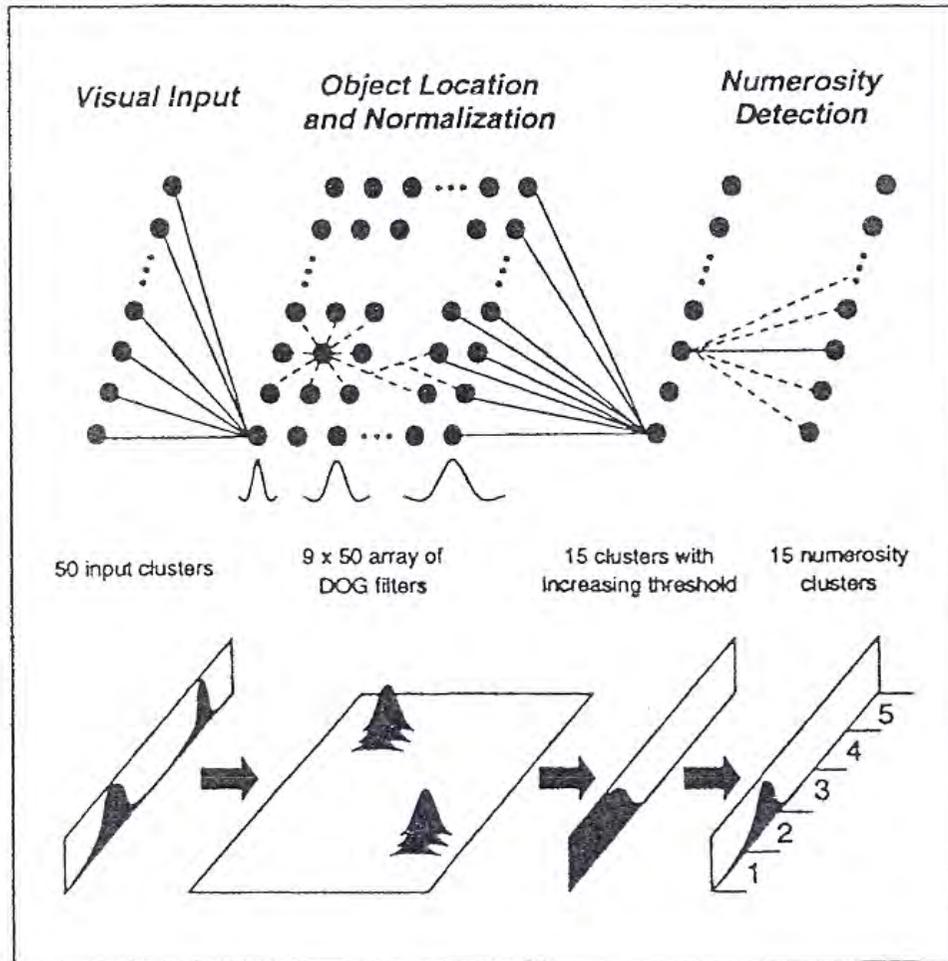
Des neurones distincts codent pour le nombre et la longueur



Comportement



2. Plusieurs types de neurones pour l'estimation de la numérosité ?



Réseau de neurones proposé par
Dehaene et Changeux (1993)
pour l'extraction et la comparaison des nombres

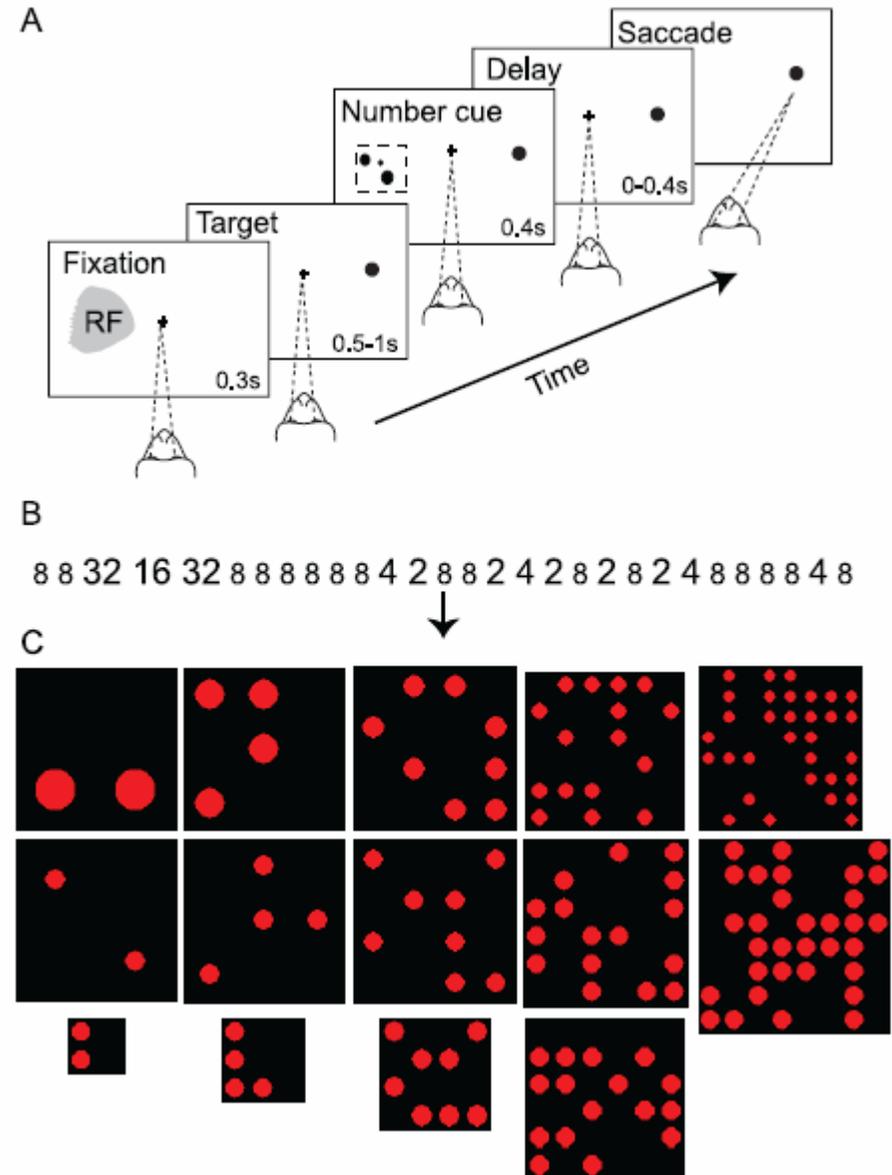
Le modèle comprend en fait deux populations de neurones:

- Des neurones dont l'activation est monotone en fonction du nombre d'objets
- Des neurones dont l'activation est « accordée » à un nombre donné d'objets
- Les premiers alimentent les seconds
- Les deux populations existent-elles chez l'animal?

Le code neural des nombres dans l'aire LIP

Roitman, J. D., Brannon, E. M., & Platt, M. L. (2007). Monotonic coding of numerosity in macaque lateral intraparietal area. *PLoS Biol*, 5(8), e208.

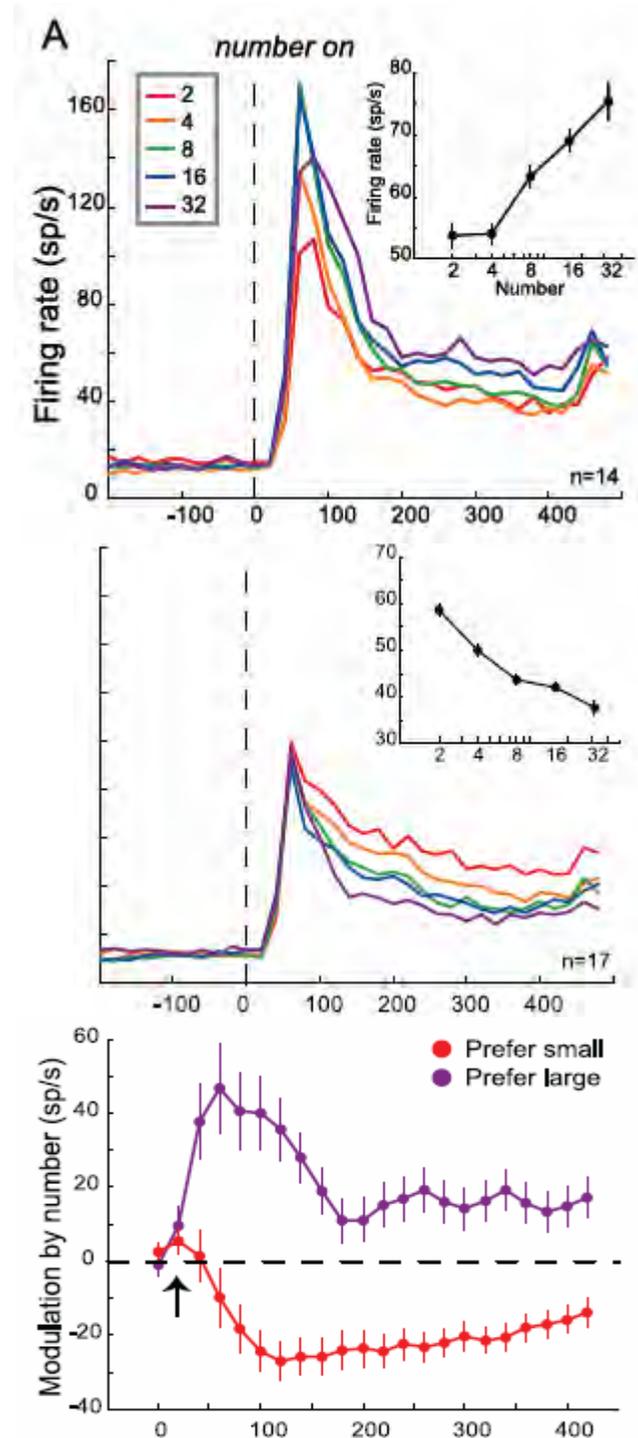
- Plusieurs différences intéressantes avec Nieder et Miller
 - Enregistrement dans l'aire LIP (une synapse en amont de VIP)
 - Prise en compte du champ récepteur des neurones
 - Tâche implicite: le nombre n'est pas directement pertinent
- Tâche de l'animal
 - Planifier une saccade vers une cible située en dehors du champ récepteur
 - Dans chaque bloc, un nombre standard est choisi et prédit un renforcement standard
 - Les nombres déviants, qu'ils soient plus grands ou plus petits, prédisent un renforcement supérieur.



Monotonic Coding of Numerosity in Macaque Lateral Intraparietal Area

Jamie D. Roitman^{1,2*}, Elizabeth M. Brannon^{2,3}, Michael L. Platt^{1,3}

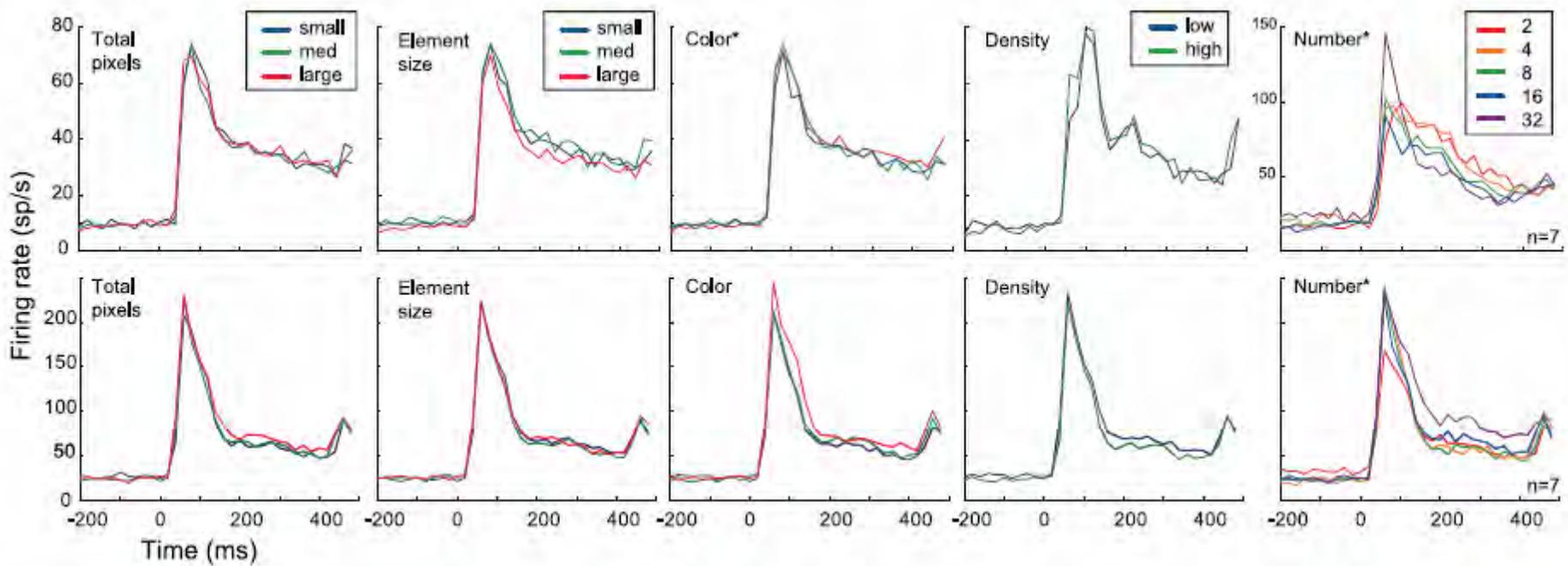
- Résultats
 - Le temps de réaction s'accélère quand la distance numérique augmente, ce qui indique que l'animal fait attention à la numérosité
 - 61% des neurones sont sensibles à la numérosité du stimulus actuel, indépendamment de celle du standard ou du statut standard/déviant
 - La plupart des neurones ont un taux de décharge *monotone* en fonction du nombre (croissant: 14/57; décroissant: 17/57)
 - Les neurones décroissants ont une fonction plutôt logarithmique. Les neurones croissants sont ambigus.

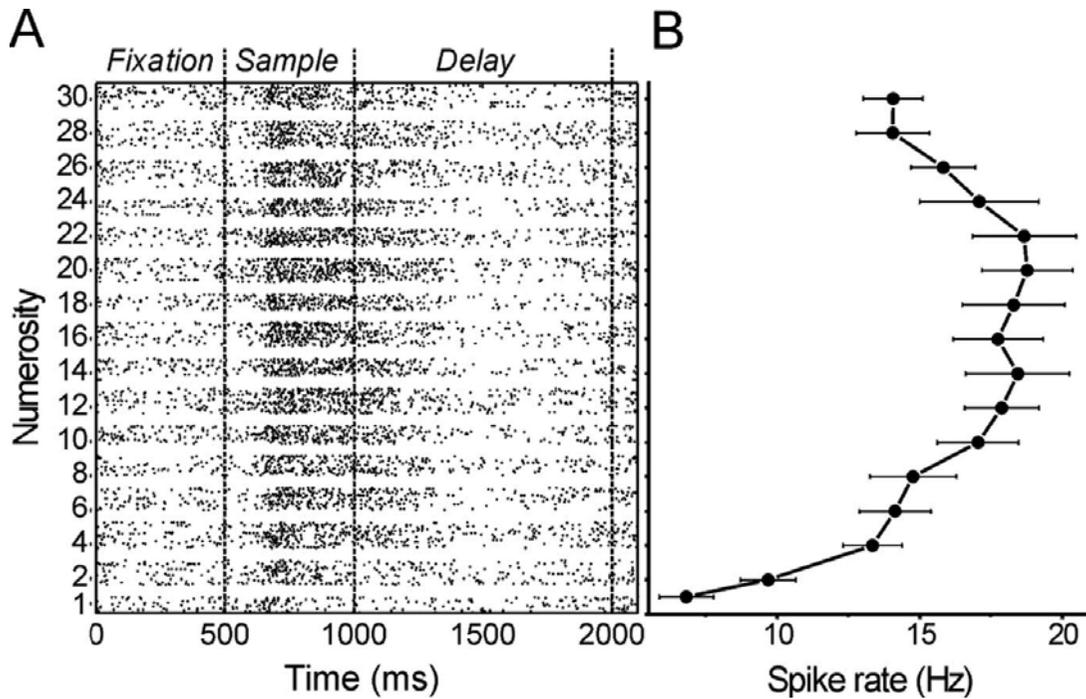


Monotonic Coding of Numerosity in Macaque Lateral Intraparietal Area

Jamie D. Roitman^{1,2*}, Elizabeth M. Brannon^{2,3}, Michael L. Platt^{1,3}

- La réponse ne peut pas s'expliquer par des paramètres non-numériques

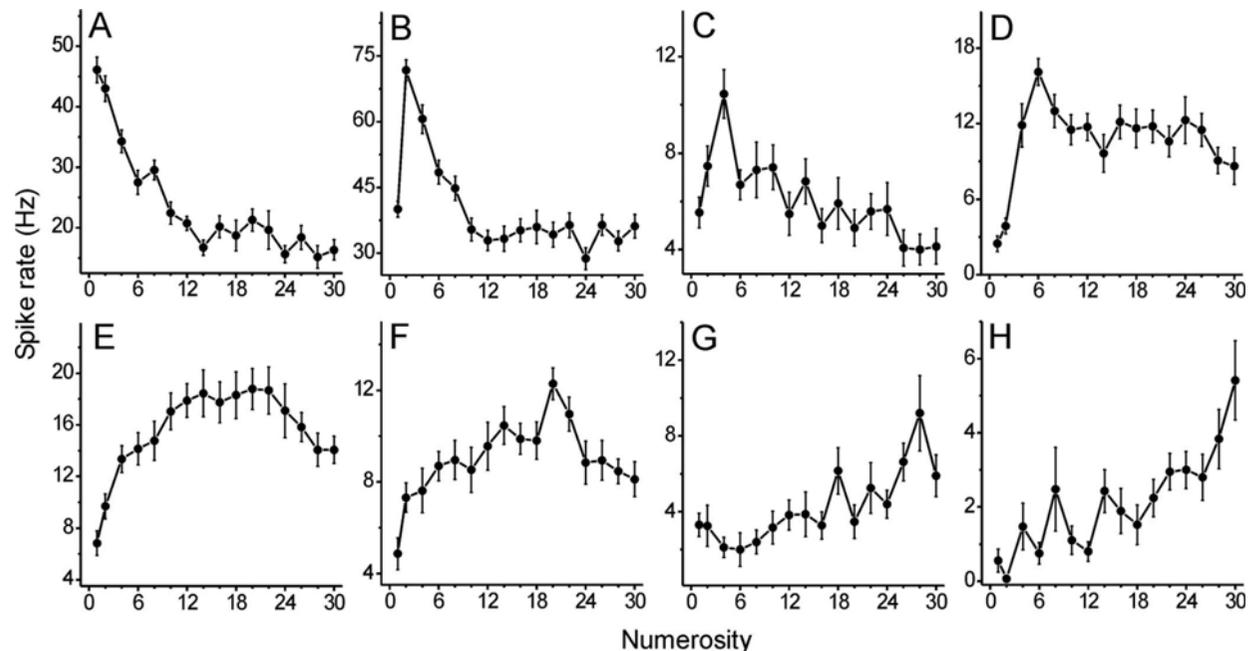




3. Le codage des grands nombres dans l'aire VIP

Nieder, A., & Merten, K. (2007). A labeled-line code for small and large numerosities in the monkey prefrontal cortex. *J Neurosci*, 27(22), 5986-5993.

On retrouve des préférences numériques même pour des numérosités entre 1 et 30.

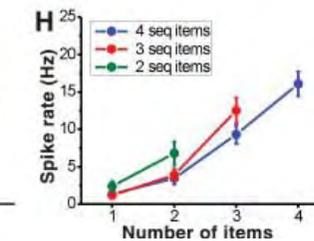
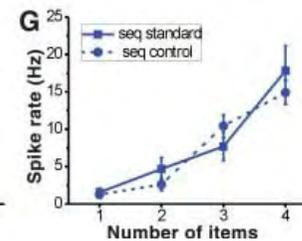
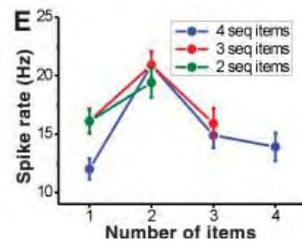
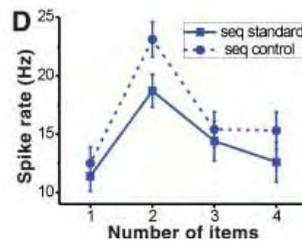
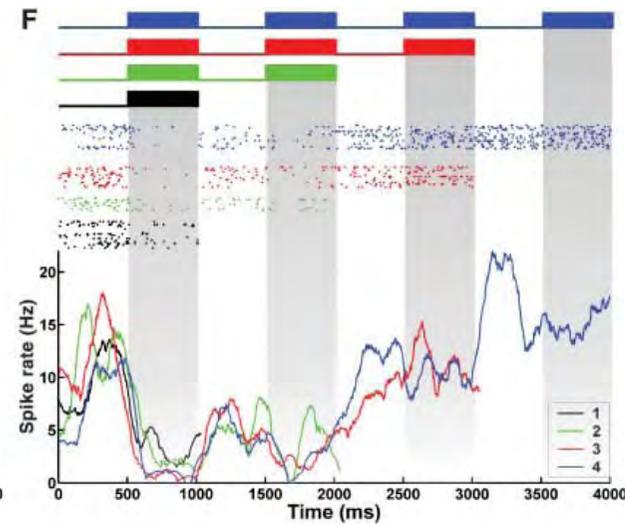
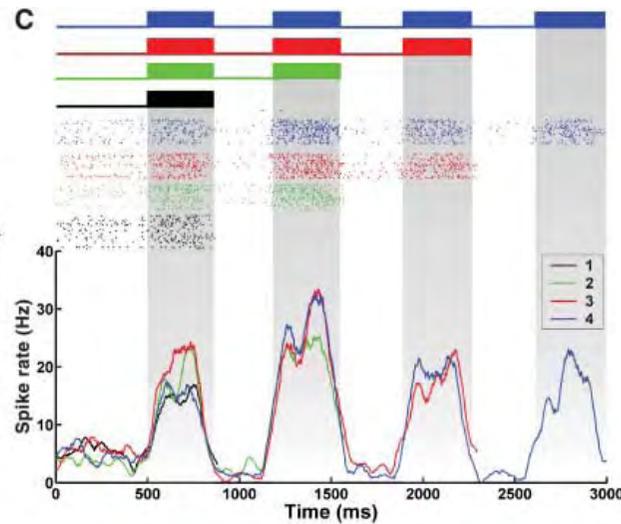
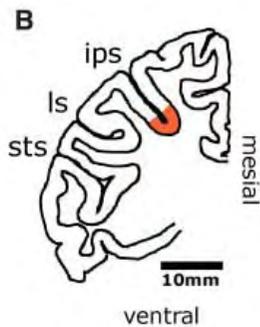
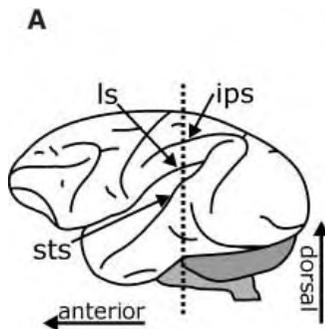
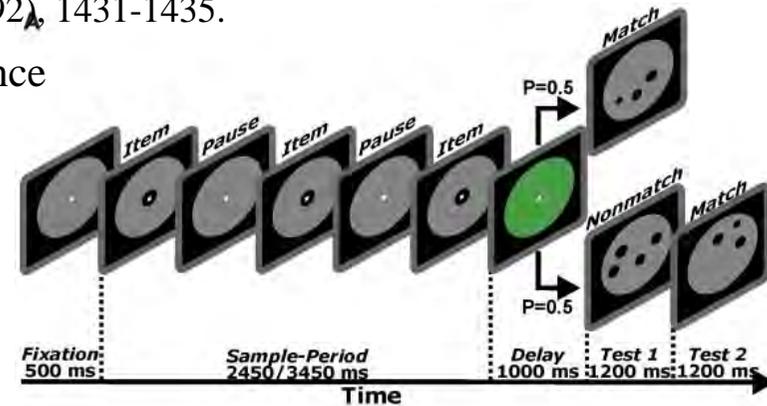
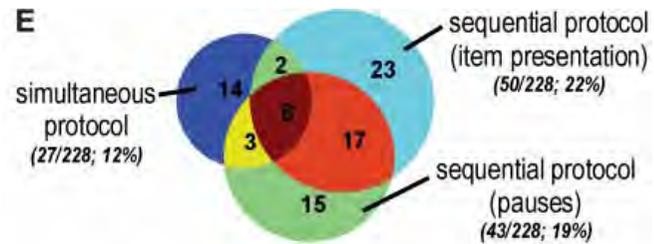


4. Le degré d'abstraction du code neural

Extension à la numérosité de séries temporelles

Nieder, A., Diester, I., & Tudusciuc, O. (2006). Temporal and spatial enumeration processes in the primate parietal cortex. *Science*, 313(5792), 1431-1435.

De nombreux neurones pariétaux ont également une préférence pour un certain nombre d'objets *présentés successivement*.



Conclusions

- Le cortex pariétal du singe macaque comprend plusieurs populations de neurones sensibles au nombre d'objets, entremêlées avec d'autres neurones codant pour la taille, le mouvement...
- Leur localisation et leurs propriétés fonctionnelles semblent largement homologues à celles de l'espèce humaine
- Dans le prochain cours, nous verrons comment les propriétés de ces neurones permettent d'expliquer, en détail, l'organisation du comportement humain dans des tâches numériques simples.