

# L'attention comme intensification de l'activité corticale

*David LaBerge*

## Résumé

Notre expérience mentale est produite par les événements corticaux qui ont été activés par l'attention. L'attention dépend d'un acte généré intérieurement fonctionnant grâce au circuit triangulaire pour intensifier un ensemble d'activation corticale correspondant à notre expérience mentale.

**Mots clés :** attention, expérience, circuit triangulaire, thalamus.

**Key words:** attention, experience, triangular circuit, thalamus.

---

Adresse de correspondance : University of California, Department of Cognitive Sciences, Irvine, CA 92717, U.S.A. (e-mail: [dlaberge@simons-rock.edu](mailto:dlaberge@simons-rock.edu)).

## INTRODUCTION

Dans les quarante dernières années, la recherche en psychologie et en neurophysiologie a fait des progrès considérables pour notre compréhension des opérations de l'attention. En 1958, dans son ouvrage intitulé *Perception and communication*, Donald Broadbent a décrit l'attention comme un filtre sélectif et, depuis, la plupart des chercheurs admettent que la principale contribution des processus attentionnels à notre vie mentale de tous les jours est cette capacité à sélectionner l'information. Le système cognitif reçoit une immense variété d'informations à chaque instant, mais il ne peut répondre efficacement qu'à une petite partie de cette vaste stimulation. Donc, à chaque instant particulier, le système ne permet qu'à une petite partie de la stimulation de dominer les processus de traitement de l'information. Le principal travail de l'attention est de sélectionner une partie de l'information disponible.

Le but de cette présentation est de décrire une seconde propriété importante de l'attention : le fait que l'attention *produise* (rende possible) les événements que nous nommons mentaux ou cognitifs. L'hypothèse présentée est que les mécanismes du cerveau qui produisent les états d'attention sélective sont les mêmes que ceux qui produisent nos états mentaux. Ainsi, porter son attention sur un cyprès ou une douleur au pied est la même chose que produire l'événement mental correspondant. Inversement, considérer l'événement mental "cyprès" ou "douleur au pied" revient à les sélectionner attentionnellement. William James a déjà exprimé cette idée il y a plus de cent ans : "*My experience is what I agree to attend to*" (mon expérience est ce sur quoi je choisis de porter mon attention).

Le plan de cette présentation est le suivant. Je ferai d'abord le tour des arguments en faveur du fait que l'attention exécute l'opération sélective en rehaussant l'activité corticale ; ensuite je décrirai comment ce "rehaussement" cortical est produit par un circuit triangulaire qui coordonne les activités de trois régions du cerveau ; enfin, je décrirai comment le circuit triangulaire produit des états mentaux en même temps qu'il produit des états attentionnels.

## SÉLECTION ATTENTIONNELLE

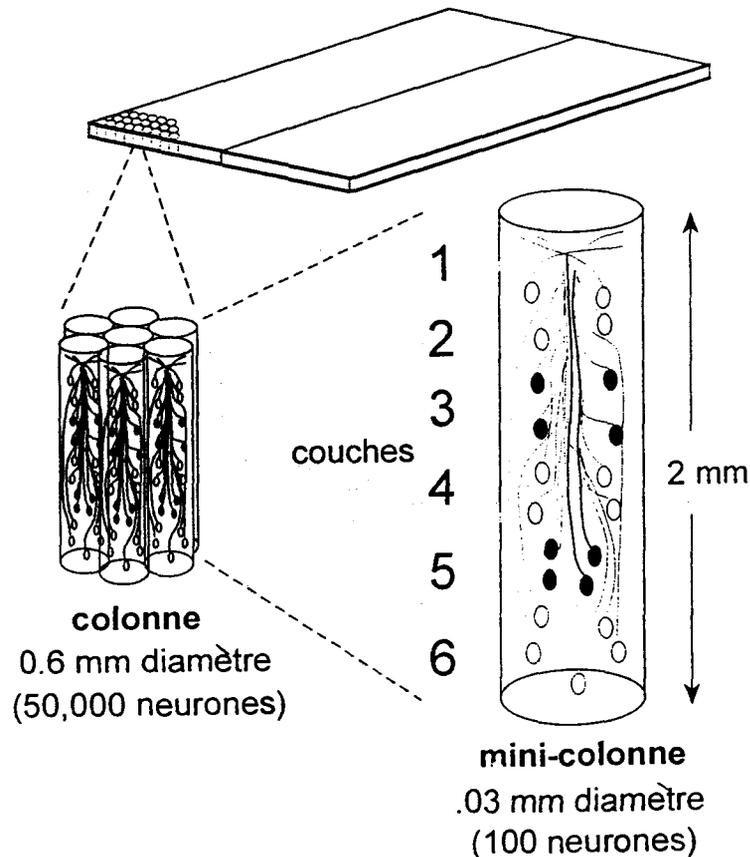
L'activité cognitive surviendrait à partir de l'activité de groupes neuronaux dans le cortex cérébral. On admet généralement que l'unité fonctionnelle du cortex est la colonne corticale (Figure 1), qui contient plusieurs paquets de fibres nerveuses organisées en mini-colonnes (Peters et Sethares, 1991). La colonne correspond à une aire circulaire (ou elliptique) de la surface corticale, d'un diamètre d'environ 0,5 à 1 mm (Mountcastle, 1978 ; Freeman, 1975 ; Goldman-Rakic, 1990 ; Wang, Tanaka et Tanifuji, 1996). Les colonnes des aires sensorielles du cortex codent les objets et leurs attributs, et ces codes varient topographiquement de "très compact" (comme dans les colonnes de l'orientation de V1) à "très distribués" (comme dans les colonnes de localisation dans les aires pariétales). De plus, le code d'un objet particulier ou d'un attribut (caractéristique) n'est pas fixe, à la naissance ou après apprentissage. Des recherches récentes ont montré que des colonnes peuvent modifier leur sensibilité aux stimulus visuels ou tactiles après des expériences sensorielles spécifiques (O'Leary, Schlaggar et Tuttle, 1994 ; Xerri, Coq, Merzenich et Jenkins, 1996).

Quand un sujet exécute une tâche cognitive, des groupes particuliers de colonnes corticales deviennent actifs. Ces activités peuvent être mesurées grâce à diverses techniques d'imagerie, comme le PET scan ou l'IRM, sensibles à l'augmentation du flux sanguin accompagnant l'activité neuronale, et les potentiels évoqués ou la magnéto-encéphalographie, sensibles aux modifications des champs électriques et magnétiques produits par l'activité des colonnes. De plus, l'activité d'un neurone individuel dans une colonne peut être mesurée grâce à une microélectrode placée dans ce neurone ou près de ce neurone. Ces mesures physiologiques continuent à produire des données cruciales pour notre compréhension de l'opération de l'attention dans le cerveau.

Étant donné que l'activité des colonnes corticales correspond aux composantes d'un événement cognitif, on peut donner une définition assez claire de l'expression de l'attention : l'expression de l'attention vers un objet est l'activité d'une colonne (ou d'un groupe de colonnes) correspondant à cet objet par rapport à l'activité des colonnes alentour.

L'expression de l'attention, en tant qu'événement cognitif, est l'*accentuation* d'une représentation (code) d'un objet ou d'un attribut.

*Figure 1. Colonnes corticales. Diagramme schématique de la structure corticale, faite de colonnes de neurones organisés en 6 couches, chaque colonne contenant un groupe de mini-colonnes de forme cylindrique.*



*Figure 1. Cortical columns. Schematic diagram of the cortical fabric, which is made up of 6-layered columns of neurons, and each column contains a group of cylinder-shaped mini-columns.*

L'accentuation attentionnelle peut être produite de trois manières. La Figure 2, par exemple, illustre comment l'attention peut être dirigée vers la lettre E dans le mot ACCENT. La Figure 2A montre le taux moyen d'activité des colonnes correspondant à chaque lettre du mot ACCENT avant que l'attention soit dirigée vers une lettre cible. La Figure 2B montre l'expression de l'attention sur la lettre E, produite par le rehaussement de l'activité dans la colonne correspondante ; la Figure 2C montre l'expression de l'attention sur la lettre E, produite par la suppression des activités dans les colonnes correspondant aux localisations des autres lettres ; et la Figure 2D montre l'expression de l'attention produite à la fois par le "rehaussement" dans les colonnes correspondant à la lettre E et la "suppression" dans les colonnes correspondant aux autres lettres, distractrices.

Dans les dernières décennies, l'opération de rehaussement de la cible s'est retrouvée dans les métaphores de l'attention : faisceau lumineux, zoom, attribution des ressources, et gain ; l'opération de suppression des distracteurs se retrouve dans les métaphores : filtre, barrière (gate), et canal.

Nous voulons maintenant distinguer les hypothèses concernant les Figures 2B, 2C et 2D. Les différentes Figures 2B, 2C et 2D indiquent théoriquement des niveaux d'activation globale différents mais les études n'ont pas encore été faites. De plus, les techniques actuelles d'imagerie cérébrale ont un pouvoir de résolution trop large, de 3 ou 4 mm ; elles ne peuvent donc pas indiquer si les colonnes individuelles voient leur activité rehaussée ou supprimée lors de l'attention.

Cependant, avec une échelle beaucoup plus petite, les enregistrements cellulaires ont donné des mesures efficaces permettant de savoir si les neurones individuels ont leur activité rehaussée ou supprimée quand les singes portent leur attention vers un objet visuel. Chelazzi, Miller, Duncan, et Desimone (1993) ont montré deux formes (un triangle et un rectangle) à un singe, dans des quadrants différents du champ visuel. Pendant que le singe portait son attention vers l'une des formes, les auteurs enregistraient les neurones de l'aire IT dont les champs récepteurs contenaient les formes. Le décours temporel des taux d'activation concernant les neurones sensibles à la forme "attendue" (cible) et "non attendue" (distracteurs) ressemblent de très près à l'activité de la Figure

Figure 2. Trois manières pour l'activité attentionnelle de sélectionner une partie (lettre) d'un tout (mot). B : rehaussement du site cortical de la partie ; C : inhibition des sites corticaux entourant la partie ; D : à la fois B et C. Le diagramme A représente la distribution initiale de l'activité (avant la sélection attentionnelle d'une partie) sur les sites de toutes les parties (lettres) au moment où le stimulus est présenté.

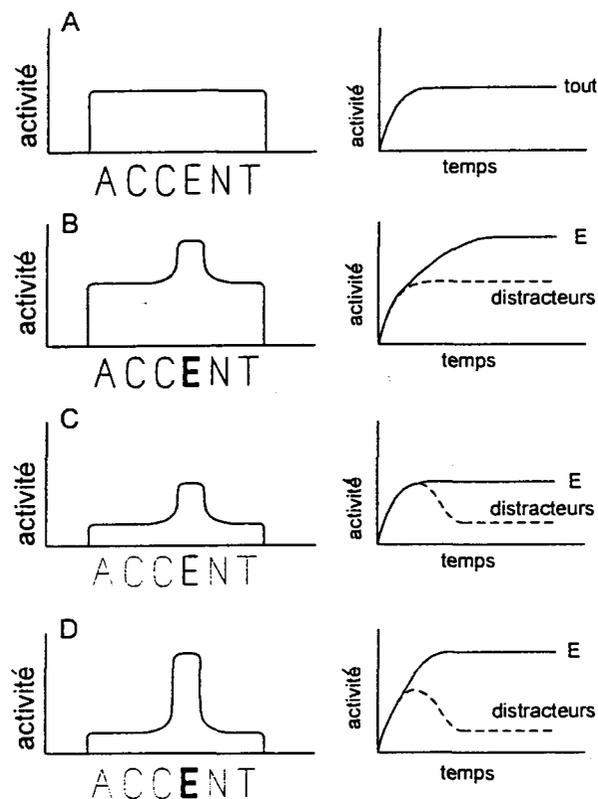


Figure 2. Three ways in which attentional activity can select a part (letter) from a whole (letter string). B: enhancement of the cortical site of the part; C: inhibition of the surrounding cortical sites of the part; and D: both B and C. The diagram in A represents the initial distribution of activity (prior to attentional selection of a part) across the sites of all the parts (letters) at the moment when the stimulus is first presented.

2C. Ce type d'activité indique que le neurone cible répond comme dans la Figure 2A, c'est-à-dire la condition hypothétique de base dans laquelle l'attention n'est dirigée sur aucune des lettres. En revanche, le neurone distracteur a un taux d'activation réduit par rapport à la Figure 2A. Donc, les données de l'étude de Chelazzi et al. (1993) indiquent que l'attention vers un objet cible n'induit aucune modification de l'activité des neurones sensibles à l'objet cible, alors que l'activité des neurones sensibles aux objets distracteurs est supprimée. Ce type de suppression des distracteurs pendant les tâches d'attention spatiale a aussi été montré avec des enregistrements cellulaires par Moran et Desimone (1985) et Shall et Hanes (1993).

Cependant, des études récentes faites par Motter (1993), Buracas et Albright (1995), et Treue et Maunsell (1996) révèlent que des neurones sensibles à l'objet cible augmentent leur taux d'activation quand le singe porte son attention à l'objet cible. Spécifiquement, ces études montrent des trajectoires pour les neurones "cible" et "distracteur" qui ressemblent aux trajectoires de la Figure 2B, indiquant que l'attention opère en rehaussant l'activité des neurones sensibles à l'objet cible.

Apparemment, les enregistrements cellulaires nous présentent une image mixte de ce que font les colonnes corticales des aires extra-striées pendant l'attention. C'est comme si l'on enregistrerait les pixels individuels sur un écran de télévision quand un objet est projeté. L'intensité de certains pixels peut être corrélée positivement avec certains objets tandis que l'intensité d'autres pixels peut être corrélée négativement avec les autres objets. Cependant, c'est l'ensemble des pixels qui codent réellement l'objet présenté à l'écran. De la même manière, le code efficace d'un stimulus entrant serait l'activité des cinquante à cent mille neurones d'une colonne (et plus pour un groupe de colonnes). Quelques neurones peuvent indiquer un rehaussement pendant que d'autres indiquent une suppression. Dans ce cas, les résultats des enregistrements unitaires sont moins "parlants".

Bien que nous n'ayions pas actuellement de techniques permettant des mesures à l'échelle de la colonne corticale (pour nous montrer comment cette colonne fonctionne pendant l'attention, comme un tout), on connaît certains faits anatomiques pertinents sur la stimulation (déclenchement) de l'activité d'une colonne par les afférences venant d'autres régions du

cortex. Les fibres venant de régions éloignées (non adjacentes) sont excitatrices (Jones, 1985 ; Salin et Bullier, 1995) ainsi que celles venant du thalamus (Jones, 1985). Dans le cortex, les fibres inhibitrices couvrent presque toujours une distance relativement courte (jusqu'à 2 mm) : leurs effets se confinent donc à une même colonne ou aux colonnes adjacentes. Dans une colonne corticale, environ 80% des neurones sont excitateurs et environ 85% des synapses sont excitatrices. A la lumière de ces considérations anatomiques, il s'ensuit que les signaux venant de régions corticales éloignées ont plus de chance d'exciter la colonne que de l'inhiber.

Les sources principales d'afférence corticale aux colonnes des aires extrastrées de l'expression attentionnelle (V4, IT) viennent d'aires sensorielles de plus bas niveau (V1) ou d'aires de plus haut niveau (cortex préfrontal), c'est-à-dire "bottom-up" ou "top-down". Les sources "top-down" des signaux arrivant à une colonne qui exprime l'attention sont particulièrement intéressantes, parce qu'on pense que ces sources déterminent quelles colonnes exprimeront l'attention à un moment donné. Par exemple, pour le mot ACCENT de la Figure 2, le sujet peut avoir reçu l'instruction de porter son attention sur la première lettre plutôt que sur la quatrième (en partant de la gauche). Quand le sujet identifie correctement la lettre comme étant un A, on en infère que l'attention s'est exprimée dans les colonnes qui codent la localisation de la lettre A. On suppose que cette expression de l'attention est produite par des signaux venant des aires préfrontales ; et, puisque ces fibres longues sont exclusivement excitatrices, leurs effets sur la colonne qui exprime l'attention peuvent apparaître comme excitateurs et non inhibiteurs.

Puisque les fibres inhibitrices sont locales, on peut supposer que l'inhibition latérale entre des colonnes voisines produit des effets supprimeurs dans le voisinage du lieu de l'attention. Par exemple, quand un objet distracteur est localisé à l'intérieur du même champ récepteur que l'objet cible, des opérations d'inhibition latérale pourraient rétrécir la taille du champ récepteur, ce qui est un effet décrit par Desimone (1992) dans ses études d'enregistrement unitaire chez des singes exécutant des tâches d'attention spatiale.

La revue des études de l'attention permet jusque là de décrire l'effet de l'attention dans les régions corticales, classé en tant qu'expression de l'attention. Les sites où l'attention s'exprime sont supposés être les sites

où celle-ci "fait son travail", c'est-à-dire où elle exécute les opérations de rehaussement nécessaires au système pour un fonctionnement efficace dans son environnement physique. On peut faire l'une analogie avec d'autres processus physiologiques comme le système respiratoire. L'expression du système respiratoire est la respiration (le souffle). La respiration fait son travail en échangeant de l'oxygène ou du CO<sub>2</sub>. On ne veut pas simplement savoir comment la respiration ou l'attention sont utiles à l'organisme, on veut connaître les mécanismes produisant la respiration et ceux produisant le rehaussement de l'activité dans les colonnes corticales. En d'autres termes, qu'est-ce qui fait marcher la respiration et qu'est-ce qui fait marcher l'expression de l'attention ?

On sait que la respiration (souffle) est pilotée par le diaphragme et les muscles intercostaux qui agissent comme le mécanisme d'un soufflet qui fait rentrer ou sortir l'air des poumons. Dans le cas de l'attention, le rehaussement dans les colonnes corticales pourrait être produit par le thalamus. Le thalamus est une structure sous-corticale qui a la taille de la dernière phalange du petit doigt, et il est connecté (dans les deux directions) avec presque toutes les aires corticales (Jones, 1985). La Figure 3 montre un diagramme des relations étroites entre le thalamus et le cortex.

### Etudes d'imagerie de la concentration attentionnelle

Si le thalamus produit l'énergie pour rehausser l'activité des colonnes corticales, alors on devrait voir une augmentation de l'activité thalamique pendant une forte concentration attentionnelle sur une tâche visuelle. Cette augmentation devrait concerner plus particulièrement le pulvinar, qui est directement connecté avec les aires extra-striées dévolues à la vision. Il existe dans la littérature deux études de PET scan qui varient l'intensité attentionnelle dirigée vers un objet visuel dans une localisation particulière (Laberge et Buchsbaum, 1990 ; Liotti et al., article soumis). Dans l'étude de Liotti, les sujets voyaient des dispositifs avec deux niveaux de difficulté : dans la tâche difficile, la lettre O était entourée de G et de Q (Figure 4) ; dans la tâche facile, la lettre O était entourée de traits inclinés (Figure 5). Après soustraction des deux conditions (Figure

6), les images de PET ont montré une très forte activation du pulvinar droit, confirmant ainsi les résultats obtenus précédemment par LaBerge et Buchsbaum. Un survol des différentes études de PET qui comparent une condition d'attention concentrée avec une condition contrôle lors de recherche visuelle de discrimination même-différent, de mouvements attentionnels, d'imagerie, a montré que l'activation corticale n'était pas constante mais que celle du pulvinar droit l'était. Toutes ces études d'imagerie cérébrale sont en faveur de l'implication du pulvinar dans l'expression de l'attention visuelle concentrée.

Figure 3. Relations anatomiques entre les noyaux du thalamus et les colonnes corticales avec lesquelles ils sont réciproquement connectés.

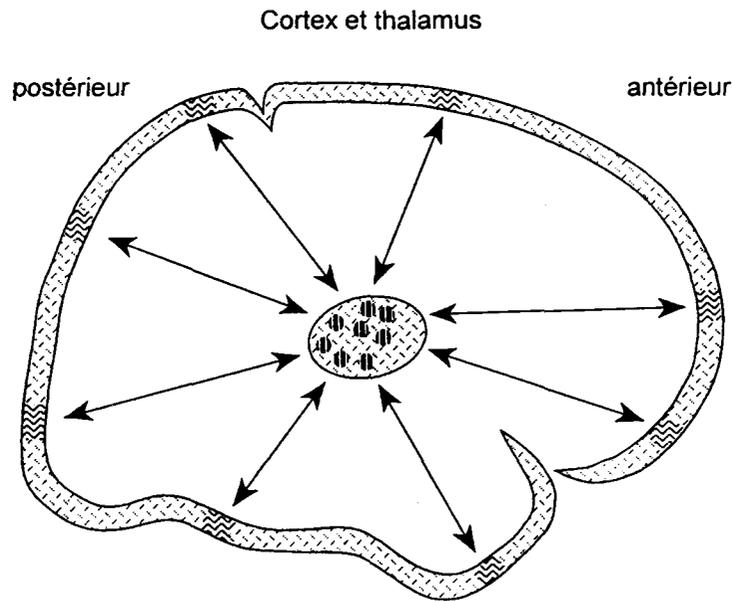


Figure 3. Anatomical connection of the nuclei of the thalamus and the cortical columns to which they are reciprocally connected.

Figure 4. Dispositif d'un essai de la tâche difficile dans l'étude PET sur l'intensité attentionnelle faite par Liotti et al.

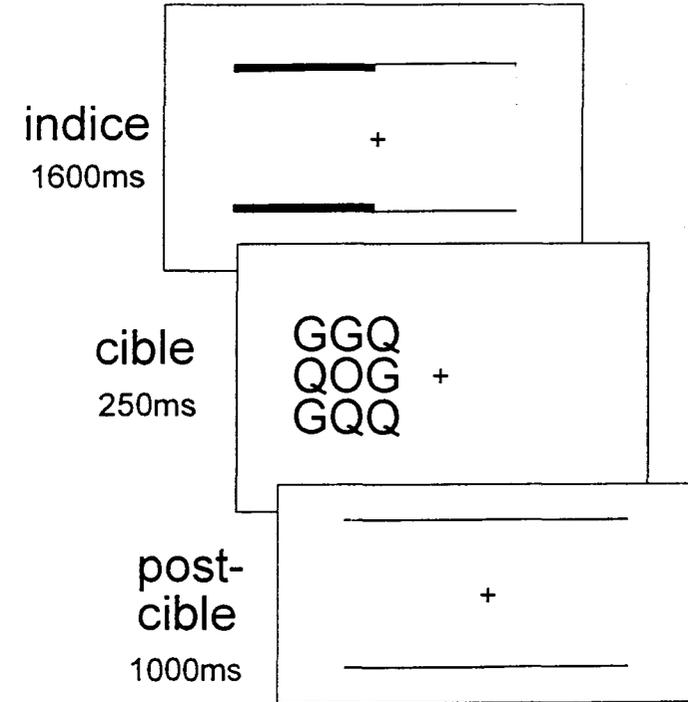


Figure 4. The displays of a trial of the Hard task of the Liotti et al. PET study of attentional intensity.

L'étude de Liotti a aussi montré d'importantes augmentations de l'activation dans deux autres parties du thalamus quand l'intensité attentionnelle s'accroît (de la tâche facile à la tâche difficile). Ces deux régions sont le noyau dorso-médian et le noyau ventro-latéral (Figure 6). Ces noyaux sont intimement reliés au cortex préfrontal, où l'on pense que sont situées les sources du contrôle attentionnel (LaBerge, 1995 a et b). Les aires préfrontales sélectionneraient des colonnes spécifiques des cortex postérieur et antérieur pour le rehaussement attentionnel.

Figure 5. Dispositif d'un essai de la tâche facile dans l'étude PET sur l'intensité attentionnelle faite par Liotti et al.

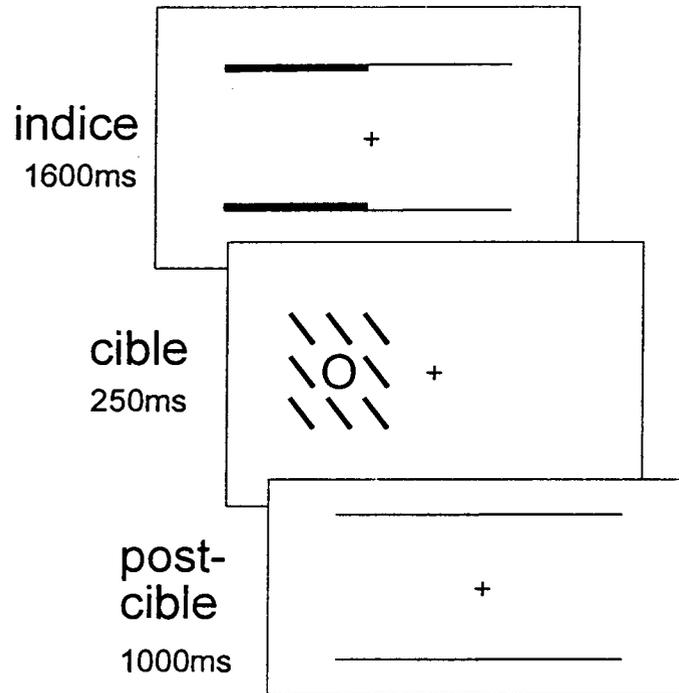


Figure 5. The displays of a trial of the Easy task of the Liotti et al. PET study of attentional intensity.

Figure 6 (ci-contre). Résultats de l'étude PET sur le thalamus. Vues axiale, coronale et sagittale (parties supérieure, moyenne et inférieure de la figure) de trois noyaux du thalamus (pulvinar, P ; dorsomédian, MD ; et ventrolatéral, VL) qui montrent une augmentation significative de l'activation dans les tâches difficile et facile d'attention sélective décrites dans le texte. Le thalamus droit est sur la droite de la figure (D) et le gauche est sur la gauche (G). Les noyaux situés à droite montrent une augmentation spécifique pour la tâche difficile par rapport à la tâche facile et à la tâche contrôle (dans laquelle aucune lettre n'apparaît) ; les noyaux situés à gauche montrent une augmentation commune

pour les tâches facile et difficile, en comparaison à la tâche contrôle. Les images sont dessinées selon les coordonnées de Talairach (1988) sur une IRM composite, et représentent les activations combinées de 10 sujets normaux (Liotti, Fox et LaBerge, 1994 ; Liotti et al., soumis).

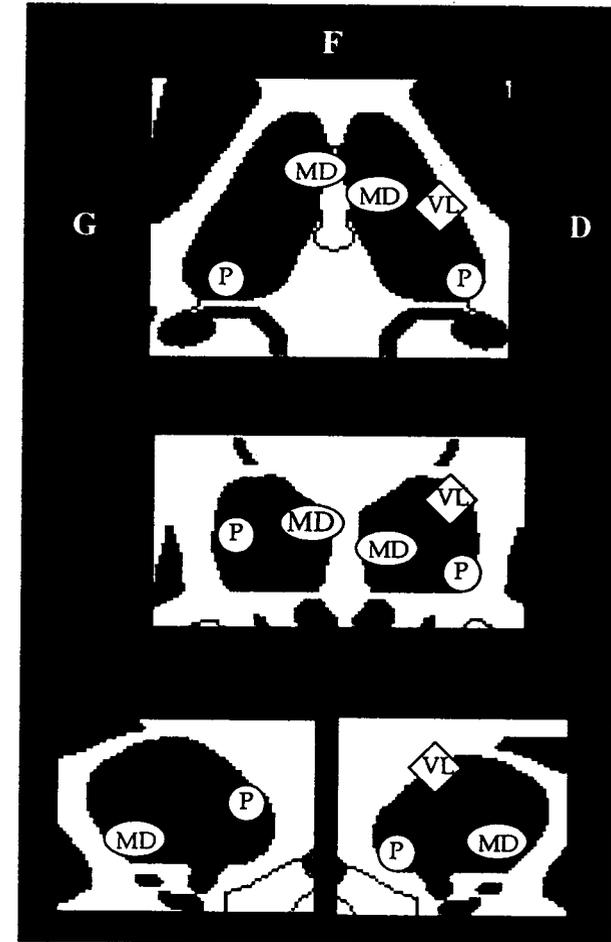


Figure 6. PET activations of thalamic nuclei (from Liotti et al., submitted; Liotti, Fox, & Laberge, 1994).

Quand on compare la tâche difficile avec la tâche facile, on trouve une augmentation de l'activation dans plusieurs régions corticales, ce qui suggère que l'expression de la concentration attentionnelle est distribuée assez largement sur le cortex cérébral. Cependant on trouve des activations particulièrement fortes dans les régions occipito-temporales et pariétales postérieures, dans lesquelles s'exprimeraient la forme et la localisation, et dans les régions préfrontales dorsale et ventrale (DLPFC et VLPFC), où l'expression de l'attention vers la forme et la localisation serait contrôlée.

### LE CIRCUIT TRIANGULAIRE DE L'ATTENTION

Les trois régions de forte activation dans l'étude de Liotti et al. (article soumis) correspondent à trois aspects de l'attention décrits dans cette présentation. Ces aspects sont *l'expression*, *le mécanisme*, et *le contrôle* de l'attention. Il y a d'importants arguments anatomiques en faveur d'un circuit triangulaire connectant ces trois régions cérébrales. Ce circuit est présent partout dans le cortex, et il fonctionne chaque fois qu'une colonne en active une autre. La Figure 7 montre un diagramme de connexions triangulaires entre des colonnes de V1 et V2, à partir de méthodes de traçage (Ungerleider, Galkin et Mishkin 1983 ; Conley et Raczkowski, 1990). Les signaux allant de la colonne de V1 à celle de V2 sont directs et sont transportés de manière antérograde de la couche 2 de V1 aux couches moyennes de V2. Des signaux sont également indirects de la couche 5 de V1 aux couches moyennes de V2 en passant par un relais thalamique. Le neurone de la couche 5 de V1 semble piloter les couches moyennes de V2 par le thalamus, un peu comme un neurone venant de la rétine pilote de la couche moyenne de V1.

Il y a donc deux voies d'activation de V1 à V2 (et, par extension, entre les colonnes d'autres aires corticales) : directement d'une colonne à l'autre, et indirectement par le thalamus.

Si on examine de près la circuiterie thalamo-corticale, on note une boucle de rétroaction entre une colonne corticale et son neurone relais thalamique correspondant. Les neurones de la couche 6 projettent vers le neurone relais thalamique et leur terminaison est située à l'extrémité dis-

tale des dendites. Ces connexions distales permettent d'abaisser le seuil d'activation du neurone relais (McCormick et Von Krosigk, 1992). L'activation la plus efficace du neurone relais vient des synapses situées près du corps cellulaire, c'est-à-dire là où les neurones rétiniens arrivent et, par analogie, où les neurones de la couche 5 d'autres aires corticales arrivent aussi.

Figure 7. Le circuit triangulaire formé par les interconnexions entre V1 et V2 directement et indirectement par les noyaux du pulvinar (thalamus).

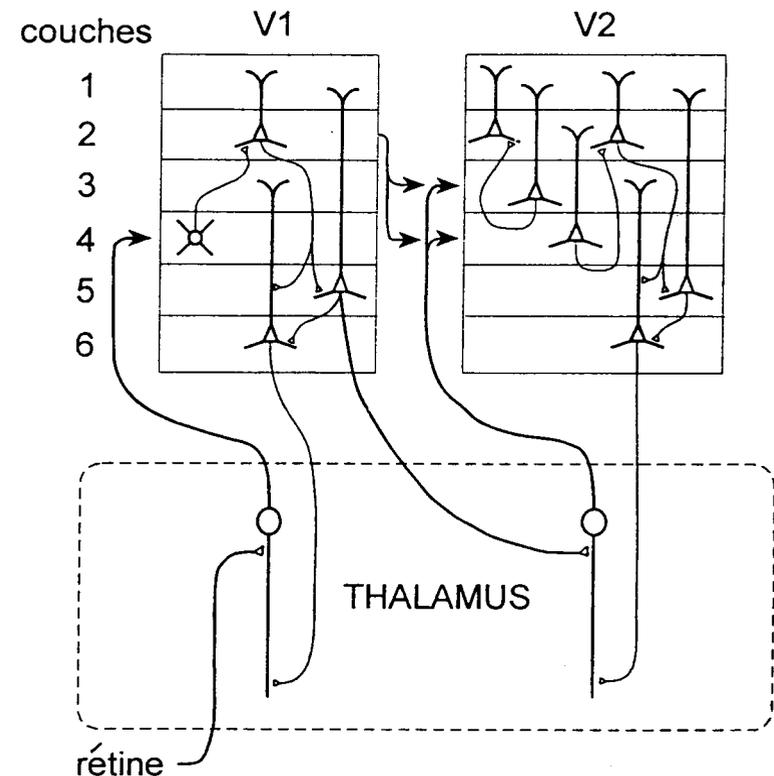


Figure 7. The triangular circuit that is formed from interconnections between V1 and V2 directly and indirectly through the pulvinar nucleus of the thalamus.

Il apparaît que la boucle thalamo-corticale, formée du neurone de la couche 6 et du neurone relais du thalamus, peut rehausser les effets d'un neurone arrivant de la couche 5 d'une autre colonne. Ainsi, la voie indirecte du circuit triangulaire aurait un rôle de modulation par la boucle thalamo-corticale, tandis que la voie directe procurerait la partie informative du signal d'une colonne à une autre. La capacité du circuit thalamo-cortical à moduler les taux d'activation est appuyée par les données d'une étude de simulation (LaBerge, Carter et Brown, 1992). Nous avons utilisé une représentation en réseau des circuits thalamo-corticaux intervenant lors de la présentation d'une forme cible entourée de deux distracteurs. Nous avons trouvé que les petites différences entre les taux moyens d'activation des colonnes pour la cible et les distracteurs étaient amplifiées par un facteur de magnification supérieur ou égal à 25. Le déroulement des taux d'activation de cette étude est présenté dans la Figure 8.

Cette différence de taux d'activation correspond essentiellement à un rehaussement de l'activité des colonnes de la cible ; l'allure générale est semblable au schéma de la Figure 2D, mais avec plus de rehaussement que de suppression. Donc, le circuit triangulaire connectant le thalamus à une colonne donnée a la capacité d'amplifier les taux d'activation des neurones venant d'autres aires corticales.

Ce circuit triangulaire existerait dans d'autres régions que les aires visuelles. Pour les cellules relais du thalamus qui projettent au cortex auditif, Ojima (1994) a trouvé que les grands neurones de la couche 5 font synapse près du corps cellulaire de la cellule relais, et que les petits neurones de la couche 6 font synapse dans les régions distales des dendrites des neurones relais.

Des résultats semblables ont été trouvés par Schwartz, Dekker et Goldman-Rakic (1991) pour le noyau dorso-médian avec le cortex pré-frontal. Puisque toutes les régions corticales sont directement interconnectées avec le thalamus (un neurophysiologiste a remarqué que le neurone thalamique fonctionnait comme une septième couche corticale), il est raisonnable de penser que le circuit triangulaire existe quand les colonnes d'une aire corticale sont connectées avec celles d'une autre aire corticale. La Figure 9 montre un diagramme de plusieurs circuits triangulaires qui peuvent être actifs quand un sujet porte son attention sur un

objet ou un événement. Ces circuits sont de deux types : ceux qui sont activés par des sources sensorielles extra-cérébrales, et ceux qui sont activés par des voies cérébrales de contrôle. En général, les activations les plus fortes et les plus longues viennent des sites de contrôle du cortex

Figure 8. Trajectoires simulées des taux d'activation dans les neurones relais du thalamus qui projettent vers les colonnes corticales codant une cible et les distracteurs alentour (par exemple pour les stimulus des figures 4 et 5). Les neurones relais du thalamus font partie d'un circuit triangulaire, et ils sont commandés d'une manière top-down par les sites de contrôle du cortex antérieur.

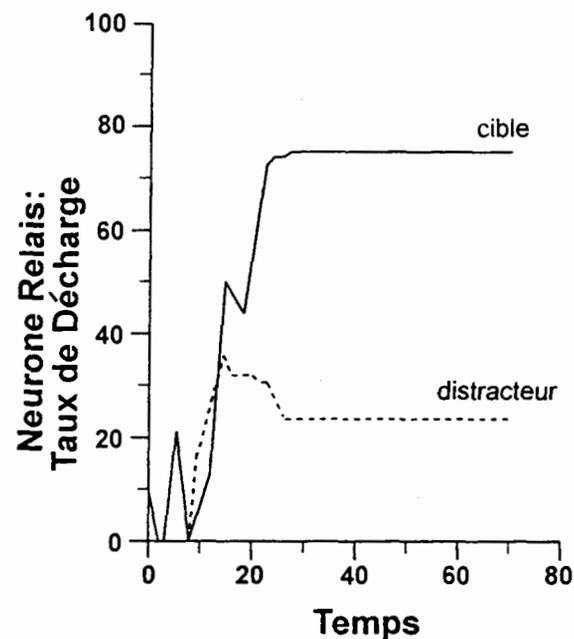


Figure 8. Simulated trajectories of firing rates in thalamic relay neurons which project to cortical columns that code the target and surrounding distracters (e.g., for stimuli displayed in Figures 4 and 5). The thalamic relay neurons are part of a triangular circuit, and they are driven top-down from control sites in the anterior cortex.

préfrontal. Les activations des sources sensorielles externes sont plus fortes quand un stimulus apparaît soudainement (Yantis, 1993) mais la durée de ces activations est très courte. Ces signaux sensoriels peuvent être intensifiés et prolongés par l'addition des opérations de contrôle des aires préfrontales.

Figure 9. Quelques-uns des principaux circuits triangulaires actifs dans les tâches d'attention visuelle (par exemple, les tâches des figures 4 et 5). Les circuits triangulaires commandés par le cortex préfrontal (DLPFC et VLPFC) sont considérés comme attentionnels. Les circuits triangulaires commandés par l'influx sensoriel (à travers V1) sont considérés comme préattentionnels.

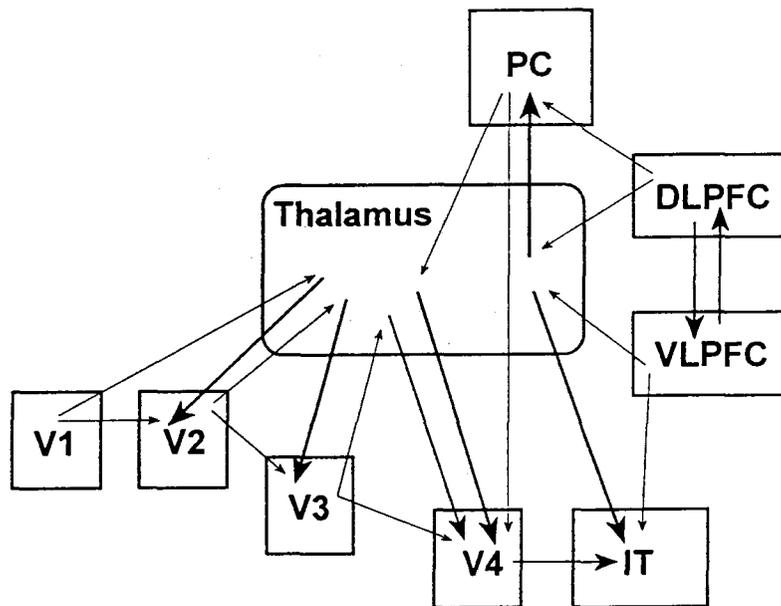


Figure 9. Some of the main triangular circuits which are believed to be active in the visual attention task (e.g., the tasks shown in Figures 4 and 5). Triangular circuits driven from the prefrontal cortex (DLPFC and VLPFC) are considered here to be attentional. Triangular circuits driven from sensory input (through V1) are considered here to be preattentional.

### Régulation des sites frontaux de contrôle par les circuits des noyaux de la base

Comment les opérations des sites frontaux sont-elles contrôlées elles-mêmes ? L'activité des neurones dans une colonne du cortex frontal reçoit un rehaussement des neurones thalamiques, qui permet à l'activation d'une colonne d'atteindre le niveau nécessaire pour lancer une action. Ces noyaux thalamiques sont très influencés par les noyaux de la base (Alexander et Crutcher, 1990). Selon une règle anatomique générale, les voies efférentes des noyaux de la base se terminent dans les noyaux thalamiques (dorsomédian et ventrolatéral) qui assistent les aires corticales antérieures, et ne se terminent pas dans les noyaux thalamiques (pulvinar) qui assistent les aires corticales postérieures (Figure 10). Donc, les noyaux de la base exercent leur influence plus directement (par les noyaux thalamiques) sur les aires corticales concernées par l'action, et non sur les aires corticales concernées par la perception. Une telle action peut être le contrôle par une colonne préfrontale sur le circuit triangulaire permettant la perception grâce à une aire postérieure, ou une action musculaire ou cognitive dépendant des aires corticales antérieures.

Les fibres efférentes des noyaux de la base vers les cellules thalamiques relais sont exclusivement inhibitrices (sans exception connue). De plus, ces fibres sont continuellement actives; ainsi, les neurones relais du thalamus assistant le cortex antérieur sont inhibés de manière tonique. Lors d'une inhibition tonique, les neurones relais du thalamus ne peuvent pas amplifier l'activité des neurones dans les colonnes corticales. Cette inhibition tonique du rehaussement cortical est une caractéristique adaptative importante du cerveau, dans la mesure où une scène peut évoquer une large variété de réponses mais le système est conçu pour n'en exécuter qu'une seule à la fois de manière efficace. Ainsi, par exemple, l'inhibition tonique des sites d'action corticale par les noyaux de la base (via les noyaux thalamiques) peut rendre compte de l'observation commune selon laquelle on ne peut prêter attention qu'à un seul objet ou une seule idée à la fois.

Pour qu'un neurone thalamique puisse produire le rehaussement d'une colonne corticale, les neurones inhibiteurs correspondant dans les noyaux de la base doivent eux-mêmes être inhibés. Cette désinhibition

sélective prend place dans des synapses situées à l'intérieur des noyaux de la base, sous l'influence des fibres venant des structures limbiques reliées à la motivation (hypothalamus et gyrus cingulaire antérieur). Ainsi, la valeur d'intérêt des idées, événements ou objets actuellement perçus peut déterminer quelles fibres efférentes des noyaux gris centraux seront inhibées. Le résultat est que les neurones relais correspondant du thalamus seront libérés de l'inhibition et un site particulier de contrôle préfrontal pourra être activé pour générer une action en lançant l'opération du circuit triangulaire de l'attention. En résumé, les noyaux de la base représentent la circuiterie par laquelle la valeur d'intérêt actuelle d'un objet ou d'une idée peut déterminer si cet objet ou cette idée recevra de l'attention.

Figure 10 (ci-contre). Sélection d'un site de contrôle pour le circuit triangulaire de l'attention par les noyaux de la base. Diagramme simplifié des voies de la boucle cortico-baso-corticale, dans laquelle des fibres quittent une colonne corticale antérieure, rejoignent les noyaux de la base (striatum et pallidum/substantia nigra) puis font synapse avec des neurones relais du thalamus, puis retournent aux colonnes corticales d'origine. Les efférences des noyaux de la base inhibent les boucles thalamo-corticales antérieures, à moins qu'une efférence particulière soit elle-même inhibée. Cette désinhibition existe lorsqu'une activité appropriée apparaît dans l'influx de l'amygdale et de l'hippocampe, reflétant la valeur d'intérêt de l'objet. La colonne corticale dans l'aire C3 représente le site de contrôle pour un circuit triangulaire de l'attention, et la colonne corticale dans l'aire C4 représente l'expression de l'attention sur un objet. Dans cet exemple, le site de contrôle de C3 peut atteindre son activation à travers la boucle cortico-thalamique parce que les fibres inhibitrices venant du pallidum/substantia nigra ont été momentanément inhibées. Striatum : putamen et noyau caudé ; pallidum : globus pallidus ; SNr : pars reticulata de la substantia nigra.

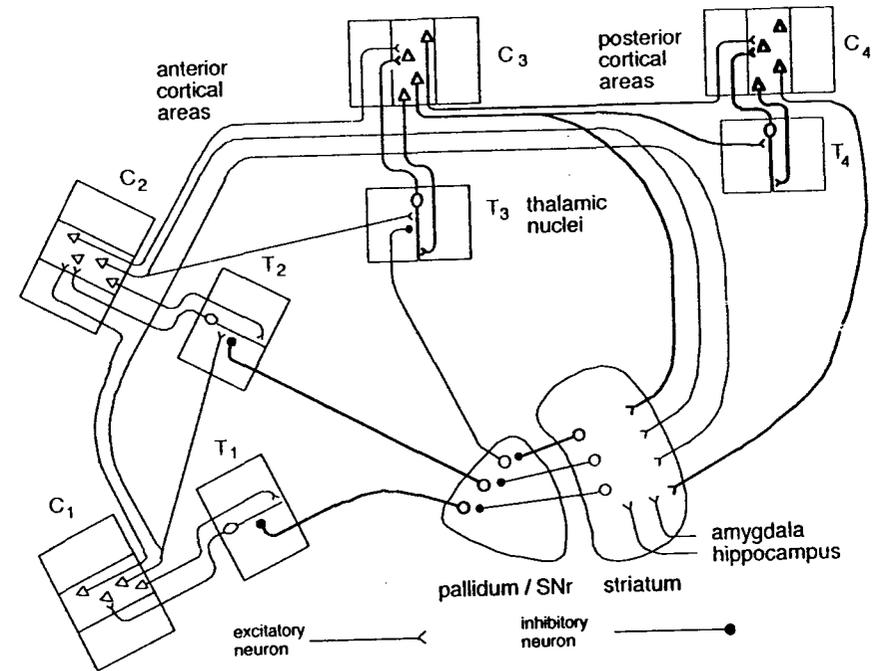


Figure 10. Basal ganglia selection of a control site for the triangular circuit of attention. Simplified diagram of circuit pathways of the cortico-basal ganglia-cortical loop, in which fibers leave an anterior cortical column, proceed through the striatum and pallidum/SNr of the basal ganglia, synapse with thalamic relay neurons, and return to the cortical column of origin. Basal ganglia outputs tonically inhibit anterior cortical thalamic loops, unless a particular output is itself inhibited. This disinhibition event occurs when there is appropriate activity in the limbic (amygdala, hippocampal, etc.) inputs, which reflect the interest component of the object. The column in cortical area C3 represents the control site for a triangular circuit of attention, and the column in cortical area C4 represents the expression of attention to an object. In this example, the control site in C3 is permitted to raise its activation through its corticothalamic loop, because the tonic inhibitory fibers from the pallidum/SNr to that loop have been momentarily inhibited. Striatum: putamen and caudate nucleus; Pallidum: globus pallidus; /SNr: substantia nigra pars reticulata.

### La métaphore du lecteur CD pour le circuit triangulaire

L'opération du circuit triangulaire lors d'une fonction cognitive peut être éclairée par la métaphore du lecteur CD. Le lecteur CD aurait des milliers de disques (Figure 11). Les disques correspondent aux colonnes (ou groupes de colonnes) dans le cortex cérébral. Chaque disque code le souvenir d'une expérience cognitive, par exemple d'un objet, d'un événement, une idée, une sensation ou un plan d'action. Les objets perceptifs sont codés surtout dans des colonnes du cortex postérieur. Les plans d'action sont codés dans des colonnes des cortex antérieur et postérieur. Le contrôle central du lecteur CD qui permet de sélectionner un disque est la main humaine, ce qui correspond aux colonnes spéciales du cortex préfrontal contrôlant la sélection d'un événement cognitif.

Habituellement, sélectionner et faire jouer un CD ne suffit pas ; il faut ajuster le bouton du volume pour pouvoir l'entendre. Par analogie, quand les circuits préfrontaux sélectionnent une colonne corticale, l'activation produite par la sélection n'est pas assez forte pour produire une expression de l'attention. Le thalamus doit également être activé par les aires préfrontales pour amplifier l'activité de la colonne au niveau de l'expression attentionnelle. Puisque le thalamus contient des secteurs distincts pour chaque colonne (ou groupe) du cortex, on doit supposer qu'il existe un bouton de volume distinct pour chaque CD. Donc, dans la métaphore du CD, la "main humaine" fait deux choses : elle sélectionne ou fait jouer un certain CD et elle ajuste le volume de ce CD pour intensifier le résultat.

Un CD peut également être sélectionné par une source externe, en plus de la main qui contrôle. La source externe pourrait être le réseau internet auquel le lecteur CD est connecté. Par analogie, les stimulus visuels externes déclenchent les colonnes de V1 qui codent la couleur ou l'orientation. Quand un CD est déclenché par une source externe, il peut lui-même déclencher d'autres CD : les colonnes de V1 activent celles de V2, V3, V4, etc. Plusieurs CD peuvent être déclenchés simultanément (comme quand plusieurs choses apparaissent en même temps dans notre environnement) ; cependant chaque CD enregistre seulement un bref mouvement d'activité.

Figure 11. Un exemple du circuit triangulaire de l'attention, avec l'expression de l'attention dans l'aire occipito-temporale, le contrôle de l'attention dans l'aire corticale antérieure (préfrontale, prémotrice, etc.), et l'intensification de l'activité attentionnelle dans les noyaux du thalamus (pulvinar) assistant les aires occipito-temporales. Les connexions prenant leur origine dans l'aire VI représentent des processus automatiques, non attentionnels (processus pré-cablés et hautement appris).

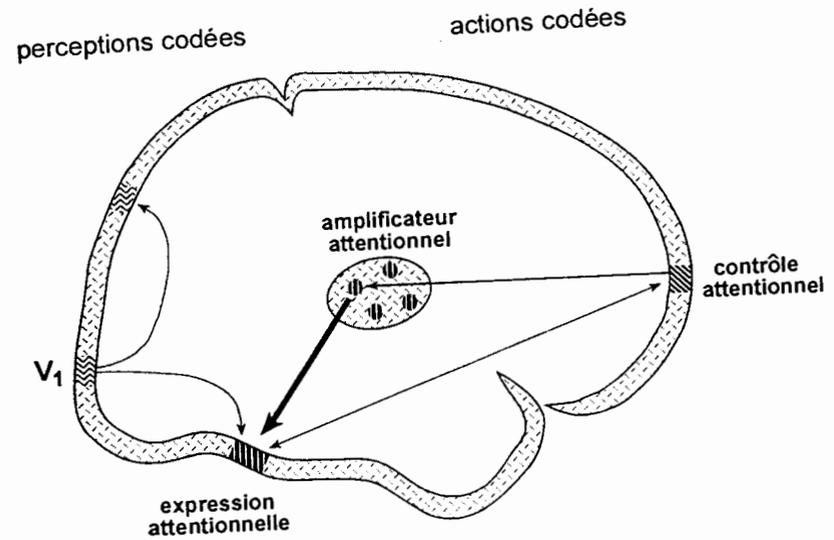


Figure 11. An example of the triangular circuit of attention, with the expression of attention in the occipitotemporal area, the control of attention in the anterior cortical area (prefrontal, premotor, etc.), and the intensification of attentional activity in the thalamic nucleus (pulvinar) serving the occipitotemporal area. The connections originating in area VI represent automatic (non-attentional) processes (prewired and highly learned processes).

Quand ces signaux brefs sont envoyés au centre de contrôle ("la main"), un choix est fait sur le CD qui restera plus longtemps, grâce à une activation additionnelle. En même temps, l'activité des autres CD diminuera.

### Le circuit triangulaire et la sélection précoce de l'attention

Comment le circuit triangulaire de l'attention augmente-t-il le rapport signal sur bruit pour un influx sensoriel ? Autrement dit, comment l'attention peut-elle fonctionner lors d'étapes précoces du traitement sensoriel pour augmenter l'activité du signal entrant sans augmenter le bruit ? Admettons qu'un signal particulier soit trop faible (bref flash, lumière faible) pour activer les colonnes corticales correspondantes. Si ces colonnes étaient actives auparavant, le signal faible pourra augmenter suffisamment l'activité de la colonne pour produire la détection. Donc, l'activité préalable de la colonne augmente le rapport signal sur bruit du stimulus.

Comment une colonne peut-elle être activée au préalable ? On suppose que c'est le circuit triangulaire qui active la colonne codant le stimulus. Les processus préfrontaux de contrôle induisent l'amplification des colonnes corticales postérieures correspondant aux caractéristiques du stimulus par le thalamus. Cependant, cette préparation attentionnelle pour le stimulus lumineux ne produit pas le même effet que le stimulus lui-même. Il y aurait deux types d'états actifs dans les colonnes corticales, correspondant au mécanisme de rotation du CD et de lecture laser. Le mécanisme de rotation représente la composante modulatrice et le mécanisme de lecture représente la composante informative. Ces deux types d'activation correspondent aux composantes modulatrice et informative d'une colonne que l'on a décrit brièvement. Les neurones des couches 5 et 6 fonctionneraient principalement sur le mode modulateur, et les neurones des couches 2 et 3 plutôt sur le mode informatif. A chaque instant, un de ces modes peut dominer l'activité d'une colonne ; mais, pour produire un événement cognitif, les deux composantes doivent être très actives pour une durée minimum.

Quand l'attention préparatoire pour un stimulus sensoriel imminent préactive la colonne qui code ce stimulus, la partie modulatrice de la colonne est plus activée que la partie informative. Métaphoriquement, l'attention préparatoire correspond à la mise en mouvement du CD sans engager trop fortement la lecture laser. Quand un signal externe apparaît (par exemple du réseau internet), ce mécanisme de lecture est fortement activé (en même temps que le mécanisme de rotation), et le signal est

déteçté par le système, parce que la lecture (composante informative) et le mécanisme de rotation (composante modulatrice) sont activés au-dessus du seuil.

En général, on suppose que des signaux sensoriels forts activent la composante modulatrice plus intensément que la composante informative dans une colonne. Un signal sensoriel faible activerait la composante informative plus intensément que la composante modulatrice. Les signaux préparatoires attentionnel intra-cérébraux, c'est-à-dire venant des aires corticales préfrontales, activent la composante modulatrice plus que la composante informative dans une colonne. Pour produire un événement cognitif, les deux composantes doivent être actives à un niveau suffisant. Si un signal sensoriel est normalement trop faible pour activer une colonne jusqu'à la détection cognitive, il peut y arriver si la composante modulatrice de cette colonne a été préactivée par l'attention préparatoire intra-cérébrale.

Le circuit triangulaire coordonne donc trois aspects de l'attention : son contrôle, son mécanisme d'amplification et son expression. Le contrôle serait localisé dans les régions préfrontales, le mécanisme d'amplification dans les divers noyaux thalamiques, et l'expression de l'attention dans les colonnes corticales. Le circuit triangulaire sert non seulement à sélectionner ce sur quoi l'attention se porte, mais l'intensité de cette attention.

L'activité rehaussée sélectivement dans des colonnes corticales spécifiques peut exprimer l'attention vers les objets, leurs attributs, les plans d'action, les événements autobiographiques remémorés, les sensations d'anxiété ou de joie, etc. L'expression de l'attention, en plus de la situation où un stimulus est présent, peut apparaître en son absence, c'est-à-dire pendant l'imagerie mentale.

### ATTENTION ET ETAT MENTAL

L'idée phare de cette présentation est que l'attention crée un événement mental. Je suppose que l'expression de l'attention et l'expression d'un événement mental occupent la même place dans le cerveau. Cette place est la colonne corticale qui serait l'unité fonctionnelle du cortex.

Quand l'activité d'une colonne (ou groupe) est suffisamment intense et longue, elle peut être qualifiée d'événement cognitif ou mental. Pour produire une activité suffisamment intense et longue, l'opération du circuit triangulaire de l'attention est requise. Un stimulus sensoriel ne peut à lui seul produire un événement attentionnel parce que l'activité qu'il provoque dans une colonne est trop bref s'il est intense (soudaineté) ou trop faible s'il est prolongé. Pour produire un événement mental (cognitif), une colonne activée par un stimulus sensoriel doit recevoir une activation additionnelle suffisamment intense et prolongée, et cette activation additionnelle est produite par le contrôle des régions corticales antérieures.

On distingue les événements sur lesquels l'attention intervient des événements automatiques. Des événements automatiques, comme se gratter là où ça démange, accéder au sens d'un mot familier, serrer une main tendue, requièrent une activité faible des colonnes pour être accomplis. Les circuits des colonnes et les connexions entre les colonnes ont été fortement consolidés par l'immense répétition de ces événements dans nos vies. On suppose que l'activation commencée par le stimulus se poursuit dans les colonnes corticales sans activation additionnelle du circuit triangulaire. Et si ces événements automatiques existent sans attention, ils ne provoquent normalement pas de prise de conscience de notre part. Bien entendu, on peut porter notre attention sur certaines composantes de ces événements (la démangeaison, le mot dans la page, la main tendue) ; quand on le fait, les colonnes correspondant à ces stimulus reçoivent une activation additionnelle du circuit triangulaire, devenant ainsi des événements mentaux.

C'est donc l'attention qui procure l'activation additionnelle nécessaire pour provoquer un événement cognitif (mental), impliquant une colonne corticale qui a pu être initialement "déclenchée" par un stimulus sensoriel. L'opération de l'attention, dans ce cas, requiert toujours l'activité des aires de contrôle du cortex antérieur. L'événement de contrôle est l'action, un acte interne de choix par le système. On doit agir pour porter notre attention à quelque chose ; ce ne serait pas un processus passif mais actif. Les événements mentaux de la perception ne se résument pas à tenir un miroir vers le monde extérieur pour percevoir *passivement* les impressions sensorielles. Ce seraient plutôt les événements mentaux qui

recréent le monde externe sous la forme d'une activité corticale par la participation *active* du cerveau.

Au début de cette présentation, je notais la phrase de William James "My experience is what I choose to attend to", c'est-à-dire "Mon expérience est ce sur quoi je choisis de porter mon attention". Cette hypothèse englobe les trois idées principales de ma présentation. "Mon expérience" correspond aux états mentaux ; "porter mon attention" correspond au processus attentionnel ; "je choisis" correspond à l'acte de contrôle du processus attentionnel. Je répète "My experience is what I choose to attend to", ce qui m'aide à résumer les deux propositions suivantes de cette présentation :

- a) notre expérience mentale est produite par les événements corticaux qui ont été activés par l'attention ;
- b) l'attention dépend d'un acte généré intérieurement, fonctionnant grâce au circuit triangulaire pour intensifier un ensemble d'activation corticale correspondant à notre expérience mentale.

## ABSTRACT

Our mental experience is produced by the cortical events that have been activated by attention. Attention depends upon an internally generated act, which operates through the triangular circuit to intensify the cortical activity that corresponds to our mental experiences.

## RÉFÉRENCES

- Alexander, G.E., & Crutcher, M.D. (1990). Functional architecture of basal ganglia circuits: Neural substrates of parallel processing. *Trends in Neuroscience*, 13, 266-271.
- Broadbent, D.E. (1958). *Perception and communication*. London: Pergamon.
- Buracas, G.T., & Albright, T.D. (1995). Neural correlates of target detection during visual search in area MT. *Society for Neuroscience Abstracts*, 21, 1759.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J., & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, 363, 345-347.

- Conley, M., & Raczowski, D. (1990). Sublaminar organization within layer VI of the striate cortex in Galago. *Journal of Comparative Neurology*, 302, 425-436.
- Desimone, R. (1992). Neural circuits for visual attention in the primate brain. In G.A. Carpenter & S. Grossberg (Eds.), *Neural networks for vision and image processing* (pp 343-364). Cambridge, MA: MIT Press.
- Freeman, W.J. (1975). *Mass action in the nervous system*. New York: Academic Press.
- Goldman-Rakic, P.S. (1990). Cellular and circuit basis of working memory in prefrontal cortex of nonhuman primates. *Progress in Brain Research*, 85, 325-336.
- James, W. (1890). *Principles of psychology* (Vol.1). New York: Holt.
- Jones, E.G. (1985). *The thalamus*. New York: Plenum.
- LaBerge, D. (1995a). Computational and anatomical models of selective attention in object identification. In M. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- LaBerge, D. (1995b). *Attentional processing: The brain's art of mindfulness*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- LaBerge, D., & Buchsbaum, M.S. (1990). Positron emission tomographic measurements of pulvinar activity during an attention task. *Journal of Neuroscience*, 10, 613-619.
- LaBerge, D., Carter, M., & Brown, V. (1992). A network simulation of thalamic circuit operations in selective attention. *Neural Computation*, 4, 318-331.
- Liotti, M., Fox, P.T., & LaBerge, D. (1994). PET measurements of attention to closely spaced visual shapes. *Society for Neuroscience Abstracts*, 20, 354.
- Liotti, M., Fox, P.T., Zamarripa, F., Jerabek, P., & LaBerge, D. (soumis). Brain activations during high and low levels of concentrated attention to visual shape and location.
- McCormick, D.A., & Von Krosigk, M. (1992). Corticothalamic activation modulates thalamic firing through glutamate "metabotropic" receptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89, 2774-2778.
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229, 782-784.
- Motter, B.C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70, 909-919.
- Mountcastle, V.B. (1978). *The mindful brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Ojima, H. (1994). Terminal morphology and distribution of corticothalamic fibers originating from layers 5 and 6 of cat primary auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 6, 646-663.

- O'Leary, D.D.M., Schlaggar, B. L. & Tuttle, R. (1994). Specification of neocortical areas and thalamocortical connections. *Annual Review of Neuroscience*, 17, 419-439.
- Peters, A., & Sethares, C. (1991). Organization of pyramidal neurons in area 17 of monkey visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 306, 1-23.
- Salin, P-A., & Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system: Structure and function. *Physiological Reviews*, 75, 107-154.
- Schwartz, M.L., Dekker, J.J., & Goldman-Rakic, P.S. (1991). Dual mode of corticothalamic synaptic termination in the mediodorsal nucleus of the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 309, 289-304.
- Shall, J.D., & Hanes, D.P. (1993). Neural basis of saccade target selection in frontal eye field during visual search. *Nature*, 366, 467-469.
- Treue, S., & Maunsell, J.H. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, 382, 539-541.
- Ungerleider, L.G., Galkin, T.W., & Mishkin, M. (1983). Visuotopic organization of projections from striate cortex to inferior and lateral pulvinar in rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 217, 137-157.
- Wang, F., Tanaka, K., & Tanifuji, M. (1996). Optical imaging of functional organization in the monkey inferotemporal cortex. *Science*, 272, 1665-1668.
- Xerri, C., Coq, J.D., Merzenich, M.M., & Jenkins, W.M. (1996). Experience-induced plasticity of cutaneous maps in the primary somatosensory cortex of adult monkeys and rats. *Journal de Physiologie*, 90, 277-287.
- Yantis, S. (1993). Stimulus-driven attentional capture and attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19, 676-681.