

## EN BREF

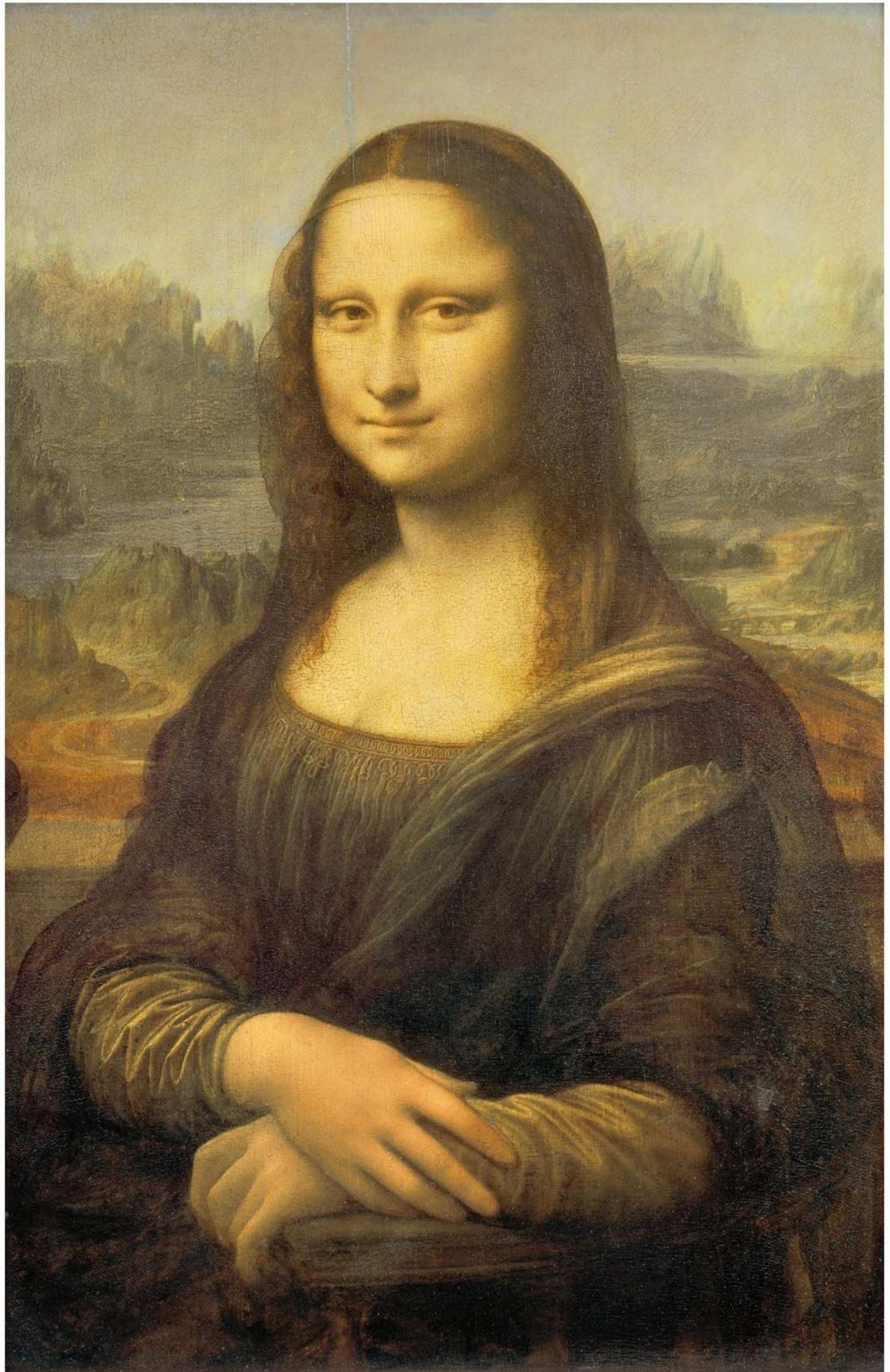
- La technique picturale de Léonard de Vinci se caractérise par un art du flouté ou du vaporeux, appelé « sfumato ».

- Ce type de motif visuel active une classe particulière de cellules nerveuses, qui représentent environ un tiers des neurones de notre cortex visuel.

- Ces neurones dits « résilients à l'incertitude » tolèrent un certain degré d'imprécision dans les images, et font des hypothèses sur ce qu'ils voient.

- Ils seraient particulièrement utiles pour évoluer dans la nature, où les contours des objets ne sont pas aussi nets que dans les villes.

- Monna Lisa nous fascinerait car elle stimulerait cette capacité du cerveau à deviner une forme plus qu'à la percevoir de manière univoque.



Page de gauche:  
*La Joconde* (vers 1503)  
Léonard de Vinci  
(1452–1519).

Page de droite:  
*Portrait de jeune homme* (vers 1470)  
Antonello de Messine  
(1430–1479)

# Le mystère de la Joconde éclairé par les neurosciences

*Par Laurent Perrinet, directeur de recherche au CNRS à l'institut de neurosciences de la Timone (INT), à Marseille, et Hugo Ladret, post-doctorant à l'université de Bâle, diplômé docteur en neurosciences à l'INT.*



Dans notre cerveau, des neurones d'un type particulier sont sensibles aux orientations imprécises des stimuli visuels. Récemment découverts, ils pourraient expliquer notre fascination pour Monna Lisa.

**S**i l'on vous demande lequel de ces deux portraits restitue de manière la plus fidèle l'expression d'un visage, vous répondrez très probablement qu'il s'agit de l'iconique **Monna Lisa**. Toutefois, si vous deviez indiquer lequel de ces deux visages dévoile de manière la plus claire et précise son émotion, vous trouveriez sans doute plus aisé de lire les pensées rieuses rendues dans le portrait d'Antonello de Messine. Il semble donc que même si vous percevez Monna Lisa comme plus «vivante», elle ne vous en paraît pas plus compréhensible pour autant. Intrigant, n'est-ce pas? Bien qu'il émane de ces deux personnages un même air de mystère, quelque chose confère à la Joconde une singularité envoûtante. ●●

- La particularité de la Joconde tient à son ambivalence. Son regard semble suivre le spectateur à mesure qu'il se déplace devant le tableau, et son sourire paraît même changer selon l'angle de vue. Comment cet effet a-t-il pu être obtenu ? Léonard de Vinci a magistralement utilisé des procédés réalistes pour donner vie à une image qui, tout en étant statique, évoque une présence dynamique comparable à celles que nous rencontrons dans nos vies quotidiennes. Son secret ? Le *sfumato*, une technique artistique ardue qui permet d'adoucir les contours dans une peinture, pour un effet plus naturel et réaliste. Or, pour notre cerveau, ce type de représentation visuelle introduit un paramètre essentiel que l'on commence à peine à décrypter : l'incertitude.

### DES NEURONES SENSIBLES AUX COUPS DE PINCEAU

À la fin des années 1950, le neurobiologiste américano-canadien David Hubel et son collègue suédois Torsten Wiesel ont montré que le cortex visuel primaire, la première aire corticale à traiter les informations en provenance de la rétine, contient des neurones sensibles à l'orientation des stimuli visuels. Dans leurs expériences menées sur des chats anesthésiés, ils ont constaté que chaque neurone du cortex visuel primaire répond à un stimulus contenant un contour d'une orientation précise : un petit trait, une bande lumineuse... Ces neurones sont hautement spécialisés : réagissant à une orientation préférée, ils sont quasiment insensibles aux autres.

En quoi cela influence-t-il la perception des scènes visuelles que nous rencontrons au jour le jour, et de peintures comme celles présentées ici ?



Sur ce paysage, certaines zones activent nos neurones détecteurs d'orientations nettes (*cadres rouge et violet*) d'autres mobilisent des neurones sensibles à des stimuli d'orientations multiples, comme la texture d'une écorce ou l'éboulis d'une falaise (*cadres jaune et orange*).

Un tableau peut-être considéré comme un assemblage de petits coups de pinceau dont chacun possède une orientation élémentaire. Sur le portrait d'Antonello de Messine, par exemple, les neurones qui reçoivent l'image du contour des yeux vont être activés par les orientations précises données par chaque coup de pinceau effectué par l'artiste le long d'une paupière ou des lèvres, et rester silencieux devant les autres. Les aires visuelles de notre cerveau vont ainsi reconstituer l'image du contour global de l'œil ou de la bouche...

Mais que se passe-t-il lorsque nous regardons la Joconde ? Cette fois, aussi bien au niveau de la bouche que des yeux, on sera bien en mal de trouver des contours francs. Face à ce type de stimulus, les neurones hyperspécialisés de David Hubel et Torsten Wiesel sont... perdus. Ils ne peuvent rien extraire. Monna Lisa est en quelque sorte un défi au système visuel si on le considère tel qu'il a été décrit depuis une soixantaine d'années.

### LA QUÊTE DES NEURONES DU SFUMATO

Dans notre laboratoire, nous avons voulu poser une question fondamentale sur le fonctionnement de notre vision : comment le cerveau fait-il pour percevoir les zones où il n'y a pas de contours clairement tranchés, les zones de flou ? Peut-il le faire uniquement avec des neurones comme ceux étudiés par David Hubel et Torsten Wiesel, spécialisés dans une orientation très précise ? Notre hypothèse initiale était que ce n'était pas vraiment plausible. En effet, face à des textures désordonnées, floues ou complexes, un tel système serait complètement perdu. Il échouerait à extraire des formes qui font sens car il croirait détecter des lignes et des bords qui n'existent pas dans la scène visuelle réelle. Nous avons donc mis sur pied des expériences pour enregistrer directement l'activité des neurones du cortex visuel chez des chats anesthésiés à qui l'on montrait des stimuli visuels de deux types : soit des images comportant des contours saillants constitués de lignes orientées suivant différents angles, soit des images d'une texture plus indéfinie, fragmentée ou floutée.

En fait, dans tout ce que nous voyons autour de nous, ces deux types d'éléments visuels coexistent. Lorsque vous êtes face à une scène comme celle de la figure ci-contre, votre œil voit des zones comportant des lignes clairement orientées (le mât d'un bateau, le rebord d'une falaise) et d'autres texturées (la surface de la mer, l'écorce d'un tronc d'arbre), composées d'éléments qui ne possèdent pas d'orientation clairement définie. Il est donc probable que notre cerveau contienne deux systèmes de neurones pour faire face à ces deux situations : d'une part, des neurones

«hubéliens», spécialisés dans la perception de lignes bien définies et, d'autre part, des neurones qui s'activent en réponse à une gamme plus large d'orientations.

### COMMENT PERCEVOIR CE QUI EST AMBIGU ?

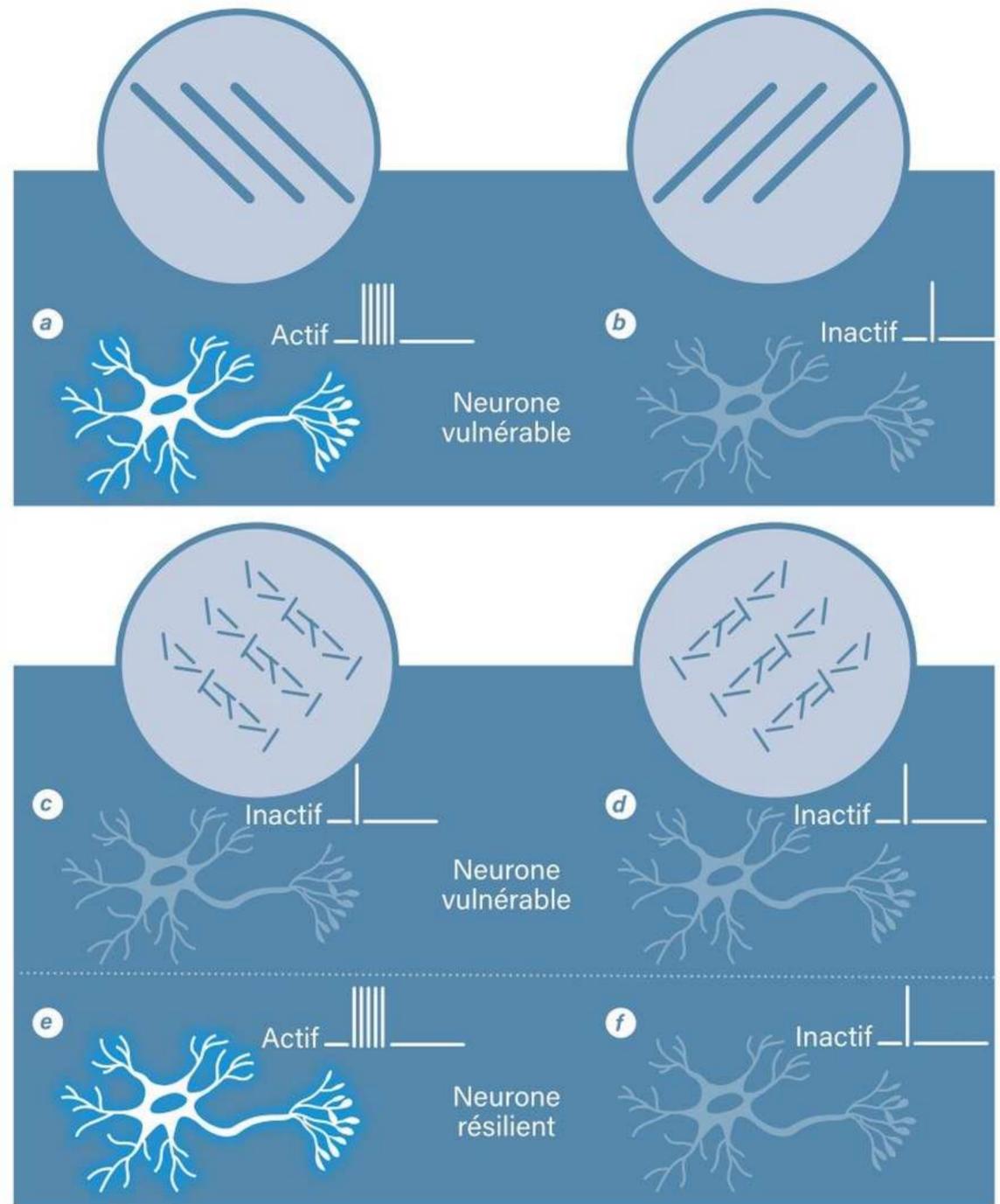
Dans notre jargon, on dit que les neurones du premier type sont vulnérables à l'incertitude – si on leur montre une image comportant des motifs désordonnés ou floutés, c'est-à-dire dont l'orientation est incertaine, leur activité de base diminue, de sorte qu'ils ne peuvent pas distinguer cette image d'un autre motif, alors que les seconds sont dits «résilients à l'incertitude» : face à des motifs visuels comportant un large éventail d'orientations, ils s'activent malgré tout, mais de façon plus ou moins prononcée en fonction du degré de flou et d'incertitude de la scène visuelle.

Comment se représenter une telle situation ? Imaginez un jeu télévisé lors duquel s'affrontent deux concurrents. L'animateur pose une question plutôt difficile... Le premier joueur est ennuyé ; il pense connaître la réponse, mais il n'est pas entièrement sûr. Que fait-il ? Il préfère ne pas répondre. Il est vulnérable à l'incertitude, comme le neurone du premier type. S'il n'est pas certain de son coup, il reste muet.

L'autre joueur, lui, est tout aussi perplexe. Il n'est pas davantage assuré de la bonne réponse. Il a bien sa petite idée, mais il n'y mettrait pas sa main au feu. Et pourtant, il prend le risque de répondre. Tout en précisant qu'il n'est pas sûr. Vous l'avez compris, ce joueur-là est résilient à l'incertitude, il s'en accommode. On peut imaginer, tout anthropomorphisme mis à part, que c'est un peu de cette manière que se comportent respectivement les neurones vulnérables et tolérants à l'incertitude.

Où trouve-t-on de tels neurones dans notre cerveau ? En réalisant nos expériences, nous avons analysé les réponses électriques de 250 neurones du cortex visuel primaire de chats. Cette activité prend la forme de décharges émises par les neurones, des courants élémentaires appelés «potentiels d'action», qui sont la brique de base servant de signal de communication entre neurones. Plus un neurone émet de potentiels d'action rapprochés par unité de temps, plus son activité est forte.

Les deux tiers de ces neurones se comportaient comme des détecteurs d'orientation purs, très vulnérables à l'incertitude. Ainsi, sur la figure ci-dessus, on voit comment réagit un neurone vulnérable à son orientation préférée (des lignes orientées vers la gauche) : il émet des potentiels d'action à haute fréquence, produisant une réponse puissante. En revanche, il n'émet presque pas de



**Le tracé supérieur montre un neurone spécialisé dans la détection des lignes orientées à 45° vers la gauche. Il s'active face à ce stimulus en émettant une série de décharges électriques (a), et reste inerte devant des lignes présentant une autre inclinaison (b). Mais c'est un neurone «vulnérable à l'incertitude» : si on lui montre des lignes globalement orientées vers la gauche, mais composées de petites lignes aux orientations multiples (c), il est perdu, ne s'active pas et ne peut pas faire la différence avec des lignes globalement orientées vers la droite (d). Un neurone «résilient à l'incertitude», lui, réagit devant les lignes d'orientation globale vers la gauche (e), même si elles renferment une forte incertitude interne. Il reste muet si l'orientation globale pointe vers la droite (f).**

**Remerciements**  
à Lionel Naccache pour l'inspiration originale de l'analogie entre l'indécision et la peinture de Léonard de Vinci, telle qu'évoquée dans son ouvrage *Le Cinéma intérieur* (Odile Jacob, 2020), ainsi que pour ses précieuses contributions visant à éclaircir les mystères de notre cerveau.

potentiels d'action pour des lignes orientées dans la direction perpendiculaire, vers la droite : il y est insensible. Nous sommes là en présence de stimuli dont l'incertitude est très faible – voire nulle puisque tous les traits ont une orientation unique et claire : le neurone vulnérable à l'incertitude n'a aucun problème à les distinguer.

En revanche, lorsqu'on lui présente des lignes dont l'orientation globale est oblique vers la gauche, mais au sein desquelles il existe en fait une forte variabilité – ou incertitude – des petits stimuli sous forme de traits élémentaires (comme dans le sfumato ou dans les techniques picturales pointillistes ou impressionnistes), son activité s'effondre et il ne peut plus distinguer cette orientation globale de celle perpendiculaire, située à sa droite. L'incertitude sur les orientations locales sape son pouvoir de détection.

●●● En revanche, environ un tiers des neurones que nous avons testés étaient des détecteurs tolérant un certain degré de souplesse dans la distribution des orientations au sein des stimuli – ce sont donc eux qu'on dit «résilients à l'incertitude». Comme on le voit sur la figure, même quand les petits traits pointent dans toutes les directions, un neurone résilient à l'incertitude parvient à maintenir une activité sous forme de potentiels d'action rapprochés quand le motif global oblique vers la gauche, et non quand il penche vers la droite. Il peut continuer à faire la différence entre deux orientations globales, même abritant des textures complexes, voire floutées.

Autre avantage d'un tel neurone : son activité est plus forte face à un stimulus certain, et plus faible face à un stimulus incertain. Ce qui fournit une information à ses voisins : s'il s'active fort, cela signifie qu'il est sûr de son affaire ; s'il s'active un peu moins, cela indique qu'il devine l'orientation avec une probabilité correcte ; et enfin plus l'intensité de ses décharges diminue, plus cela signifie qu'il a des doutes sur l'orientation du stimulus... Selon nos mesures, ces neurones résilients à l'incertitude étaient localisés essentiellement dans la couche la plus externe du cortex visuel, la couche supragranulaire.

## DEUX SYSTÈMES DE TRAITEMENT DE L'INFORMATION VISUELLE

Nos observations confirment donc l'existence de deux voies de traitement de l'information visuelle : un système qui traite les contours francs (mobilisés par le tableau d'Antonello de Messine), mais aussi par les zones de la photo correspondant au bateau, au bord de la falaise, etc. ; et un autre système qui prend en charge les zones de clair-obscur, les aires estompées ou ambiguës, et les textures – le sourire et le regard de la Joconde, mais aussi les reflets de la mer ou l'écorce des arbres, pour revenir à la même photographie.

Mais comment les neurones de l'incertitude, s'ils ne sont sûrs de rien, font-ils pour finalement extraire un sens de l'image ? Car il faut bien admettre que malgré le flouté du sfumato, nous voyons bien un regard et un sourire sur le tableau. Nous avons découvert que ces neurones y parviennent en s'échangeant des informations. Aidons-nous encore une fois d'une analogie pour comprendre : dans un groupe d'individus qui délibèrent, plusieurs personnes qui ne sont pas entièrement sûres de leur jugement, en partageant leurs impressions, finissent par arriver au bon résultat en établissant un consensus. De fait, si l'on compare les neurones résilients de la couche supragranulaire aux neurones vulnérables



La nature nous propose beaucoup de stimuli visuels (comme une écorce d'arbre) renfermant des orientations multiples, incertaines et aléatoires. À l'opposé, les scènes urbaines sont saturées d'orientations fixes et de contours nets. Dans les deux cas, ce ne sont pas les mêmes neurones de notre cerveau qui sont activés.

à l'incertitude, les premiers apparaissent très fortement connectés les uns aux autres, ce qui leur permet de faire circuler l'information en boucle de manière à aboutir finalement à une réponse collective plus fiable (voir la figure page de droite).

Pourquoi la réponse de groupe est-elle optimale ? Nous avons pu montrer que l'influence d'un neurone sur l'activité globale du réseau dépend de son degré de certitude : si ce degré est élevé (par exemple 90% de certitude), le neurone envoie de puissantes décharges électriques à ses voisins ; mais si son degré de certitude est moindre, il n'émet que de faibles courants électriques, et exerce de ce fait un impact plus limité sur la décision du groupe. Grâce à ce mécanisme, la réponse globale du réseau de neurones converge rapidement vers un jugement optimal. Ce qui nous permet de percevoir des formes nébuleuses, des clairs-obscurs, des textures ouatées, tout un monde qui ne se résume pas à des contours bien tranchés.

## L'INTÉRÊT DE PERCEVOIR LE FLOU

Dans notre vie de tous les jours, quelles sont les situations qui font intervenir ces deux types de neurones ? Réponse : cela dépend en grande partie de l'environnement où nous nous trouvons. La plupart des gens aujourd'hui évoluent dans un

environnement urbain et artificiel: le matin, quand vous vous levez, vous voyez le montant d'une porte, le pied d'un lit, une chaise, puis un lavabo, un miroir, une table, puis en sortant vous longez un trottoir ou une route, apercevez les toits des maisons ou des immeubles, plongez dans une bouche de métro avec un long quai rectiligne, montez dans un wagon de forme parallélépipédique, avec des fenêtres rectangulaires et des sièges à angle droit. Votre smartphone lui-même, qui est probablement (avec votre ordinateur) l'objet que vous passez le plus de temps à regarder au cours de votre journée, est un cadre rectangulaire. En fait, du matin au soir vous êtes plongé dans un univers fait de contours nets et francs, partout. Le monde créé par l'homme est majoritairement meublé de surfaces planes, d'angles droits et de contours rectilignes. Pour notre cerveau, ces stimuli activent nos neurones d'orientation pure, les neurones vulnérables à l'incertitude.

Mais pendant la plus grande partie de l'histoire de l'humanité, le cerveau de nos ancêtres a été exposé à un environnement visuel ne comportant pas seulement des lignes de fracture bien régulières. Lorsque vous vous promenez en forêt, vous voyez des millions de feuilles ou de brins d'herbes formant des textures sans orientation dominante (un peu comme la surface de la mer ou l'écorce de l'arbre sur la photo page 32). Des myriades de taches colorées, plus ou moins illuminées, de clairs-obscur, de textures... autant

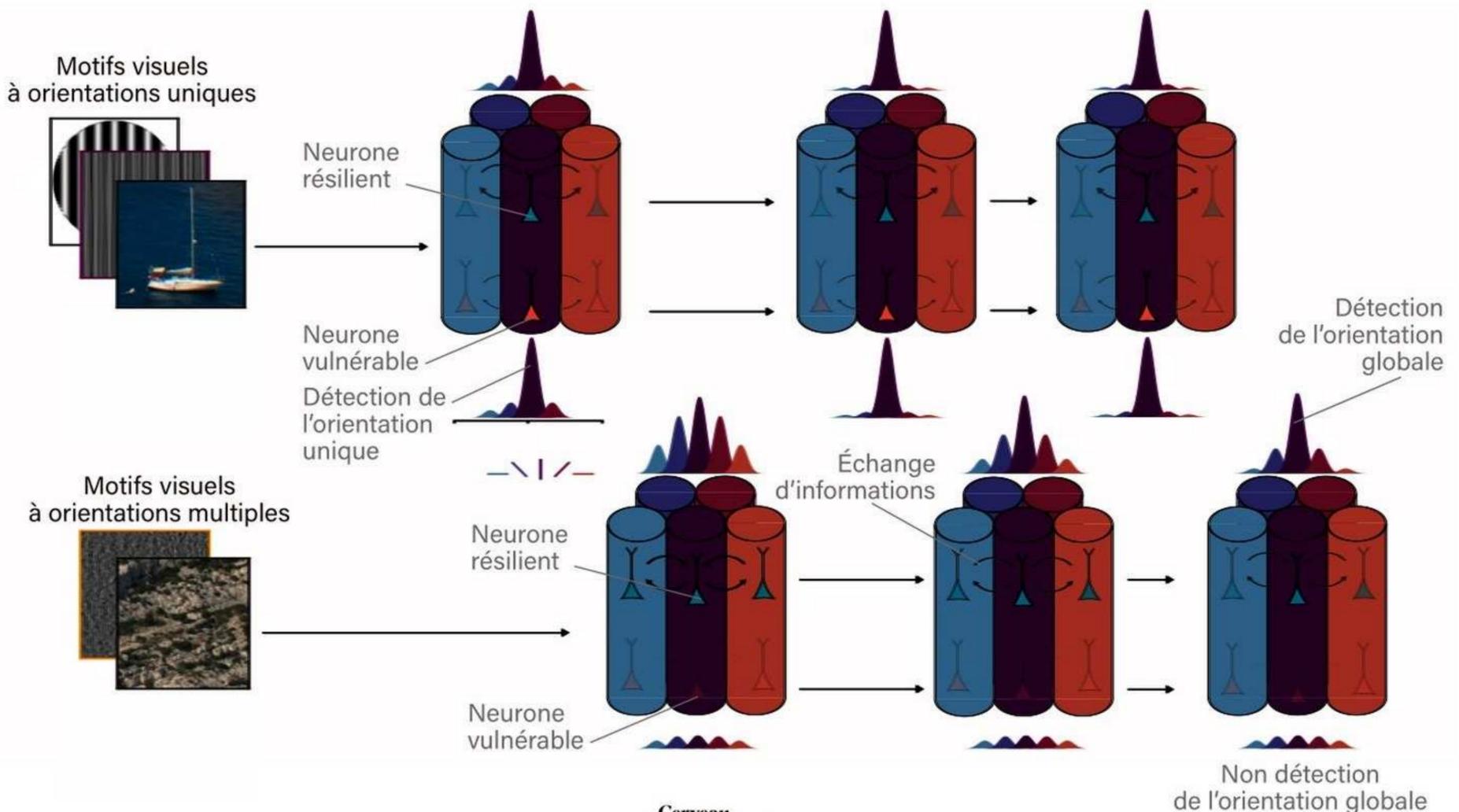
de situations où ce sont nos neurones «résilients», ceux qui acceptent de s'activer pour diverses orientations de stimuli, qui prennent le relais.

Il est probable que notre cerveau a évolué pour être en mesure de distinguer des formes même dans un environnement visuel fragmenté ou incertain. Distinguer le pelage d'un léopard sur le fond d'un feuillage parsemé est un gage de survie. Des humains uniquement sensibles aux contours nets n'auraient sans doute pas survécu.

### LE MONDE MODERNE, TROP BALISÉ?

Ce qu'il importe de noter, c'est que dans ce type de situation, les neurones de l'incertitude ne peuvent toutefois qu'émettre des probabilités sur le fait qu'une scène visuelle recèle une forme précise. Notre cerveau est alors sujet à l'imagination, à la flânerie, libre de se projeter dans des formes tout comme le spectateur de la Joconde ●●

La ligne supérieure du tracé montre ce qui se passe dans des colonnes de cellules du cortex visuel lorsqu'on voit des images présentant des orientations uniques (comme le mât vertical d'un bateau). Un neurone résilient (*en bleu*) distingue sans problème l'orientation et émet un signal net (pics violets supérieurs). Un neurone vulnérable (*en rouge*), produit aussi un signal fort de détection de l'orientation unique du mât. Le tracé inférieur montre les réactions de ces deux types de neurones devant des stimuli plus chaotiques, renfermant des orientations visuelles multiples (comme des tas de pierres). Tout en bas de la figure, le neurone vulnérable ne peut détecter l'orientation globale des pierres. Au-dessus de lui, le neurone résilient génère une détection faible sous forme de plusieurs pics d'intensités voisines. Puis, en échangeant ses informations avec ses voisins, ils parviennent à faire émerger un pic de détection de l'orientation globale du stimulus.





**Pour nos ancêtres, distinguer le pelage d'un léopard sur le fond d'un feuillage clairsemé était crucial: sans neurones de l'incertitude, ils n'auraient probablement pas survécu.**

●● pense déceler telle ou telle expression sur ses lèvres. On sait que notre cerveau, lorsque nous ne sommes pas occupés à réaliser une tâche précise, a tendance à produire des pensées vagabondes ou à se représenter des scènes fictives. Cette activité de production endogène repose sur un réseau d'aires cérébrales appelé «réseau du mode par défaut», qui sous-tend l'imaginaire et la rêverie. Devant une scène qui sollicite nos neurones visuels de l'incertitude, les productions internes de ce réseau sont peu contraintes. Libre à chacun de s'imaginer voir un animal derrière un buisson, une forme étrange sur l'écorce d'un arbre ou un visage dans les nuages. Le monde intérieur de l'être humain est très actif!

À l'inverse, dans un milieu visuel artificiel, fait d'objets et de surfaces clairement définis, la perception est beaucoup plus contrainte. Peu ou pas d'incertitude: les neurones à orientation pure font leur office et la production imaginaire du réseau par défaut est fortement contrainte, voire aplanie. Ce qui a des conséquences importantes sur notre capacité à rêver, à créer et à voyager mentalement. Ce monde technologique est dessiné de telle sorte que l'esprit vagabonde moins, sans trouver de support familier pour cela, et s'occupe avec des stimuli forts comme ceux qu'il peut trouver sur un écran.

#### PENSER COMME LA JOCONDE

Les neurones de l'incertitude que nous avons identifiés dans le domaine de la vision sont, comme on peut le constater, indispensables pour extraire de l'information dans les

situations visuelles complexes, sans contours bien tranchés. Mais se pourrait-il que de tels neurones existent aussi pour des fonctions cognitives plus abstraites? Par exemple, face à une information douteuse comme les rumeurs ou *fake news* qui abondent sur internet ou les réseaux sociaux, disposerions-nous aussi de systèmes neuronaux dans notre cerveau capables de leur associer un degré d'incertitude plus ou moins élevé, afin de prendre des décisions adaptées? Cette hypothèse est pour le moins intéressante à suivre... L'étude du système visuel révèle ainsi que les neurones résilients ont moins de poids dans l'activité des réseaux où ils sont intégrés quand leur incertitude est élevée. Nous pouvons nous inspirer d'eux dans nos délibérations intérieures: si je lis une information soutenant que la chloroquine, la fameuse molécule mise en avant par le professeur Raoult, est censée guérir du Covid, je peux décider d'accorder une fiabilité faible à cette information, ce qui ne l'exclura pas totalement de mon champ de réflexion, mais qui, au moment de prendre ou non la décision de me faire vacciner, pèsera d'un poids plus faible dans ma décision finale. À l'heure où notre monde est de plus en plus régi par des algorithmes d'intelligence artificielle qui renforcent nos biais cognitifs et cloisonnent nos opinions en des bulles imperméables à l'incertitude, cette capacité à réintroduire un «doute intelligent» se révélera cruciale. Les neurones de l'incertitude pourraient alors, comme en des temps anciens, nous sauver une nouvelle fois la mise... ●

#### Bibliographie

**H. Ladret et al.**, Cortical recurrence supports resilience to sensory variance in the primary visual cortex, *Nature Communications Biology*, 2023.

**K. Friston**, A theory of cortical responses, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005.

**A. Clark**, *Surfing Uncertainty: Prediction, Action, and the Embodied Mind*, Oxford University Press, 2016.