

que celles illustrant notre propos. Bien entendu, un chimpanzé ne saura jamais parler, son larynx n'ayant pas la structure appropriée. En revanche, il peut apprendre à communiquer par signes avec les humains en utilisant, après un entraînement intensif, le langage américain des sourds-muets ; il apprend des mots certes, mais pas de règles syntaxiques, même élémentaires. De plus, D. Premack est parvenu à enseigner à Sarah des symboles en matière plastique qui représentent des objets, des noms propres, des qualificatifs, des actions, des classes d'objet (des fruits, des bonbons et des gâteaux), ceux qui permettent d'établir des classes de couleurs, de formes et de dimensions, ceux qui signifient «identique» ou «différent», «oui» ou «non», «est» et «n'est pas», «tout» et «aucun», «un» et «plusieurs», «si...», alors...». Petit à petit, l'animal est devenu capable d'établir des séquences de plus en plus longues de communication avec l'opérateur, de questions et de réponses de plus en plus complexes à partir d'abstractions consistant à désigner des objets à l'aide de symboles qui n'avaient avec ces objets aucune communauté de forme ou de caractéristique.

Nous citerons un autre exemple, celui de la primatologue américaine Sue Savage-Rumbaugh qui a, de son côté, adopté un système de «lexigrammes», symboles représentant chacun un mot, visualisés sur écran en appuyant sur les touches d'un clavier ou représentés sur un grand «livre» (voir la figure 3). Le singe apprenait à associer un lexigramme à l'objet correspondant, par exemple «pomme». On présentait ensuite à l'animal un certain aliment, et il devait répondre à la question «Qu'est ce que c'est?» (sans le consommer). C'est à partir d'un tel dressage, où intervenaient deux fonctions distinctes, sémantique (le sens) et pragmatique (l'action de consommer), que les animaux ont procédé à un transfert : ils ont utilisé ces symboles comme des étiquettes représentatives pour classer, dans l'une ou l'autre des deux catégories, d'autres objets qu'on leur présentait. Deux animaux dressés ont même réussi à établir un dialogue par symboles entre eux. Ainsi, les chimpanzés semblaient transmettre un signal de l'un vers l'autre en utilisant des symboles appris (se désigner des aliments) et spontanément demander des aliments spécifiques à l'autre en les désignant par ces symboles. Cette observation était, à l'époque, le premier exemple d'une communication symbolique entre primates non humains.

La dernière classe d'informations sur cette quête de l'intuition consciente chez le singe vient d'observations sur le comportement de l'animal devant un miroir : la plupart des singes (macaques, babouins) font comme s'ils avaient en face d'eux un ennemi. En revanche, les anthropoïdes (chimpanzé, orang-outang) utilisent vite le miroir pour examiner leur corps, et ils font des grimaces. Ainsi, lors de l'expérience «de la tache», on dépose, sous anesthésie, une touche de peinture inodore et non irritante au-dessus des sourcils de l'animal (déjà habitué au miroir). Après son réveil, celui-ci, placé devant le miroir, commence à explorer intensément cette tache sur son propre front, ce qui renforce l'idée qu'il s'agit d'une autoreconnaissance (et non de la reconnaissance d'un autre). Chez l'enfant, cette réaction dite spéculaire n'est évidente qu'après deux ans ; auparavant, et comme chez certaines autres espèces, l'animal marque de la perplexité ou même une réaction d'évitement, comme face à un ennemi potentiel. On est tenté de voir dans cette réaction un pas nouveau dans l'évolution phylogénique vers une conscience réflexive, vers la capacité pour l'individu



**3. PAMBANISHA, une adolescente bonobo, apprend des symboles, nommés «lexigrammes» avec son «professeur». L'étude de la conscience animale exige que l'on distingue intelligence et conscience.**

de devenir l'objet de sa propre attention sur des parties de son corps qu'il ne peut normalement pas voir.

Force est donc de conclure à la possibilité d'opérations mentales qui vont des processus associatifs complexes à des représentations sémantiques et symboliques. Ces aptitudes à l'abstraction, à la symbolisation, à la généralisation et au transfert, quelque limitées soient-elles, renforcent l'idée d'une évolution phylogénique des processus cognitifs, où les anthropoïdes représenteraient un chaînon remarquable dans la marche vers notre conscience réflexive.

Toutefois, la critique est aisée à propos de la seule observation de ces primates : les résultats sont assez modestes et limités, les systèmes sémantiques appris n'ont pas grand rapport, sans doute, avec les modalités, probablement beaucoup plus riches, de la communication intraspécifique dans la nature (gestes ou mimiques). Nous les connaissons encore très mal, car à chercher à répertorier, on risque d'interférer. Quels sont les systèmes porteurs d'intentionnalité? L'émetteur a-t-il conscience du contenu de son message? Connaît-il l'action qu'il aura sur le récepteur? Questions auxquelles nulle réponse définitive ne peut être donnée, mais qui cachent ce qui nous préoccupe : comment déceler le passage à l'action consciente manipulatrice de symboles et, le cas échéant, d'abstraction? Grâce à de nouvelles méthodes et à beaucoup de patience, peut-être découvrira-t-on des signes encore insoupçonnés d'une conscience réflexive chez ces espèces, mystérieuses charnières avec notre genre humain.

---

Pierre BUSER, membre de l'Institut, est professeur émérite de neurosciences à l'Université Pierre et Marie Curie, à Paris.

D. HEBB, *The Organization of Behavior. A neuropsychological theory*, Wiley, New York, 1954.

D. PREMACK et G. WOODRUFF, *Does the chimpanzee have a theory of mind?* in *Behavioral and brain sciences*, 1, pp. 515-526 et 615-636, 1978.

S. SAVAGE-RUMBAUGH, *Ape languages : From conditioned response to symbol*, Columbia University Press, New York, 1986.

J. VAUCLAIR, *L'intelligence de l'animal*, Seuil, Paris, 1992.

---

# Perception visuelle et conscience

**MICHEL IMBERT**

*L'étude des performances visuelles de personnes atteintes de lésions cérébrales démontre que certaines caractéristiques d'un objet peuvent être présentes dans le cerveau sans que l'on ait conscience de voir l'objet.,*

Les capacités visuelles humaines sont stupéfiantes. Il faut moins d'une demi-seconde pour reconnaître un visage familier perdu au milieu d'une foule, même si ce visage a changé, bronzé ou vieilli, porte des lunettes qu'on ne lui connaissait pas, s'est fait teindre les cheveux. Quand nous travaillons à notre bureau, nous pouvons saisir, sans la moindre hésitation et avec une précision étonnante, un objet posé quelque part sur la table, un crayon, une gomme, sans y prêter particulièrement attention, sans même le regarder, après l'avoir simplement repéré d'un coup d'œil distrait. Lorsque nous traversons une rue, nous n'avons guère besoin de faire de savants calculs pour adapter la longueur de nos pas de telle sorte que le dernier, élevé de la hauteur requise, permette de poser son pied sur le rebord du trottoir d'en face. On pourrait multiplier les exemples, admirer la précocité de ces capacités chez le tout petit bébé qui reconnaît sa maman, dès les premiers mois de sa vie, qui saisit des jouets en mouvement, évite les obstacles dès qu'il commence à se déplacer. On mesure le caractère exceptionnel de ces performances lorsque l'on s'efforce de développer des systèmes artificiels de vision, visant à les imiter. Il n'existe pas encore de robot visuel mobile susceptible de faire ce qu'un bébé de neuf mois fait sans peine, avec rapidité et assurance.

Dès lors il n'est pas étonnant que l'étude de la perception visuelle ait mobilisé des cohortes impressionnantes de chercheurs. Des observations et des expériences, relativement faciles à mettre en œuvre dans le domaine de la vision, ont permis d'aborder, en termes neurobiologiques, ce que signifie voir et ce que signifie avoir conscience de ce que l'on voit. C'est le terrain privilégié sur lequel les philosophes, les psychologues ou les biologistes puisent des exemples pour discuter leurs théories préférées de la «conscience», quelle que soit la conception précise qu'ils épousent concernant sa nature, ou les distinctions qu'ils sont obligés d'établir pour clarifier un concept aussi large, servant à décrire bien des phénomènes hétérogènes.

Ces dernières années, de très nombreuses données expérimentales ont été accumulées sur les processus visuels. Elles confirment l'idée selon laquelle le système visuel du singe macaque, modèle animal le plus utilisé, et celui de l'homme sont très proches, tant sur le plan général de leur architecture fonctionnelle que sur celui des performances visuelles qu'ils peuvent réaliser, en termes d'acuité, de vision des couleurs, de détection du mouvement, d'appréciation de la profondeur et de reconnaissance des formes. Cette ressemblance a rendu possibles des recherches difficiles à concevoir chez l'homme, même si, grâce

à des techniques récentes d'imagerie cérébrale puissantes et prometteuses, on examine un cerveau humain pendant qu'il traite les informations visuelles.

Sans entreprendre une description détaillée du système visuel des primates, résumons l'essentiel de ce qui nous semble indispensable pour aborder les rapports entre perception visuelle et conscience.

## Le système visuel des primates

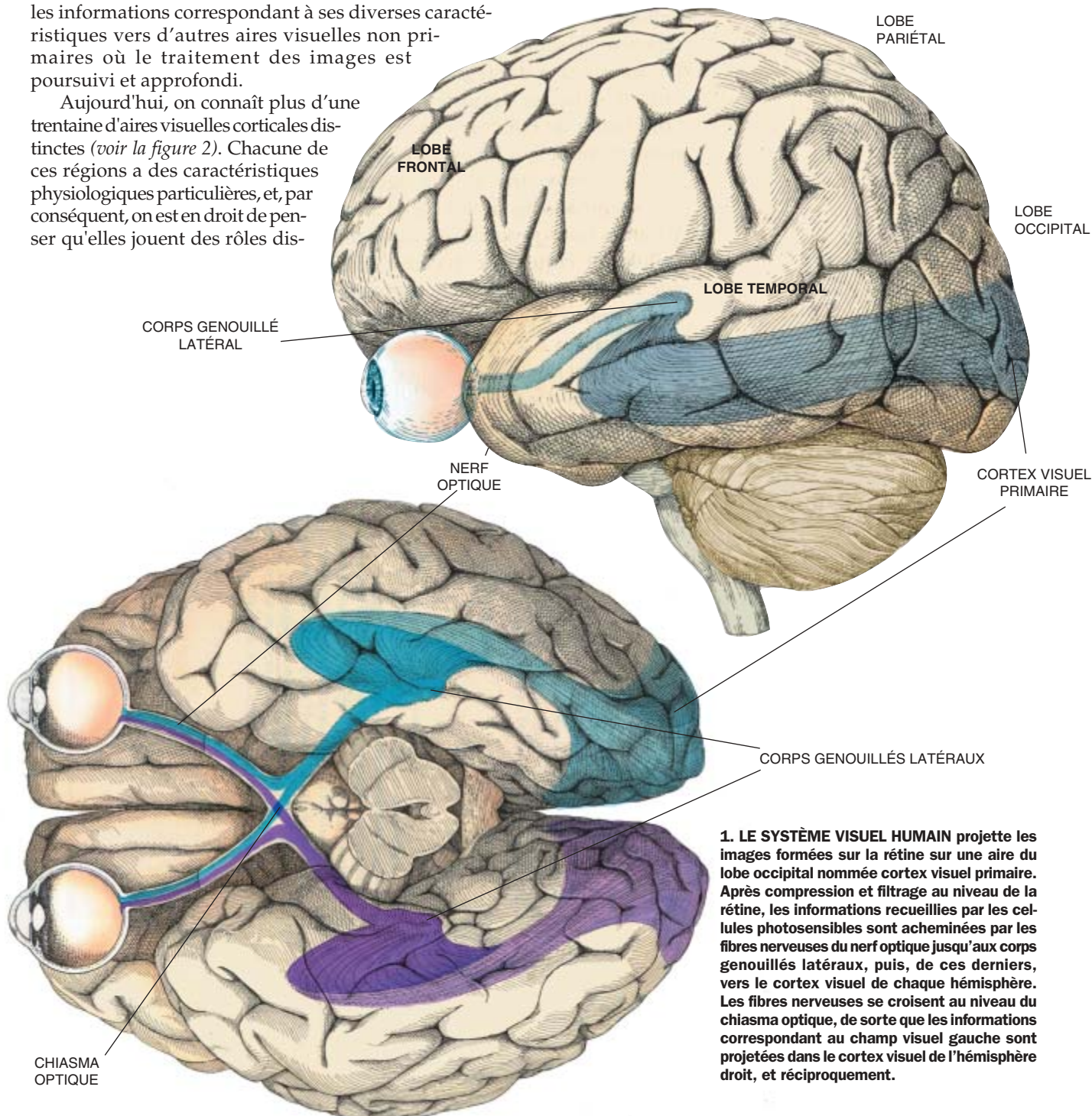
La voie visuelle primaire des primates part de la rétine, sur laquelle une image des objets extérieurs est formée par l'optique oculaire, pour atteindre, après un relais dans un noyau diencephalique nommé corps genouillé latéral, le cortex visuel primaire situé dans le lobe occipital (voir la figure 1). La moitié des fibres de chaque nerf optique croise le chiasma optique pour aller innervier l'hémisphère cérébral situé de l'autre côté : les fibres ayant pour origine la demi-rétine nasale (proche du nez) rejoignent ainsi les fibres issues de la demi-rétine temporale de l'autre œil, de sorte que le cortex visuel primaire de l'hémisphère droit, par exemple, reçoit les fibres dressant une carte visuelle de la moitié gauche du champ visuel et réciproquement. Cette particularité anatomique est importante, car elle permet de comprendre qu'une lésion limitée au cortex visuel primaire produise des lacunes que les neurologues appellent des scotomes, dans la perception de la moitié du champ visuel située du côté opposé à l'hémisphère lésé. Lorsque la lésion est étendue à la quasi-totalité du cortex visuel primaire de l'hémisphère droit, par exemple, le sujet est aveugle pour la moitié de l'espace situé sur sa gauche. Nous verrons qu'en dépit de cette cécité grave, le sujet est encore capable de réaliser certaines tâches «visuelles».

Le rôle de la rétine est de transmettre au cortex visuel primaire, non pas l'image oculaire point par point, telle qu'elle est enregistrée par les quelque 140 millions de cellules photoréceptrices, mais sa copie neurale «filtrée» et «compressée» par un premier traitement réalisé au niveau rétinien lui-même, afin qu'elle puisse être véhiculée par guère plus d'un million de fibres optiques. Pour ce faire, l'image oculaire est découpée en zones grossièrement circulaires, les champs récepteurs dont la taille varie en fonction de leur position sur la rétine et dont les informations visuelles, codées sous forme d'influx nerveux, sont projetées via les fibres du nerf optique sur le cortex visuel primaire en respectant la topographie rétinienne : le cortex visuel primaire, découpé en modules qui correspondent chacun à un champ récepteur, réalise ainsi une sorte de carte précise du demi-champ visuel situé du côté opposé (voir la figure 3).

Dès le cortex visuel primaire, des traitements de l'information visuelle sont réalisés. En effet, chaque module représentant un champ récepteur contient des neurones sensibles à certaines caractéristiques de l'image, telles diverses orientations d'un bord contrasté rectiligne, diverses variations de couleurs, la direction d'une cible en mouvement, sa vitesse, diverses combinaisons binoculaires (notamment la différence des positions rétinienne entre les images formées dans l'œil droit et dans l'œil gauche). Ainsi chaque module possède la machinerie neuronale complète grâce à laquelle il commence à analyser la petite portion de l'image oculaire, et par là même de l'espace, qui lui est conjuguée par l'optique de l'œil, selon toutes ses dimensions d'orientation, de couleur, de mouvement ou de combinaisons binoculaires. Ensuite, des fibres internes au cortex convoient les informations correspondant à ses diverses caractéristiques vers d'autres aires visuelles non primaires où le traitement des images est poursuivi et approfondi.

Aujourd'hui, on connaît plus d'une trentaine d'aires visuelles corticales distinctes (voir la figure 2). Chacune de ces régions a des caractéristiques physiologiques particulières, et, par conséquent, on est en droit de penser qu'elles jouent des rôles dis-

tincts dans la perception visuelle : elles assurent, par exemple, la reconnaissance des formes et l'identification des objets, l'intégration de ce que l'on voit dans ce que l'on sait (la reconnaissance d'un visage ou d'un panneau du code de la route) et la coordination entre ce que l'on voit et ce que l'on fait (la saisie d'un verre d'eau lorsqu'on a soif). C'est ainsi que l'information traitée par les cellules sensibles au mouvement localisées dans certaines couches du cortex visuel primaire sera acheminée vers une aire associative particulière, nommée aire visuelle temporelle moyenne ou MT (de l'anglais *middle temporal*) ou encore aire visuelle 5, où elle sera traitée de façon à extraire les aspects dynamiques de l'image, la direction du mouvement d'un objet, par exemple. De même, l'information sur la composition spectrale de la lumière, qui est

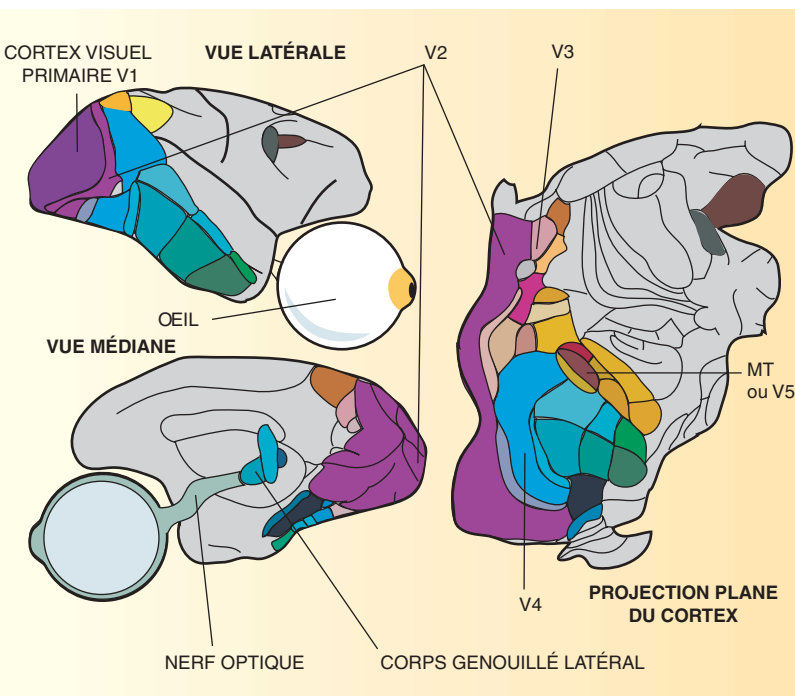


**1. LE SYSTÈME VISUEL HUMAIN** projette les images formées sur la rétine sur une aire du lobe occipital nommée cortex visuel primaire. Après compression et filtrage au niveau de la rétine, les informations recueillies par les cellules photosensibles sont acheminées par les fibres nerveuses du nerf optique jusqu'aux corps genouillés latéraux, puis, de ces derniers, vers le cortex visuel de chaque hémisphère. Les fibres nerveuses se croisent au niveau du chiasma optique, de sorte que les informations correspondant au champ visuel gauche sont projetées dans le cortex visuel de l'hémisphère droit, et réciproquement.

recueillie par des cellules des couches superficielles du cortex visuel primaire, sera envoyée, *via* le cortex visuel 2, vers une aire nommée cortex visuel 4, où la couleur d'une surface donnée sera codée en tenant compte des couleurs réparties dans son voisinage. Ainsi, on pourrait dire que les différents attributs de l'image visuelle analysée par le cortex visuel primaire sont distribués, par des trajets spécifiques, à ces aires visuelles qui occupent les régions occipito-pariétales et occipito-temporales. Les rôles de ces régions corticales sont illustrés par différents déficits comportementaux : des lésions limitées à certaines de ces régions réduisent les performances visuelles spécifiques, comme nous le verrons.

## Voir, faire et savoir

Selon une conception proposée il y a 20 ans par Leslie Ungerleider et Mortimer Mishkin, de l'Institut national de la santé américain près de Washington, deux systèmes principaux, ou «trajets», de traitement de l'information visuelle prennent leur origine dans le cortex visuel primaire (voir la figure 4). Le premier se dirige vers des régions du lobe temporal et constitue la voie ventrale. Il jouerait un rôle important dans la reconnaissance et l'identification des couleurs, des formes et des objets. Le second, dirigé vers le lobe pariétal et qualifié de voie dorsale, serait impliqué dans l'attribution de relations spatiales, la perception du mouvement, les performances visuo-motrices. L. Ungerleider et M. Mishkin ont résumé les caractéristiques de ces deux voies de façon imagée en disant que la première, la voie ventrale, est susceptible de répondre à la question «Que vois-je?» et que la seconde, la voie dorsale, pourrait répondre à la question «Où se trouve ce que je vois?».



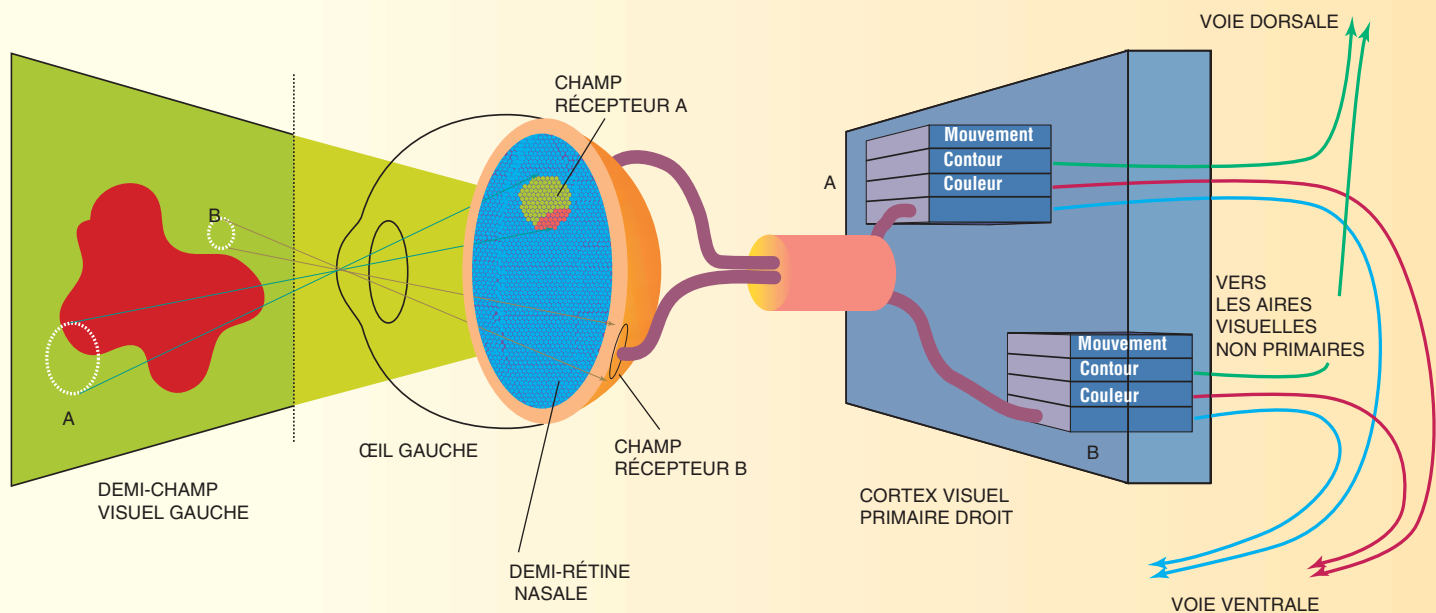
**2. LES AIRES VISUELLES NON PRIMAIRES** reçoivent les informations issues du traitement du champ visuel par le cortex visuel primaire V1 (en violet). Ces aires sont semblables dans les cerveaux de tous les primates (ici un macaque) et extraient de l'information fournie par V1 des renseignements sur la forme, sur la couleur et sur l'identité des objets vus, ainsi que sur leur orientation et sur leur position. Chacune des petites aires colorées traite spécifiquement une de ces informations.

De nombreuses recherches cliniques ont mis en évidence des dissociations frappantes entre la perception et la conscience. Ce sont les neurologues qui, les premiers, ont pris au sérieux une approche neurobiologique de la conscience. L'exemple le plus spectaculaire, que nous avons déjà évoqué, est celui connu sous le nom de la vision aveugle, en anglais *blindsight*, terme plaisamment accrocheur forgé par le neurologue Larry Weiskrantz.

Au début des années 1970, à l'Hôpital national du Queen Square, à Londres, un jeune patient, connu sous le nom de DB, fut opéré d'une malformation artérioveineuse située au pôle occipital de son hémisphère droit. Cette opération élimina l'essentiel de son cortex visuel primaire droit. Comme on s'y attendait, le patient présenta une hémianopsie gauche, c'est-à-dire une cécité complète à tout objet ou événement situé dans la moitié gauche de son champ de vision. Cependant, malgré cette cécité, de nombreuses capacités visuelles étaient préservées. À la condition de bien choisir la façon d'interroger le patient, il fut possible de mettre en évidence sa capacité de pointer vers des lumières, de détecter des mouvements, de discriminer l'orientation de réseaux composés de lignes, de distinguer des formes simples (des X et des O), tout cela dans son champ visuel aveugle ! Après la publication de ce cas en 1974 (et d'un cas très voisin à Munich en 1973), d'autres cas ont été décrits par différents groupes, notamment à Lyon par l'équipe de Marc Jeannerod et de Marie-Thérèse Perrenin. Il s'agit chaque fois de sujets «aveugles» dans une partie de leur champ visuel, mais capables de discriminer, à l'intérieur de la zone aveugle, des formes, des mouvements, des orientations, de la couleur, des papillements, autant de capacités préservées à des degrés variables selon les patients. Il est, bien sûr, impossible à un sujet normal d'imaginer ce que «cela fait» de discerner des choses que l'on ne voit pas.

La façon dont les patients décrivent leur expérience varie beaucoup selon les sujets. Certains prétendent deviner la bonne réponse sans se référer à quelque sensation subjective que ce soit : ils se considèrent comme totalement aveugles. D'autres disent ressentir une certaine sensation qui guiderait leur réponse, sensation qu'ils n'éprouvent cependant pas comme spécifiquement visuelle. Ce que nous retiendrons, c'est que ces capacités visuelles paradoxales ne sont pas simplement des capacités normales affaiblies. Elles s'expriment dans des situations expérimentales contraignantes, lorsque le sujet est «forcé» de choisir entre deux alternatives, et sont effectuées en l'absence totale de toute conscience de ce qui préside à leur exécution. Le phénomène de «vision aveugle» met en évidence le fait que, contrairement à une intuition première, pour atteindre ou saisir un objet, il n'est pas besoin de le «voir», au sens d'en avoir conscience. Il constitue l'exemple le plus spectaculaire d'une dissociation entre perception visuelle, au sens courant du terme, et conscience, au sens d'un accès au contenu explicite de l'expérience subjective de ce que l'on est en train de «voir».

Diverses explications neurologiques de cette vision aveugle ont été proposées et débattues. Si la tournure conflictuelle des débats qu'elle a suscités à ses débuts est aujourd'hui apaisée, la nature des mécanismes et les trajets permettant cette vision paradoxale sont encore discutés. Il existe deux hypothèses principales qui pourraient rendre compte de cette préservation. La première, qui n'est généralement pas retenue, serait que les performances visuelles résiduelles proviendraient de mécanismes purement sous-corticaux : après tout,



**3. LA RÉTINE DÉCOUPE LE CHAMP VISUEL** en une série de zones quasi circulaires, les champs récepteurs, conjugués à des portions de l'espace à travers l'optique de l'œil. Pour chaque champ récepteur, les informations visuelles aboutissent à un module du cortex visuel primaire qui lui est dédié : ainsi le cortex visuel primaire constitue une carte

neuronale du champ visuel. Chaque module contient des sous-ensembles de neurones sensibles à divers attributs du morceau d'image correspondant (ses couleurs, les contours, le mouvement, etc). Les informations triées par ces sous-ensembles sont ensuite envoyées vers les aires visuelles non primaires où le traitement de l'image se poursuit.

une grenouille est dépourvue de cortex, mais elle est capable de suivre et d'atteindre une mouche en plein vol. Toutefois, ces performances ne sauraient être comparées à celles qui sont réalisées par les sujets capables de vision aveugle (la reconnaissance de lettres, par exemple). Reste la seconde hypothèse, que nous détaillerons, selon laquelle ces capacités résiduelles sont dues à des projections visuelles corticales, issues de relais cérébraux (le corps genouillé latéral lui-même ou d'autres structures sous-corticales voisines) qui atteindraient directement les aires visuelles non primaires, en court-circuitant en quelque sorte le cortex visuel primaire (voir la figure 4). Autrement dit, une partie des informations recueillies par la rétine atteindraient les aires secondaires où elles pourraient être traitées, sans passer par les zones du cortex où est construite l'image du champ visuel, conduisant à cette étrange dissociation entre ce qui est vu consciemment (limité à une moitié non aveugle du champ) et l'information disponible dans le cerveau (qui dépasse le simple contenu de la vision consciente).

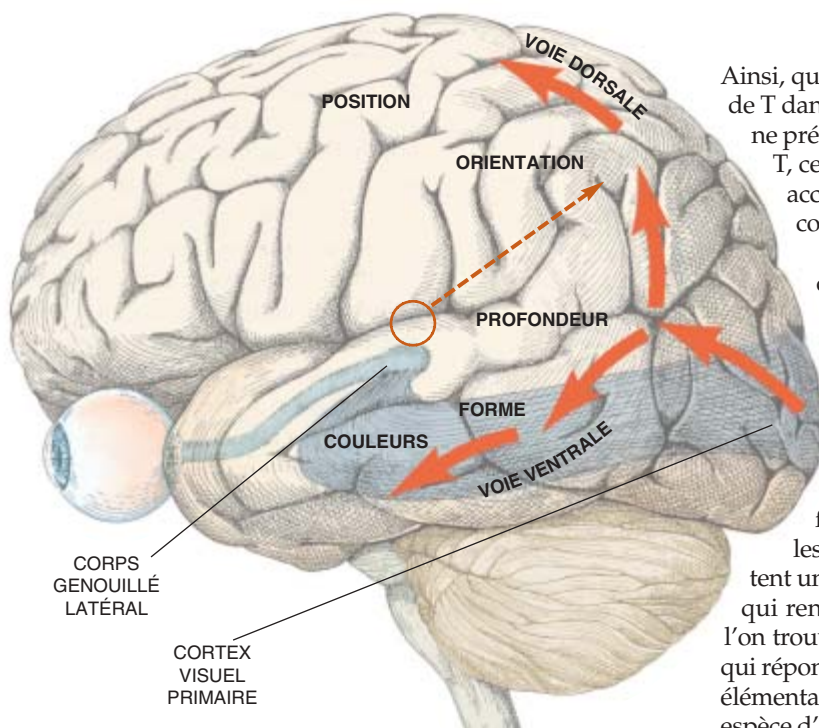
Il existe d'autres exemples neuropsychologiques d'une telle dissociation. Avant d'en proposer une explication neurobiologique, nous en citerons deux : la reconnaissance implicite dans certaines formes d'agnosie visuelle et la négligence unilatérale. L'agnosie visuelle est un déficit limité à un certain type, très élaboré, de comportement visuel. Le patient agnosique est celui qui, bien qu'attentif et intelligent, doté de toutes ses capacités langagières et d'une «vision normale», révèle, par son comportement ou par ses réponses verbales lorsqu'on l'interroge, qu'il ne connaît pas la signification de ce qu'il voit, qu'il ne peut, sur la base de seuls indices visuels, reconnaître certains objets qui lui sont présentés. À la différence de la «vision aveugle», où les patients présentent une lésion du cortex visuel primaire, les patients agnosiques portent des lésions cérébrales situées en dehors du cortex visuel primaire, dans les zones temporales inférieures, situées à l'extrémité ou sur le trajet de la voie ventrale, celle qui est susceptible de répondre à la question «Que vois-je?».

Il y a deux catégories remarquables de patients agnosiques qui manifestent des capacités visuelles allant bien au-delà

de ce que leur propre introspection ou leurs performances à des tests visuels explicites révèlent. La prosopagnosie est une agnosie qui porte sur une catégorie bien particulière d'objets visuels : les visages. Il s'agit d'un déficit spécifique consécutif à une lésion cérébrale limitée à une zone circonscrite de la voie ventrale, que des techniques d'imagerie cérébrale récentes localisent dans le gyrus fusiforme, confirmant des résultats anatomo-cliniques plus anciens, mais plus incertains. Ce déficit est indépendant des altérations éventuelles dans la reconnaissance des objets (agnosie d'objets), et ne dépend pas des traitements visuels précoces ni de la mémoire. Il semble aujourd'hui bien établi qu'il y a généralement dans la prosopagnosie une dissociation spectaculaire entre l'impossibilité de reconnaître explicitement un visage, et la preuve que, de façon indirecte, le visage a été implicitement reconnu. Cette reconnaissance tacite est démontrée par des mesures des variations cutanées de conductance, qui signent la mobilisation de phénomènes végétatifs ou émotionnels, par des mesures de temps de réaction et autres procédures destinées à tester indirectement la reconnaissance. Lorsqu'un sujet prosopagnosique voit un visage familier, sa fiancée par exemple, qu'il ne reconnaît pas «explicitement», son cœur bat cependant plus vite. Selon le «détecteur de mensonge», le corps a bien reconnu le visage, mais l'esprit ne le sait pas.

## L'agnosie

L'agnosie des formes visuelles est aussi un bon exemple d'une dissociation entre deux aspects de perception visuelle, celle destinée à déclencher et à guider l'action, celle destinée à fournir une représentation consciente de ce qui est vu. Il y a une dizaine d'années, Melvyn Goodale, de l'Université Western Ontario au Canada, et David Milner, de l'Université de Durham en Grande-Bretagne, ont présenté une révision de la conception de la dualité du système visuel cortical telle que L. Ungerleider et M. Mishkin l'avaient initialement proposée. Au lieu de répondre aux questions «Que vois-je?» et «Où?», les deux systèmes répondraient aux questions «Que vois-je?» et «Comment?». Ainsi, des patients,



**4. LES VOIES DORSALE ET VENTRALE** (flèches) acheminent l'information vers les aires non primaires et comparent ce que voit le sujet avec ce qu'il sait ou avec ce qu'il fait. La voie ventrale (du cortex visuel primaire vers le lobe temporal) identifie les objets visuel. La voie dorsale (vers le lobe pariétal) détermine leur orientation et leur position. La persistance de certaines de ces capacités visuelles chez des sujets dont le cortex visuel primaire est détruit suggère que l'information peut atteindre ces voies en court-circuitant le lobe occipital, peut-être à partir d'un noyau voisin du corps genouillé latéral (cercle et flèche orange en pointillés).

porteurs de lésions bilatérales du cortex pariétal qui présentent des signes distincts et opposés de ceux d'une agnosie d'objet et que l'on désigne du nom d'ataxie optique, ont de profonds troubles de l'attention spatiale, des déplacements du regard et du guidage du mouvement de la main pour saisir un objet. Alors que ces patients n'ont guère de difficultés à reconnaître les objets familiers (ils ne sont pas agnosiques), ils ne parviennent pas à les saisir. Non seulement ils exécutent des mouvements mal dirigés, erratiques, pour atteindre l'objet, mais quand ils y réussissent, ils sont obligés de corriger leur prise, par tâtonnements successifs, ce qu'un sujet normal ne fait que très rarement. Ces observations suggèrent que les lésions pariétales affectent la possibilité d'utiliser les informations spatiales d'un objet pour le transport de la main à son voisinage et la disposition des doigts ajustée à sa taille, sa forme et son orientation. La voie ventrale, celle qui répond à la question «Que vois-je?», serait intacte, mais la voie dorsale serait atteinte. Cette voie ne répondrait pas simplement à la question «Où se trouve ce que je vois?», mais, plus précisément, à la question «Comment devrais-je m'y prendre pour l'attraper?».

Inversement, une autre patiente présentant une agnosie visuelle d'objet à la suite d'un empoisonnement au monoxyde de carbone est incapable de reconnaître un objet, sa taille, sa forme et son orientation, mais parvient pourtant à guider correctement sa main et à ajuster finement ses doigts sur cet objet, par exemple, à saisir une carte et à l'insérer dans une fente d'orientation quelconque. Ainsi sans perception consciente, cette patiente est encore capable d'utiliser des informations visuelles pour diriger sa saisie. La voie dorsale serait intacte, la voie ventrale atteinte. Certes, l'information visuelle préservée disponible à son système d'action pariétal est limitée.

Ainsi, quand on lui demande d'insérer des objets en forme de T dans des fentes correspondantes, elle échoue souvent, ne présentant correctement que l'une des deux barres du T, ce qui semble indiquer que si elle peut avoir encore accès à l'information sur une orientation, elle ne peut combiner de façon cohérente plusieurs orientations.

Il est remarquable que les diverses zones visuelles distinctes qui forment les voies ventrale et dorsale soient peuplées de neurones dont les propriétés sont accordées au type de traitement qu'elles opèrent. Ainsi, dans les régions pariétales, trouve-t-on des neurones sensibles non seulement au mouvement, mais aussi à la trajectoire et à la vitesse d'une cible ; ils ne traitent pas sa couleur, mais tiennent compte des mouvements relatifs du fond sur lequel la cible se déplace. En revanche, dans les zones visuelles temporales, les neurones manifestent une préférence marquée pour des attributs de l'objet qui rendent possible son identification. C'est ainsi que l'on trouve, dans le sillon temporal inférieur, des neurones qui répondent de façon sélective à des formes géométriques élémentaires, des croix, des fourches, des arêtes, formant une espèce d'alphabet de formes élémentaires prêtes à être combinées en formes plus complexes. Chez les primates, une population assez nombreuse de neurones est même sensible à des configurations naturelles qui recouvrent, pour ces animaux, une grande signification biologique : les mains et les visages.

## La négligence

Des lésions circonscrites du lobe pariétal inférieur réduisent considérablement la précision avec laquelle des objets situés dans le champ visuel du côté opposé à la lésion peuvent être localisés. Cet effet est spectaculaire lorsque la lésion touche le cortex pariétal de l'hémisphère droit produisant ce que l'on nomme une négligence unilatérale gauche. Ces patients négligent tout ce qui se trouve dans la moitié gauche de leur espace, ils négligent de se coiffer la moitié gauche de leur chevelure, ils n'enfilent que la manche droite de leur pardessus, ne dessinent qu'un côté d'une figure ; cette négligence affecte même la mémoire ou la production d'images mentales. De nombreuses expériences montrent que ces patients traitent cependant l'information visuelle présentée dans le champ «négligé». Nous n'en citerons qu'une. On présente brièvement dans le centre du champ visuel du sujet une suite de lettres formant un mot (o, i, s, e, a, u) ou une suite de lettres distribuées au hasard et ne formant pas un mot (s, a, u, i, o, e). La tâche, classique en psycholinguistique, dite de décision lexicale, consiste à dire le plus rapidement possible s'il s'agit d'un mot ou d'un non-mot. Si la présentation de la suite de lettres est précédée de la présentation d'une image sémantiquement liée au mot présenté (par exemple, l'image d'un canari juste avant les lettres o, i, s, e, a, u), la réponse «mot» sera plus rapide, même si l'image a été présentée si rapidement que le sujet n'a pas eu le temps de la percevoir, et ceci que la présentation de l'image ait été faite dans le champ normal ou dans le champ «négligé». Cela, comme de nombreux autres exemples, conforte l'idée que le sujet a pu utiliser ce qui lui a été présenté visuellement, mais qu'il nie avoir «vu». Il s'agit bien encore d'une dissociation entre la perception visuelle et la conscience de ce que l'on voit.

## Où se forge la conscience ?

On pourrait multiplier les exemples. Une multitude de dissociations spectaculaires ont été décrites entre ce qu'un patient, souffrant d'une lésion cérébrale circonscrite, est capable de réaliser, parce qu'il conserve ses capacités de percevoir, de mémoriser, de choisir et d'arranger l'information pertinente pour réaliser un geste, saisir un objet, éviter un obstacle et ce dont il a conscience. Autant de comportements qu'il exécute sans savoir pourquoi ni comment.

Un résumé naïf de ce qui précède pourrait nous conduire à la conclusion suivante : la construction d'une image consciemment perçue est réalisée dans le cortex visuel primaire du sujet, la reconnaissance des objets visuels et leur localisation, ainsi que la comparaison entre ce que l'on voit et ce que l'on fait sont réalisées dans des aires visuelles secondaires situées dans les régions occipito-pariétale et occipito-temporales, via la voie dorsale (pour les tâches spatiales) et la voie ventrale (pour les tâches de reconnaissance). Cependant, il faut se garder des conclusions hâtives. Que l'on puisse faire quelque chose sans savoir qu'on le fait parce qu'il manque un morceau de cerveau ne signifie pas que le morceau en question est le corrélat recherché de la conscience perdue. En fait, il est peu vraisemblable que le cortex visuel primaire soit le corrélat de la conscience visuelle ; celui-ci serait plutôt à rechercher du côté du lobe temporal. Voici pourquoi.

L'homme à qui l'on présente à chaque œil indépendamment, mais simultanément, un stimulus visuel différent, perçoit alternativement, et au hasard, soit l'une, soit l'autre des stimulations, mais jamais une chimère des deux. On qualifie ce type de stimulation de dichoptique. Le singe est sujet au même phénomène d'ambiguïté, dit de rivalité binoculaire. Dans une telle expérience, Nikos Logothetis et ses collègues de l'Institut Max Plank de Tübingen, en Allemagne, présentent à un singe, en stimulation dichoptique, des fleurs à l'œil gauche, et un visage à l'œil droit. On apprend à l'animal à presser la clé de gauche lorsqu'il voit un visage, et la clé de droite lorsqu'il voit des fleurs. En enregistrant l'activité neuronale évoquée par la stimulation dans diverses aires visuelles, on recherche des neurones «sensibles» aux visages, notamment sur le trajet ventral dont on a vu qu'il en contient. Ayant repéré l'un d'eux dans le lobe inféro-temporal, N. Logothetis et ses collègues ont poursuivi les stimulations dichoptiques. Ils ont constaté que seuls les neurones sensibles aux visages répondent par une décharge de potentiels d'action lorsque l'animal, en poussant la clé de gauche, manifeste qu'il a «vu» le visage. Si le singe nous fait savoir, en tirant la manette de droite, qu'il «voit» des fleurs, les neurones «visages» restent silencieux. On pourrait dire, de façon imagée, que dans cette expérience, ces neurones du cortex inféro-temporal répondent comme le singe, qu'ils codent la même information que la «conscience» du singe.

Toutefois, la seule activation du trajet ventral n'est pas suffisante pour éveiller la conscience, comme des expériences récentes de Stanislas Dehaene et de ses collègues d'Orsay l'ont montré en combinant, chez l'homme, des expériences psycholinguistiques d'amorçage et des recueils d'activités cérébrales métaboliques et électriques (voir *La perception subliminale : un aperçu sur l'inconscient*, par Lionel Naccache et Stanislas Dehaene, page 96). Ce serait moins l'activation des aires visuelles ventrales que la corrélation entre ces activités et celles qui sont situées dans les régions frontales qui susciterait la prise de conscience. La conscience



**5. L'HÉMINÉGLIGENCE touche certaines personnes atteintes de lésions du lobe pariétal qui semblent ignorer totalement les informations portées par le champ visuel du côté opposé à la lésion. Ici, on a demandé à un sujet de barrer chacun des traits dessinés sur la feuille par l'examineur. Malgré ce handicap, des tests ont montré qu'une partie de l'information contenue dans le champ visuel négligé est disponible dans le cerveau sans que le sujet en soit conscient.**

résiderait non pas dans une zone corticale donnée, mais dans la liaison dynamique, transitoire, entre des représentations neurales des objets, sous forme de motifs spatio-temporels d'activités d'assemblées de neurones, elles-mêmes dynamiques et résidant dans des régions qui peuvent être éloignées les unes des autres. L'idée que la conscience visuelle dépendrait de corrélations entre les activités éloignées est très séduisante, elle invite à repenser les relations entre ce que l'on perçoit et ce que l'on fait, ce que l'on voit et ce que l'on croit voir. Les informations qui sont contenues dans notre perception consciente sont extraites du signal issu de la rétine dans différentes régions corticales (les cortex visuels primaire et non primaire), mais la perception consciente elle-même émergerait de la confrontation, au cours du temps, des résultats produits par ces différentes régions.

Reste que désormais, pour mieux comprendre les relations entre la perception visuelle et la conscience, de sérieuses analyses conceptuelles préalables sur ce que veut dire percevoir et être conscient seront nécessaires. De nombreux philosophes et neurobiologistes s'y emploient.

---

Michel IMBERT, directeur d'études à l'École des hautes études en sciences sociales et professeur à l'Institut universitaire de France, a créé le Centre de recherches cerveau et cognition du CNRS et de l'Université P. Sabatier de Toulouse.

L. UNGERLEIDER et M. MISHKIN, *Two cortical visual systems*, in *Analysis of visual behavior*, The MIT Press, 1986.

M. IMBERT et S. DE SCHONEN, *Vision*, in *Traité de Psychologie expérimentale*, PUF, pp. 345-432, 1994.

A. MILNER et M. GOODALE, *The Visual Brain in Action*, Oxford University Press, 1995.

D. VAN ESSEN et E. DEYEO, *Concurrent processing in the primate visual cortex*, in *The Cognitive Neurosciences*, MIT Press, pp. 384-400, 1995.

P. JACOB et M. JEANNEROD, *Quand voir c'est faire*, in *Rev. Int. Philosophie*, vol. 53, pp. 293-319, 1999.

P. VERSTICHEL, *La reconnaissance des visages*, in *Pour la Science*, n° 288, 2001.

---

# La perception subliminale : un aperçu sur l'inconscient

LIONEL NACCACHE • STANISLAS DEHAENE

*Aujourd'hui, on sait explorer les propriétés psychologiques et les bases cérébrales de nombreux processus cognitifs inconscients à l'aide d'images subliminales qui, tout en échappant à notre expérience consciente, sont néanmoins perçues et traitées par le cerveau.*

**S**i le projet d'une exploration scientifique de la conscience évoque le plus souvent un programme démesuré dont l'ambition frise la naïveté, force est de constater que les premières questions qui se posent au neuroscientifique sont d'une clarté déconcertante : existe-t-il une région cérébrale particulière dont l'activité produirait la conscience ? Si un tel «centre de la conscience» n'existe pas, comment la conscience est-elle alors sous-tendue par l'activité du cerveau ?

Faut-il être conscient d'un objet pour se le représenter mentalement ? Autrement dit, notre perception se résume-t-elle à la perception consciente, ou bien notre cerveau a-t-il accès et traite-t-il des informations à notre insu ? Si tel est le cas, quelles sont les distinctions entre nos représentations mentales conscientes et celles qui ne le sont pas ? L'évocation de ces questions fait apparaître la pertinence de l'exploration scientifique de la cognition inconsciente, qui permet d'ouvrir une fenêtre offrant une perspective précieuse sur le propre de la conscience.

Comment donc étudier les représentations mentales inconscientes d'un être humain de manière reproductible et mesurable ? Nous évoquerons d'abord, succinctement, les études de malades atteints de divers syndromes neurologiques secondaires à des lésions cérébrales, dont le dénominateur commun est une altération, voire une disparition de certains contenus conscients : elles ont révélé l'existence de riches processus mentaux inconscients. Pour étudier de tels processus cognitifs inconscients chez des sujets neurologiquement sains, les psychologues ont élaboré un grand nombre de situations expérimentales dont la plus connue est la perception subliminale. Quand on présente à un sujet une image (par exemple, un mot) pendant une durée très brève (de l'ordre de 20 à 40 millisecondes) en entourant sa présentation par deux autres stimulus qualifiés de masques (par exemple, des motifs géométriques), on peut empêcher l'image masquée d'être consciemment perçue : elle est subliminale.

Cette image masquée, qui n'est pas perçue consciemment, peut toutefois faire l'objet d'un traitement cognitif, ce qui est mis en évidence quand on observe un effet de cette image sur le comportement du sujet. Pour étudier d'éventuels impacts, la méthode la plus employée se nomme l'amorçage masqué : il s'agit de présenter un premier stimulus – l'amorce – dans des conditions de masquage, puis

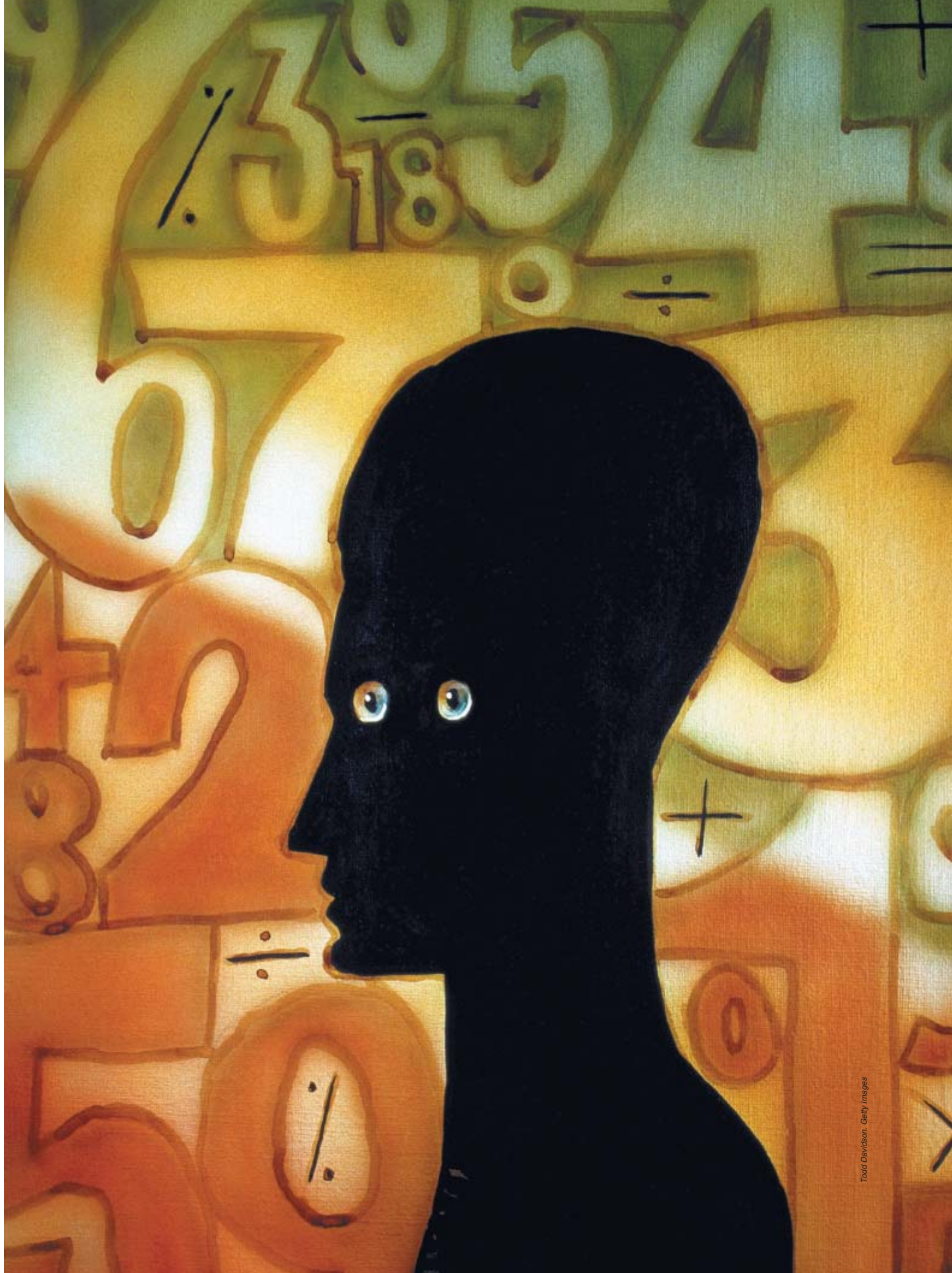
de le faire suivre par un second stimulus – la cible – consciemment perceptible. En demandant au sujet de répondre au stimulus cible en suivant des instructions particulières, on vérifie si le stimulus amorce inconsciemment perçu influe sur les réponses au stimulus cible.

Ainsi, nous avons conduit diverses expériences, où l'on présente au sujet deux chiffres compris entre 1 et 9, le premier étant l'amorce masquée et le second la cible (voir la figure 2). On demande aux sujets de comparer le nombre cible à 5, en appuyant, le plus rapidement possible, sur l'un des deux boutons placés devant lui : l'un correspond à la réponse «inférieur à 5», l'autre à la réponse «supérieur à 5». Le sujet répond plus vite quand le nombre amorce et le nombre cible sont tous les deux inférieurs à 5 ou tous les deux supérieurs à 5 (essais qualifiés de congruents), et plus lentement quand l'amorce et la cible sont de part et d'autre de 5 (essais non congruents). L'image subliminale exerce donc une influence sur la réponse du sujet : cet effet d'amorçage témoigne d'un traitement cognitif inconscient du chiffre amorce.

## Codage de l'information

Dans ces expériences, nous avons fait varier la nature des paires amorce et cible, en présentant des 5 écrits en toutes lettres ou en chiffres arabes. Nous cherchions à déterminer à quel niveau de codage les nombres amorces sont représentés inconsciemment. En effet, le traitement inconscient du nombre amorce peut avoir lieu à des niveaux de codage différents : depuis des représentations visuelles du stimulus (par exemple, l'analyse de la forme géométrique et des contours de 4), jusqu'à des représentations motrices de la réponse qui lui est associée (appuyer avec la main droite), en passant par des niveaux de traitement de nature lexicale (dans lesquels les stimulus 4 et quatre correspondent à un même objet), voire sémantique (dans lesquelles c'est la quantité numérique qui est traitée) (voir la figure 3). Nous avons montré que l'effet d'amorçage persiste quelle que soit la notation utilisée : le nombre amorce accède donc à un

**1. LES IMAGES SUBLIMINALES** sont des images exposées trop brièvement pour être perçues consciemment. Elles sont toutefois traitées inconsciemment. Par exemple, des chiffres présentés trop peu de temps pour être visibles sont néanmoins représentés par plusieurs régions du cerveau.





**2. DANS CETTE EXPÉRIENCE D'AMORÇAGE VISUEL MASQUÉ, on présente un nombre dit cible au sujet (ici le chiffre 4), précédé d'un nombre masqué qu'il ne perçoit pas consciemment, l'amorce (ici le chiffre 2). Le sujet doit comparer le plus rapidement possible le nombre cible au nombre 5 à l'aide de deux boutons, l'un pour répondre «inférieur à 5», et l'autre «supérieur à 5». Les temps de réponse et les taux**

**d'erreurs des sujets sont enregistrés à l'aide d'un ordinateur. La perception «subliminale» se manifeste par des effets d'amorçage qui démontrent que le nombre amorce a été traité : par exemple, les sujets répondent plus vite lorsque l'amorce subliminale et le nombre cible sont tous les deux inférieurs à 5 ou tous les deux supérieurs à 5 que lorsque l'amorce et le nombre cible sont situés de part et d'autre de 5.**

niveau de représentation indépendant de sa forme visuelle, c'est-à-dire à un codage abstrait qui ne s'intéresse plus qu'à la quantité numérique symbolisée.

Nous décrivons les principales propriétés psychologiques de ces processus perceptifs subliminaux, avant de faire état des connaissances sur leur substrat cérébral, déterminées à l'aide d'expériences de perception subliminale dans lesquelles on enregistre les variations d'activité cérébrale à l'aide d'outils, telles l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique (IRM), la caméra à positons, l'électroencéphalographie ou la magnéto-encéphalographie. Enfin, nous exposerons les bases d'un modèle général du traitement conscient et non conscient qui rend compte des résultats.

## Lésions cérébrales et processus inconscients

Dès la fin des années 1960, plusieurs équipes de psychologues ont étudié les représentations mentales inconscientes chez des patients ayant des lésions cérébrales, qui altèrent et, parfois même, font disparaître certaines représentations conscientes. À titre d'exemple, le groupe d'Ernst Pöppel à l'Université de Munich, puis celui du psychologue britannique Larry Weiskrantz, à l'Université d'Oxford, ont étudié certains malades qualifiés d'aveugles corticaux. De tels patients ont perdu la vision dans certaines régions du champ visuel (les scotomes) suite à une destruction partielle du cortex visuel primaire. De tels patients prétendent ne pas percevoir des stimulus présentés au sein de leur scotome. Pourtant, des expériences dites de tâches à choix forcé, dans lesquelles les psychologues obligent le patient à donner une réponse, ont révélé des résultats insoupçonnés. Par exemple, si l'on demande à l'un de ces malades de détecter la présence d'un stimulus présenté au sein de ce scotome (répondre «absent» ou «présent» à chaque essai), ou encore de diriger son regard vers le point précis où ces stimulus sont présentés, le patient se révèle souvent capable de répondre correctement tout en affirmant ne rien avoir vu tout au long de l'expérience. Ce phénomène singulier porte le nom de vision aveugle.

Dans un registre voisin, l'étude de certains patients atteints d'une amnésie antérograde sévère, qui se traduit dans la vie quotidienne par un véritable «oubli à mesure» interdisant toute élaboration de nouveaux souvenirs autobiographiques, a montré l'existence d'autres formes de mémoires incons-

cientes. De tels patients sont capables d'apprendre des tâches motrices relativement complexes qui nécessitent plusieurs séances successives d'apprentissage, par exemple suivre du doigt la trajectoire d'une cible tournant autour d'un axe (tâche du rotor), aussi rapidement qu'un sujet sain, bien qu'ils n'aient aucun souvenir conscient des nombreuses périodes d'entraînement! Depuis, de telles dissociations ont été observées dans la plupart des syndromes neuropsychologiques classiques comme l'aphasie (troubles de la compréhension et de la production du langage) ou la prosopagnosie (troubles de la reconnaissance et de l'identification des visages).

Depuis les années 1970, grâce à la technique de perception subliminale, les psychologues ont étudié les processus cognitifs inconscients chez des sujets sains. Ils ont mis en évidence des processus inconscients qui touchent des niveaux de représentation très variés, tels la forme visuelle, l'orthographe et la phonologie des mots, le contenu émotionnel d'une image, ou même le contenu sémantique de certains stimulus (des nombres ou des dessins d'objets, par exemple). Ainsi, la plupart des formes de représentations mentales semblent accessibles inconsciemment, c'est-à-dire qu'il n'existerait pas de format de représentation exclusivement associé au traitement conscient.

## Propriétés de la perception subliminale

Sans détailler tous les résultats issus des expériences sur la perception subliminale, nous isolerons trois de leurs caractéristiques communes. Premièrement, la durée de vie des représentations mentales inconscientes est très brève, de l'ordre de la centaine de millisecondes. En faisant varier le délai qui sépare la présentation de l'amorce de celle de la cible, Anthony Greenwald et ses collègues de l'Université de Seattle, aux États-Unis, ont montré que les effets d'amorçage disparaissent dès que ce délai dépasse la centaine de millisecondes. Une représentation mentale inconsciente présente donc un caractère évanescent. Par conséquent, la capacité à maintenir durablement une représentation mentale nécessiterait d'être consciente.

La deuxième caractéristique des processus inconscients repose sur le constat suivant : on peut activer inconsciemment un nombre important de types de représentations plus ou moins abstraites, mais certaines de leurs manipulations semblent impossibles tant que le sujet ne prend

pas conscience de ces représentations. En 1995, Phil Merikle et ses collègues de l'Université de Waterloo au Canada ont apporté une illustration de ce principe. Ils ont étudié la capacité des sujets à contrôler l'inhibition dans une tâche conflictuelle dite de Stroop. L'effet Stroop, du nom de son découvreur, est l'interférence d'une tâche automatique avec une tâche qui requiert de l'attention. On distingue deux types de tâches : celles que nous accomplissons automatiquement, à force d'apprentissage, et les autres, dites contrôlées, qui nécessitent que nous soyons concentrés. Par exemple, la lecture chez les adultes est une tâche tellement automatique qu'elle devient irrépressible : on ne peut s'empêcher de lire ce qui nous tombe sous les yeux.

Dans l'expérience menée par P. Merikle, les sujets doivent indiquer la couleur d'un carré qui est soit rouge, soit vert. À chaque essai, le carré de couleur est précédé par un mot amorce non coloré consciemment visible, qui est soit le mot *rouge*, soit le mot *vert*. Dans cette situation, l'effet Stroop classique est observé : les réponses sont plus rapides lorsque le mot amorce et la couleur cible sont congruents (*vert* puis le mot cible de couleur verte) que lorsqu'ils sont non congruents (*vert* puis une cible rouge). Dans une seconde version de l'expérience, on soumet les sujets à une série d'essais qui contient surtout des essais non congruents (75 pour cent). Les sujets modifient alors spontanément leur stratégie en tirant avantage de la proportion majoritaire des essais non congruents : ils préparent de préférence une réponse opposée à celle qui serait spontanément associée au stimulus amorce (ils préparent une réponse «rouge» en réponse à l'amorce *vert*), de sorte qu'ils répondent à présent plus rapidement aux essais non congruents qu'aux essais congruents !

On assiste là à une inversion de l'effet Stroop. P. Merikle n'a observé cette inversion stratégique que lorsque les sujets perçoivent consciemment l'amorce (elle est présentée assez longtemps pour être perçue). Lorsqu'elle est subliminale, elle n'active que la réponse congruente, et l'on retrouve un effet Stroop classique même dans les séries contenant une majorité d'essais non congruents. Cet exemple démontre

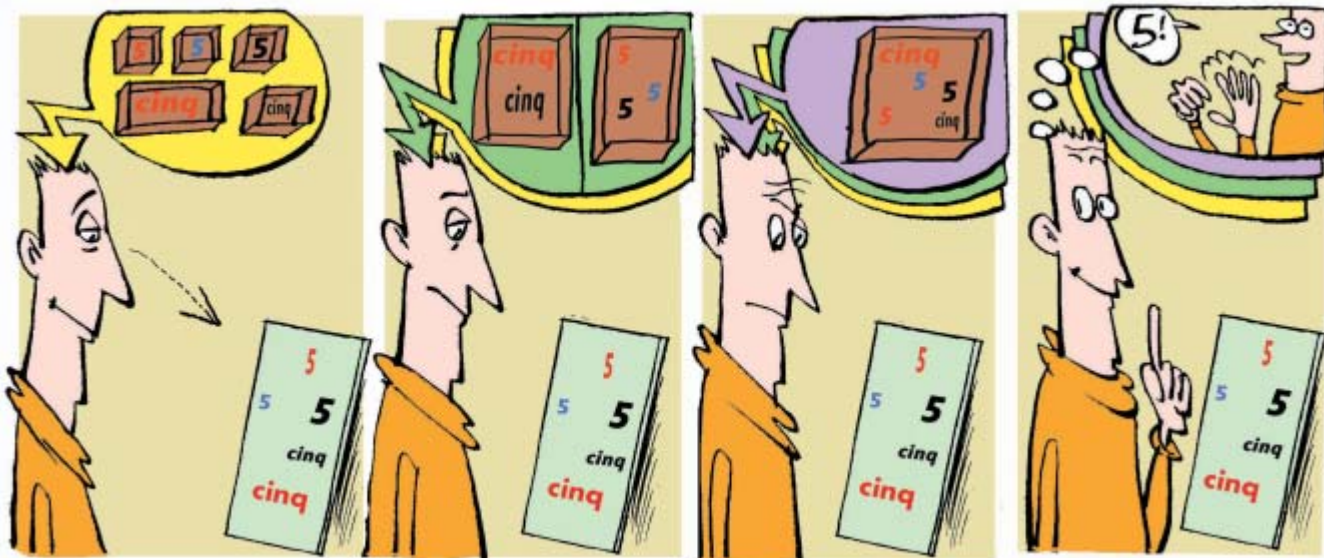
que notre capacité à déployer une stratégie nouvelle et à inhiber des traitements automatiques dépend de la disponibilité consciente de l'information concernée.

La dernière caractéristique des effets d'amorçage masqués est que, contrairement à ce que l'on a longtemps pensé, ils ne reflètent pas nécessairement des traitements automatiques, mais ils dépendent en réalité de l'attention consciente des sujets. Nous avons, par exemple, montré que si l'on s'arrange pour que le sujet ne puisse pas focaliser son attention au moment où les amorces masquées et les cibles sont présentées, on fait totalement disparaître les effets d'amorçage inconscients. Ainsi, le traitement inconscient n'est pas indépendant de l'attention du sujet. Il suit les voies de traitement mises en place consciemment par le sujet pour traiter la cible.

## Le substrat cérébral de la perception subliminale

Les psychologues se sont essentiellement intéressés à la perception visuelle inconsciente de mots, de nombres ou de dessins, mais un nombre important de travaux d'imagerie cérébrale porte aussi sur une catégorie de stimulus riches en contenu émotionnel : les visages. Depuis longtemps, on connaît le rôle crucial d'une petite région du système limbique, le noyau amygdalien, dans l'analyse des émotions : l'activation du noyau amygdalien varie en fonction de l'intensité de l'émotion et semble plus marquée pour la peur que pour la joie.

En 1998, Paul Whalen et ses collègues de l'Université du Wisconsin ont étudié, à l'aide de l'IRM fonctionnelle, les corrélats cérébraux de la perception inconsciente des visages, c'est-à-dire ses supports anatomiques. Ils présentent des photographies de visages humains qui n'expriment pas d'émotion particulière, suffisamment longtemps pour que les sujets en élaborent une expérience consciente. À l'insu des sujets, chacun de ces visages est précédé par la présentation très brève (33 millisecondes) d'un visage exprimant une émotion forte (peur ou joie). Les sujets déclarent qu'ils ne



**3. LA REPRÉSENTATION MENTALE D'UNE INFORMATION visuelle s'effectue selon différents niveaux de codage.** À un premier niveau, l'information est codée en fonction des coordonnées spatiales des objets (ici, des 5 et des cinq) : chaque objet est différent et a son propre codage. Puis, les représentations sont de plus en plus abstraites. Bien que les objets aient une couleur, une taille, une forme ou une orientation diffé-

rentes, ce sont des représentations d'une forme visuelle unique : celle du 5 écrit en chiffres arabes (de même, les cinq correspondent à la forme visuelle en notation écrite). À un niveau plus abstrait, les 5 et les cinq sont reconnus comme deux versions d'une forme lexicale unique. À un niveau encore plus abstrait, les nombres sont représentés sous une forme sémantique : la quantité 5, comprise entre 4 et 6.

voient que le visage neutre (le visage expressif masqué n'est pas consciemment perçu). Pourtant, le noyau amygdalien est davantage activé par des visages masqués exprimant la peur que par des visages masqués joyeux.

John Morris et son équipe de l'Institut de neurosciences cognitives, à Londres, ont confirmé par IRM fonctionnelle que le noyau amygdalien droit est activé par la présentation d'images subliminales de visages marquant la peur. En 1999, ils ont en outre montré qu'une voie de traitement sous-corticale – empruntant le colliculus supérieur – est activée lors de ce processus perceptif inconscient. Ainsi, il existe bel et bien des processus de haut niveau, ici liés à l'émotion, mis en œuvre sans que nous en ayons conscience.

L'interprétation de ces résultats reste compatible avec la conception neurologique hiérarchique classique, proposée par le neurologue anglais Hughlings Jackson, au XIX<sup>e</sup> siècle. Elle postule que la conscience résulterait du fonctionnement de l'écorce cérébrale (le cortex), tandis que les étages inférieurs (ici le colliculus) et phylogénétiquement plus anciens (l'amygdale) traiteraient l'information inconsciemment. Toutefois, dans les années 1990, plusieurs équipes ont obtenu des résultats qui précisent cette hypothèse, en réfutant l'idée que toute activité du cortex s'accompagnerait nécessairement d'une conscience de cette activité.

À titre d'exemple, nous avons montré dans l'expérience d'amorçage visuel masqué numérique (chiffres inférieurs ou supérieurs à 5) une activation notable de la région du cortex moteur que les sujets auraient utilisée pour répondre au nombre amorce, nombre qu'ils ne percevaient pourtant pas consciemment ! C'est-à-dire que quand les sujets avaient reçu comme consigne d'appuyer sur le bouton gauche pour répondre «supérieur à 5» au nombre cible, et que le nombre 9 leur était présenté comme amorce masquée, ils activaient inconsciemment la région du cortex moteur de l'hémisphère droit qui commande les mouvements de la main gauche. Ces résultats démontrent que des régions motrices du cortex, activées lors d'actes conscients, peuvent être activées inconsciemment. Autrement dit, leur activité n'est pas nécessairement liée à la programmation et à l'exécution d'actions conscientes. On en déduit que toute activité corticale ne participe pas nécessairement au contenu conscient du sujet.

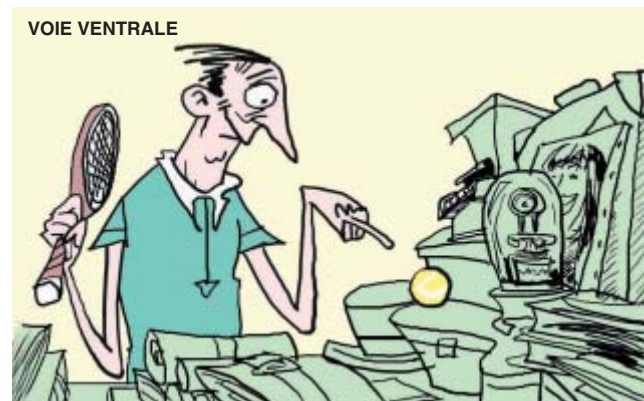
Comment dès lors interpréter ces résultats dans un cadre théorique ? Depuis le début des années 1980, et d'après les

travaux de Leslie Ungerleider et de Mortimer Mishkin, de l'Institut américain de santé mentale, on postule que les régions cérébrales visuelles sont organisées en deux voies de traitement interconnectées : la première, dite «voie ventrale», s'étend des régions corticales postérieures jusqu'aux régions les plus antérieures de la face inférieure du lobe temporal (voir la figure 4). Cette voie est souvent qualifiée de voie du «quoi?». Elle sous-tend des processus d'identification visuelle de plus en plus abstraits qui nous permettent de reconnaître tel ou tel objet, indépendamment de sa taille, de sa position ou de son orientation dans la scène que nous observons. La seconde voie, qualifiée de «voie dorsale», s'étend des régions visuelles postérieures jusqu'aux régions du cortex pariétal. En un mot, cette voie visuelle dorsale, aussi nommée voie du «où?» et du «comment?» sous-tend notre interaction motrice avec les objets visuels qui nous entourent. Elle est par exemple à l'œuvre lorsque nous jouons au tennis.

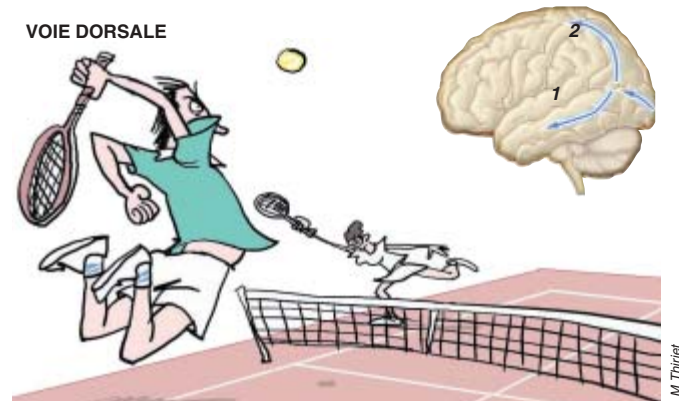
## Voie dorsale et voie ventrale

De nombreux auteurs ont explicitement formulé une vision dichotomique entre le conscient et l'inconscient, qui rappelle celle de Jackson même si la partition anatomique proposée ne s'exprime plus en termes de cortex et de sous-cortex. David Milner, de l'Université de Durham, en Grande-Bretagne, et Melvyn Goodale, de l'Université de Western Ontario, au Canada, ont ainsi postulé que notre voie visuelle dorsale «pragmatique» et «rapide» fonctionne sans que nous ayons conscience des fruits de ses calculs. Selon eux, notre «conscience visuelle» trouverait sa source dans l'activité neuronale de notre voie visuelle ventrale.

Les études neurophysiologiques du masquage visuel nuancent cette thèse, qui demeure pourtant assez populaire dans la communauté neuroscientifique. Chez le singe éveillé, le groupe d'Edmund Rolls, de l'Université d'Oxford, a montré que des neurones situés dans la voie visuelle ventrale – précisément dans le cortex inféro-temporal – sont activés quand des visages masqués sont présentés. Cependant, les réponses des neurones sont alors moins intenses et moins prolongées que lorsque ces mêmes visages sont présentés en l'absence de masquage visuel (longuement). Plus récemment encore, nous avons contribué à délimiter chez l'homme les frontières des territoires



**4. LES AIRES VISUELLES** du cerveau sont organisées en deux voies de traitement parallèles (l'information visuelle suit les deux voies en même temps). Quand on cherche par exemple une balle de tennis parmi divers objets, l'information visuelle empruntant la voie ventrale (1) sert à reconnaître les objets. En revanche,



lors d'une partie de tennis, l'information visuelle empruntant la voie dorsale (2) régit «automatiquement» nos mouvements en fonction de la position de la balle, de sa vitesse supposée, de notre élan... Cette voie ventrale peut également coder des informations visuelles dont nous n'avons pas conscience.

corticaux de la voie ventrale susceptibles de s'activer inconsciemment. Nous avons en effet observé que des mots masqués sont traités par le gyrus fusiforme, une partie du cortex inférieur temporal.

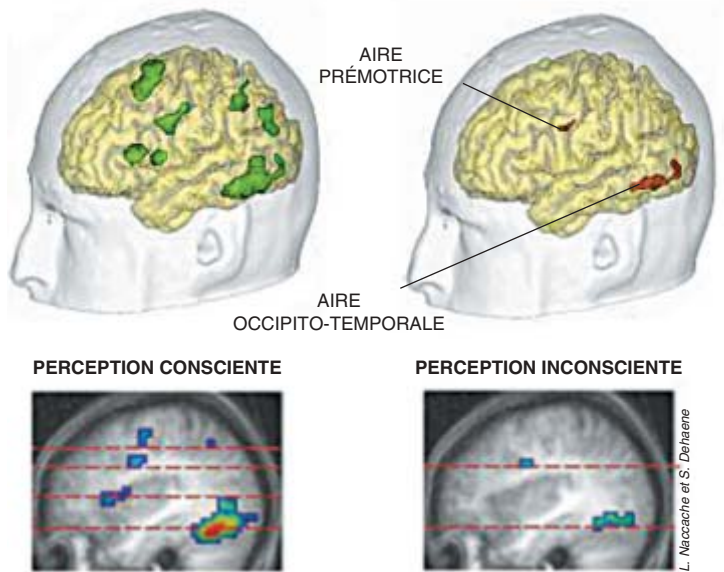
Dans cette étude, nous avons comparé les régions cérébrales activées par la lecture d'un mot visible à celles activées par la perception inconsciente du même mot (voir la figure 5). Les mots masqués activent un réseau d'aires cérébrales impliquées dans la perception visuelle des mots ainsi que dans leur probable codage phonologique (programmation de la prononciation du mot). En revanche, certaines régions cérébrales pariétales et frontales ne sont activées que lorsque le mot est consciemment perçu.

## Corrélatés cérébraux

On constate ainsi que l'hypothèse théorique d'une dichotomie entre, d'une part, des processus perceptifs visuels conscients associés au fonctionnement de la voie visuelle ventrale, et, d'autre part, des processus inconscients sous-tendus par la voie visuelle dorsale, ne résiste pas à des résultats tels ceux que nous venons de décrire. La voie visuelle ventrale peut être le siège d'activations correspondant à des processus cognitifs de haut niveau qui échappent à notre conscience. Elle n'est pas, en soi, le «centre» de notre conscience visuelle. Lorsque les activations de la voie ventrale sont associées à une expérience consciente, elles semblent bénéficier d'une amplification d'intensité remarquable, et surtout d'une mise en activité et d'une corrélation avec le fonctionnement d'autres régions cérébrales plus distantes.

Nous venons de décrire certains corrélats de la perception des images subliminales. Toutefois, le corrélat des phénomènes d'amorçage est demeuré énigmatique jusqu'à la découverte, au cours des années 1990, de Robert Desimone, du Laboratoire de neuropsychologie de l'Institut américain de la santé mentale, et d'Earl Miller, du Département cerveau et sciences cognitives de l'Institut de technologie du Massachusetts. Ils ont mis en évidence le phénomène neuronal de «suppression par la répétition» dans des enregistrements cellulaires de neurones du cortex inféro-temporal du singe. Ainsi, lorsqu'un même stimulus visuel est présenté plusieurs fois, l'activité neuronale évoquée par ce stimulus diminue progressivement dans certains neurones. En outre, lorsque le même stimulus est présenté en faisant varier de nombreux paramètres, telle sa taille ou sa position spatiale, l'activité de ces neurones diminue de la même façon. Autrement dit, ce phénomène semble être la signature du niveau de codage neuronal utilisé par telle ou telle région. Par la suite, grâce à des expériences d'amorçage réalisées chez l'homme par neuro-imagerie, on a observé de telles diminutions d'activité neuronale dans de nombreuses régions du cerveau, par exemple le cortex occipito-temporal, le cortex insulaire, le cortex pariétal ou le cortex préfrontal, ainsi que le thalamus et les autres noyaux gris centraux. Le phénomène de suppression par la répétition semble un phénomène cérébral qui résulte des spécificités du codage des neurones.

Désormais, l'effet de suppression par la répétition sert à déterminer comment le cerveau code l'information perçue. En déterminant quels sont les neurones, qui, soumis à un stimulus, présentent cet effet, on découvre les aires qui traitent ce stimulus. Connaissant la fonction de ces aires, on en déduit comment le stimulus est codé : cette méthode permet d'explorer le code neuronal chez l'homme. Nous l'avons



**5. LA PERCEPTION SUBLIMINALE D'UN MOT active un petit nombre de régions cérébrales de la voie visuelle ventrale spécialisées dans l'analyse de la forme visuelle des mots, ainsi qu'une région plus antérieure probablement impliquée dans la programmation de la prononciation du mot. Lorsque ce même mot est lu consciemment, l'activité neuronale de ces régions est bien plus intense et, surtout, elle s'accompagne de la co-activation d'un vaste réseau reproductible d'aires cérébrales (sur les images inférieures, l'activation augmente du bleu au rouge).**

utilisée pour déterminer où sont traités les chiffres amorces dans l'expérience de comparaison numérique (chiffres inférieurs ou supérieurs à 5) déjà décrite. Nous avons mis en évidence qu'il existe un effet de suppression par la répétition dans les essais où le nombre amorce et le nombre cible sont identiques. Cet effet ne dépend pas de la notation utilisée pour présenter l'amorce et la cible. Nous avons découvert que les nombres amorces sont traités par une région du cortex connue pour coder les nombres sous une forme abstraite : celle de la quantité qu'ils représentent.

Nous avons aussi utilisé cette méthode afin d'étudier les bases cérébrales de la représentation visuelle des mots. Nous avons demandé aux sujets de classer des mots cibles en objets naturels (par exemple, lion) et en objets manufacturés (par exemple, radio). Un mot amorce masqué précède le mot cible, et il est présenté soit en lettres minuscules, soit en lettres majuscules. D'un point de vue comportemental, les sujets répondent plus rapidement aux mots cibles précédés par un mot amorce identique (comme on s'y attend), que le mot soit écrit en majuscules ou en minuscules. En IRM fonctionnelle, nous avons observé un effet de suppression par la répétition dans une aire inféro-temporale gauche, connue depuis les travaux anatomo-cliniques du neurologue français Déjerine (XIX<sup>e</sup> siècle), pour jouer un rôle clé dans le décodage de stimulus constitués de chaînes de lettres (c'est l'aire de la forme visuelle des mots).

Cet effet de suppression par la répétition est indépendant des caractères utilisés : il correspond à l'effet d'amorçage comportemental observé. Ainsi, il semble que, lorsqu'un processus cognitif est à l'œuvre (par exemple, la représentation d'une chaîne de caractères sous la forme d'un mot), c'est toujours le même module neuronal qui fonctionne, que l'on ait ou non conscience de ce processus. Le traitement du stimulus perçu emprunte le même chemin que la perception soit consciente ou inconsciente.

En revanche, deux points différencient l'expérience consciente de l'expérience inconsciente du point de vue

**NOUVEAU**

**L'Histoire des Sciences**  
dans la  
collection *Belin Sup*



• 332 pages  
• Code 003076  
• 16,90 €

**La science du mouvement**  
*De Galilée à Lagrange*  
• Michel BLAY  
À travers un passionnant voyage dans la littérature des XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles, découvrez les principales étapes conceptuelles de la science du mouvement et des notions qui la caractérisent, telles la vitesse, l'accélération, la force ou la quantité de mouvement, notions aujourd'hui couramment utilisées par tout physicien.



• 240 pages  
• Code 003073  
• 16,90 €

**La mécanique statistique**  
*De Clausius à Gibbs*  
• Anouk BARBEROUSSE  
L'émergence des concepts-clés de la physique statistique, tels la température, l'entropie ou les ensembles de Gibbs, est le fruit des relations complexes entre la mécanique newtonienne, la thermodynamique, la théorie cinétique des gaz et la mécanique statistique. Cet ouvrage présente l'analyse de ces liens à l'aide d'une large sélection de documents originaux.

Bon de commande  
page 97

www.editions-belin.com **BELIN**

neuronal : le niveau d'activation de la région cérébrale considérée et l'activation conjointe d'un vaste réseau d'aires cérébrales. Quand la perception est consciente, l'amplitude du signal est élevée et durable, et de nombreuses autres aires cérébrales sont activées simultanément.

## Esquisse d'un modèle de la conscience

D'après les données expérimentales disponibles aujourd'hui, nous pouvons dégager plusieurs concepts théoriques importants, dont l'ensemble constitue déjà l'esquisse d'une théorie physiologique de la conscience. Plusieurs cadres théoriques ont été récemment proposés qui ne sont pas contradictoires, mais qui insistent chacun sur certains aspects de cette physiologie de la conscience.

Nous avons développé, avec Jean-Pierre Changeux, du Collège de France, et Michel Kerszberg, de l'Institut Pasteur, un modèle qualifié d'«espace de travail global conscient». Il est fondé sur les considérations suivantes : de nombreux processus cognitifs opèrent à tout moment sans que nous en élaborions la moindre expérience consciente ; l'attention est une condition nécessaire, mais non suffisante, à la prise de conscience (les effets d'amorçage inconscients varient avec l'attention volontaire) ; enfin, la conscience semble requise pour la réalisation d'un certain nombre de tâches cognitives, dont celles qui réclament le maintien durable et explicite de l'information, la création de nouvelles combinaisons d'opérations mentales élémentaires, ou celles qui sont associées à la production spontanée de comportements intentionnels.

D'un point de vue neuronal, ces propriétés psychologiques pourraient être régies par les principes d'organi-

sation cérébrale suivants : à chaque instant, les nombreux processeurs cérébraux spécialisés dans notre cerveau traitent l'information en parallèle sans que nous en ayons conscience. Une information traitée par l'un de ces processeurs n'accéderait à notre conscience que si son activité neuronale était mobilisée, par un mécanisme d'amplification attentionnelle, en un état d'activité cohérent à longue distance, qui permettrait de mettre cette information à disposition d'un vaste réseau de neurones interconnectés et distribués dans tout le cerveau. Cette «connectivité à longue distance» des neurones appartenant à l'espace de travail global permettrait, lorsqu'ils sont actifs pendant une durée minimale, de rendre l'information d'un processeur particulier accessible à une grande variété de processus cognitifs, telles la catégorisation, la mémorisation à long terme, l'évaluation, la prise de décision et l'action volontaire. Ce modèle envisage ainsi l'espace neuronal sous-tendant la conscience comme un espace à géométrie variable et dynamique, puisque le même processeur peut parfois fonctionner de manière modulaire et inconsciente, et parfois en relation avec le reste de l'espace de travail global.

Cette accessibilité globale de l'information correspondrait à ce dont nous faisons l'expérience lorsque nous affirmons «être conscient» de quelque chose. D'un point de vue anatomique, certaines régions cérébrales, tels le cortex préfrontal, le cingulum antérieur et les aires qui leur sont connectées, seraient impliquées dans le substrat neuronal direct de cet espace de travail conscient. De nombreuses questions théoriques et philosophiques peuvent être abordées sur la base de ce modèle, et surtout soumises à l'épreuve critique de l'expérimentation qui permettra de réviser, parfaire et préciser cette première esquisse.

Lionel NACCACHE, neurologue et neurophysiologiste à l'Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, est membre de l'Unité INSERM U562 Neuro-imagerie cognitive dirigée par Stanislas DEHAENE, au Service hospitalier Frédéric Joliot, à Orsay.

S. DEHAENE, M. KERSZBERG et J.-P. CHANGEUX, *A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks*, in *Proceeding National Academy of Sciences*, n° 95, pp. 14529-14534, 1998.

S. DEHAENE et L. NACCACHE, *Towards a cognitive neuroscience of conscious-*

*ness : basic evidence and a workspace framework*, in *Cognition*, vol. 79 (1-2), pp. 1-37, 2001.

S. DEHAENE et al., *Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming*, in *Nat. Neurosci.*, vol. 4 (7), pp. 752-8, 2001.

L. NACCACHE, *La perception subliminale des nombres : propriétés psychologiques et imagerie cérébrale fonctionnelle de processus cognitifs inconscients*. Thèse de Neurosciences, Université Pierre et Marie Curie Paris VI, Paris, 2002.