

l'homme, et l'enregistrement sélectif de neurones par microélectrodes, chez le singe éveillé et partiellement libre de ses mouvements, ont été particulièrement féconds.

Neurobiologie de l'état conscient

Les mécanismes de l'état conscient sont déjà en grande partie connus grâce aux progrès considérables de la neurophysiologie des cycles de veille et de sommeil accomplis au cours des dernières décennies, notamment grâce aux travaux de Michel Jouvet, à Lyon, et de Mircea Steriade, de l'Université de Laval, au Canada. En bref, l'état conscient met en jeu un ensemble de processus cérébraux, dont les bases neuroanatomiques sont en grande partie identifiées (voir la figure 3), de même que les mécanismes cellulaires et moléculaires, en particulier les principaux types de neuromédiateurs mis en jeu. Cet ensemble de processus est commun à l'état de veille et à l'état de sommeil paradoxal ; il se caractérise globalement par un niveau élevé du métabolisme cérébral et par un électroencéphalogramme « désynchronisé », c'est-à-dire de faible amplitude et de fréquence élevée ; au niveau cellulaire, par des décharges isolées de potentiels d'action (par opposition aux décharges en bouffées du sommeil lent, voir la figure 4) ; enfin, par la prédominance de phénomènes d'excitation dans les neurones du thalamus qui se projettent sur le cortex. Réciproquement, la fin de l'état conscient résulte de la prédominance de phénomènes d'inhibition dans ces mêmes neurones. Ces transitions excitation-inhibition au niveau thalamo-cortical dépendent de nombreuses influences, en particulier de neurones situés dans le tronc cérébral et dans l'hypothalamus, et à la base des hémisphères cérébraux.

Si ces processus sont communs à la conscience de veille et de sommeil paradoxal, ces deux types de conscience se distinguent par d'autres processus. Ainsi, à l'état de

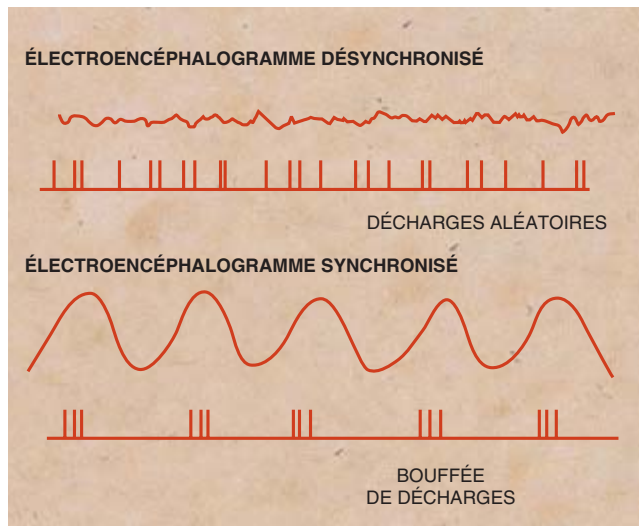
veille, certains neurones noradrénergiques (libérant de la noradrénaline, un neuromédiateur) et sérotoninergiques (libérant de la sérotonine, un autre neuromédiateur) du tronc cérébral sont très activés, alors qu'ils sont silencieux pendant le sommeil paradoxal ; au cours du sommeil paradoxal, ce sont les neurones cholinergiques (libérant l'acétylcholine) de la formation réticulée du pont qui ont une activité particulièrement élevée.

Ces données de la neurophysiologie classique sont en gros confirmées par celles, encore peu abondantes, de l'imagerie cérébrale. De plus, cette dernière a montré que le système limbique (le « cerveau émotionnel ») et les régions frontales sont impliqués dans l'état conscient, mais de façon différente pendant la veille et pendant le sommeil paradoxal : cela confirme que la conscience de veille et le rêve ont des mécanismes en partie différents.

Deux composantes importantes de l'activité cognitive lors de l'état conscient ont fait l'objet de très nombreuses études tant chez l'homme que chez le singe : les différentes formes d'attention et la mémoire de travail. Nous ne tenterons pas de résumer tous les résultats obtenus dans ce domaine, mais nous retiendrons que tous confirment l'implication des régions frontales dans l'attention et dans la mémoire de travail (voir la figure 5). De façon générale, ces régions sont impliquées dans tous les aspects de l'activité consciente mais, bien entendu, en interaction avec d'autres régions et selon des modalités variées. De plus, le cortex frontal n'est pas un ensemble homogène, tant au plan neuroanatomique que physiologique.

Les études sur l'attention et sur la mémoire de travail sont des approches des mécanismes de l'unité diachronique (sur les courtes durées) de la conscience ; qu'en est-il de l'unité synchronique, instantanée ? En ce qui concerne l'unité du champ de la conscience dans son ensemble et du moi qui s'attribue cet état, les principales données proviennent des observations sur des patients à « cerveau divisé » (dits *split brain*). Chez eux, les principales connexions entre les deux hémisphères (formant ce que l'on nomme le corps calleux) ont été sectionnées au cours d'une intervention chirurgicale (pour lutter contre les crises d'épilepsie, notamment). Il est alors possible, dans certaines conditions, de susciter des représentations conscientes différentes dans chaque hémisphère, ce qui suggère que le corps calleux joue un rôle dans l'unité globale du champ de la conscience. À un niveau plus fin, se pose la question de l'unité de l'objet des représentations conscientes. Cette unité met probablement en jeu les mécanismes généraux de l'attention mais, dans le cas de la perception visuelle, par exemple, des mécanismes plus spécifiques ont été mis en évidence. Nous allons les examiner.

Si la neurobiologie de l'état conscient est déjà avancée, il n'en est pas de même de celle des représentations conscientes qui se succèdent au cours de l'état conscient. Il est évident que l'ensemble des processus cérébraux qui sous-tendent l'état de conscience (métabolisme cérébral élevé, électroencéphalogramme désynchronisé, excitation des neurones du thalamus) ne représente que la condition nécessaire de ces représentations ; ces dernières doivent mettre en jeu des mécanismes supplémentaires qui les distinguent des processus inconscients simultanés. Quelles sont les principales approches visant à apporter une solution à ce problème ? Examinons-les en sachant qu'aucune n'est totalement satisfaisante.



4. L'ÉTAT CONSCIENT est caractérisé par deux signes électrophysiologiques : l'électroencéphalogramme « désynchronisé », c'est-à-dire de faible amplitude et de fréquence élevée, et un mode de décharge par potentiels d'action isolés. Dans ce mode, les intervalles entre deux potentiels d'action consécutifs sont indépendants : cela signifie que l'on ne peut prédire la durée d'un intervalle à partir de celle des intervalles précédents. Cette forme d'activité neuronale est considérée comme la plus favorable à la transmission d'une information. Au contraire, dans l'état de sommeil « lent », l'électroencéphalogramme est « synchronisé », c'est-à-dire de grande amplitude et de fréquence basse, et l'activité neuronale se manifeste par des bouffées rythmiques.

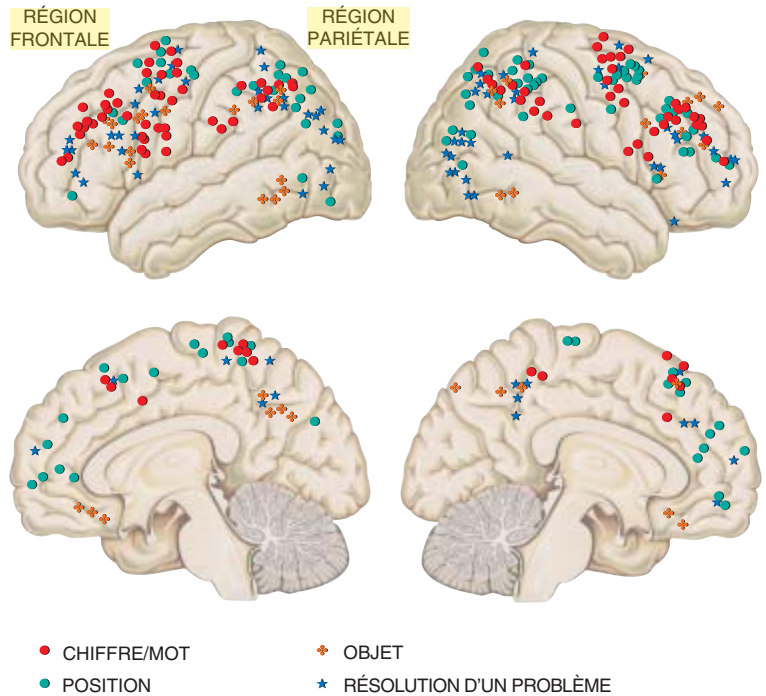
Les limites de la neurobiologie de la conscience

L'approche la plus ancienne, toujours féconde, est fondée sur le phénomène de *blindsight*, ou vision aveugle, découvert par Larry Weiskrantz, à l'Université d'Oxford. Une lésion des aires visuelles primaires provoque une perte de vision dans une région du champ visuel. Dans cette région, apparemment, la cécité est totale selon les déclarations du patient et les tests standards. Cependant certaines méthodes révèlent dans le comportement du patient, en contradiction avec ses déclarations, des capacités de détection et de discrimination des stimulus visuels projetés dans la région aveugle, parfois proches de la normale. Ce phénomène peut être considéré comme une dissociation des processus visuels conscients et inconscients qui coexistent et interagissent normalement dans le même état conscient. On tiendrait alors un fil conducteur pour la recherche des bases spécifiques des processus conscients dans le cas de la vision : les structures lésées dans ce syndrome, essentiellement le cortex visuel primaire, seraient spécialement mises en jeu par la vision consciente. Cependant l'analyse d'autres syndromes, des formes d'agnosies (c'est-à-dire des troubles de la reconnaissance consciente des objets provoqués par des lésions cérébrales), suggère que les bases respectives de la vision consciente et inconsciente pourraient être le système visuel dorsal et le système visuel ventral (voir *Perception visuelle et conscience*, par Michel Imbert, page 90).

Quoi qu'il en soit, cette approche neurologique (c'est-à-dire fondée sur les pathologies associées à des lésions) ne peut que reconstituer *a posteriori* les bases neuroanatomiques des processus conscients ; pour mettre en évidence leur dynamique, leurs caractéristiques physiologiques, il faut utiliser des techniques détectant ces processus «en ligne» : l'imagerie cérébrale rapide, c'est-à-dire l'IRM fonctionnelle et la magnétoencéphalographie (voir *L'exploration du cortex par son activité électromagnétique*, par Bernard Renault et Aline Garnerio, page 34, et *La neuro-imagerie : IRM et TEP*, par Bernard Mazoyer, page 42) et l'électrophysiologie, chez l'homme et chez le singe. La plupart des expériences fondées sur ces techniques étudient les supports – les corrélats – neurobiologiques de la perception visuelle. Celle-ci, en tant que représentation consciente, a un aspect intentionnalité et un aspect qualia ; de plus, elle se prête particulièrement bien à l'expérimentation chez l'animal et chez l'homme.

Les corrélats de la conscience

Rappelons que la perception consciente ne se réfère pas à des stimulus, des données sensorielles fragmentaires, mais à des objets, des réalités unifiées et invariantes malgré leur caractère multidimensionnel. Ainsi le principal problème que doit résoudre son étude neurobiologique est celui du *binding* : comment le cerveau établit-il un lien entre les différents traits d'un objet, par exemple sa couleur, sa forme, sa texture, sa taille relative, pour que, dans la perception consciente, cet objet se donne comme une réalité invariante, et qu'il soit identifié à des distances, dans des états de mouvement, dans des localisations, sous des éclairages et selon des profils variés ? Le problème est d'autant plus difficile que ces différents traits et contextes mettent en jeu des populations de neurones en grande partie différentes.



5. RÉGIONS CORTICALES les plus activées lors d'épreuves de mémoire de travail, obtenues d'après les données de l'imagerie cérébrale (vues dorsolatérales de chaque hémisphère, en haut, et vues de leur face interhémisphérique, en bas). Les symboles diffèrent selon la mémoire de travail mise en jeu par le test. La localisation de chaque symbole sur le cerveau représente le résultat d'une expérience. Il apparaît que les régions les plus activées varient avec la forme de la mémoire de travail, mais, quelle que soit cette forme, les régions frontales sont mises en jeu. Les régions pariétales sont particulièrement activées par la forme spatiale (mais pas exclusivement).

Deux solutions, compatibles et probablement complémentaires, émergent de travaux effectués chez l'animal. Selon la première, le *binding* à la base de la perception de l'objet a pour mécanisme l'établissement de relations temporelles, de type synchronisation, entre les activités des neurones qui codent les différents traits de l'objet (voir *Synchronisation neuronale et représentations mentales*, par Wolf Singer, page 74). La seconde solution met en jeu une organisation hiérarchique du système nerveux : les différents neurones détectant les différents traits d'un objet se projettent sur un même neurone dont l'activité coderait l'objet dans sa totalité. Le débat autour de ces deux solutions reste ouvert. Quoi qu'il en soit, dans les étages les plus élevés de la voie visuelle ventrale, de nombreux neurones réagissent préférentiellement non pas à des stimulus visuels élémentaires (comme le font les neurones des étages antérieurs de la voie visuelle), mais à des objets complexes, multidimensionnels, en particulier des objets naturels : un visage, un fruit, une main. De plus, ces neurones obéissent à des constances perceptives, c'est-à-dire continuent de répondre préférentiellement à un objet même si celui-ci est présenté dans des conditions variées.

Les données de l'imagerie cérébrale chez l'homme sont moins précises, mais Kalanit Grill-Spector et ses collègues de l'Institut Weismann, en Israël, et Nancy Kanwisher et ses collègues de l'Université d'Harvard, ont montré qu'une région du cortex occipito-temporal est spécialement activée lorsque le sujet perçoit un objet identifiable, mais qu'elle n'est pas activée lorsque le sujet n'est exposé qu'à un ensemble incohérent, non identifiable, de stimulus, par