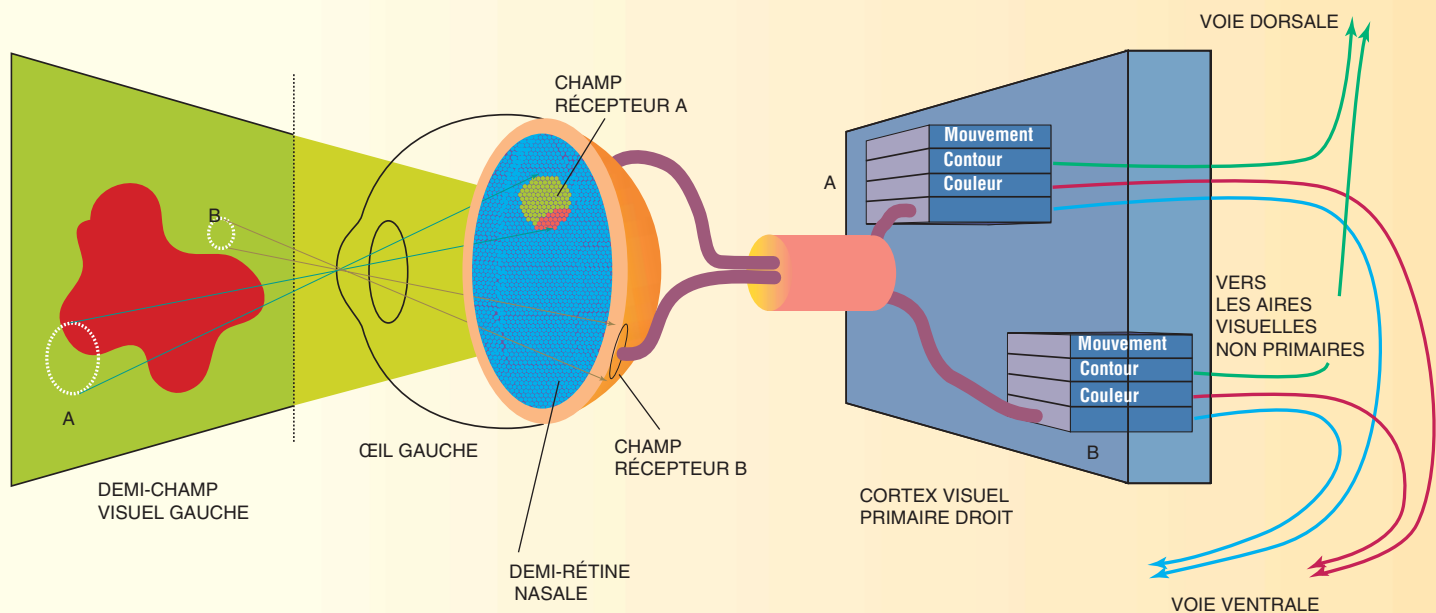




3. LA RÉTINE DÉCOUPE LE CHAMP VISUEL en une série de zones quasi circulaires, les champs récepteurs, conjugués à des portions de l'espace à travers l'optique de l'œil. Pour chaque champ récepteur, les informations visuelles aboutissent à un module du cortex visuel primaire qui lui est dédié : ainsi le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

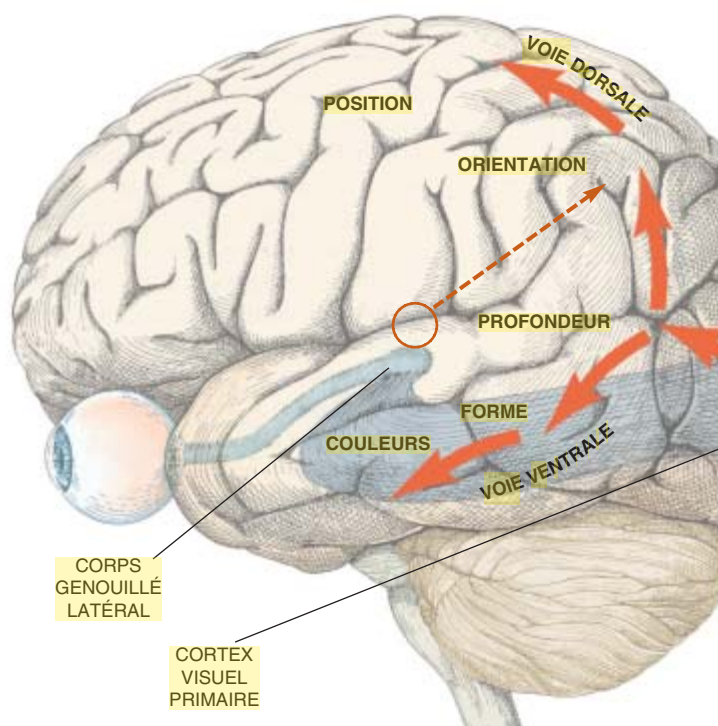
Il existe d'autres exemples neuropsychologiques d'une telle dissociation. Avant d'en proposer une explication neurobiologique, nous en citerons deux : la reconnaissance implicite dans certaines formes d'agnosie visuelle et la négligence unilatérale. L'agnosie visuelle est un déficit limité à un certain 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.
