

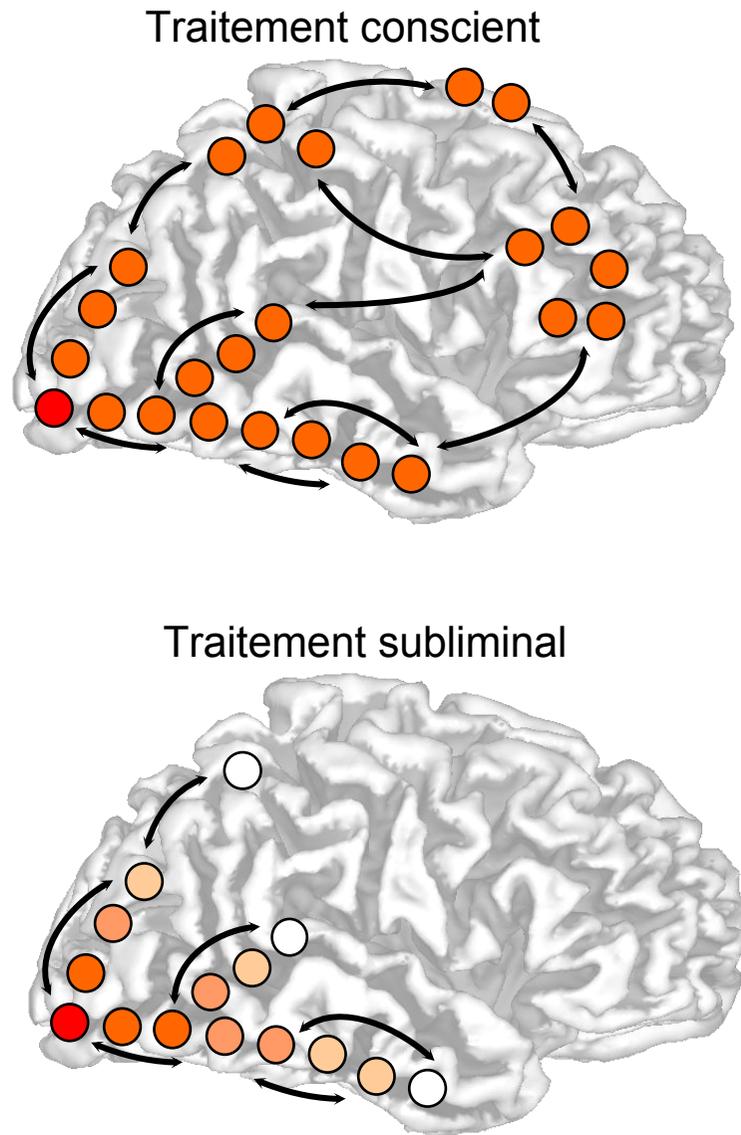
L'accès à la conscience

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

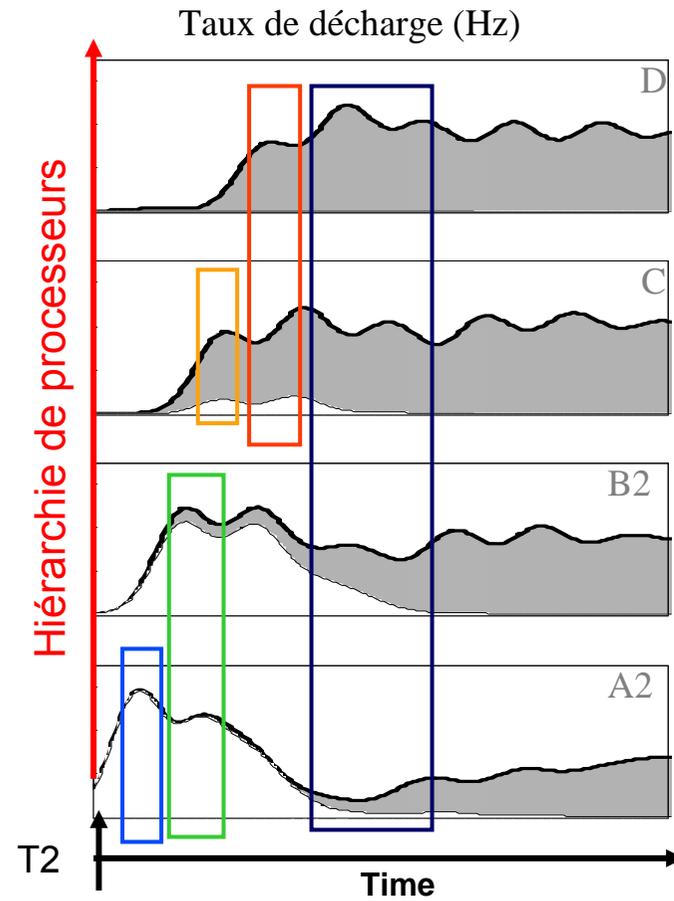
Cours

Signatures de l'accès à la conscience

L'accès à la conscience selon le modèle GNW



Prédictions sur le déroulement temporel des activations cérébrales



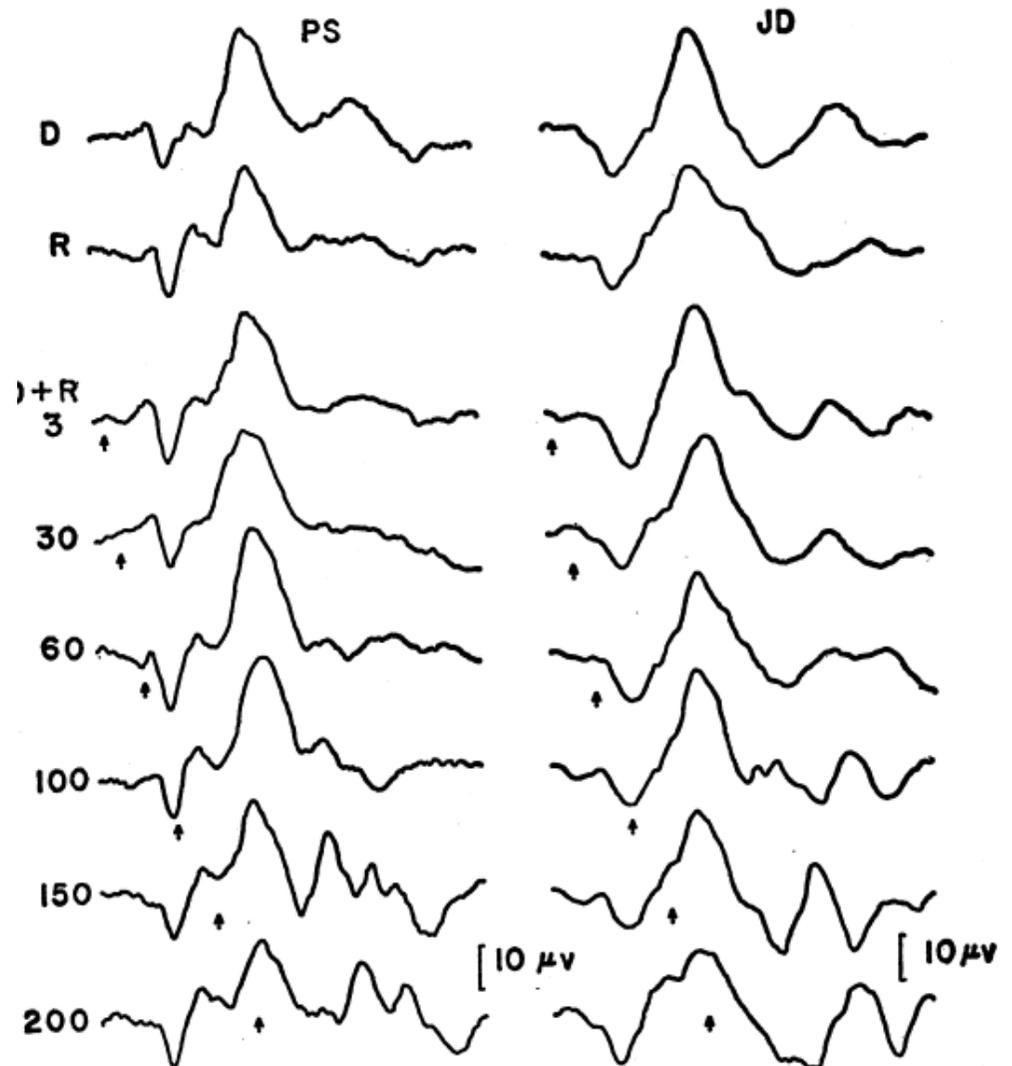
Préservation des composantes précoces lors du masquage

Schiller et Chorover, *Science* 1966

Enregistrement des potentiels évoqués

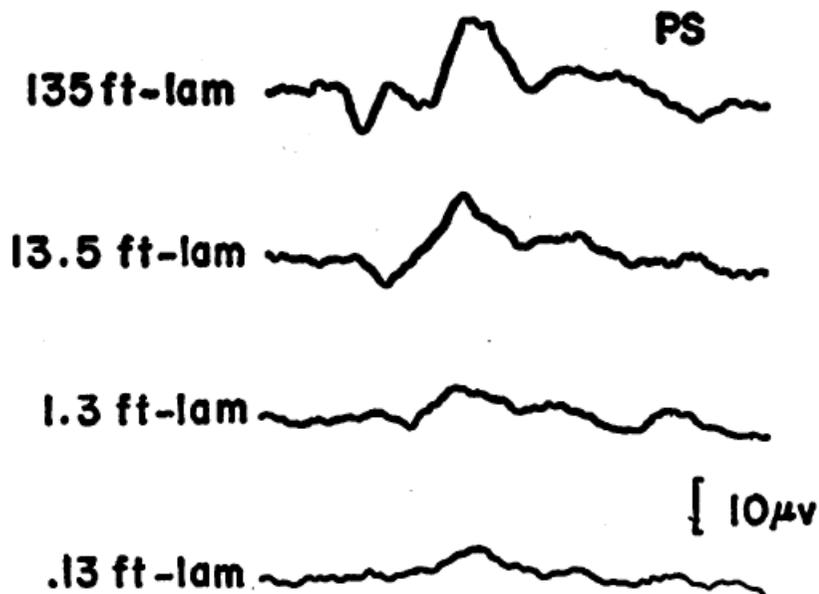
- à la cible seule (D=disk)
- au masque seul (R=ring)
- au couple cible + masque (ce qui induit une baisse de la luminance perçue de la cible)

Les potentiels précoces sont invariants, quel que soit le délai cible-masque, ce qui suggère que ce n'est pas à cette étape qu'agit le masquage.



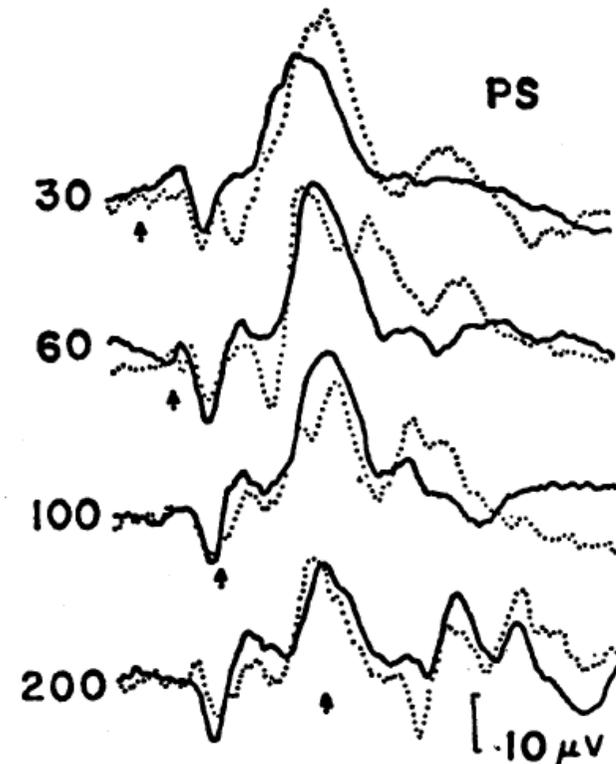
Préservation des composantes précoces lors du masquage

Schiller et Chorover, *Science* 1966



Il ne s'agit pas seulement d'un résultat négatif car on mesure facilement une réduction des potentiels évoqués en réduisant la luminance objective de la cible.

(1.3 correspond à la luminance perçue durant le masquage)



Les étapes initiales de la réponse réelle au couple cible+masque (continu) peuvent être reconstituées par simple addition des potentiels évoqués (pointillé = cible seule + masque seul)

(durée de chaque tracé: 500 ms)

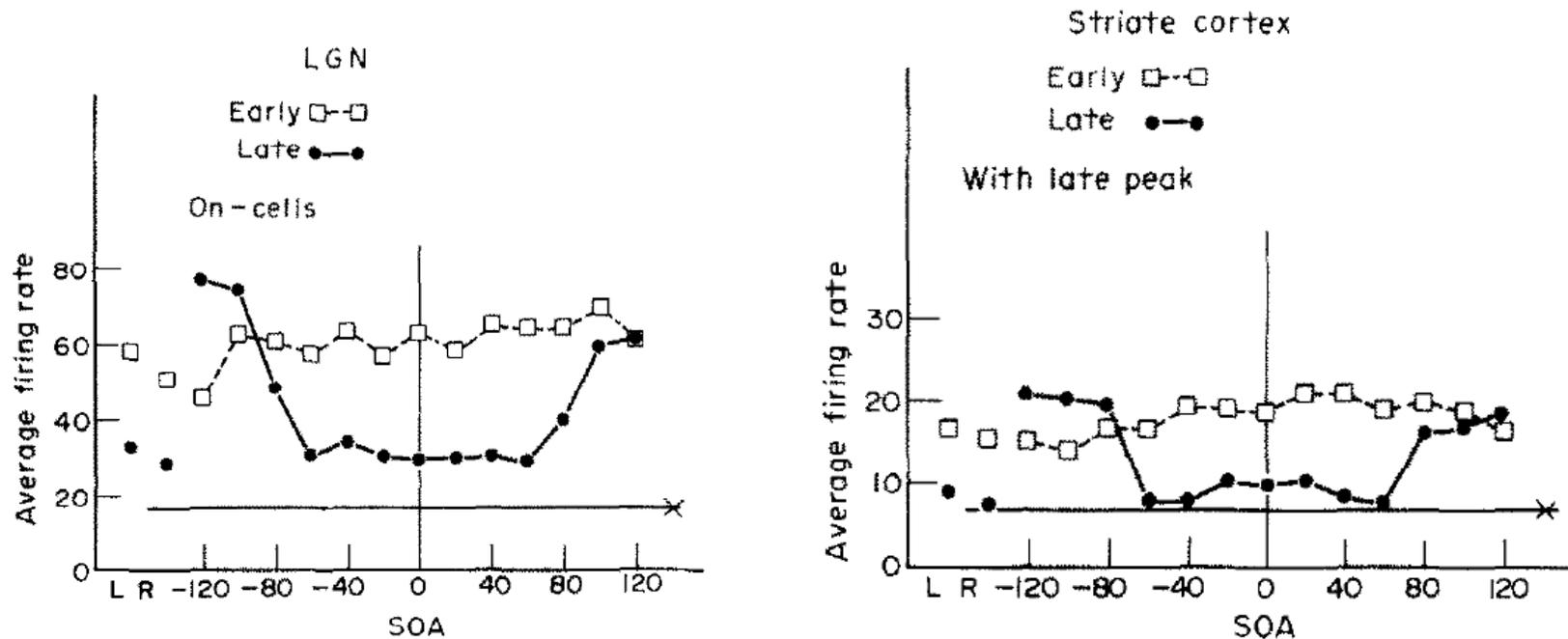
Un meilleur corrélat de la visibilité: l'activité visuelle tardive

Bridgeman, B. (1975). "Correlates of metacontrast in single cells of the cat visual system." *Vision Res* **15**(1): 91-9.

Bridgeman, B. (1988). "Visual evoked potentials: concomitants of metacontrast in late components." *Percept Psychophys* **43**(4): 401-3.

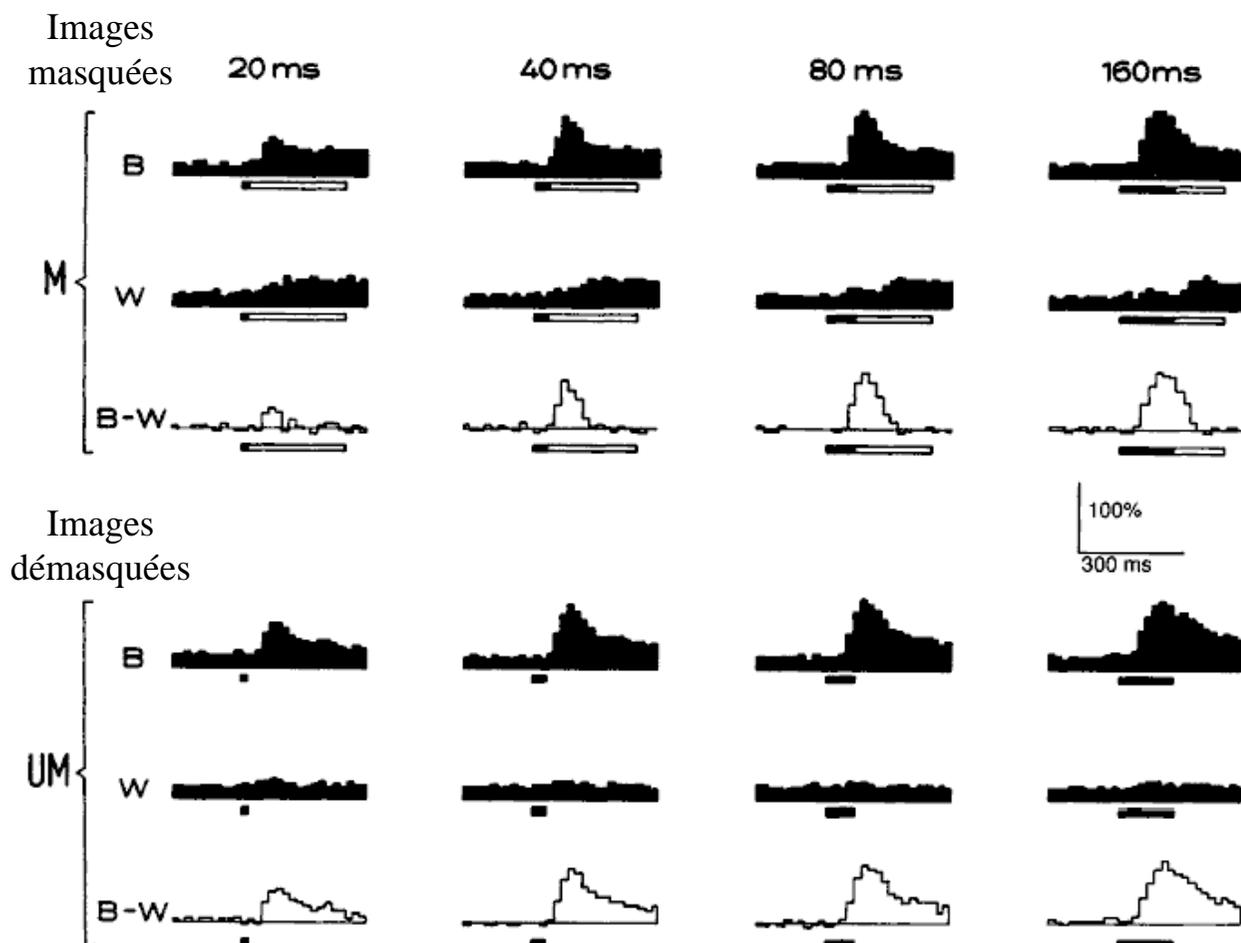
Les cellules visuelles, tant dans le corps genouillé latéral que dans le cortex visuel primaire, présentent un pic précoce et un second pic plus tardif (200 ms)

Le premier pic n'est pas affecté par le masquage, seul le second suit une courbe en U qui rappelle la courbe de perception lors du masquage par métacontraste.



La sélectivité des réponses précoces du cortex inféro-temporal est préservée au cours du masquage

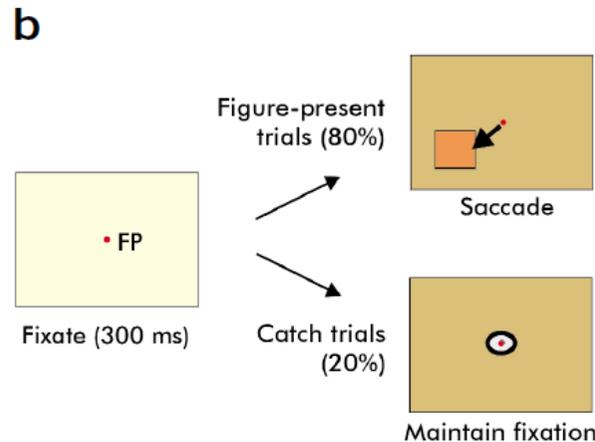
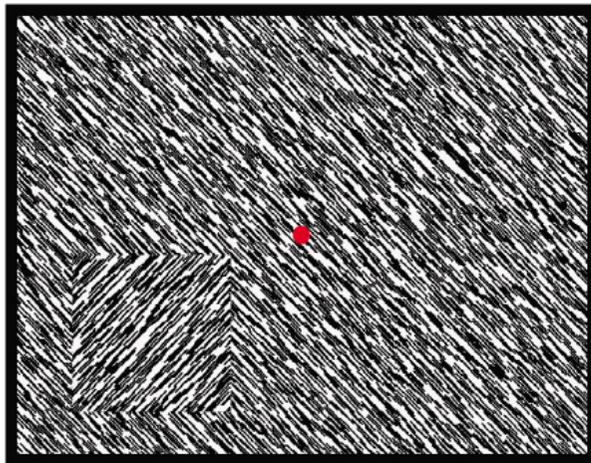
Kovacs, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1995). Cortical correlate of pattern backward masking. *PNAS*, 92, 5587-5591.
(voir également Rolls & Tovee, 1994; Rolls, Tovee et al., 1999)



- Enregistrement neuronal dans le cortex inféro-temporal, en réponse à des images
 - de durée variable
 - masquées ou pas
- Comparaison des réponses à une image préférée (B) et une image non-préférée (W)
- La différence B-W reste significative, même au plus fort taux de masquage
- Le masquage interrompt la partie tardive de la réponse neuronale

Dans le cortex visual primaire, une amplification neuronale tardive corrèle avec la perception

Super, H., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. (2001). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nat Neurosci*, 4(3), 304-310.



Présentation d'un carré de texture orientée (figure) sur un fond d'orientation différente

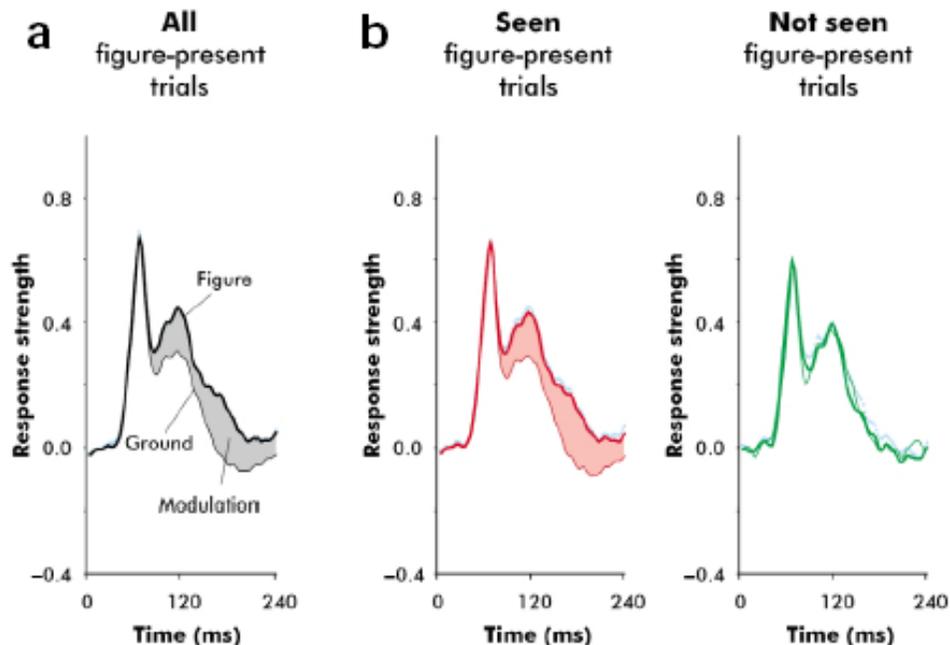
La saccade de l'animal signale s'il a détecté la cible.

Enregistrements multi-unitaires dans V1

Lorsque le carré tombe dans le champ récepteur, la partie tardive de la décharge neuronale est amplifiée.

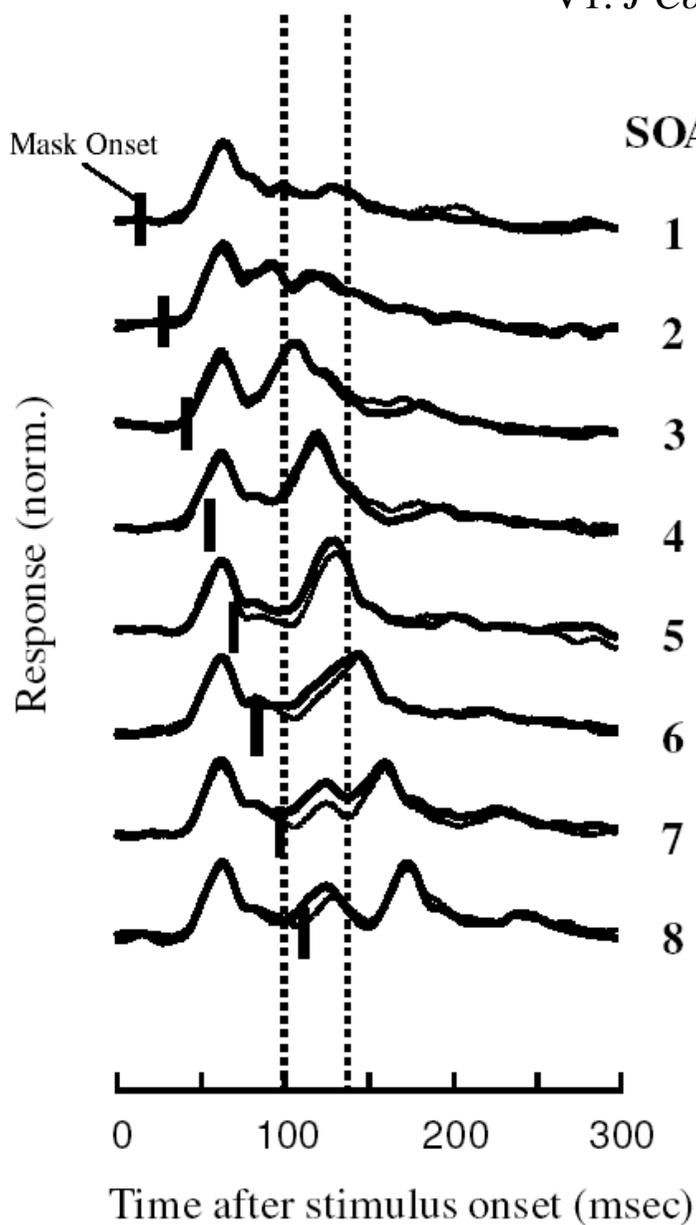
Cet effet n'existe que lors des essais détectés.

→ Présence de signaux d'amplification descendante (top-down) seulement lors des essais conscients.



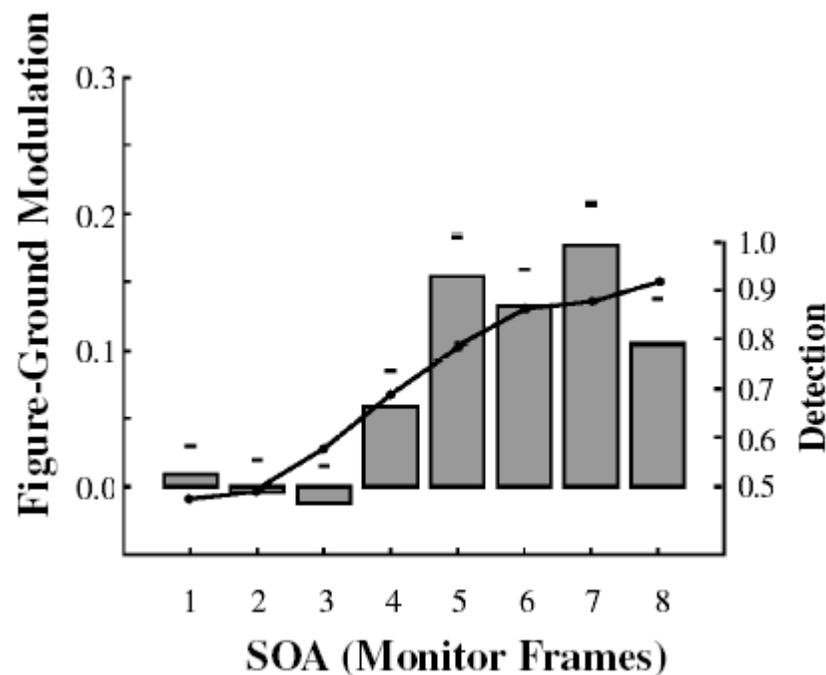
Le masquage interrompt l'amplification tardive

Lamme, V. A., Zipser, K., & Spekreijse, H. (2002). Masking interrupts figure-ground signals in V1. *J Cogn Neurosci*, 14(7), 1044-1053.



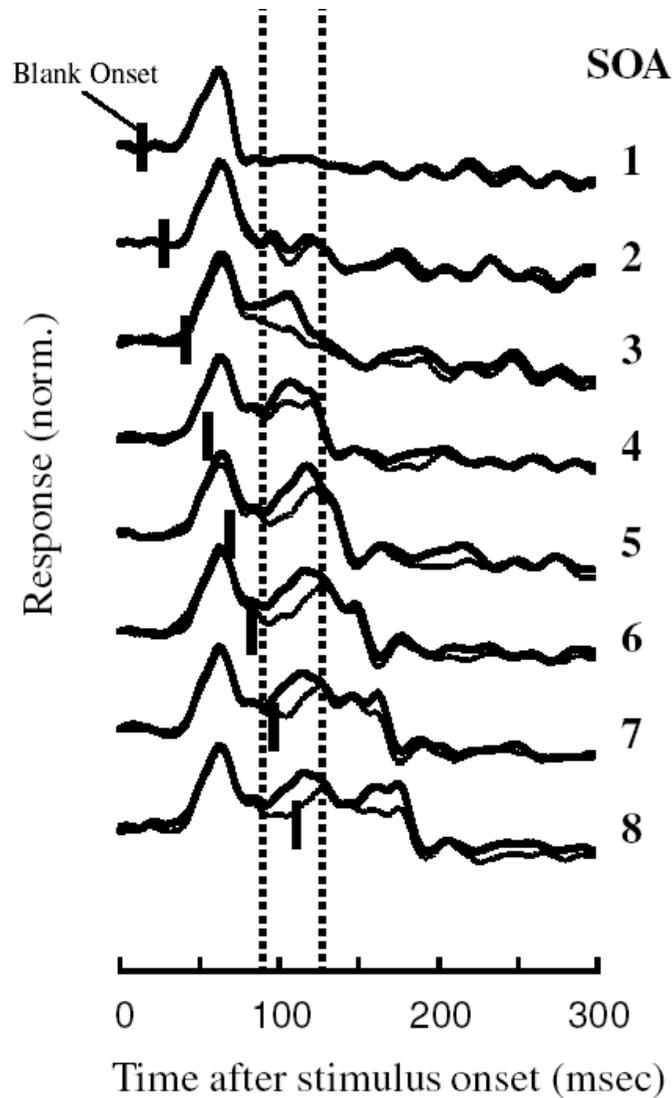
Présentation brève et masquée de stimuli similaires

- L'amplification n'existe que pour les intervalles figure-masque suffisamment longs
- L'amplification tardive (barres grises) suit précisément la courbe de comportement de l'animal (courbe noire)



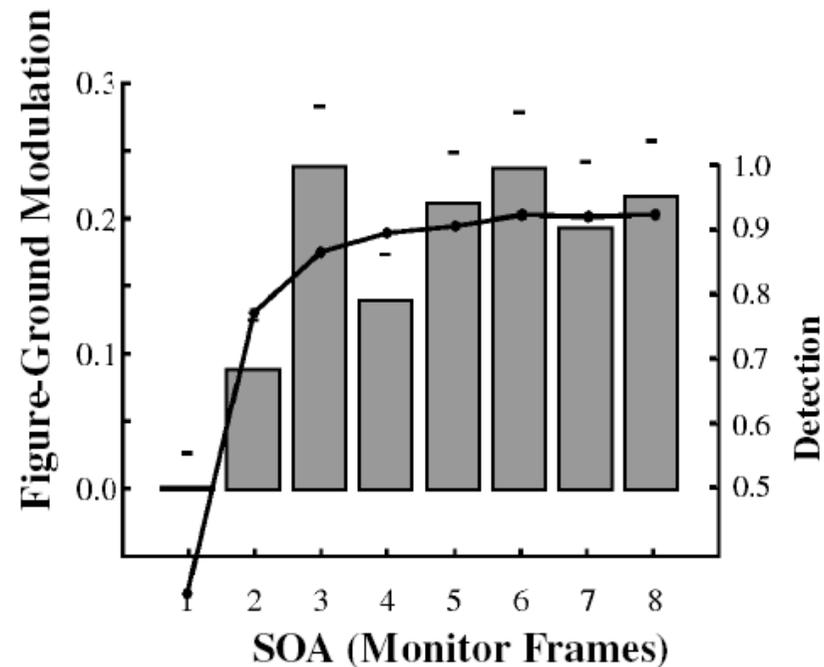
Le masquage interrompt l'amplification tardive

Lamme, V. A., Zipser, K., & Spekreijse, H. (2002). Masking interrupts figure-ground signals in V1. *J Cogn Neurosci*, 14(7), 1044-1053.



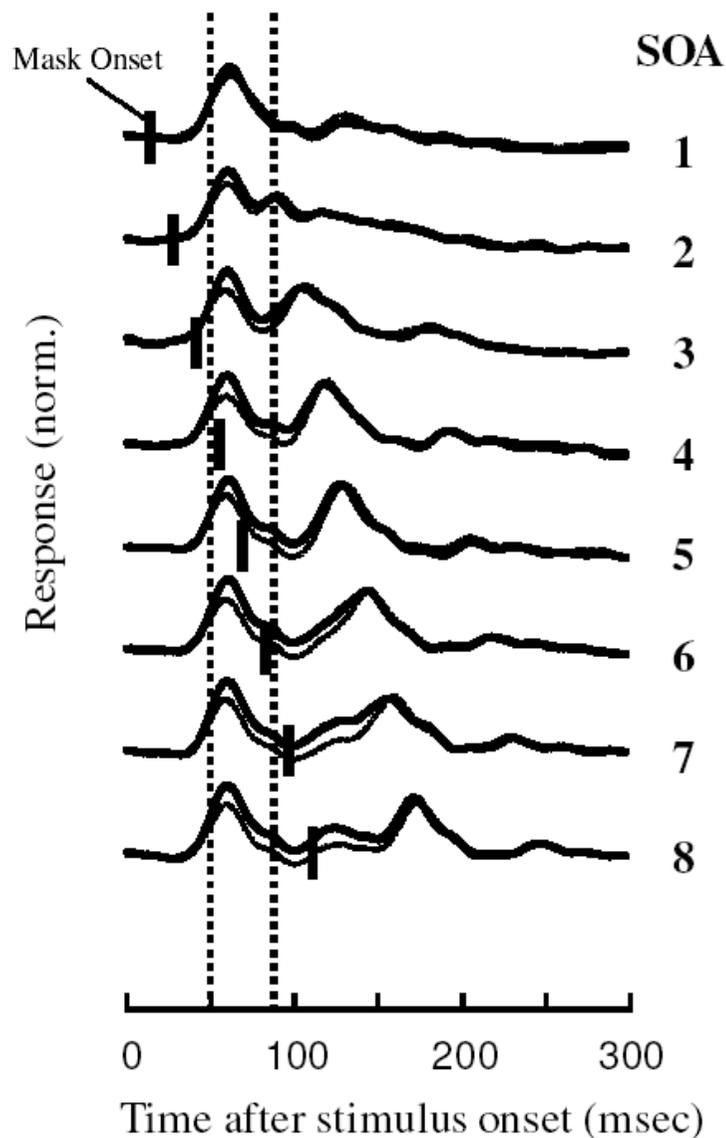
Condition de contrôle, dans laquelle le masque est remplacé par un blanc

- L'amplification réapparaît, même pour des temps de présentation très courts.
- Là encore, l'amplification tardive (barres grises) corrèle avec la courbe de comportement de l'animal (courbe noire)



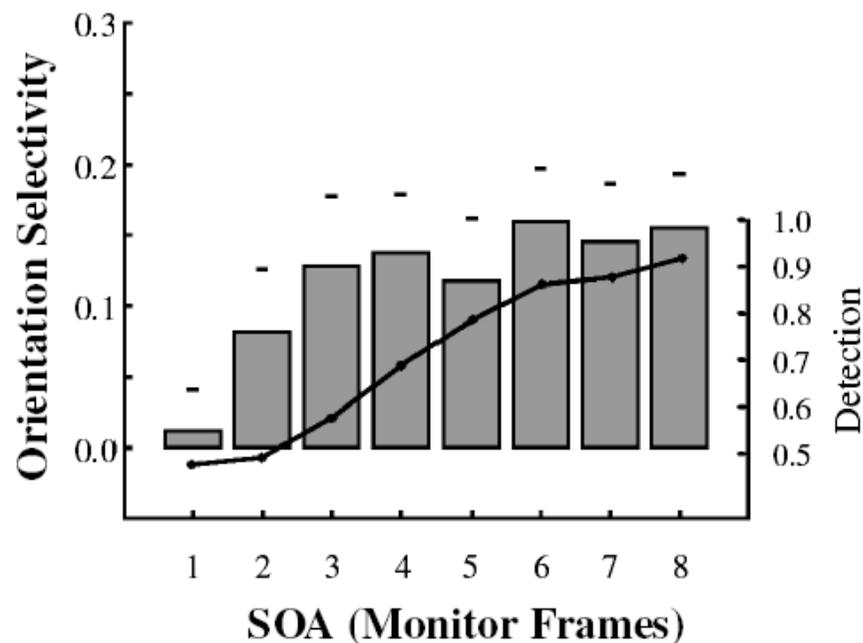
Le masquage interrompt l'amplification tardive

Lamme, V. A., Zipser, K., & Spekreijse, H. (2002). Masking interrupts figure-ground signals in V1. *J Cogn Neurosci*, 14(7), 1044-1053.



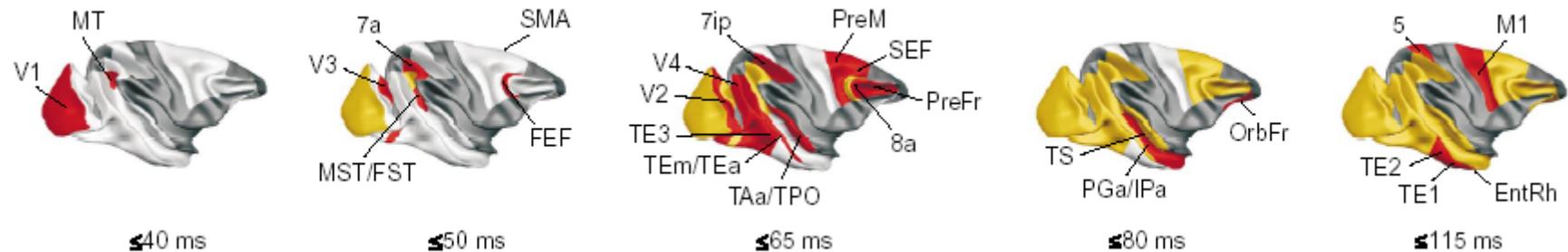
La sélectivité pour l'orientation des barres ne suit pas du tout le même profil.

- Elle est préservée, même aux durées de masquages les plus courtes
- Elle ne suit pas le comportement de l'animal



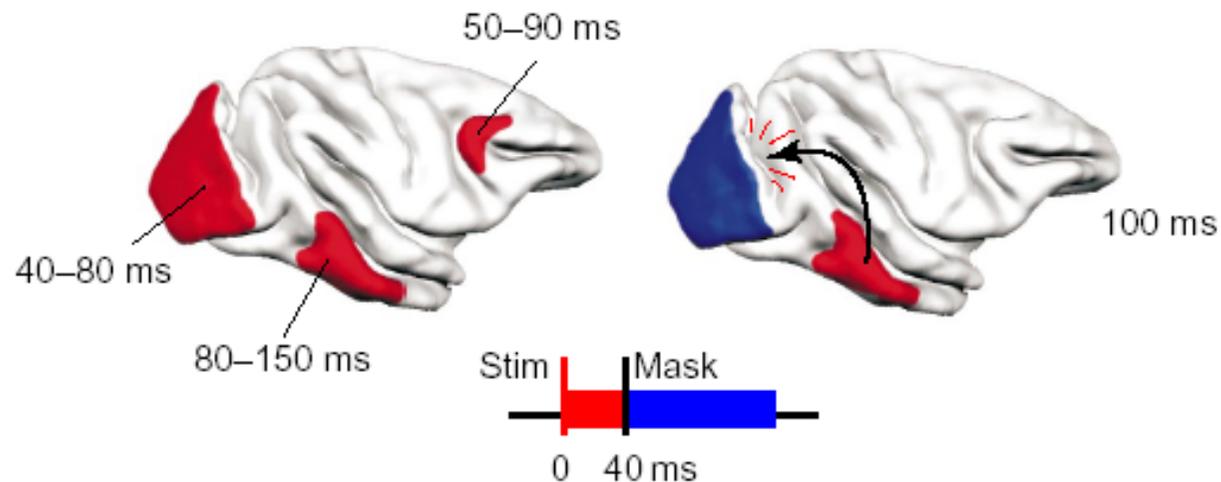
Un mécanisme possible pour le masquage: l'interruption de l'activité récurrente tardive

Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci*, 23(11), 571-579.



Dans le masquage,
la progression de l'activité neurale
induite par la cible est préservée
(*feedforward sweep*)

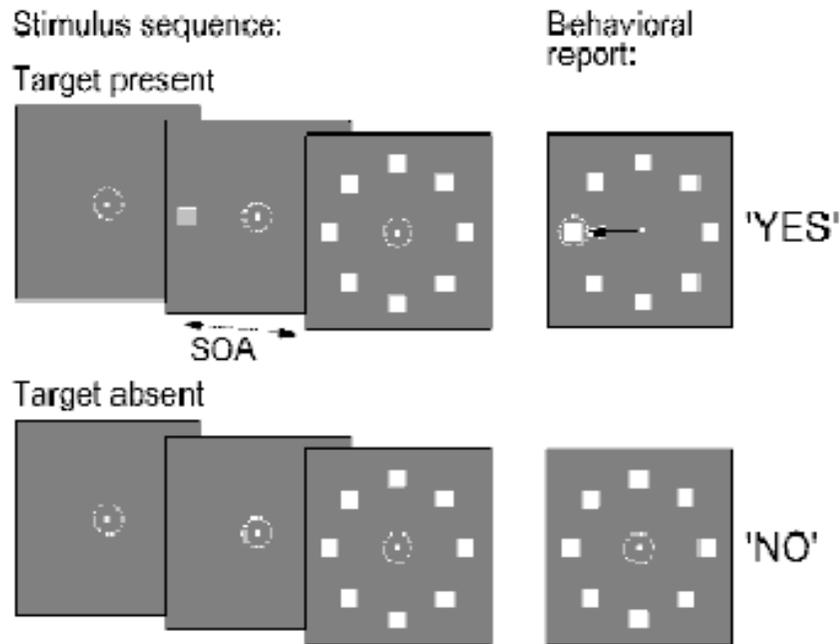
Il existe un décalage entre l'information
ascendante issue du masque et l'information
descendante issue de la cible. La résonance est
impossible, la perception est altérée.



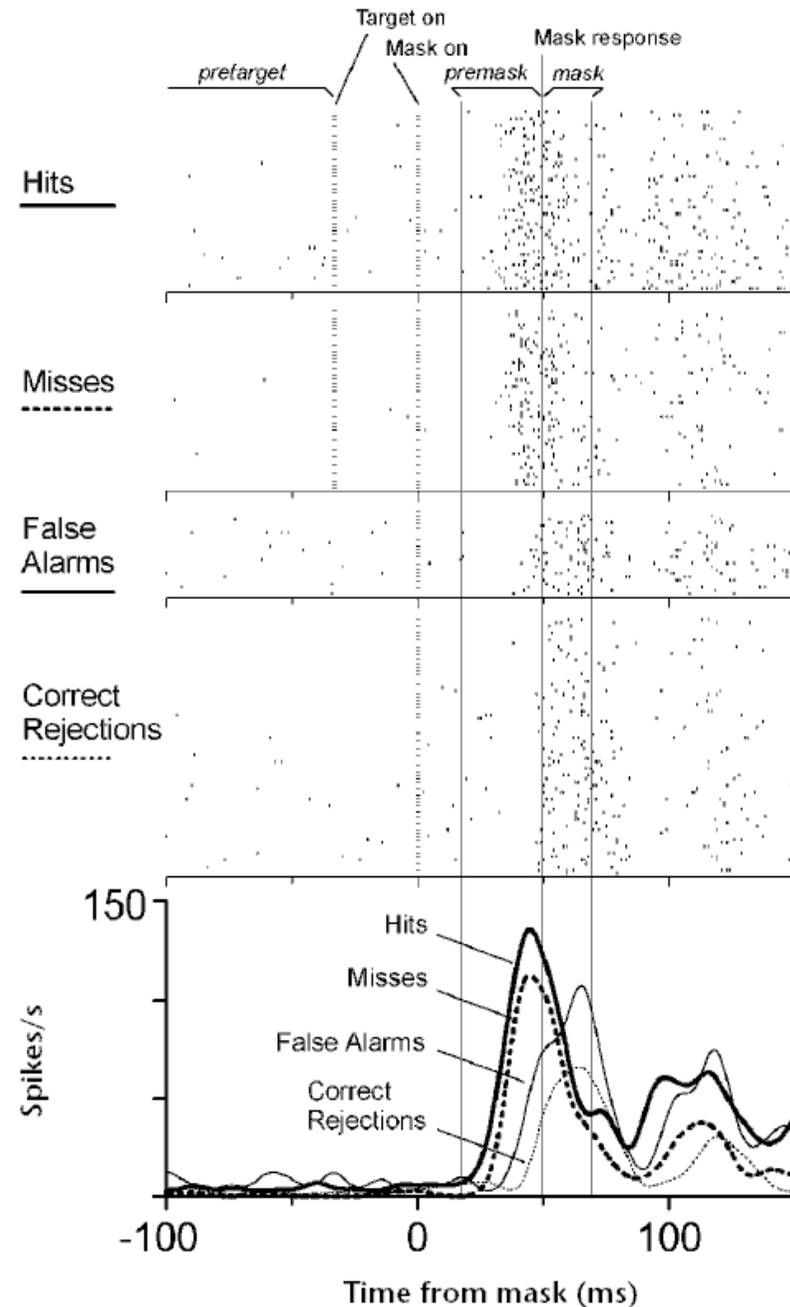
Résultats très similaires observés dans les champs frontaux oculogyres

Thompson, K. G., & Schall, J. D. (1999). The detection of visual signals by macaque frontal eye field during masking. *Nature Neuroscience*, 2, 283-288.

Présentation d'une cible brève (33 ms) et masquée. L'animal rapporte sa présence par une saccade



Exemple de réponse d'un neurone du FEF



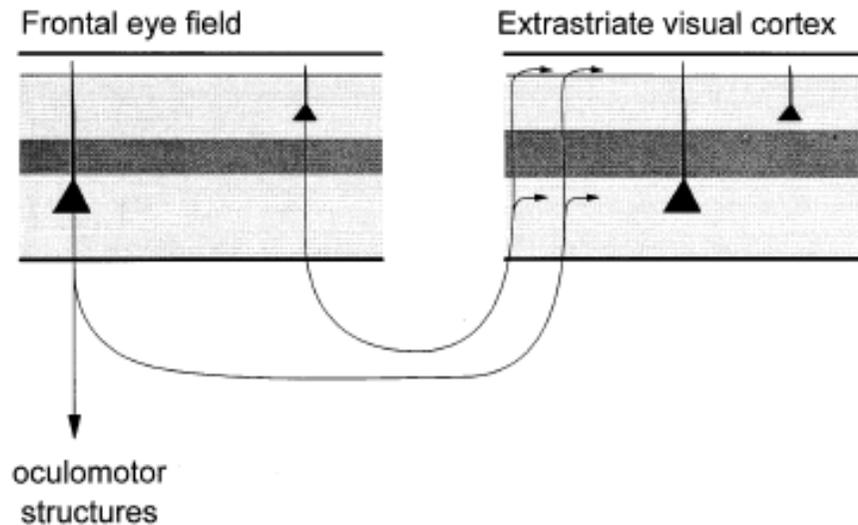
Résultats très similaires observés dans les champs frontaux oculogyres

Thompson, K. G., & Schall, J. D. (1999). The detection of visual signals by macaque frontal eye field during masking. *Nature Neuroscience*, 2, 283-288.

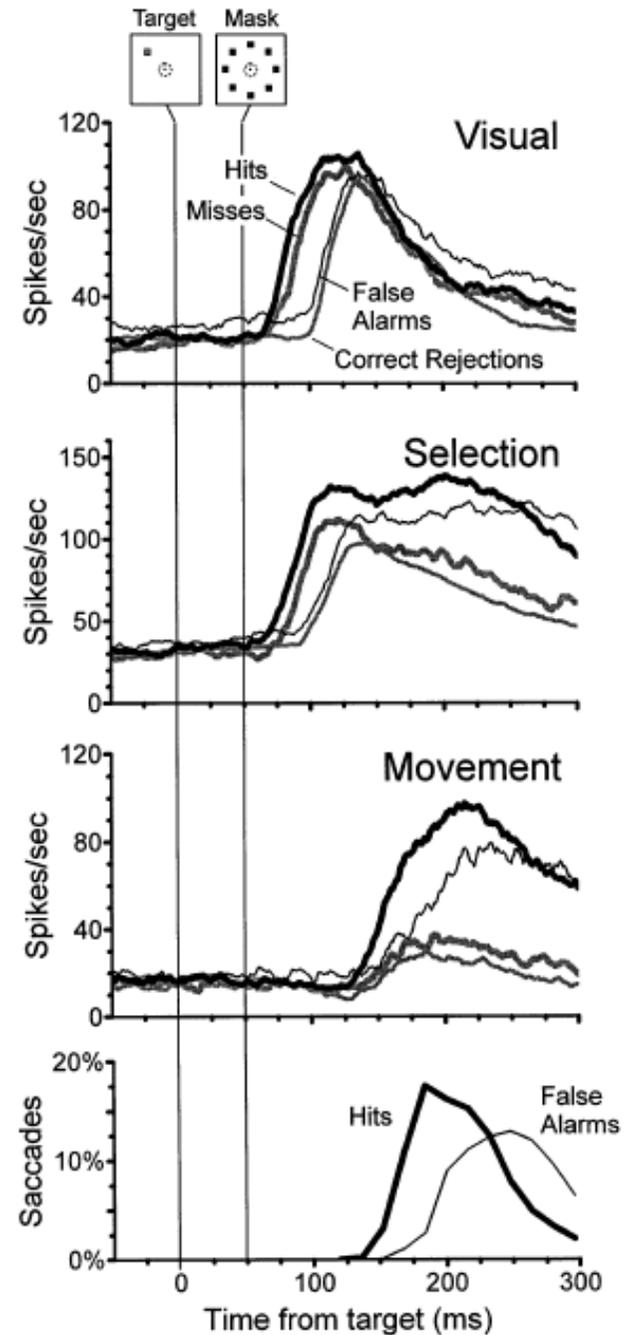
La décharge précoce reflète le stimulus objectif

La décharge tardive reflète la décision de l'animal.

Hypothèse: les décharges tardives résultent d'une amplification résonante à longue distance.

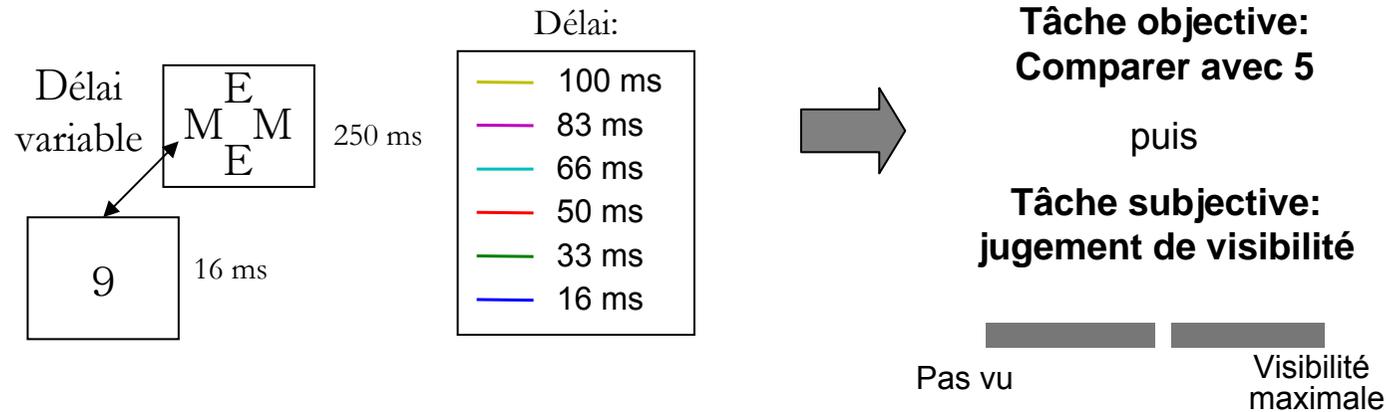


Réponses moyennes de différents types de neurones du FEF

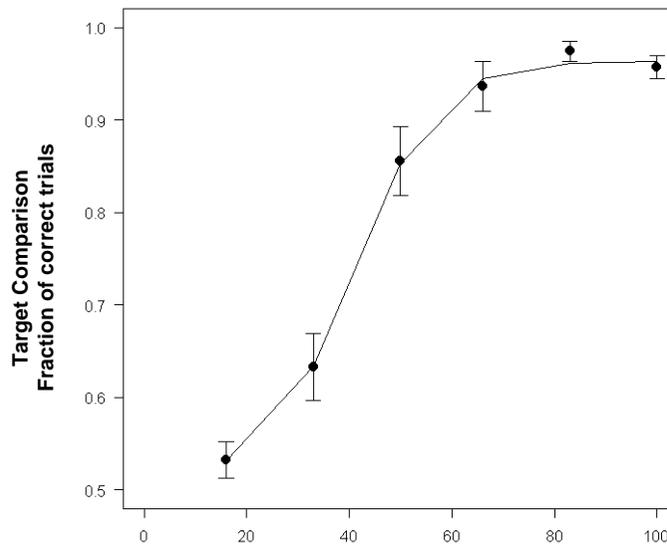


Chez l'homme, les potentiels évoqués permettent de suivre l'accès à la conscience au cours du masquage

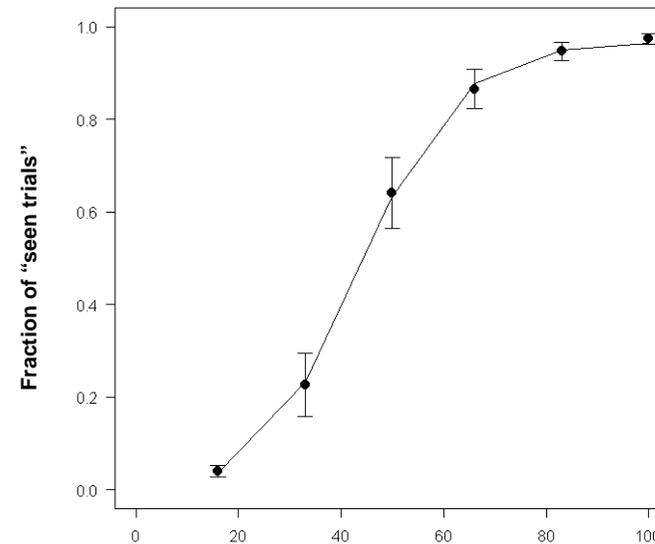
Del Cul, A., Baillet, S., & Dehaene, S. (2007). Brain dynamics underlying the nonlinear threshold for access to consciousness. *PLoS Biol*, 5(10), e260.



Performance objective

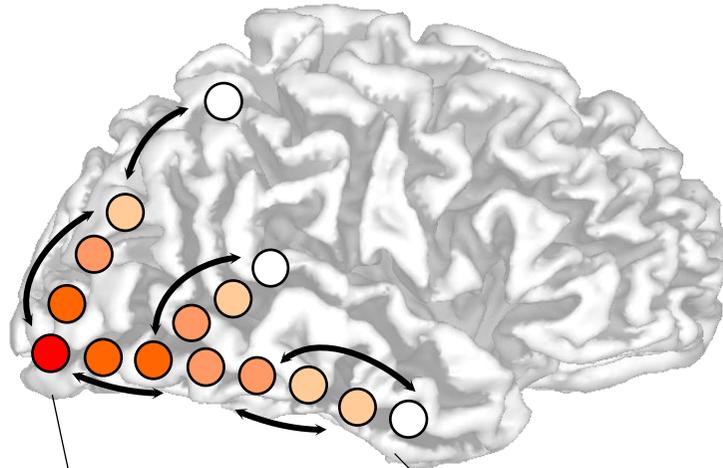


Visibilité subjective

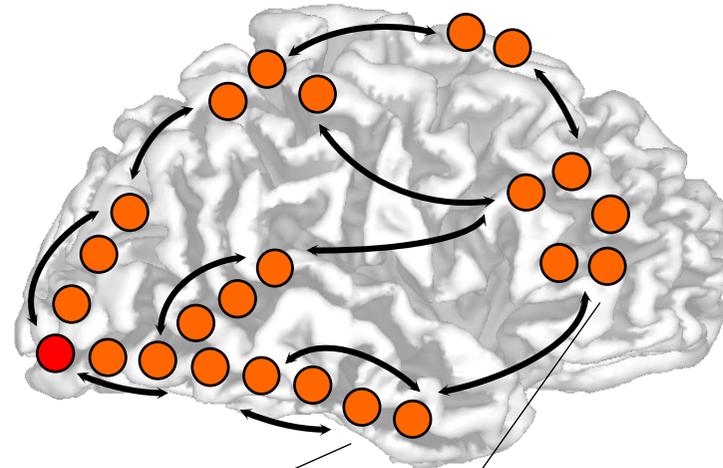


Prédictions attendues (modèle de l'espace de travail neuronal conscient)

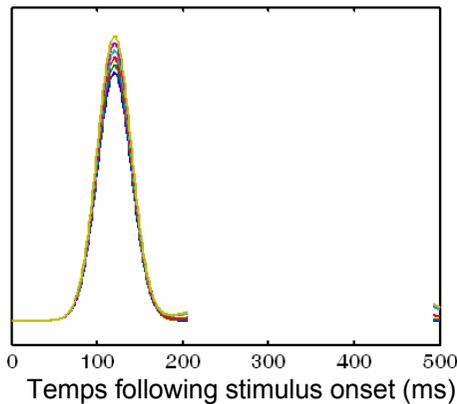
Traitement subliminal



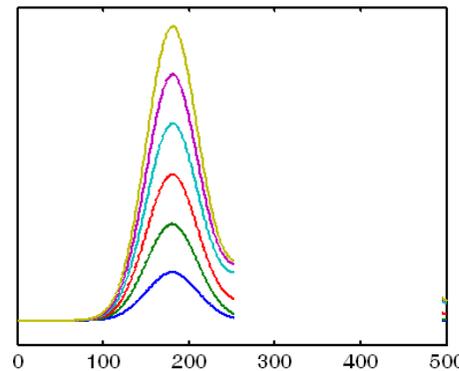
Traitement conscient



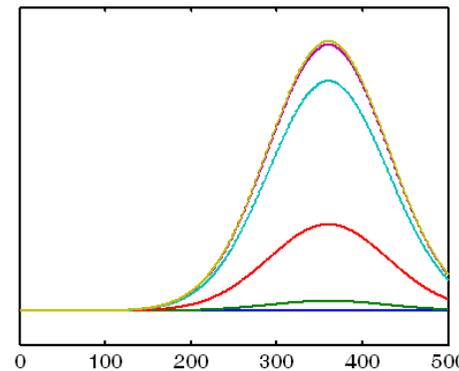
Aires visuelles précoces



Aires visuelles supérieures



Cortex préfrontal



Force du masquage

Masquage faible



— } conscient

— } Au seuil

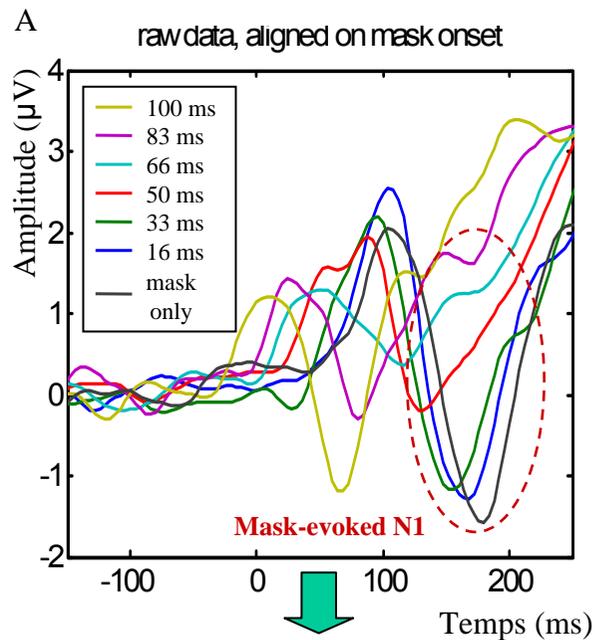
— } subliminal

— } Masquage fort

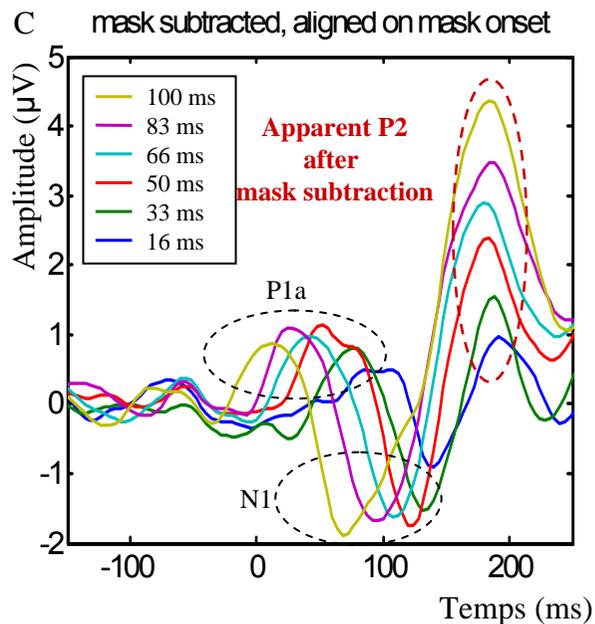
Downward-pointing arrow indicating the direction of decreasing masking strength.

Méthode de soustraction du masque

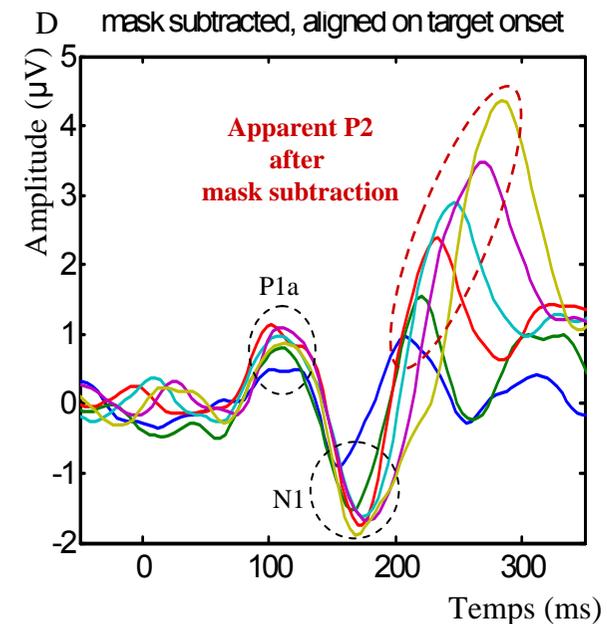
L'additivité n'est pas parfaitement vérifiée, mais il est possible d'identifier des composantes évoquées par le masque sur la base de leur latence.



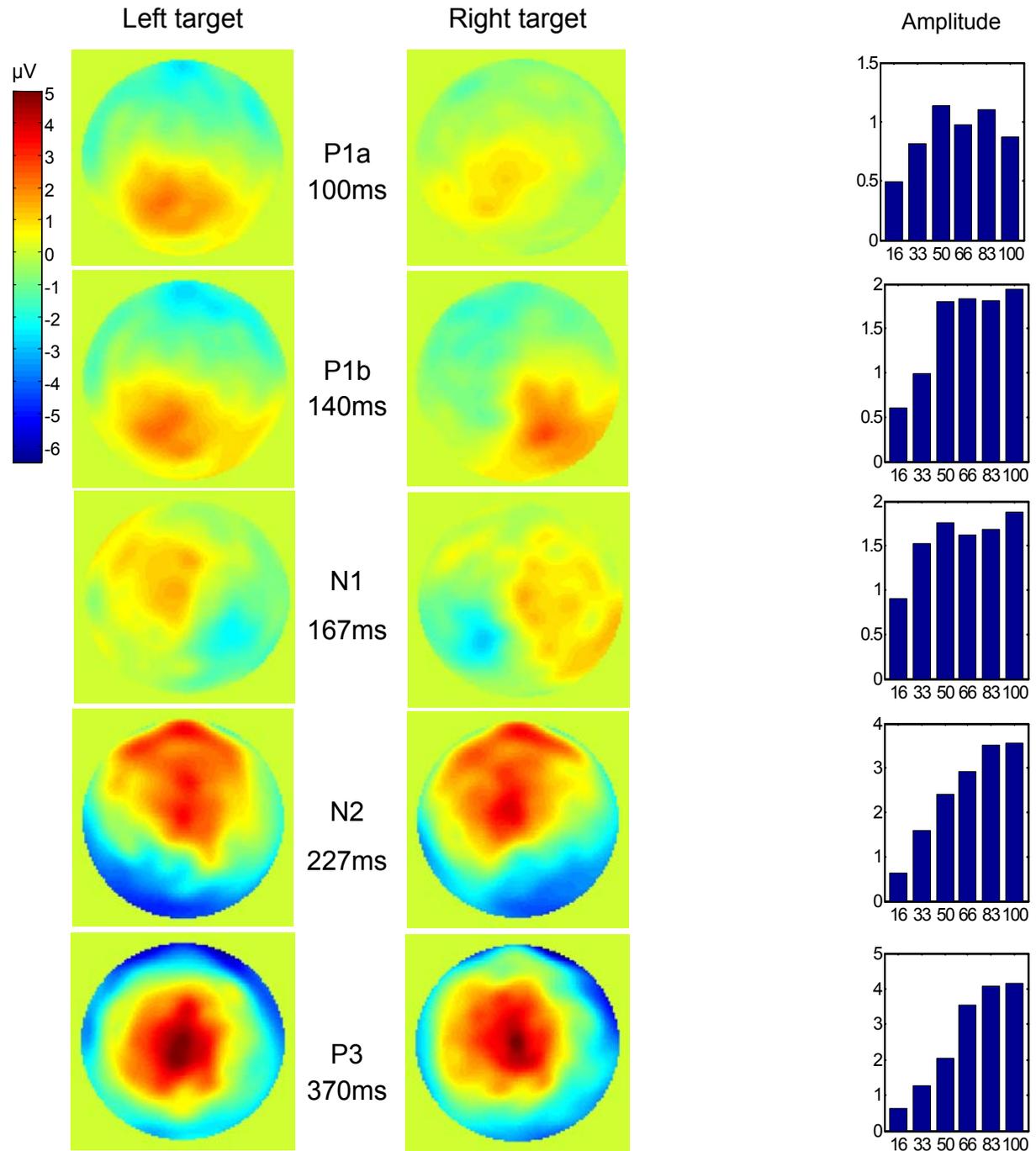
Mask subtraction



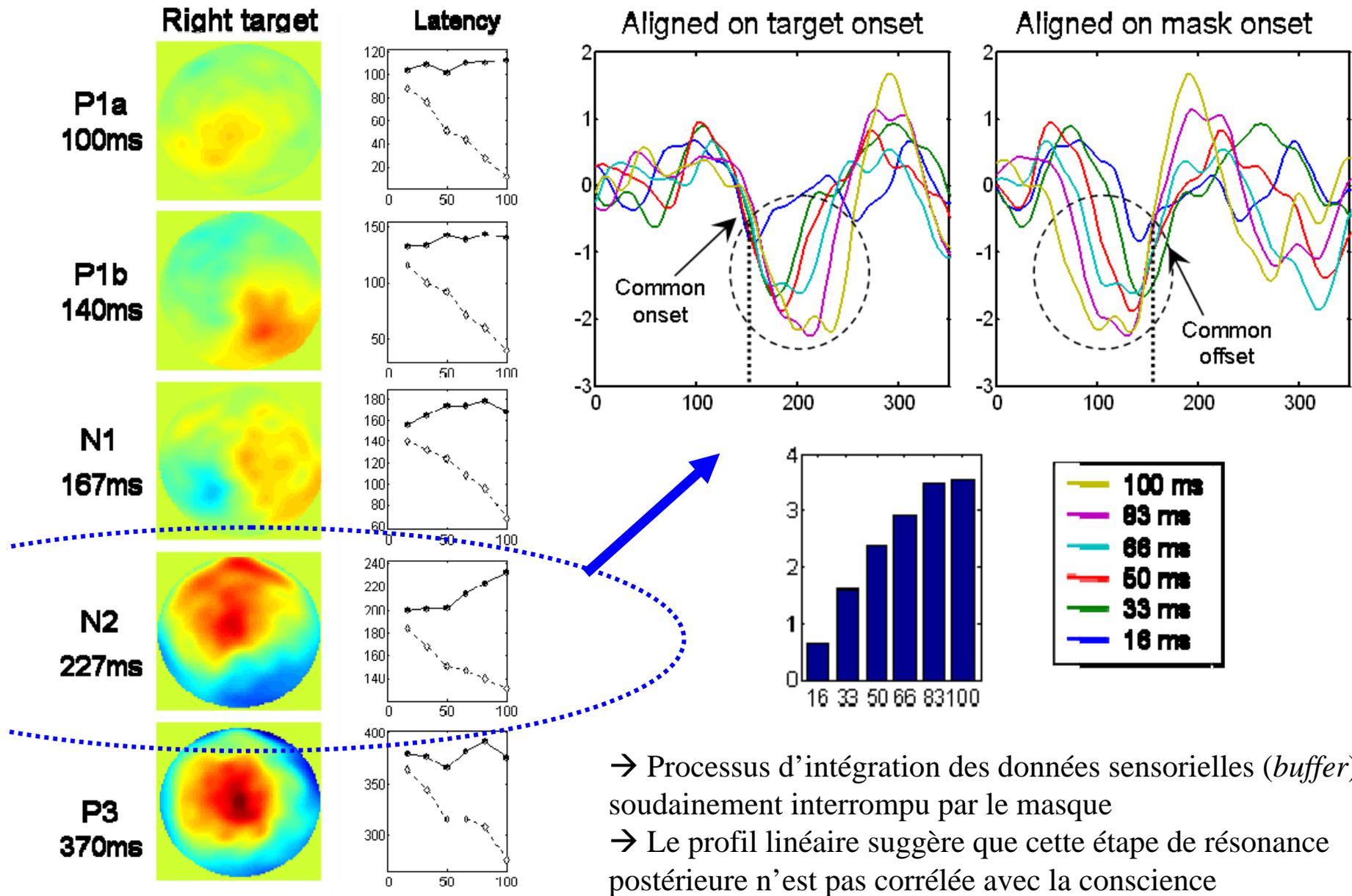
Alignement on target onset



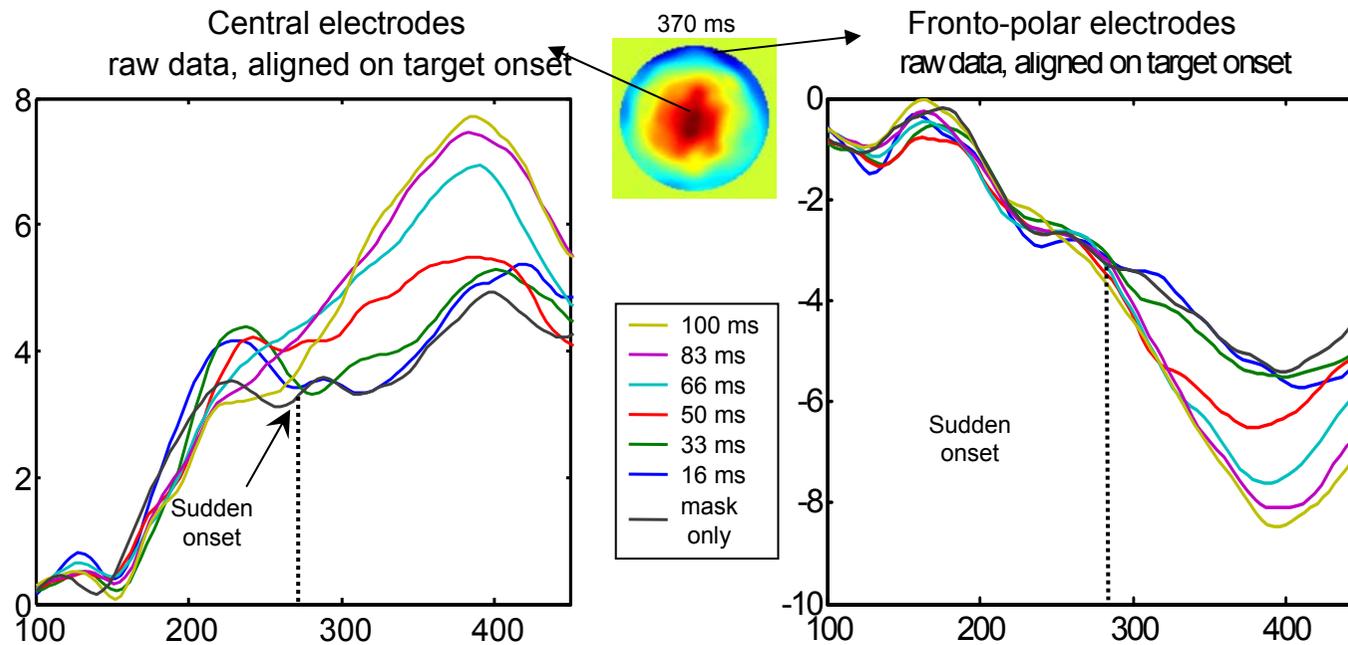
5 principales composantes évoquées par la cible



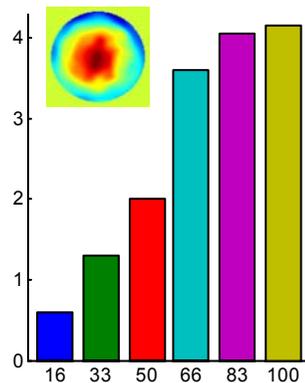
L'onde N2: une latence intermédiaire, démarrant avec la cible, s'arrêtant avec le masque



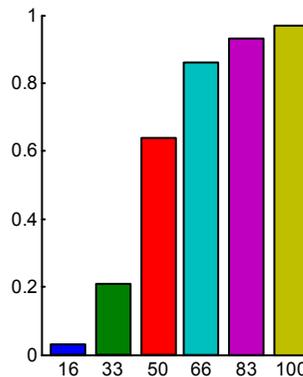
L'onde P3 présente une non-linéarité soudaine, qui ressemble au profil subjectif de visibilité



Amplitude de la P3



Visibilité rapportée

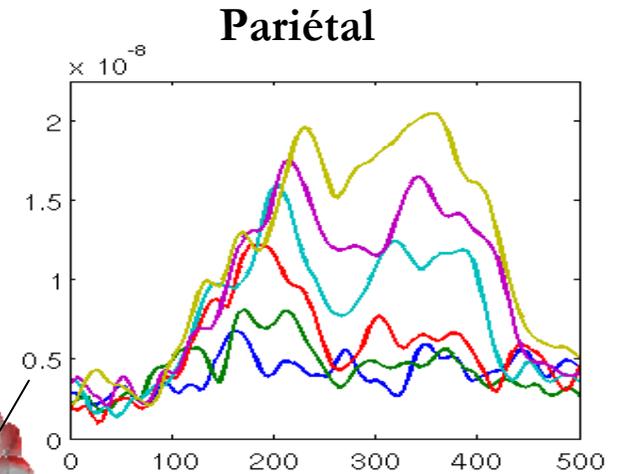
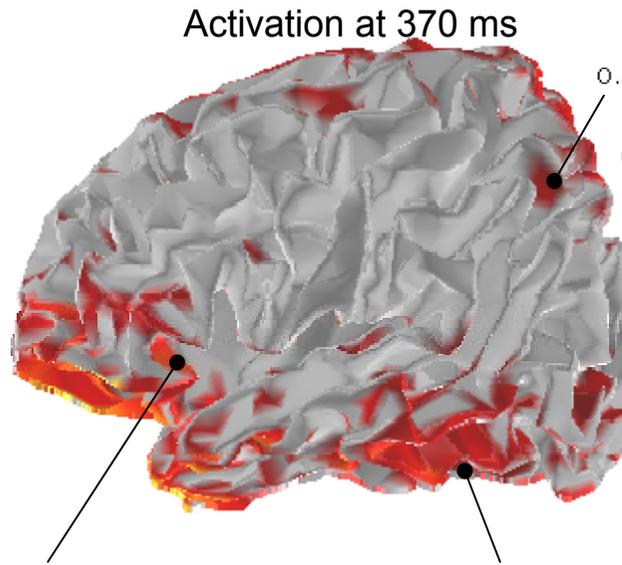


L'analyse des sources révèle la séquence temporelle de l'accès à la conscience

Del Cul, Baillet & Dehaene, PLOS Biology 2007

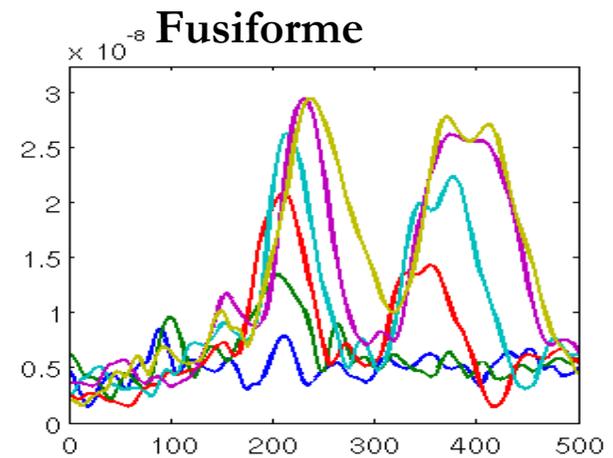
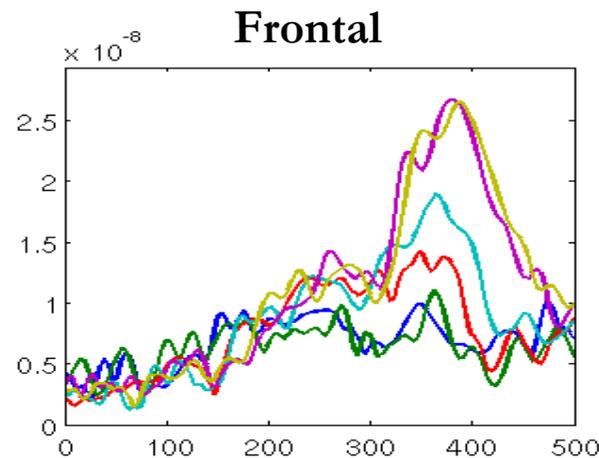
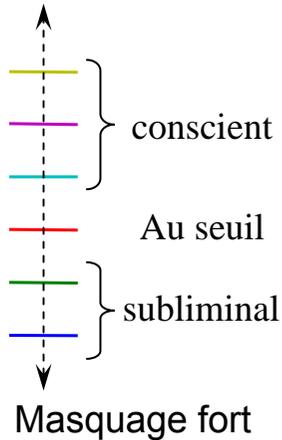
La non-linéarité tardive de l'onde P3 est associée à:

- Une activation distribuée soudaine, notamment de la région frontale inférieure
- Une deuxième vague d'activité tardive dans les aires visuelles

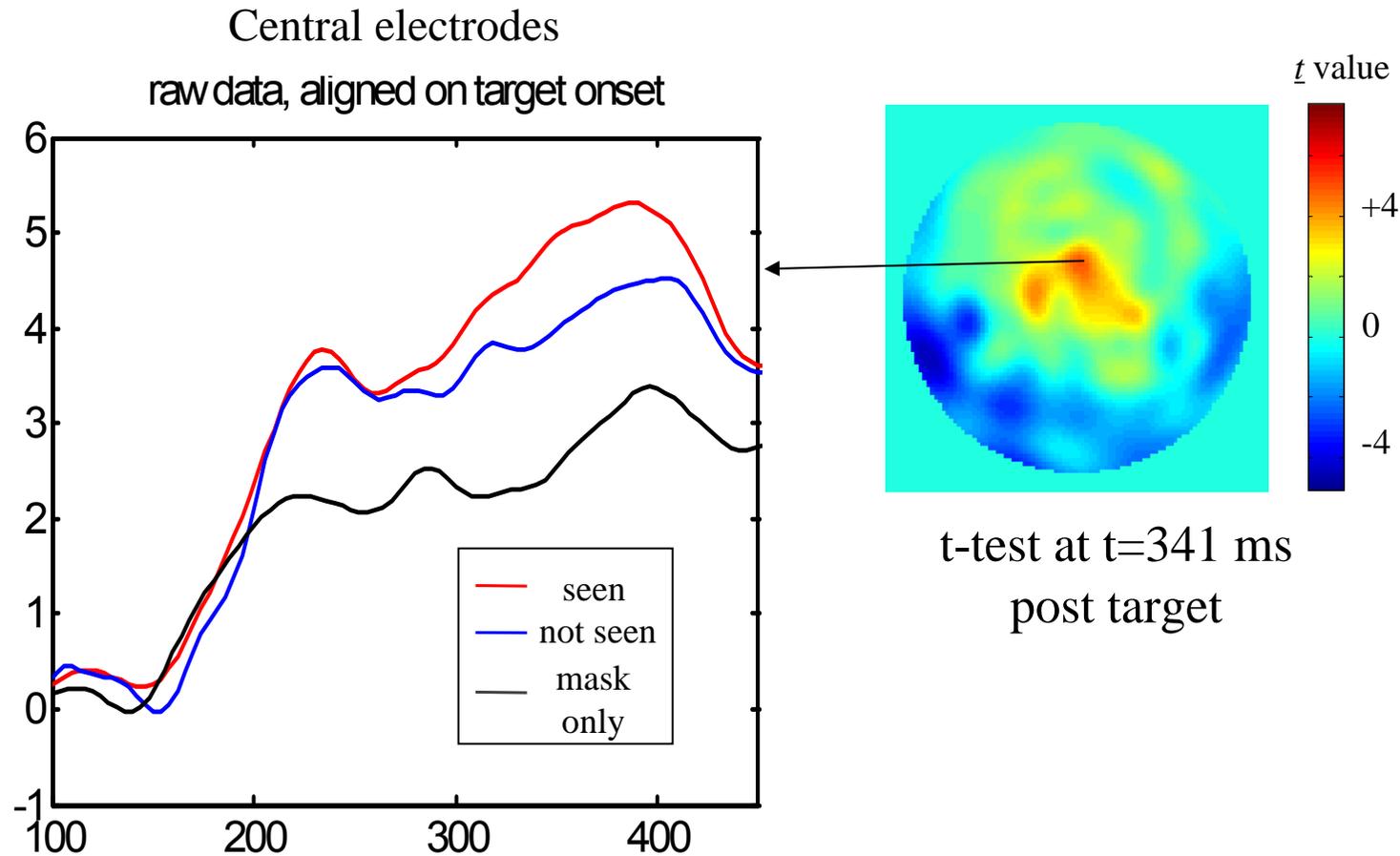


Force du masquage

Masquage faible



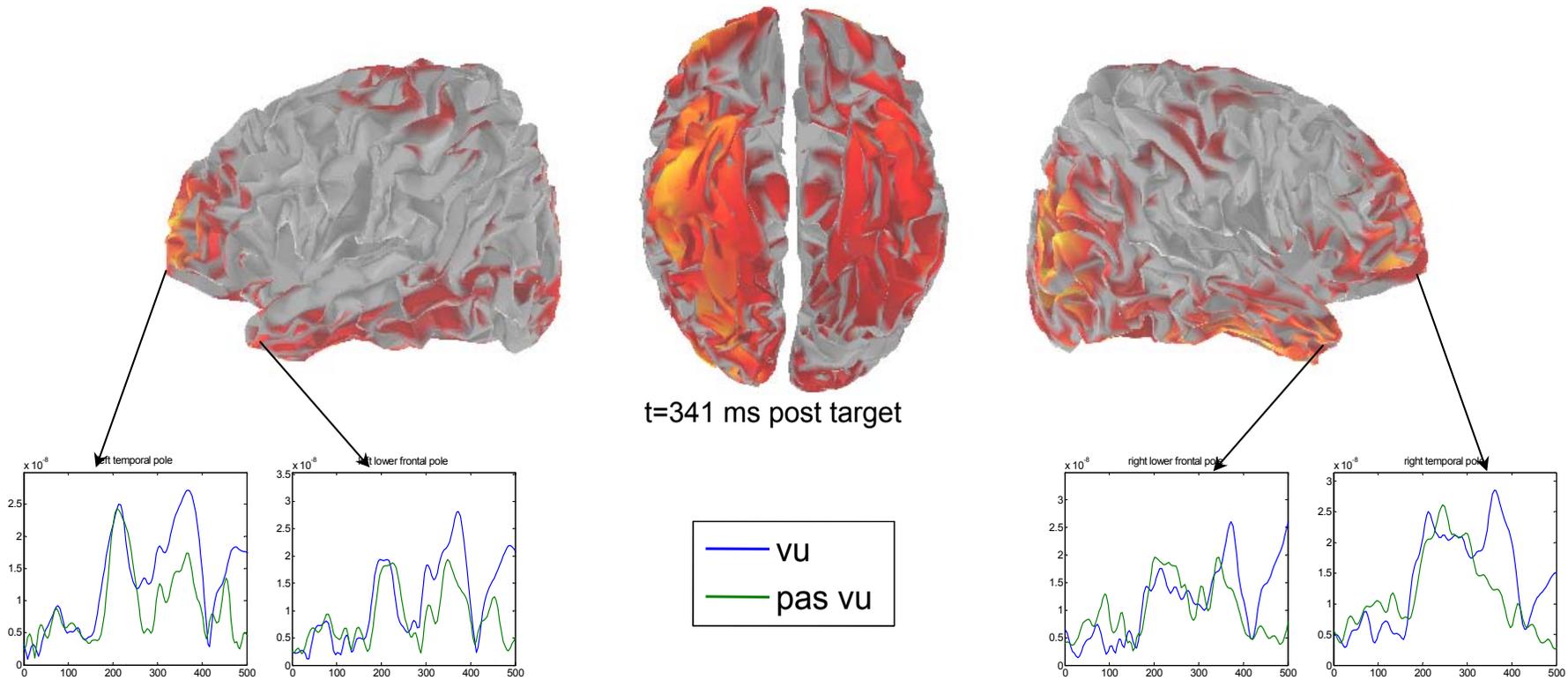
Un second critère pour un corrélat de l'accès à la conscience:
La différence entre les essais vus et pas vus à un délai fixe (50 ms)
(9 sujets seulement)



Un second critère pour un corrélat de l'accès à la conscience: La différence entre les essais vus et pas vus à un délai fixe (50 ms) (9 sujets seulement)

On retrouve une divergence tardive de l'activation (vers 270 ms), avec l'entrée en activité de régions distribuées du cortex préfrontal, pariétal et temporal antérieur.

Difference between seen and not seen targets at SOA 50 ms



Enregistrement de neurones unitaires dans le cortex temporal médian humain

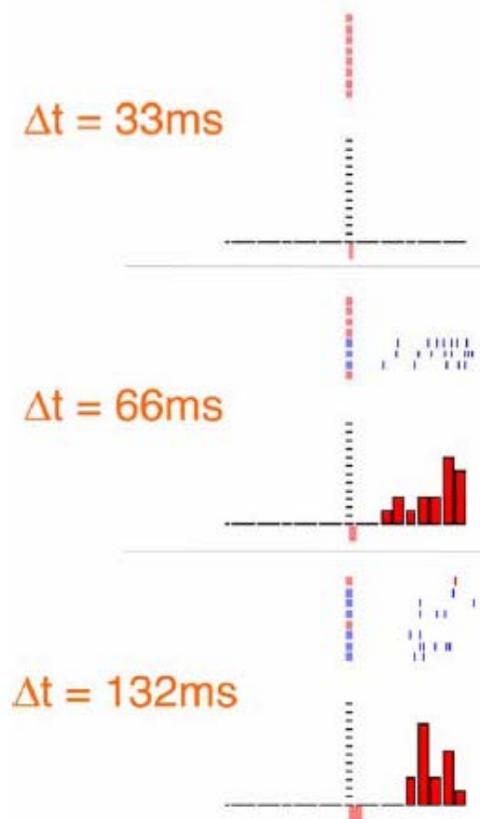
Quiroga, R. Q., Mukamel, R., Isham, E. A., Malach, R., & Fried, I. (2008). Human single-neuron responses at the threshold of conscious recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 105(9), 3599-3604.



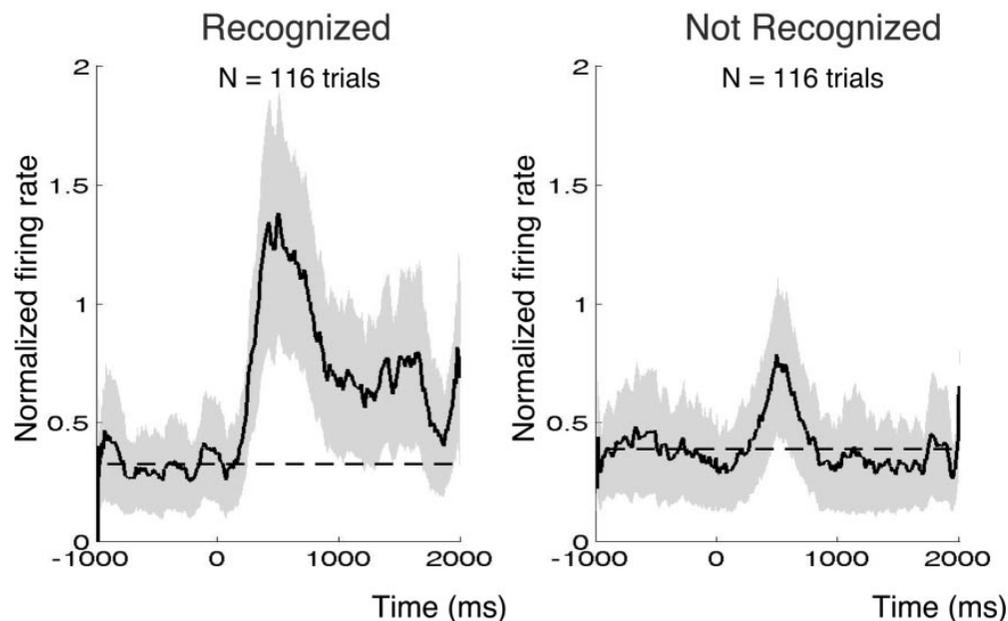
Certains neurones ne déchargent que lors de la détection *consciente* de leur image préférée

→ Caractère « tout-ou-rien » de l'accès à la conscience

En moyenne, il existe une brève réponse aux images subliminales, mais seules les images conscientes induisent une réponse amplifiée et durable.



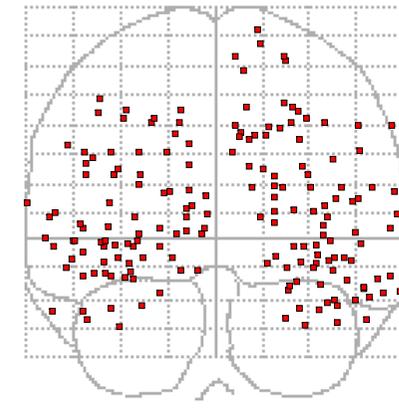
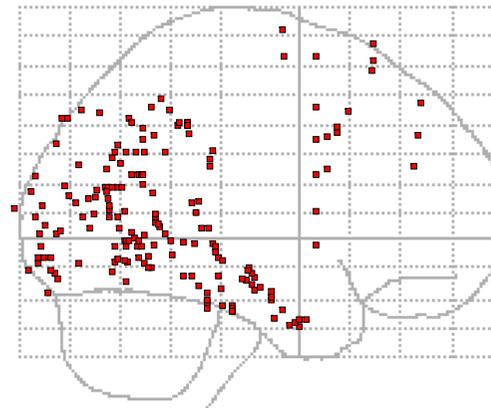
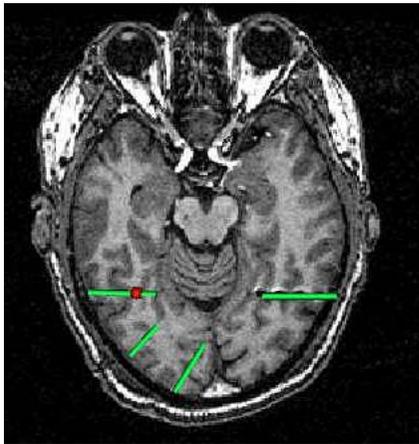
Identical visual input



Les signatures électrophysiologiques de la conscience

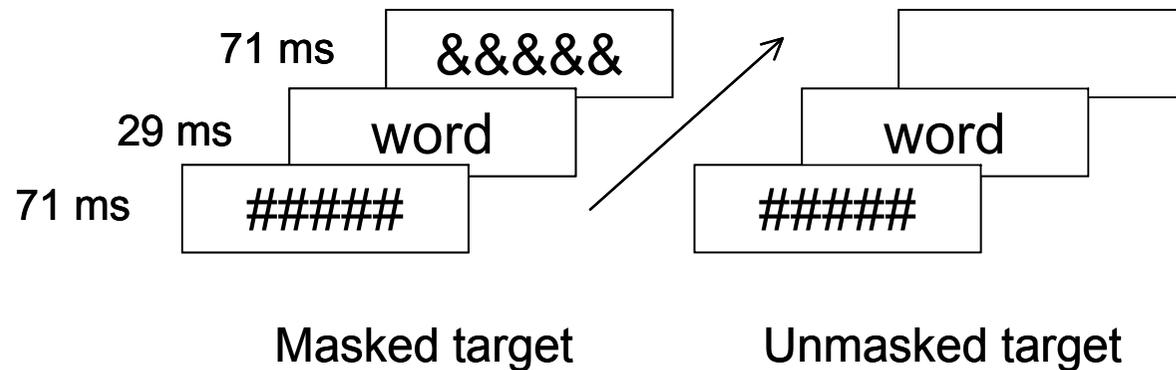
Gaillard et al., *Neuron* 2006; Gaillard, Dehaene, Naccache et al., *PLOS* 2009

Enregistrement intracrâniens chez 10 patients épileptiques, avec un total de 176 électrodes (montage bipolaire local), couvrant l'ensemble des 4 lobes du cortex



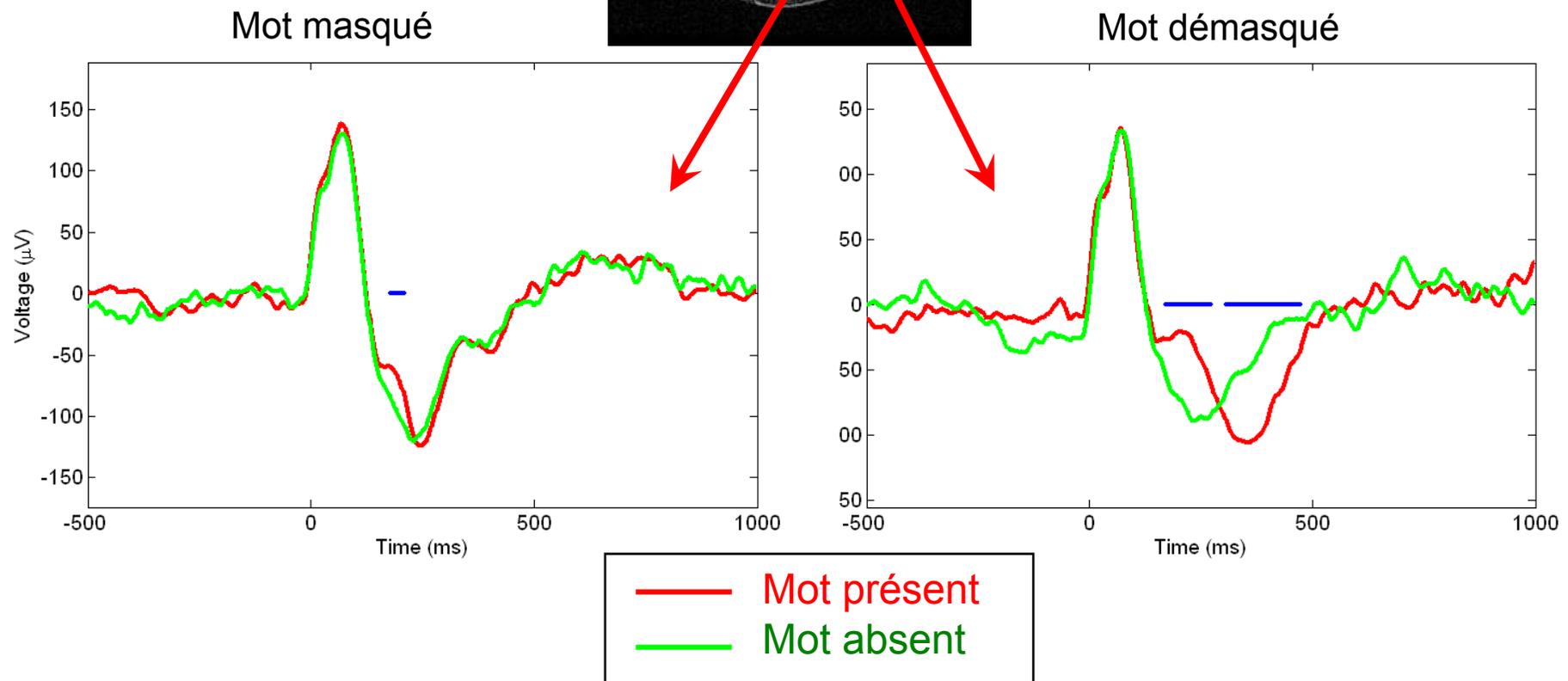
Paradigme:

- Mesure de l'activité évoquée par des mots masqués ou démasqués
- Soustraction de l'activité évoquée par les masques seuls (essais avec mots absents)



Première signature de la conscience: Les potentiels évoqués tardifs

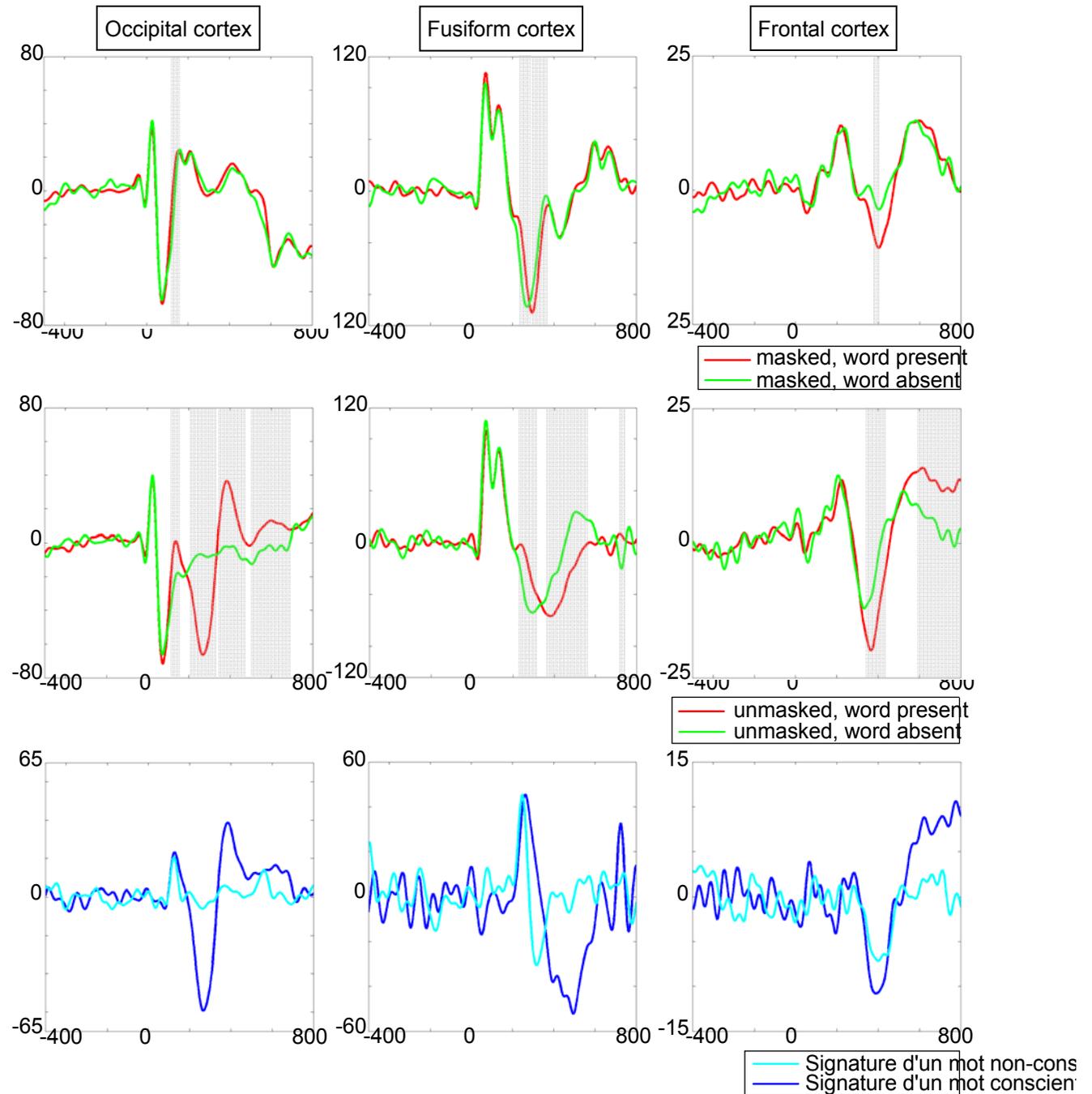
Exemple d'une
électrode dans l'aire
de la forme visuelle
des mots



Exemple de
3 autres électrodes

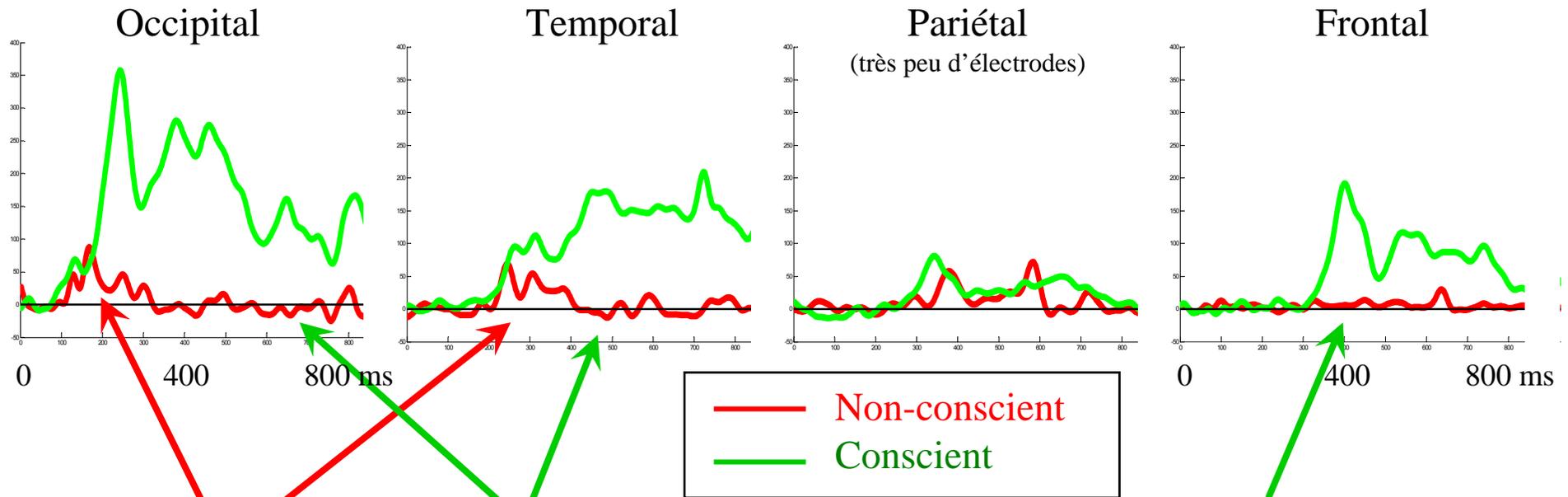
Dans tous les cas, on
observe:

- Un effet bref et relativement précoce de la présence d'un mot masqué
- Un effet initialement identique, mais amplifié, beaucoup plus durable, et souvent avec un renversement de la polarité, lorsque le mot est conscient.



Les potentiels évoqués intracrâniens permettent de suivre la progression corticale d'un mot conscient ou non-conscient

Accroissement de la puissance (microvolts²) lié à la présence du mot, moyenné sur toutes les électrodes



Activation subliminale précoce et qui disparaît rapidement

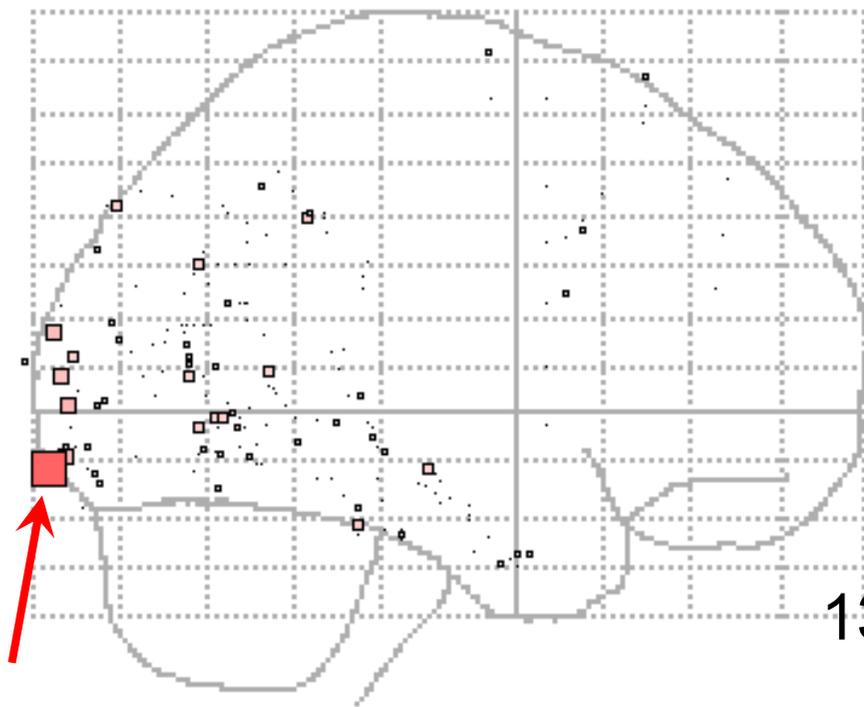
Activation tardive et soutenue, seulement pour les mots conscients

Activation frontale:
- débute vers 300 ms
- presque exclusivement pour les mots conscients

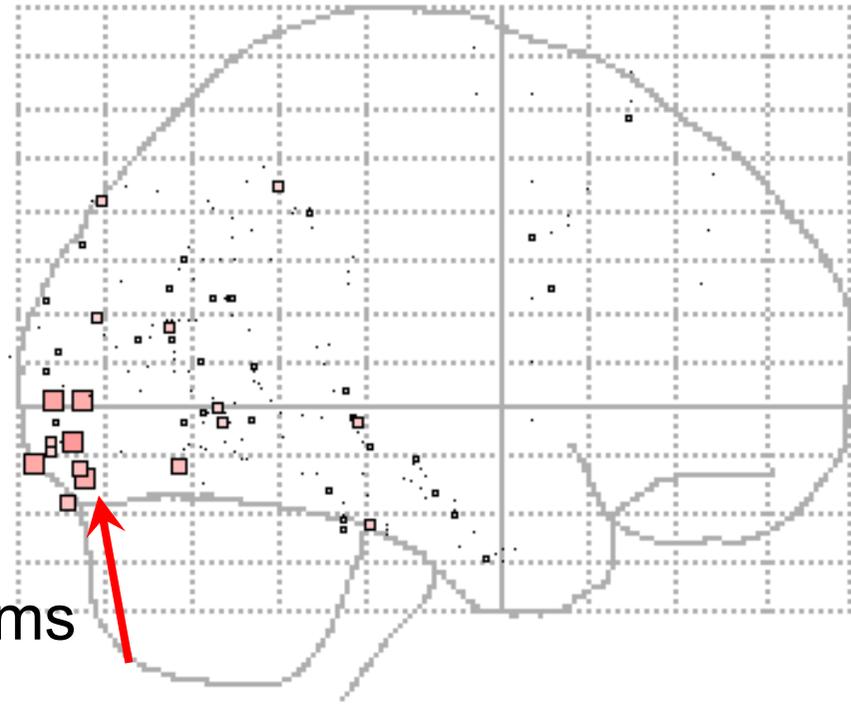
68.8% des électrodes, placées uniquement dans un but clinique, sont modulées par la présence d'un mot conscient (contre 24.4% dans le cas non-conscient)

→ observation compatible avec une diffusion globale de l'information consciente (*broadcasting*)

Mot non-conscient



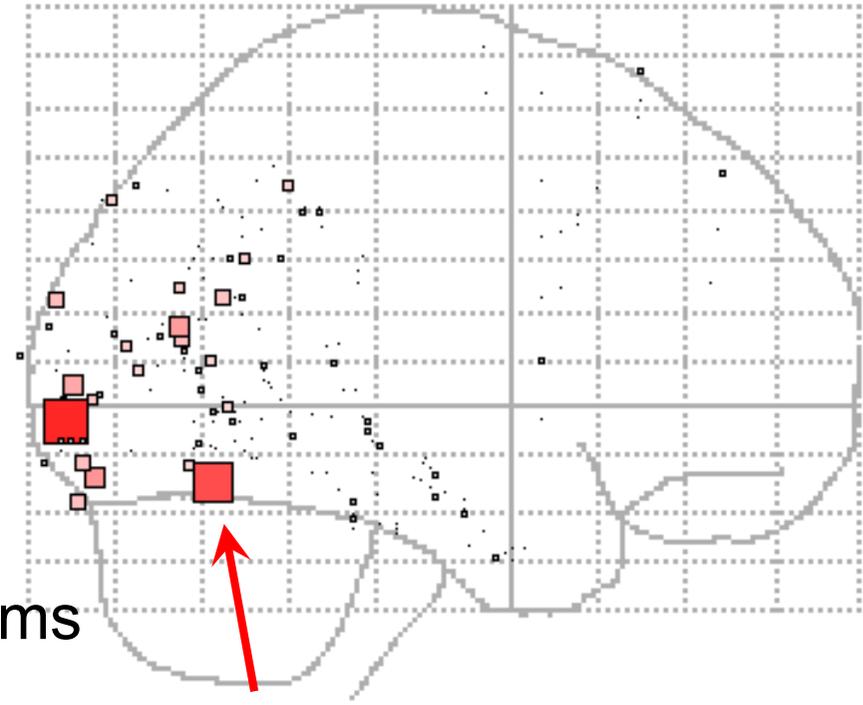
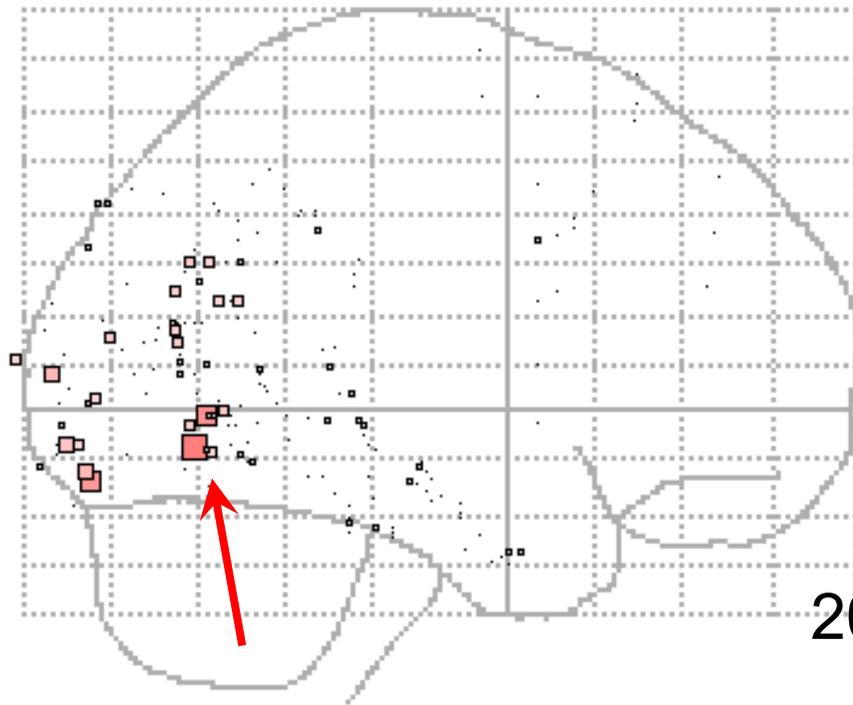
Mot conscient



130 ms

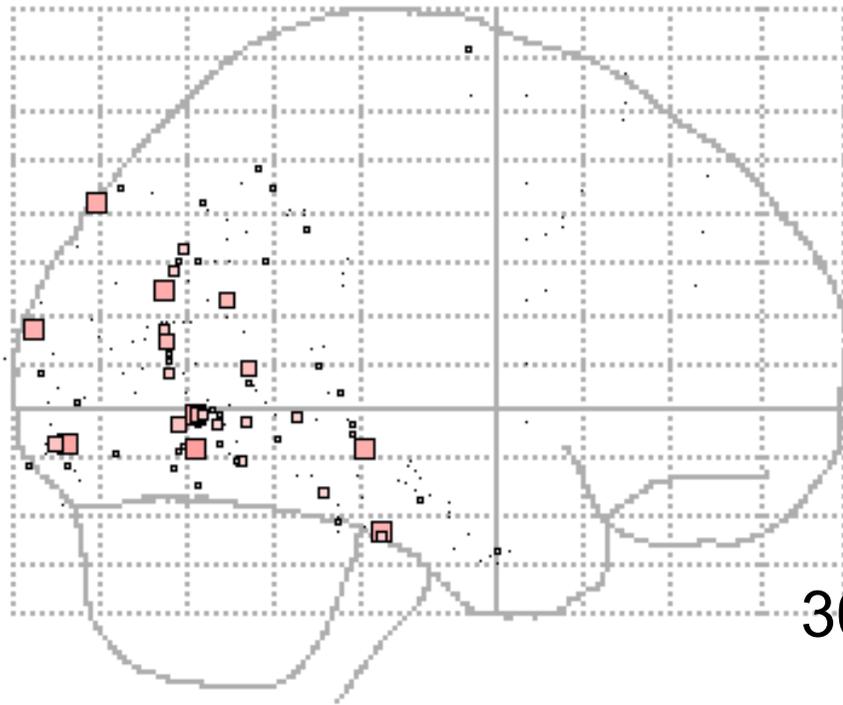
Mot non-conscient

Mot conscient

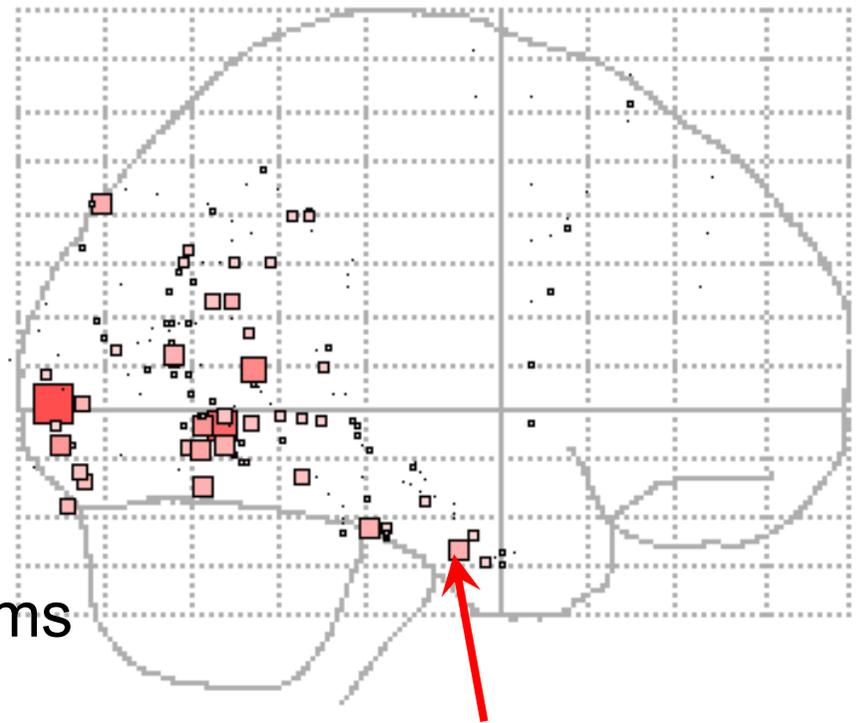


200 ms

Mot non-conscient

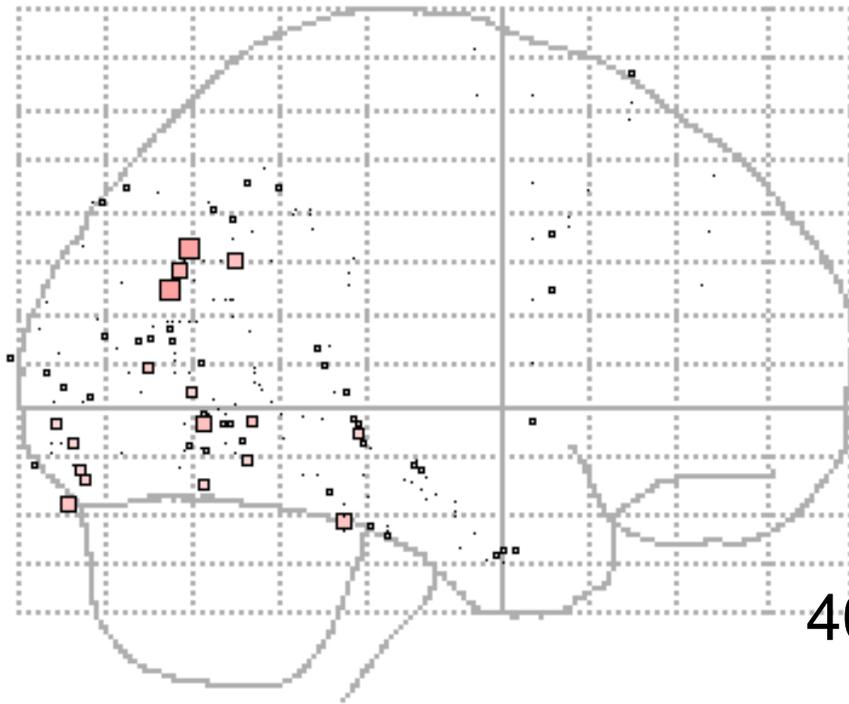


Mot conscient

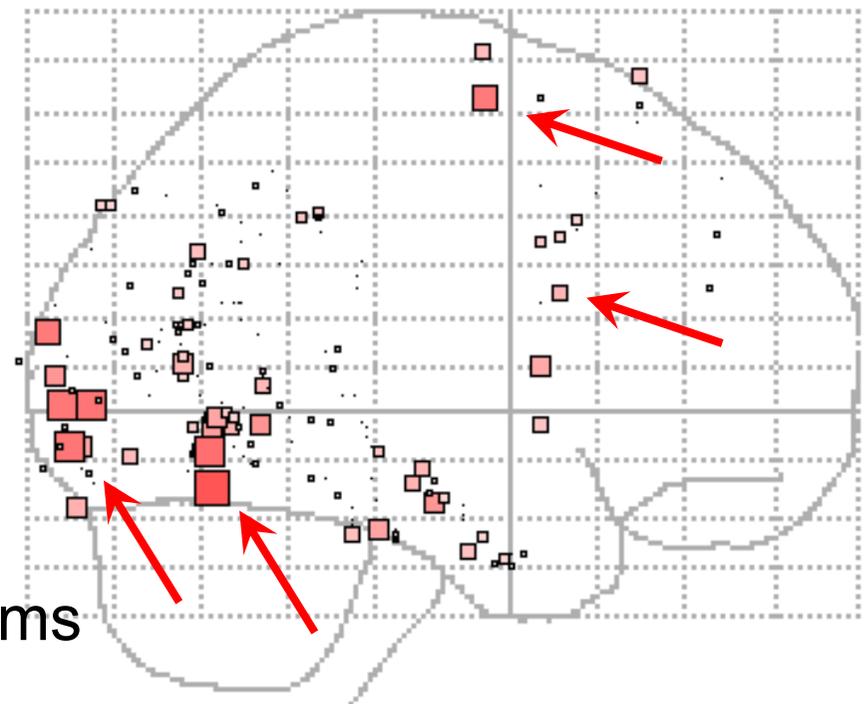


300 ms

Mot non-conscient

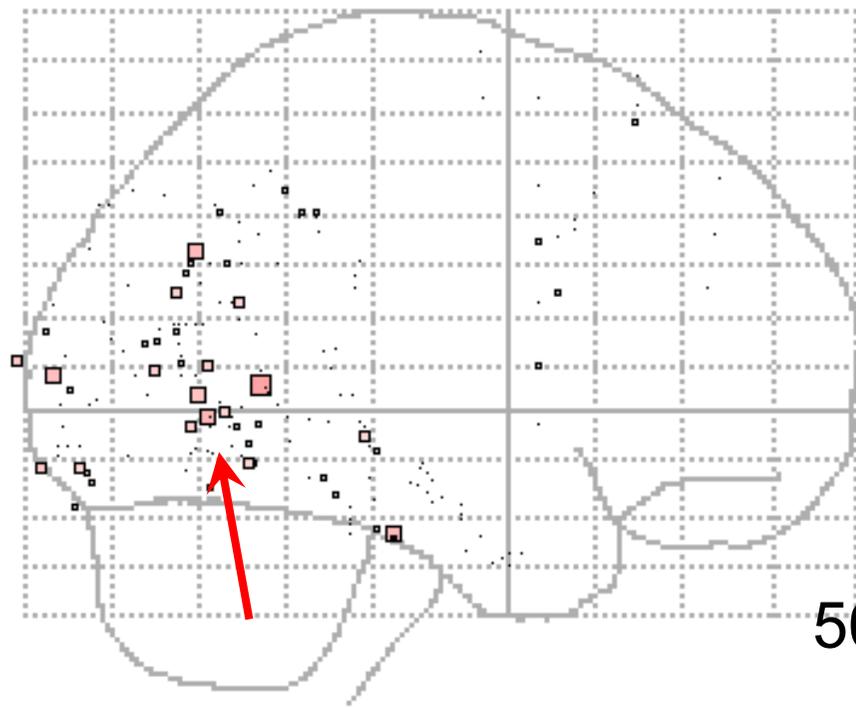


Mot conscient

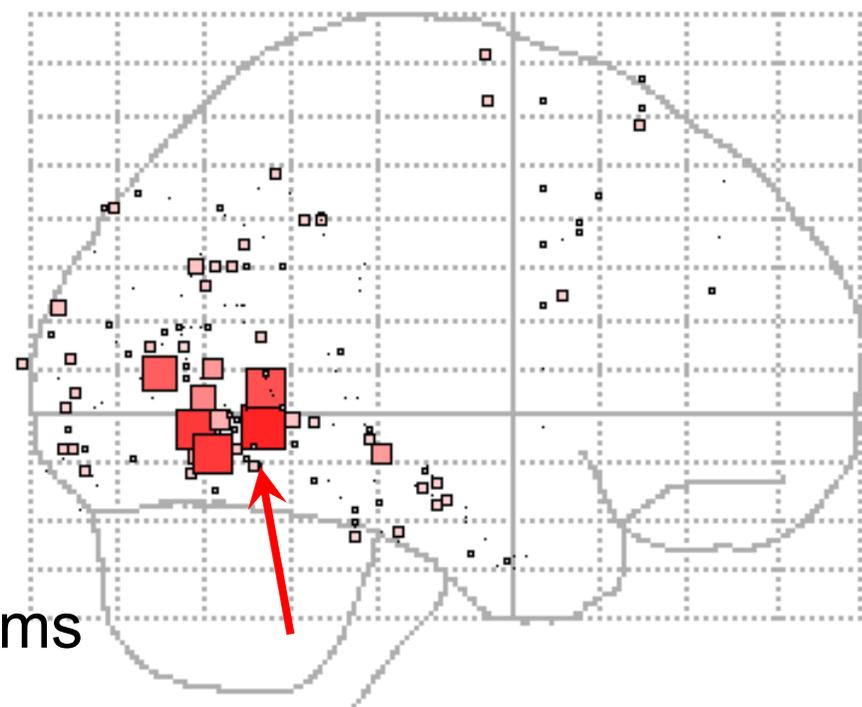


400 ms

Mot non-conscient

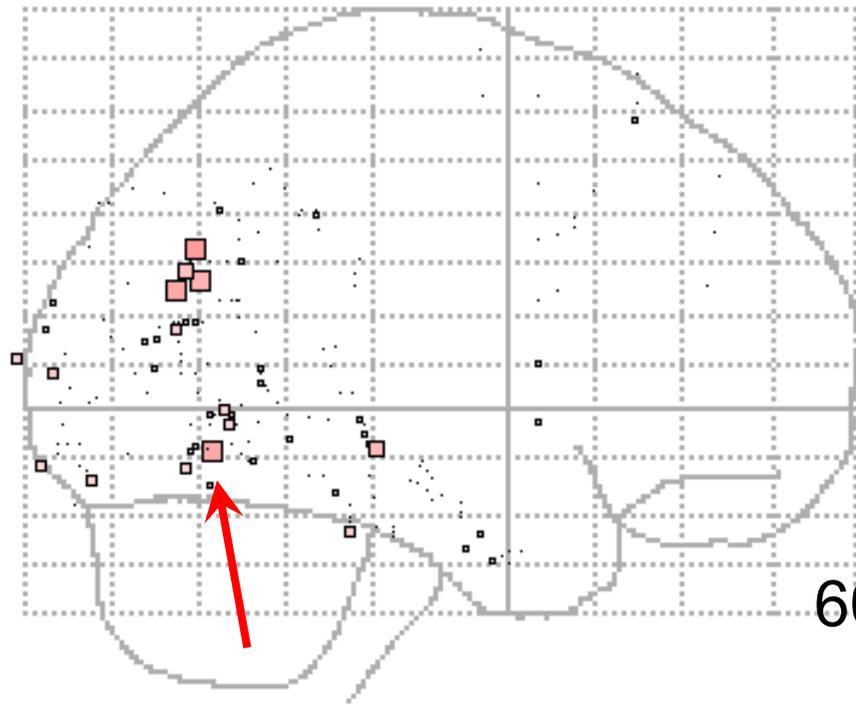


Mot conscient

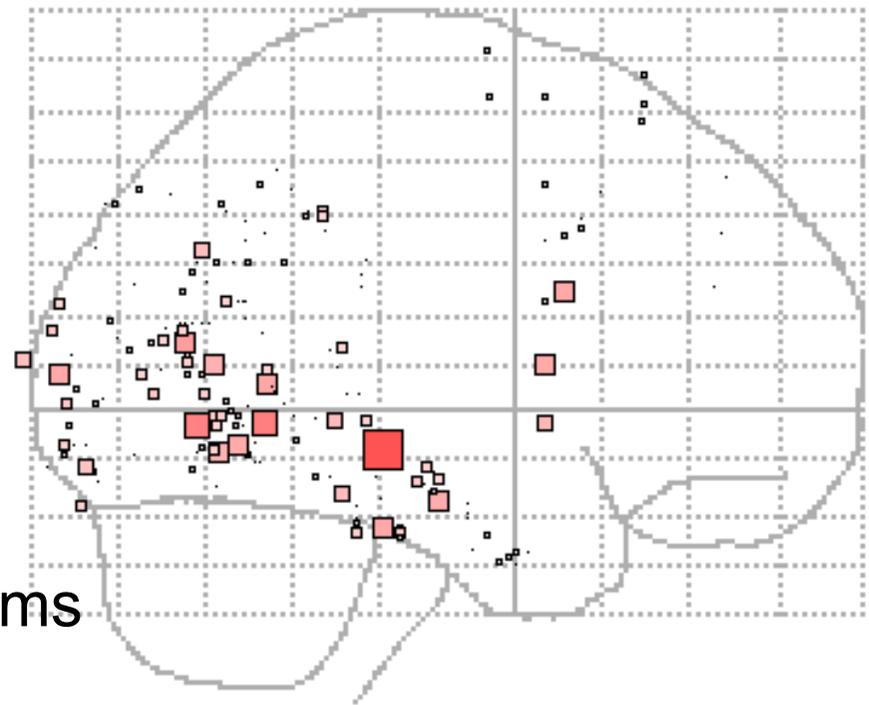


500 ms

Mot non-conscient



Mot conscient



600 ms

Conclusions

- Au cours du masquage, toute une série d'étapes précoces continuent de se dérouler sans conscience
- Vers 270-300 ms, on commence à observer une corrélation forte entre l'activité cérébrale (P3) et la visibilité des stimuli: la prise de conscience est tardive
- Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse d'une « ignition » d'un espace de travail neuronal distribué
- Le modèle du GNW prédit d'autres **signatures de la conscience**:
 - Amplification des oscillations dans la bande gamma
 - Mise en synchronie de régions distantes qui codent pour le même objet mental
 - Dialogue permanent et bidirectionnel entre ces régions