

Psychologie cognitive expérimentale

M. Stanislas DEHAENE, membre de l'Institut
(Académie des sciences), professeur

Enseignement

Cours : L'inconscient cognitif et la profondeur des opérations subliminales

Le cours 2009 est le premier d'une série dédiée à l'examen des mécanismes de l'accès à la conscience dans le cerveau humain. Il a été entièrement consacré à la question de la profondeur du traitement non-conscient. Un stimulus peut-il être traité sur le plan visuel, sémantique, voire influencer nos décisions et modifier nos comportements, sans pour autant accéder à la conscience ?

Les images subliminales appartiennent à la mythologie moderne et continuent de soulever bien des fantasmes. Elles seraient utilisées en publicité et dans certaines campagnes électorales, bien que leur usage soit explicitement interdit par la loi française. Il importe donc d'évaluer, sur une base strictement empirique et objective, la profondeur et les limites de l'impact de telles images sur notre fonctionnement cognitif. Plus fondamentalement, la délimitation du contour des opérations mentales susceptibles de s'exécuter sans conscience est une étape indispensable au développement d'une théorie des mécanismes cognitifs et cérébraux de la conscience. La méthode contrastive proposée par Bernard Baars (1989) vise à cerner le propre de la conscience en comparant deux situations expérimentales minimalement différentes dont l'une est subliminale tandis que l'autre est consciente. L'amorçage subliminal constitue également une excellente méthode pour étudier l'architecture cognitive en limitant l'influence des stratégies, des intentions et des croyances des participants.

Un bref historique de l'inconscient cognitif

Sur le plan historique, nous commencerons par souligner que, contrairement à une idée répandue, le concept d'inconscient ne date pas de Freud et ses contemporains (Gauchet, 1992). De plus, de nombreux aspects de la théorie freudienne de l'inconscient ne trouvent pas d'échos dans la recherche contemporaine.

Tel est le cas, par exemple, de l'hypothèse d'un inconscient pourvu d'intentions et de désirs qui lui sont propres, souvent d'origine infantile, et structuré par des mécanismes de refoulement et de censure. Pour éviter toute confusion avec les constructions théoriques freudiennes, la psychologie cognitive préfère donc souvent au terme d'inconscient les termes plus neutres de non-conscient ou d'inconscient cognitif (Kihlstrom, 1987).

Nombreux sont les philosophes, dès l'époque classique, à avoir souligné la part considérable du non-conscient dans nos activités physiques et mentales. Descartes, dans le *Traité de l'Homme*, attire l'attention sur les « mouvements que nous faisons sans que notre volonté y contribue » et qui « ne dépendent que la conformation de nos membres et du cours que les esprits (...) suivent naturellement dans le cerveau ». Spinoza affirme que le sentiment du libre arbitre émerge du fait que « les hommes sont conscients de leurs désirs et ignorants des causes qui les déterminent ». Malebranche, Diderot, Maine de Biran et bien d'autres souligneront également les fondements non-conscients de nos motivations et de nos automatismes.

Il faudra toutefois attendre le XIX^e siècle pour voir émerger les premières données expérimentales issues de la neurologie en faveur d'opérations cérébrales non-conscientes. Deux constructions théoriques jouent ici un rôle essentiel : le concept d'arc réflexe, qui apporte la preuve de l'absence de contrôle volontaire sur certains de nos mouvements (Hall, 1832) ; et le principe jacksonien d'une hiérarchie fonctionnelle du système nerveux, dont les plus bas niveaux sont occupés par des fonctions automatiques contrôlées par la moelle épinière et le tronc cérébral. En psychologie, von Helmholtz découvre que la perception visuelle repose sur des opérations élaborées que l'on pourrait presque qualifier de logiques ou de rationnelles, mais qui demeurent néanmoins inaccessibles à l'introspection – il les appelle « inférences inconscientes ». Théodule Ribot énonce les premières lois de la mémoire et de l'amnésie et démontre l'existence d'une mémoire inconsciente des savoir-faire. Aux côtés de Charcot et avant Freud, Pierre Janet mène à la Salpêtrière et au Collège de France les premières études expérimentales du somnambulisme, de l'hypnose, de l'hystérie, de l'écriture automatique ou de la « possession » mentale. Revendiquant la paternité du terme « subconscient », il relève dans *L'automatisme psychologique* (1889) l'étendue des activités humaines qui relèvent d'automatismes soit totaux (s'étendant au sujet tout entier), soit partiels (une partie de la personnalité est exclue de la conscience et poursuit des objectifs qui lui sont propres). En sociologie enfin, Gabriel Tarde publie *Les Lois de l'imitation* (1890), livre dans lequel il développe l'idée qu'un mécanisme élaboré d'imitation non consciente gouverne la psychologie des foules et la formation des sociétés humaines. En bref, le concept d'opération non-consciente est déjà familier des psychologues dès la fin du dix-neuvième siècle.

Aux neuropsychologues de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècle reviendra la découverte de trois grandes pathologies cérébrales où la part du non-conscient est évidente. L'amnésie rétrograde d'abord : chez certains patients qui ne parviennent

plus à se remémorer consciemment les événements vécus quelques heures ou quelques minutes auparavant, Korsakoff, Claparède, puis plus récemment la psychologue canadienne Brenda Milner démontrent la persistance d'une capacité d'apprentissage implicite de compétences nouvelles : mémorisation d'une expérience émotionnelle, du plan d'une maison, de la solution d'un labyrinthe... La vision aveugle ensuite : Riddoch dès 1917, puis Ernst Pöppel, enfin Larry Weiskrantz étudient plusieurs patients atteints de lésions de l'aire visuelle primaire, dont la neurologie classique stipule qu'elles abolissent toute vision consciente (cécité corticale). Ils démontrent qu'en réalité, le patient possède encore, sans le savoir, une vision du mouvement et une capacité de pointer ou d'orienter les yeux vers une cible – des fonctions résiduelles qui impliqueraient des circuits non-conscients du colliculus supérieur, du pulvinar et de l'amygdale.

Une troisième catégorie de patients, enfin, présente une hémignégligence spatiale, caractérisée par l'incapacité de percevoir et de prêter attention à certains stimuli présentés dans la moitié gauche du champ visuel (ou, dans certains cas, sur le côté gauche de l'objet examiné). Edoardo Bisiach, John Marshall et bien d'autres démontrent que la partie « négligée » de l'image, bien qu'elle ne soit pas rapportée consciemment, est analysée à un haut niveau cognitif : elle active les voies visuelles et sémantiques, et influence les décisions cognitives et motrices.

Dans les années 1950, une dernière révolution scientifique achève de légitimer la question du traitement de l'information sans conscience. La théorie de l'information (Shannon) et la découverte de mécanismes universels de computation (Wiener, Turing, von Neumann) influencent profondément la psychologie cognitive alors naissante. La métaphore de l'ordinateur laisse entrevoir une description purement calculatoire ou algorithmique des opérations mentales. Dans ce contexte, le traitement non-conscient de l'information ne pose plus aucune difficulté conceptuelle, car c'est bien évidemment sans conscience qu'opèrent les ordinateurs. C'est au contraire la nature, voire l'existence même de la conscience qui devient l'objet de polémiques, au point que l'étude scientifique de la conscience restera en marge des sciences cognitives pendant plusieurs dizaines d'années. Elle ne reviendra au premier plan que dans les années 1980-1990, avec l'apparition de paradigmes expérimentaux soigneusement contrôlés pour présenter des informations de façon non-consciente.

Comment rendre une information non-consciente ?

Il est vraisemblable que « dans la nature, la pensée non-conscience [soit] la règle plutôt que l'exception » (Bargh et Morsella, 2008). Le psychologue qui souhaite étudier les opérations non-conscientes n'a que l'embarras du choix : nous n'avons pas conscience des causes de nos comportements, de l'architecture de notre système cognitif, des algorithmes que nous employons, de certains attributs perceptifs, voire de la présence même de certains stimuli subliminaux ou inattendus.

Le cours 2009 a passé en revue les grandes conditions expérimentales sur lesquelles se concentre la recherche actuelle sur les opérations non-conscientes. Les illusions visuelles offrent un vaste domaine dans lequel notre perception est vigoureusement influencée par divers indices (contraste, perspective, binocularité, etc.) auxquels nous n'avons aucun accès conscient, bien qu'ils entrent parfois en conflit avec nos actions. La bistabilité de la perception, illustrée par le cube de Necker ou l'illusion du vase et du visage, souligne que notre conscience n'a accès qu'à une fraction des interprétations que notre système visuel calcule pourtant en parallèle. Parmi les situations de bistabilité, la rivalité binoculaire, dans laquelle des images distinctes sont présentées à l'œil droit et à l'œil gauche, fait l'objet d'études intensives. L'image non perçue induit des effets d'adaptation et des activations cérébrales visuelles précoces qui démontrent qu'elle subit un intense traitement non-conscient. D'autres paradigmes apparentés, la suppression par un flash (Wilke, Logothetis & Leopold, 2003) et sa variante continue (Tsuchiya & Koch, 2005) présentent le grand intérêt de permettre la présentation prolongée de stimuli qui, pour autant, demeurent non-conscients.

Le masquage est probablement la forme de présentation visuelle non-consciente la plus utilisée. Il se définit comme la réduction de la visibilité d'un stimulus présenté brièvement (la cible) par un second stimulus présenté en un point adjacent dans l'espace et dans le temps (le masque). On distingue le masquage par métacontraste, dans lequel le masque épouse étroitement les contours de la cible; le masquage par un motif (*pattern*) composé de traits présentés au même endroit que la cible; ou encore le masquage par substitution, dans lequel le masque est minimal (quatre points autour de la cible) mais présente la particularité de se prolonger après la cible. Différents types de masquages se distinguent également par l'effet de l'intervalle temporel qui sépare la cible et le masque (intervalle nommé dans la littérature anglophone *SOA*, pour *stimulus onset asynchrony*). Dans le masquage de type A, l'effet du masque est maximal lorsque la cible et le masque apparaissent simultanément, ce qui suggère un effet visuel précoce. Dans le masquage de type B, de façon plus surprenante, l'effet atteint son maximum pour un intervalle positif, c'est-à-dire lorsque le masque apparaît bien après la cible (jusqu'à 50 ms ou même 100 ms; masquage *retrograde* ou *backward masking*). C'est cette dernière condition qui fait l'objet de nombreuses études de psychologie cognitive dans la mesure où, en laissant une grande avance temporelle à la cible masquée, elle maximise le traitement cognitif en l'absence de conscience.

Dans le masquage, un stimulus est rendu invisible alors même le sujet y dédie toute son attention. Nous avons proposé de réserver l'usage du terme « subliminal » à cette situation où la non-conscience n'est pas liée à l'attention, mais aux limitations de l'information ascendante issue de la stimulation visuelle (Dehaene, Changeux, Naccache, Sackur & Sergent, 2006). À l'inverse, d'autres conditions expérimentales s'appuient sur le détournement de l'attention du sujet, alors même que le stimulus en lui-même possède une durée et une énergie suffisante pour être

perceptible – situation pour laquelle nous proposons de réserver le terme de « préconscient ». Dans le paradigme de « cécité inattentionnelle » (*inattentional blindness*), par exemple, l'attention du sujet est détournée de la cible par une tâche concurrente difficile qui porte sur d'autres stimuli présentés au même moment. Il est alors possible de présenter des stimuli visuels en pleine fovéa, parfois pendant plusieurs secondes, sans que le sujet en prenne conscience.

Le « clignement attentionnel » (*attentional blink* ou *AB*) constitue une variante temporelle fine de cette compétition pour les ressources attentionnelles. Pendant le traitement d'une première cible visuelle brève et légèrement masquée, une seconde cible similaire peut ne pas être perçue. Dans la cécité au changement, enfin, des changements massifs d'un élément de l'image ne sont pas détectés par le sujet si l'on court-circuite les mécanismes automatiques d'attraction de l'attention, soit par un bref flash de tout ou partie de l'image, soit par l'introduction d'un changement très graduel.

Vers une hiérarchie d'opérations non-conscientes

Toutes ces conditions de stimulation visuelle sans prise de conscience sont-elles équivalentes ? Certaines expériences indiquent que non : l'invisibilité causée par la rivalité binoculaire semble survenir à une étape de traitement plus précoce que celle causée par le masquage. En effet, la rivalité binoculaire, lorsqu'elle affecte le masque, peut annuler l'effet de masquage (Breitmeyer, Koc, Ogmen & Ziegler, 2008). De plus, la rivalité binoculaire élimine tout effet d'amorçage subliminal pour les images d'animaux, supposés traités par la voie visuelle ventrale, mais laisse intact l'effet d'amorçage subliminal pour les outils, supposés traités par la voie visuelle dorsale ; tandis que le masquage induit des effets d'amorçage dans les deux voies (Almeida, Mahon, Nakayama & Caramazza, 2008).

Dans une future hiérarchie des opérations visuelles non-conscientes, qui reste encore largement à préciser, l'invisibilité causée par le détournement de l'attention semble avoir les effets les plus tardifs. En effet, l'analyse des potentiels évoqués par un stimulus rendu invisible par clignement attentionnel montre que l'ensemble du traitement visuel précoce, et même du traitement sémantique des mots, reste rigoureusement intact (Luck, Vogel & Shapiro, 1996 ; Sergent, Baillet, & Dehaene, 2005).

En nous fondant sur notre théorie de l'espace de travail neuronal global, sur laquelle nous reviendrons dans le cours 2010, mes collègues et moi avons proposé une taxonomie préliminaire des processus non-conscients. Celle-ci distingue divers types d'opérations mentales non-conscientes selon la manière dont l'information y est codée et la nature du mécanisme qui rend cette information inaccessible à la conscience (voir Dehaene *et al.*, 2006) :

Codage de l'information		Principales caractéristiques
Non-conscient	Connectivité	L'information est codée sous la forme de matrices de poids synaptiques (ex. : compétence grammaticale)
	Configuration d'activité distribuée	L'information est codée par le taux de décharge de très nombreux neurones, elle n'est pas condensée dans des groupes de neurones spécialisés (ex. : visages dans V1)
	Système fonctionnellement disconnecté	L'information est codée par le taux de décharge de neurones qui ne sont pas connectés de façon réciproque avec le reste du cortex, et notamment du cortex préfrontal (ex. : tronc cérébral)
	Traitement subliminal	L'information est confinée à une brève impulsion dans la décharge des neurones (ex. : masquage)
	Traitement préconscient	L'information est codée dans le taux de décharge de réseaux neuronaux locaux, mais l'attention exécutive est distraite vers une autre tâche (ex. : clignement attentionnel)
Traitement conscient		L'information est codée explicitement par le taux de décharge d'une population restreinte de neurones qui entrent en réverbération durable avec un espace de travail global, impliquant notamment le cortex préfrontal

Comment vérifier l'absence de conscience ?

Comment déterminer avec certitude si un stimulus est ou n'est pas conscient ? Cette question reste débattue (Persaud, McLeod & Cowey, 2007 ; Schurger & Sher, 2008). Les tout premiers travaux faisaient simplement appel à l'introspection et au rapport verbal des participants. Dans un souci de plus grande rigueur, les trente dernières années de recherche en psychologie cognitive ont été dominées par la recherche de critères objectifs de conscience, fondés sur la théorie de la détection du signal. Selon cette perspective, un stimulus est dit non-conscient ou subliminal (en dessous du seuil) seulement si les performances restent au niveau du hasard dans une tâche directe de détection ou de classification (critère de d-prime nul). Une telle définition objective soulève toutefois de nombreuses difficultés. En premier lieu, elle surestime la perception consciente, puisqu'il n'est pas rare qu'un

participant obtienne des performances supérieures au hasard tout en niant avoir perçu les stimuli. En second, les performances peuvent être meilleures que le hasard dans certaines tâches, mais pas dans d'autres, ce qui soulève la question de savoir quelles tâches comptent pour une définition de la conscience, et lesquelles sont simplement sous l'influence d'opérations non-conscientes. Troisièmement, l'approche proposée pose la difficulté statistique d'accepter l'hypothèse nulle (les performances ne devant pas s'écarter significativement du niveau du hasard). En réalité, la valeur du *d*-prime ne descend jamais tout-à-fait à zéro, et sa significativité statistique dépend alors uniquement du nombre d'essais dédiés à sa mesure, ce qui lui retire une bonne part de son caractère objectif.

Ce sont de telles raisons qui ont conduit à l'émergence récente de propositions nouvelles. Certains suggèrent un retour au pur rapport subjectif, par exemple fondé sur l'évaluation quantitative de la visibilité (Sergent & Dehaene, 2004). D'autres font appel à des jugements métacognitifs ou de second ordre tel que le pari sur la performance (voulez-vous parier que votre réponse à choix forcé était correcte ? Persaud *et al.*, 2007).

La méthode du pari et ses variantes présentent l'avantage de maximiser la motivation des sujets, d'éviter les biais de réponse, et enfin de pouvoir être adaptées aux autres espèces animales. Cependant le rapport subjectif demeure, nous semble-t-il, la variable principale d'intérêt dans les études expérimentales de la conscience. La visibilité subjective peut être finement quantifiée, ce qui a conduit à des découvertes intéressantes telles que le caractère tout-ou-rien de la perception consciente dans certains paradigmes (Sergent & Dehaene, 2004). Elle présente également l'avantage d'évaluer la conscience au moment même où elle survient et à chaque essai, ce qui permet le tri ultérieur et la comparaison précise d'essais en tout point identiques, mais que le sujet lui-même a qualifié de conscients ou de non-conscients.

Dans le cours, nous avons proposé des recommandations explicites aux expérimentateurs soucieux de prouver adéquatement la non-conscience de leurs stimuli. Il importe de noter que, lorsque ces recommandations sont adoptées, les indices objectifs, les rapports subjectifs, et les mesures métacognitives plus complexes fondées sur le pari ou autres sont souvent en excellent accord mutuel (Del Cul, Dehaene & Leboyer, 2006 ; Persaud *et al.*, 2007). Par exemple, avec Antoine Del Cul (2006), nous avons comparé, dans une situation de masquage, les performances objectives dans une tâche à choix forcé avec les rapports subjectifs de visibilité. À mesure que nous augmentions l'intervalle cible-masque, les deux mesures décrivaient des courbes pratiquement identiques, de forme sigmoïde, présentant la même non-linéarité aux environs de 50 ms (et donc le même « seuil de conscience »). De fait, à travers les différents sujets, les seuils mesurés par les deux méthodes étaient virtuellement identiques et étroitement corrélés ($r^2 = 0.96$). Enfin, les essais rapportés comme 'vus' donnaient lieu à des performances objectives élevées, tandis que les essais rapportés comme 'non-vus' s'écartaient à peine du

niveau du hasard (révélant une petite contribution non-consciente à la tâche objective). De telles données suggèrent que l'accès à la conscience est un événement cognitif et neural majeur, qui modifie massivement la disponibilité des informations pour toutes sortes de tâches cognitives, et qui peut donc être détecté par de nombreux critères convergents.

La controverse du traitement sémantique non-conscient

Des hypothèses très diverses ont été proposées quant à la profondeur du traitement non-conscient. Selon certains, celui-ci serait confiné à certains circuits : régions sous-corticales, aires sensorielles, voie visuelle dorsale, etc. La recherche en psychologie et en imagerie cérébrale a cependant rapidement réfuté le point de vue selon lequel un traitement cortical de haut niveau est nécessairement conscient. Un stimulus subliminal active aisément le cortex visuel primaire, et même les régions visuelles ventrales, où il conduit à des effets d'amorçage subliminal d'un haut degré d'invariance. Dans le cours 2007 sur la lecture, nous avons souligné, par exemple, qu'un mot subliminal tel que 'radio' peut amorcer le traitement ultérieur du même mot 'RADIO' écrit dans une autre police de caractères. De nombreuses expériences similaires portant sur les nombres, les visages, les images d'objets ou d'outils ne laissent guère de doute : le traitement visuel, dans sa totalité, est susceptible de se dérouler hors de toute conscience.

Une controverse majeure, résumée par Lionel Naccache dans son ouvrage *Le nouvel inconscient*, a porté sur l'étape suivante du traitement des mots : l'accès au lexique et à une représentation sémantique. Plusieurs expériences classiques de Tony Marcel (dès 1974) semblaient montrer d'importants effets sémantiques non-conscients. Cependant, ces résultats furent vivement critiqués dans un article désormais classique (Holender, 1986). L'équipe d'Anthony Greenwald y répondit par une approche méthodologiquement sophistiquée et qui semblait démontrer la possibilité d'une classification sémantique inconsciente des mots (Greenwald, Draine & Abrams, 1996)... jusqu'à ce que leur auteur lui-même, à la suite de nouvelles expériences, en démontre l'origine strictement visuelle et non pas sémantique.

Dans les dix dernières années, toute une série d'expériences contrôlées ont enfin convergé pour démontrer, sans appel, que certaines catégories de mots peuvent accéder à un traitement sémantique. Cette conclusion forte s'appuie en partie sur des arguments psychologiques, et en partie sur des données issues de l'imagerie cérébrale.

D'une part, la chronométrie mentale a démontré que, dans certaines conditions au moins, il était possible d'obtenir des effets d'amorçage subliminal liés à la catégorie sémantique des stimuli. Par exemple, dans le domaine des nombres, la vitesse de classification d'un nombre cible comme plus grand ou petit que 5 peut être modulée par un nombre amorce congruent ou non-congruent avec la cible (Dehaene *et al.*, 1998). Plusieurs travaux récents ont étendu ces résultats à des

catégories sémantiques plus larges et ont montré que l'amorçage n'était pas imputable à une transformation sensori-motrice directe ou a-sémantique. En effet il s'obtient même lorsque les amorces sont variées et ne sont jamais présentées en tant que cibles visibles. Les influences sémantiques non-conscientes sont certes souvent plus faibles que les effets perceptifs, mais elles semblent bien réelles.

D'autre part, l'imagerie cérébrale a montré des activations subliminales associées à un niveau de traitement sémantique. En potentiels évoqués, une onde N400, caractéristique de la mise en relation d'un mot avec le contexte sémantique, peut être évoquée par des mots rendus invisibles par masquage ou par clignement attentionnel (Luck *et al.*, 1996). En IRM fonctionnelle, on détecte des effets d'amorçage par des mots synonymes dans le gyrus temporal moyen, et par des nombres dans la région intra-pariétale associée à la représentation de la quantité numérique. Les mots à contenu émotionnel, même masqués à des durées très brèves, entraînent également des activations dans l'amygdale. En bref, l'activation de représentations sémantiques par des mots non-conscients est aujourd'hui fermement démontrée, du moins en ce qui concerne certains traits sémantiques majeurs et fréquents.

La modulation subliminale de la prise de décision

Par delà le niveau sémantique, l'expérience d'amorçage numérique de 1998 a été la première d'une longue série de démonstrations que les décisions élémentaires peuvent être biaisées non consciemment. Dans cette expérience, nous avons montré que même le cortex moteur reçoit des influences non-conscientes issues d'indices subliminaux. Par exemple, lorsque le sujet s'apprête à répondre qu'un chiffre cible est plus grand que 5, la présentation d'une amorce subliminale non-congruente (un chiffre plus petit que 5) entraîne une activation détectable du cortex moteur qui commande la main opposée à la bonne réponse. Ces effets peuvent s'expliquer dans le cadre de modèles mathématiques de prise de décision par marche aléatoire avec seuil, détaillés dans le cours 2008. Le système nerveux semble prendre de telles décisions en accumulant l'évidence intimée par la cible en faveur de chacune des réponses possibles. L'amorçage subliminal et les modulations de temps de réponse qu'il induit s'expliqueraient par une accumulation partielle de l'évidence apportée par l'amorce.

Cette vision théorique a été fortement renforcée par les données quantitatives de Vorberg *et al.* (2003). Ces auteurs ont manipulé la quantité d'évidence apportée par l'amorce en faisant varier l'intervalle temporel amorce-masque. Dans leur expérience, la perception consciente variait de façon non-linéaire avec ce paramètre temporel. Cependant, l'effet d'amorçage subliminal, mesuré par le temps moyen de réponse, croissait de façon strictement linéaire. Ce résultat, ainsi que l'accroissement concomitant du taux d'erreurs induites par l'amorce, pouvait être capturé quantitativement par un modèle d'accumulation d'évidence.

En résumé, il apparaît clairement que certains au moins de nos circuits de prise de décision sont susceptibles d'opérer hors de notre champ conscient. Dijksterhuis *et al.* ont été jusqu'à proposer, sur la base d'expériences imparfaitement contrôlées, que nous prenons des décisions complexes objectivement mieux lorsque nous les laissons « mûrir » non consciemment que lorsque nous leur consacrons toute notre attention – un point de vue qui rappelle le concept d'incubation non-consciente proposé par des mathématiciens tels que Poincaré ou Hadamard. Cependant, il paraît probable que d'autres décisions, que nous appelons « réfléchies » ou « volontaires », dépendent étroitement de l'accès à la conscience des informations concernées et ne dépasseraient pas le niveau du hasard en son absence. C'est ainsi qu'au laboratoire, un modèle mathématique quantitatif de prise de décision stochastique à deux routes, l'une non-consciente, l'autre consciente, commence à être développé (Del Cul, Dehaene, Reyes, Bravo & Slachevsky, 2009).

L'attention module le traitement non-conscient

La recherche récente a également bouleversé un autre dogme classique en psychologie cognitive : l'idée que les effets d'amorçage subliminal sont automatiques, rigides, et indépendants des stratégies ou de l'attention du sujet. La théorie classique (Posner & Snyder, 1975) fait coïncider toute une série de propriétés : le caractère rapide, parallèle, non-contrôlable, non-intentionnel et non-conscient des opérations cognitives dites « automatiques » y est opposé au caractère lent, sériel, contrôlé, intentionnel et conscient des opérations dites « stratégiques ». Il ne fait guère de doute qu'une distinction de ce type doit être maintenue, mais l'idée d'une dichotomie parfaite, sans aucun recouvrement entre les processus automatiques et contrôlés, a été mis à mal par l'observation que l'attention et les stratégies conscientes peuvent moduler les opérations cognitives jusqu'au plus bas niveau de la perception. Il semble donc logique de postuler que l'amorçage subliminal puisse également être sous l'influence des stratégies conscientes.

La démonstration de la justesse de cette hypothèse s'est faite en plusieurs temps. Tout d'abord, il a été démontré que l'amorçage subliminal dépend de l'attention temporelle : un stimulus subliminal qui survient à un moment inattendu cesse de donner lieu à des effets d'amorçage significatifs dans les temps de réponse (Naccache, Blandin & Dehaene, 2002). Il en va de même de l'attention spatiale : l'effet d'un stimulus masqué par méta-contraste varie selon que sa position spatiale reçoit ou non une amplification attentionnelle (Kentridge, Nijboer & Heywood, 2008).

Plus surprenant peut-être, les instructions données au sujet modulent également l'influence d'une amorce non-consciente sur le traitement sémantique et la prise de décision. Dans la tâche de classification numérique, les mêmes nombres peuvent induire un effet d'amorçage inconscient ou pas, selon qu'ils font partie ou non de la liste attendue par les participants, et également selon la stratégie adoptée pour répondre à la tâche. Dans une situation d'interférence inspirée de

celle de Stroop, l'influence non-consciente d'indices non-congruents est modulée en fonction de la reprise de contrôle cognitif induite à l'essai précédent (Kunde, Kiesel & Hoffmann, 2003).

En résumé, ces recherches démontrent que des stratégies cognitives, une fois préparées consciemment, sont ensuite susceptibles de s'exécuter partiellement sur une cible non-consciente. Les liens entre attention et conscience apparaissent donc plus complexes qu'on ne l'envisageait initialement. D'une part, un stimulus non-conscient peut voir son traitement modulé par l'attention – bien que le fait d'y porter attention ne suffise pas à l'amener à la conscience. D'autre part, même un stimulus subliminal peut attirer l'attention – l'orientation de l'attention est donc, au moins en partie, un processus non-conscient. Bien que cette question reste débattue (Wyart & Tallon-Baudry, 2008), le seul lien entre attention et conscience semble bien être qu'un acte d'orientation de l'attention – volontaire ou attiré par le stimulus lui-même – soit indispensable à l'accès à la conscience (Dehaene & Naccache, 2001).

Peut-on apprendre sans conscience ?

Les effets d'amorçage subliminal sont généralement brefs et s'évanouissent en quelques centaines de millisecondes, ce qui a conduit Lionel Naccache à proposer une formule simple, sinon caricaturale : « L'inconscient est structuré comme une exponentielle décroissante ». De fait, une décroissance exponentielle des effets d'amorçage est attestée dans divers paradigmes de présentation subliminale ou préconsciente. Cependant, la disparition rapide des représentations non-conscientes de la mémoire de travail ou de la mémoire iconique n'exclut pas que celles-ci entraînent des modifications plus durables des circuits concernés, par exemple sous forme de changements des poids synaptiques.

Un stimulus non-conscient peut-il donc conduire à des apprentissages durables? Nous avons volontairement écarté de cette discussion le vaste domaine de l'apprentissage implicite, dans lequel les participants sont bel et bien conscients des stimuli, même s'ils paraissent ignorer les relations temporelles ou spatiales qui les associent entre eux. Dans la littérature expérimentale sur la perception subliminale, il reste alors bien peu de résultats en faveur d'un apprentissage sans conscience. Cependant, quelques expériences récentes de Takeo Watanabe et ses collaborateurs suggèrent que la répétition massive de stimuli présentés sous le seuil de conscience peut effectivement conduire à un apprentissage perceptif (Tsushima, Seitz & Watanabe, 2008 ; Watanabe, Nanez & Sasaki, 2001). Dans ces expériences élégantes, un stimulus constitué de multiples points en déplacement est biaisé afin qu'une direction particulière de mouvement soit présentée plus fréquemment que les autres. Lorsque seulement 5 % des points sont en mouvement cohérent, ce biais est indétectable, même après des milliers d'essais. Toutefois l'exposition

répétée des sujets à un tel stimulus conduit à une amélioration significative des performances de détection et de catégorisation, et ce uniquement pour la direction qui a été ainsi entraînée.

En s'appuyant sur des variantes de ce paradigme, Seitz et Watanabe (2005) avancent une théorie selon laquelle le stimulus non-conscient bénéficie de la présentation concomitante d'un signal de renforcement conscient. De façon surprenante, l'apprentissage d'un stimulus non-pertinent pour la tâche est meilleur lorsque ce stimulus n'est pas perçu consciemment que lorsqu'il franchit le seuil de conscience – sans doute parce que, dans ce dernier cas, le sujet déclenche des processus actifs d'inhibition stratégique.

Des expériences complémentaires de Matthias Pessiglione (2007, 2008) précisent les conditions de l'apprentissage non-conscient. Un stimulus visuel masqué peut conduire à un conditionnement opérant, biaisant les réponses motrices, s'il est apparié à un renforcement conscient. Inversement, un signal de motivation masqué, présenté avant l'essai, même s'il demeure non-conscient, module la réalisation consciente d'une tâche d'effort moteur. Dans toutes ces expériences, toutefois, le sujet fait toujours un effort conscient, et soit le stimulus, soit le signal de renforcement sont clairement perceptibles. Il n'existe, pour l'instant, aucune preuve d'un apprentissage non-conscient qui s'effectuerait entièrement à l'insu du sujet. En bref, les formes d'apprentissage subliminal qui ont été identifiées jusqu'à présent ne ressemblent aucunement à la vision naïve d'un apprentissage sans effort, par simple exposition passive à des stimuli en dessous du seuil de conscience, voire même durant le sommeil – toutes ces idées sont vraisemblablement à classer au rang des « neuro-mythes » !

Traitement non-conscient et contrôle exécutif

Les termes *central executive* (administrateur central) et *executive control* (contrôle exécutif ou directorial) sont issus des travaux de Broadbent (1950), Posner & Snyder (1975), Shallice (1978) et Baddeley (1986). On désigne par ces termes l'ensemble des processus qui sous-tendent la planification, l'initiation, l'exécution et la supervision des comportements volontaires, dirigés vers un but, ainsi que la flexibilité dans la conception de stratégies nouvelles ou non-routinières. Parmi les processus qui relèvent du contrôle exécutif figurent le maintien d'un but, la sélection des représentations perceptives et des actions pertinentes à ce but, l'inhibition des actions inappropriées, et la détection et la correction des erreurs.

Une longue tradition, que l'on peut faire remonter aux réflexions de René Descartes sur le propre de la conscience humaine, associe la flexibilité du contrôle exécutif à un niveau de traitement nécessairement conscient. Toutefois, si l'on récuse le dualisme Cartésien, même ces opérations de très haut niveau doivent bien résulter du fonctionnement d'un assemblage de systèmes cérébraux dont on ne voit pas bien pourquoi ils ne pourraient pas se déclencher en l'absence de conscience. Les fonctions exécutives sont-elles réalisées par des processeurs comme les autres,

dont la vitesse d'exécution et les décisions sont susceptibles d'être influencées par des indices non-conscients ? Cette question, cruciale pour le développement d'une théorie de la conscience, est avant tout empirique, et plusieurs chercheurs l'ont récemment posée à l'aide du paradigme de masquage subliminal.

Uwe Mattler (2003) présente une série d'expériences dans lesquelles un indice subliminal semble influencer un processus exécutif de haut niveau : la décision de changer de tâche cognitive. Toutefois, ces expériences sont imparfaites car elles ne distinguent pas la part de l'accélération du temps de réaction qui pourrait être due à une étape visuelle de reconnaissance de l'amorce – étape qui doit logiquement précéder la préparation puis l'exécution de la tâche. L'expérience de Lau et Passingham (2007) est plus concluante : à l'aide de l'IRM fonctionnelle, ils démontrent que tout un réseau d'aires cérébrales bascule partiellement, en préparation de la tâche à venir, en réponse à un indice subliminal de changement de tâche.

De même les travaux de Van Gaal *et al.* (2008) démontrent qu'un processus d'inhibition de l'action, associé au cortex préfrontal, se déclenche partiellement lorsqu'un indice visuel, associé auparavant par une instruction consciente à l'inhibition de la réponse, est présenté en dessous du seuil de conscience. Toutefois, ces effets comportementaux sont très faibles et n'émergent qu'après une routinisation considérable de la tâche, ce qui jette un doute sur leur association avec un niveau de traitement exécutif.

Les résultats les plus nets sont obtenus dans le domaine de la détection d'erreurs. Lorsque nous nous trompons dans une réponse motrice, et que cette erreur est facilement détectable, un potentiel évoqué appelé « négativité à l'erreur », vraisemblablement issu du cortex cingulaire antérieur, apparaît sur les électrodes fronto-centrales quelques dizaines de millisecondes après la réponse erronée. Or cette détection d'erreur peut se déclencher à l'insu du sujet (Nieuwenhuis, Ridderinkhof, Blom, Band & Kok, 2001). Dans une tâche d'anti-saccade, il arrive que les yeux dévient de la trajectoire demandée alors même que le sujet nie avoir fait une erreur. Dans ce cas, la négativité à l'erreur est présente, ce qui indique que certaines aires cérébrales ont identifié de façon non-consciente la déviation de la trajectoire des yeux. Toutefois, plusieurs différences importantes existent entre les erreurs conscientes et non-conscientes. Seules les premières conduisent à une onde PE, similaire à l'onde P300, qui suit immédiatement la négativité à l'erreur. De plus, on n'observe un ralentissement à l'essai suivant que si le sujet rapporte avoir pris conscience de son erreur.

Ces travaux, récents et encore embryonnaires, conduisent à conclure de façon nuancée. Certains processus qui relèvent du contrôle exécutif peuvent clairement être en partie déclenchés par des stimuli subliminaux – c'est le cas du choix d'une stratégie, de l'inhibition d'une action, ou de la détection d'une erreur. Toutefois, l'hétérogénéité des résultats est importante : la détection non-consciente d'une erreur dans les mouvements oculaires est un processus rapide et massif, alors que

les influences non-conscientes sur le choix d'une stratégie et surtout l'inhibition de l'action sont des effets minuscules. De plus, en aucun cas on n'observe d'altération non-consciente durable du contrôle exécutif, qui s'étende au-delà de quelques secondes.

Les limites du traitement subliminal et le propre de la conscience

Comme le montrent les travaux qui viennent d'être examinés, les paradigmes d'amorçage subliminal mettent tout autant en valeur la réalité du traitement subliminal que ses limites. Le « propre de la conscience » commence à transparaître dans ces premiers résultats : En règle générale, les effets subliminaux ne s'obtiennent que dans des conditions d'automatisation importante, ils diminuent à mesure que l'on progresse dans la hiérarchie des opérations cognitives, et ils s'évanouissent rapidement au fil du temps sans conduire à des modifications rapides et durables du comportement.

Est-il dès lors possible d'associer la conscience à une ou plusieurs fonctions cognitives qui lui seraient propres, voire lui confèreraient un avantage sélectif qui expliquerait son apparition au cours de l'évolution des espèces ? Anthony Jack et Tim Shallice (2001) proposent d'appeler processus de type C un processus cognitif « qui ne peut traiter une information que si le participant rapporte être conscient de cette information ». Lionel Naccache et moi-même (2001) avons proposé trois grands ensembles de fonctions candidates : la maintenance explicite et durable de l'information en mémoire de travail ; le comportement intentionnel et volontaire ; et la flexibilité cognitive dans le choix et l'exécution de combinaisons nouvelles d'opérations, allant à l'encontre des stratégies routinières.

Trop peu de recherches empiriques portent encore sur ces questions. Jacoby et ses collaborateurs (1991 ; Debnér & Jacoby, 1994) ont étudié la capacité d'inhiber une réponse de routine. Leur méthode de dissociation consiste à comparer les performances dans une tâche dite « d'inclusion », où la réponse demandée va dans le même sens qu'une opération mentale automatique, et dans une tâche « d'exclusion » où elle va à son encontre. Une analyse quantitative permet de démontrer que, dans des conditions de non-conscience ou d'inattention, l'instruction d'exclusion n'est pas suivie correctement et que les réponses sont dominées par des traitements non-conscients qui ne semblent que peu ou pas contrôlables. C'est l'une des rares situations, avec la méthode de pari mentionnée plus haut (2007), où l'on a démontré empiriquement qu'une tâche d'apparence simple – inhiber un comportement routinier – ne semble pas faisable lorsque le sujet rapporte n'avoir pas pris conscience d'une information.

Une autre condition intéressante, qui nécessite l'enchaînement de plusieurs opérations cognitives, a récemment été rattachée au traitement conscient (Sackur & Dehaene, 2009). Nous avons montré que plusieurs opérations arithmétiques, prises individuellement, peuvent s'exécuter, au moins partiellement, sans conscience : même lorsqu'un chiffre masqué est jugé invisible par les participants, des tâches

d'addition, de soustraction, de comparaison ou de dénomination sont réalisées de façon non-consciente avec des performances bien meilleures que le niveau de hasard. Cependant, l'enchaînement d'une addition suivie d'une comparaison (juger si $n + 2$ est supérieur à 5) fait retomber ces performances pratiquement jusqu'au niveau du hasard. Il se pourrait donc que la conscience survienne à un niveau d'architecture cognitive bien particulier où les informations pertinentes aux buts actuels de l'organisme sont amplifiées et conservées temporairement en mémoire afin de les réutiliser dans des calculs ultérieurs. Selon cette hypothèse, la sélection, l'amplification, le maintien en mémoire et l'utilisation d'une information, en vue de son intégration à un plan d'action global et non-routinier, caractériseraient donc le niveau des opérations mentales conscientes. Cette question sera réexaminée en 2010 lorsque nous étudierons les architectures cognitives et cérébrales qui sous-tendent l'accès d'une information à la conscience.

BIBLIOGRAPHIE SUCCINCTE

Le cours s'est appuyé sur plusieurs ouvrages et articles de revue :

Ellenberger, Henri F. (1970-1994). *Histoire de la découverte de l'inconscient* (Fayard).

Gauchet, Marcel (1992). *L'inconscient cérébral* (Seuil).

Naccache, Lionel (2006). *Le nouvel inconscient* (Odile Jacob).

Buser, Pierre (2005). *L'inconscient aux mille visages* (Odile Jacob).

Koch, Christoph (2004). *The Quest for Consciousness: A Neurobiological Approach* (Roberts & Co) [traduction française *À la recherche de la conscience*, Odile Jacob 2006].

Breitmeyer, Bruno (2006). *Visual Masking: Time Slices through Conscious and Unconscious Vision* (Oxford University Press).

Baars, B.J. (1989). *A cognitive theory of consciousness* (Cambridge University Press).

Baars, B.J., Banks, W.P., Newman, J.B. (2003). *Essential sources in the scientific study of consciousness* (MIT Press).

Kihlstrom, J.F. (1987). « The cognitive unconscious », *Science*, 237(4821), 1445-1452.

Kouider, S., & Dehaene, S. (2007). « Levels of processing during non-conscious perception: a critical review of visual masking », *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 362(1481), 857-875.

Principaux articles cités :

Almeida, J., Mahon, B.Z., Nakayama, K. & Caramazza, A. (2008), "Unconscious processing dissociates along categorical lines", *Proc Natl Acad Sci USA*, 105(39), 15214-15218.

Breitmeyer, B.G., Koc, A., Ogmen, H. & Ziegler, R. (2008), "Functional hierarchies of nonconscious visual processing", *Vision Res*, 48(14), 1509-1513.

Debner, J.A. & Jacoby, L.L. (1994), "Unconscious perception: attention, awareness, and control", *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, 20(2), 304-317.

Dehaene, S., Changeux, J.P., Naccache, L., Sackur, J. & Sergent, C. (2006), "Conscious, preconscious, and subliminal processing: a testable taxonomy", *Trends Cogn Sci*, 10(5), 204-211.

Dehaene, S. & Naccache, L. (2001), "Towards a cognitive neuroscience of consciousness: Basic evidence and a workspace framework", *Cognition*, 79, 1-37.

- Dehaene, S., Naccache, L., Le Clec'H, G., Koechlin, E., Mueller, M., Dehaene-Lambertz, G. et al. (1998), "Imaging unconscious semantic priming", *Nature*, 395, 597-600.
- Del Cul, A., Dehaene, S. & Leboyer, M. (2006), "Preserved subliminal processing and impaired conscious access in schizophrenia", *Arch Gen Psychiatry*, 63(12), 1313-1323.
- Del Cul, A., Dehaene, S., Reyes, P., Bravo, E. & Slachevsky, A. (2009), "Causal role of prefrontal cortex in the threshold for access to consciousness", *Brain*, 123, 2531-2540.
- Greenwald, A.G., Draine, S.C. & Abrams, R.L. (1996), "Three cognitive markers of unconscious semantic activation", *Science*, 273(5282), 1699-1702.
- Holender, D. (1986), Semantic activation without conscious identification in dichotic listening parafoveal vision and visual masking: A survey and appraisal", *Behavioral and Brain Sciences*, 9, 1-23.
- Jack, A.I. & Shallice, T. (2001), "Introspective physicalism as an approach to the science of consciousness", *Cognition*, 79(1-2), 161-196.
- Jacoby, L.L. (1991), "A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory", *Journal of Memory and Language*, 30, 513-541.
- Kentridge, R.W., Nijboer, T.C. & Heywood, C.A. (2008), "Attended but unseen: visual attention is not sufficient for visual awareness", *Neuropsychologia*, 46(3), 864-869.
- Kunde, W., Kiesel, A. & Hoffmann, J. (2003), "Conscious control over the content of unconscious cognition", *Cognition*, 88(2), 223-242.
- Lau, H.C. & Passingham, R.E. (2007), "Unconscious activation of the cognitive control system in the human prefrontal cortex", *J Neurosci*, 27(21), 5805-5811.
- Luck, S.J., Vogel, E.K. & Shapiro, K.L. (1996), "Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink", *Nature*, 383(6601), 616-618.
- Marcel, T. & Forrin, B. (1974), "Naming latency and the repetition of stimulus categories", *Journal of Experimental Psychology*, 103, 450-460.
- Mattler, U. (2003), "Priming of mental operations by masked stimuli", *Percept Psychophys*, 65(2), 167-187.
- Naccache, L., Blandin, E., & Dehaene, S. (2002), "Unconscious masked priming depends on temporal attention", *Psychological Science*, 13, 416-424.
- Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K.R., Blom, J., Band, G.P., & Kok, A. (2001), "Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: evidence from an antisaccade task", *Psychophysiology*, 38(5), 752-760.
- Persaud, N., McLeod, P. & Cowey, A. (2007), "Post-decision wagering objectively measures awareness", *Nat Neurosci*, 10(2), 257-261.
- Pessiglione, M., Petrovic, P., Daunizeau, J., Palminteri, S., Dolan, R.J. & Frith, C.D. (2008), "Subliminal instrumental conditioning demonstrated in the human brain", *Neuron*, 59(4), 561-567.
- Pessiglione, M., Schmidt, L., Draganski, B., Kalisch, R., Lau, H., Dolan, R.J. et al. (2007), "How the brain translates money into force: a neuroimaging study of subliminal motivation", *Science*, 316(5826), 904-906.
- Posner, N.I. & Snyder, C.R.R. (1975), "Attention and cognitive control", in R. L. Solso (ed.), *Information processing and cognition: The Loyola symposium* (pp. 00), Hillsdale, L. Erlbaum.
- Sackur, J. & Dehaene, S. (2009), "The cognitive architecture for chaining of two mental operations", *Cognition*, 111(2), 187-211.
- Schurger, A. & Sher, S. (2008), "Awareness, loss aversion, and post-decision wagering", *Trends Cogn Sci*, 12(6), 209-210 ; author reply 210.
- Seitz, A. & Watanabe, T. (2005), "A unified model for perceptual learning", *Trends Cogn Sci*, 9(7), 329-334.

Sergent, C., Baillet, S. & Dehaene, S. (2005), "Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink", *Nat Neurosci*, 8(10), 1391-1400.

Sergent, C. & Dehaene, S. (2004), "Is consciousness a gradual phenomenon? Evidence for an all-or-none bifurcation during the attentional blink", *Psychol Sci*, 15(11), 720-728.

Tsuchiya, N. & Koch, C. (2005), "Continuous flash suppression reduces negative afterimages", *Nat Neurosci*, 8(8), 1096-1101.

Tsushima, Y., Seitz, A.R. & Watanabe, T. (2008), "Task-irrelevant learning occurs only when the irrelevant feature is weak", *Curr Biol*, 18(12), R516-517.

van Gaal, S., Ridderinkhof, K.R., Fahrenfort, J.J., Scholte, H.S. & Lamme, V.A. (2008), "Frontal cortex mediates unconsciously triggered inhibitory control", *J Neurosci*, 28(32), 8053-8062.

Vorberg, D., Mattler, U., Heinecke, A., Schmidt, T. & Schwarzbach, J. (2003), "Different time courses for visual perception and action priming", *Proc Natl Acad Sci USA*, 100(10), 6275-6280.

Watanabe, T., Nanez, J.E. & Sasaki, Y. (2001), "Perceptual learning without perception", *Nature*, 413(6858), 844-848.

Wilke, M., Logothetis, N.K. & Leopold, D.A. (2003), "Generalized flash suppression of salient visual targets", *Neuron*, 39(6), 1043-1052.

Wyart, V. & Tallon-Baudry, C. (2008), "Neural dissociation between visual awareness and spatial attention", *J Neurosci*, 28(10), 2667-2679.

Séminaire : la neuro-économie

Le séminaire a été organisé sous la forme d'un symposium international sur la neuro-économie, préparé conjointement avec la chaire de *Théorie économique et organisation sociale* (Roger Guesnerie), qui s'est tenu le 4 mai 2009 dans l'amphithéâtre Marguerite de Navarre.

La neuro-économie est une discipline émergente, à la frontière entre les neurosciences cognitives et l'économie traditionnelle, dont l'objet principal est l'étude de la prise de décision et de ses mécanismes cérébraux. Bien sûr, la notion de décision elle-même est si large qu'elle ouvre un vaste champ à cette discipline. Si l'on définit la décision comme la sélection ferme d'une option parmi plusieurs initialement ouvertes, même le système visuel prend une décision élémentaire lorsqu'il nous laisse à voir soit le visage, soit le vase, dans la célèbre illusion de Rubin. Cependant, l'objet principal de la neuro-économie est la décision réfléchie, qui implique une pondération consciente des conséquences de nos choix, qu'elles soient immédiates ou futures, qu'elles portent sur nous-mêmes ou sur le reste de la société.

Les liens entre les neurosciences cognitives et l'économie sont bidirectionnels. L'approfondissement du mécanisme des décisions humaines peut aider à affiner le modèle de l'*Homo economicus*, souvent critiqué pour son excès de simplification et de rationalité, par exemple en identifiant des biais et des heuristiques (selon la terminologie de Daniel Kahneman, premier psychologue à recevoir le prix Nobel d'économie en 2002). À l'inverse, la théorie économique fournit des modèles mathématiques normatifs qui, par comparaison avec les données empiriques,

mettent en perspective la « rationalité » ou « l'optimalité » des décisions humaines. Par ailleurs, dans la mesure où ces modèles décrivent le comportement collectif d'ensembles de décideurs, ils peuvent également aider à décrire l'émergence de la rationalité dans certaines assemblées de neurones. Enfin, la théorie économique pointe vers certains domaines de compétence qui n'ont pas reçu autant d'attention des psychologues et des neuroscientifiques qu'ils le mériteraient. Les représentations cérébrales de l'argent et des prix en font partie – mais les choix humains sont vraisemblablement fondés sur de multiples systèmes de valeurs, dans lesquels l'argent n'occupe qu'une place parmi d'autres. La compréhension de valeurs sociétales telles que la réputation sociale, le sens de la justice, la charité ou l'altruisme font partie intégrante des objectifs de la recherche en neuro-économie.

Chacun des participants au colloque a contribué à éclairer ces différents thèmes. Hilke Plassman (INSEAD et *CalTech*) a démontré, par imagerie cérébrale, que la valeur appétitive ou aversive de nos choix était représentée par un système neural commun qui comprend, au minimum, les cortex orbitofrontal mésial et préfrontal dorsolatéral. De même, Tim Behrens (université d'Oxford), s'appuyant sur une belle série d'expériences d'IRM fonctionnelle, a-t-il pu démontrer le rôle du cortex cingulaire dans la représentation de la *volatilité*, une mesure de l'instabilité du monde essentielle à l'apprentissage. Selon lui, volatilité matérielle et volatilité sociale – les changements d'attitude des personnes qui nous entourent – seraient représentés par des réseaux partiellement distincts au sein de la même région. Angela Sirigu (CNRS, Lyon) s'est également intéressée aux choix sociaux, en montrant qu'un test simple d'exclusion sociale permettait d'évaluer l'apprentissage de l'attitude bienveillante, négative ou neutre des personnes avec lesquelles nous interagissons. Un net déficit est présent chez les enfants autistes, et celui-ci serait partiellement compensé par l'administration d'ocytocine, une hormone peptidique normalement sécrétée par l'hypophyse et associée à l'attachement maternel notamment. La matinée s'est conclue par une intervention remarquée de Jon Elster (Collège de France) sur l'« effet Valmont » – du nom du protagoniste des *Les liaisons dangereuses* qui, purement motivé par le cynisme, découvre avec surprise les émotions positives associés à l'altruisme. Le vrai motif de la charité est-il vraiment de faire le bien d'autrui, ou plus prosaïquement d'augmenter indirectement son propre bien-être ? Question essentielle dans le cadre d'une théorie évolutionniste qui expliquerait, par sélection pourtant centrée sur l'individu, voire le gène, l'émergence de caractères altruistes.

L'après-midi a repris avec la contribution de deux économistes. Peter Bossaerts (EPFL de Lausanne) s'est attaché à démontrer qu'il était possible de modéliser le degré d'activation de diverses régions cérébrales par des équations mathématiques simples issues d'une théorie de la prise de décision optimale. L'insula antérieure anticiperait le risque associé à nos décisions, tandis que le cortex paracingulaire serait associé à la représentation des états mentaux d'autrui et à leur impact sur nos propres décisions dans des interactions simples à deux joueurs. Colin Camerer (*CalTech*), quant à lui, s'est intéressé au raisonnement stratégique. Il a évalué, dans

toute une série de jeux, les limites de la profondeur de réflexion humaine, qui même dans des cas favorables vont de pair avec la distance à l'équilibre de Nash, expliquant ainsi toute une série de données comportementales, de mouvements oculaires et d'imagerie cérébrale.

Elyès Jouini (université Paris Dauphine) a ensuite présenté un modèle mathématique du comportement d'un collectif d'agents dont les actions, quoique décentralisées, sont coordonnées par un planificateur central. Bien que chaque agent prenne des décisions optimales, au sens où elles maximisent une utilité intertemporelle qui s'appuie sur une fonction d'escompte exponentielle, on observe au niveau collectif des biais irrationnels qui reproduisent, très exactement, ceux observés chez l'homme : distorsion des probabilités et fonction d'escompte hyperbolique. Ainsi, le modèle propose une métaphore pour des décisions humaines qui résulteraient de l'interaction de plusieurs « spécialistes » cohabitant dans le même cerveau.

La journée s'est conclue avec les présentations de Catherine Tallon-Baudry (CNRS, Paris), qui a mis en évidence des réponses cérébrales particulièrement rapides à la vue de pièces de monnaie valides, et de Bernard Walliser (ENPC et École polytechnique) qui a souligné et commenté les difficultés d'articulation des points de vue de la neuro-économie et de l'économie proprement dite. Une discussion générale a souligné la richesse potentielle d'axes de recherches encore inexplorés, tant en théorie que sur le plan expérimental. Christian Schmidt (Dauphine) a conclu en annonçant la création de l'*European Neuroeconomics Association*, qui rassemblera en son sein les chercheurs intéressés pour prolonger ces premiers travaux.

ACTIVITÉS DE RECHERCHE DU LABORATOIRE

Nous mettons ici en valeur quelques résultats qui nous paraissent importants. Vient ensuite une liste complète des publications du laboratoire.

Mécanismes de l'arithmétique : liens entre nombre et espace

Nos travaux de recherches antérieurs ont montré l'existence de liens étroits entre la représentation des nombres et celle de l'espace. Dans une série de recherches récentes, avec André Knops et Ed Hubbard, nous avons utilisé la chronométrie mentale ainsi que l'imagerie cérébrale en IRM fonctionnelle et en potentiels évoqués afin de cerner les mécanismes cérébraux sous-jacents. Notre recherche visait particulièrement à tester l'hypothèse selon laquelle, lors du traitement des nombres, l'activité cérébrale s'étend depuis la région intrapariétale impliquée dans la représentation des quantités numériques jusqu'aux régions voisines impliquées dans la représentation de l'espace, de l'attention et des mouvements des yeux.

Dans une première expérience, avec Ed Hubbard et Maria-Grazia Ranzini, nous avons présenté des chiffres arabes avant une cible latérale, gauche ou droite, que le sujet devait détecter. Bien que les chiffres ne fussent pas pertinents, nous avons observé une attraction automatique de l'attention visuo-spatiale, du côté droit quand le chiffre était grand et du côté gauche quand le chiffre était petit. En potentiels évoqués, cette attraction de l'attention se traduisait par une onde latéralisée de type « EDAN », similaire à celle observée lorsque l'on présentait des indices spatiaux explicites (flèches orientées vers la droite ou la gauche). Ainsi, la simple présentation d'un nombre active des circuits vraisemblablement pariétaux impliqués dans l'attention spatiale.

Recyclage pour l'arithmétique d'une aire impliquée dans les mouvements oculaires

Dans un second temps, nous avons étendu ce travail à l'arithmétique. Au cours de travaux comportementaux antérieurs, avec André Knops, nous avons montré que l'addition et la soustraction s'accompagnent d'effets quasi-spatiaux : un effet d'« inertie » entraîne les sujets à dépasser le résultat correct du calcul, en direction des grands nombres pour l'addition, et des petits nombres pour la soustraction. De plus, un biais spatial affecte leur choix, en direction de la droite de l'écran pour l'addition, et de la gauche de l'écran pour les soustractions. Ces résultats peuvent s'expliquer par la représentation des opérands du calcul sur une « ligne numérique » mentale. Les opérations induisent alors la perception d'un mouvement sur cette ligne, vers la droite lors d'une addition et vers la gauche lors d'une soustraction.

Nous avons testé cette hypothèse avec l'IRM fonctionnelle. Nos résultats, publiés dans la revue *Science*, mettent en évidence le recours à des régions du cerveau dédiées à l'attention spatiale et aux mouvements oculaires au cours du calcul mental. Dans une première partie de l'expérience, à partir d'enregistrements IRM de l'activité cérébrale au cours de mouvements oculaires vers la droite ou vers la gauche, nous avons entraîné un algorithme de classification multivariée qui infère, à partir des images d'IRM, l'orientation de la saccade à chaque essai, avec une performance de l'ordre de 70 % de réussite. Ce classificateur a ensuite été utilisé sur les images enregistrées alors que les mêmes personnes effectuaient des additions et des soustractions. Nous avons observé que le classificateur prédisait également l'opération mathématique effectuée, assimilant la nature de l'opération (addition/soustraction) avec le sens du déplacement des yeux (droite/gauche). Ces résultats démontrent que, lors du calcul mental, nous mobilisons des aires cérébrales impliquées dans le mouvement des yeux et de l'attention spatiale – un résultat compatible avec la thèse du recyclage neuronal, selon laquelle l'acquisition de compétences culturelles nouvelles, dans l'espèce humaine, s'appuie sur la réutilisation de circuits corticaux plus anciens et dédiés à des fonctions distinctes mais suffisamment proches.

Ce travail de recherche démontre également la très grande sensibilité des méthodes multivariées d'analyse de l'imagerie cérébrale, qui sont à présent capables de classer, essai par essai, les opérations effectuées par le sujet, qu'il s'agisse d'opérations visibles (mouvements des yeux) ou purement mentales (calcul), et de généraliser cette classification des unes aux autres.

Latéralisation du langage et du calcul mental

L'arithmétique et le traitement du langage parlé sont tous deux latéralisés dans l'hémisphère gauche chez la plupart des adultes droitiers. Avec Philippe Pinel, nous avons testé si cette latéralisation similaire reflète une contrainte unique sur l'organisation cérébrale, telle que l'hypothétique « dominance » de l'hémisphère gauche pour toutes les opérations symboliques. Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur la collecte, dans les cinq dernières années, d'une base de données de plusieurs centaines de participants en IRM fonctionnelle, qui nous donne accès à l'organisation fonctionnelle du langage parlé, de la lecture et du calcul mental. Chez 209 sujets sains, nous avons conçu une analyse de « co-latéralisation » qui consiste à examiner si les variations dans le degré de latéralisation d'une région cérébrale, au cours du traitement du langage parlé ou écrit, ont une corrélation avec le degré de latéralisation d'une autre région au cours du calcul mental. Au sein du réseau du langage comme de celui du calcul, nous n'avons pas observé une dominance généralisée de l'hémisphère gauche, mais des corrélations restreintes et précises entre certaines régions d'intérêt. Seules deux de ces régions présentaient une latéralisation au cours de l'écoute ou de la lecture de phrases en forte corrélation avec la latéralisation de deux autres régions actives pendant le calcul mental. Plus précisément, l'asymétrie de l'activation du sillon temporal supérieur, dans sa partie postérieure, prédisait l'asymétrie de l'activation induite par le calcul dans le sillon intrapariétal, tandis qu'une autre co-latéralisation liait le gyrus frontal moyen avec la partie supérieure du lobule pariétal postérieur.

En lien avec d'autres résultats d'IRM fonctionnelle chez l'enfant, qui suggèrent que la latéralisation de l'arithmétique se développe tardivement, ces résultats suggèrent que la région intrapariétale, initialement particulièrement active dans l'hémisphère droit chez le très jeune enfant lorsqu'il voit des ensembles concrets d'objets, pourrait se latéraliser vers l'hémisphère gauche sous l'influence des connections reçues des aires temporales du langage. Nous pensons que la co-latéralisation chez l'adulte pourrait constituer un reflet de la manière dont l'acquisition des symboles numériques affecte l'organisation cérébrale des nombres au cours du développement. Comme l'ont montré nos résultats comportementaux antérieurs, notamment chez les indiens Mundurucus d'Amazonie, l'acquisition des noms de nombres et du comptage verbal semble modifier profondément le codage des quantités numériques en le transformant en un code exact et linéaire. Nous pensons que cette modification profonde du code numérique affecte particulièrement le cortex intrapariétal de l'hémisphère gauche.

Mécanismes de la lecture : l'importance des jonctions entre segments

La théorie du recyclage neuronal a également été mise à l'épreuve dans le domaine de la lecture, en collaboration avec Marcin Szwed et Laurent Cohen. L'idée proposée dans mon livre *Les Neurones de la lecture* est que le choix de la forme de nos lettres s'est imposé, au cours de l'évolution culturelle de l'alphabet, car il correspond étroitement aux invariants utilisés par notre système visuel pour la reconnaissance des objets. Les travaux d'Irving Biederman ont montré que la reconnaissance des objets repose largement sur l'extraction, par le système visuel, des propriétés dites « non-accidentelles » de la projection du contour de l'objet en deux dimensions. Il s'agit d'invariants topologiques et projectifs qui concernent notamment la manière dont les fragments de contours se rejoignent aux sommets pour former des jonctions caractéristiques (en forme de T, de L, de Y, etc.). Ces jonctions seraient extraites au cours de la phylogénèse ou de l'ontogénèse du système visuel car elles sont essentielles à la reconnaissance des objets, et elles seraient ensuite réutilisées comme des symboles de l'écriture.

Nous avons donc testé l'hypothèse que la détection de ces jonctions joue un rôle déterminant dans la reconnaissance rapide des mots écrits. Dans une tâche de dénomination rapide, nous avons présenté des mots écrits et des images d'objets, tous deux partiellement effacés de manière à préserver, soit les jonctions entre traits, soit les portions de trait séparant deux jonctions. Les résultats ont montré que le comportement des sujets était identique pour les images et les mots. Nous observons systématiquement moins d'erreurs, et des réponses plus rapides, lorsque les jonctions étaient préservées que lorsqu'elles étaient effacées, et ce à quantité égale de contour total. Cette observation confirme que les jonctions entre traits sont essentielles à la reconnaissance visuelle des objets, et que ce mécanisme visuel est coopté pour la lecture. Des expériences d'IRM fonctionnelle, utilisant les mêmes stimuli, sont à présent en cours afin de préciser sur quelle partie de la voie visuelle ventrale repose cette compétence, et si sa localisation pourrait expliquer la reproductibilité des régions cérébrales impliqués dans la lecture.

Mécanismes de la conscience : le rôle du cortex préfrontal

Dans le domaine du traitement conscient et non-conscient, le travail de thèse d'Antoine Del Cul a été en partie consacré au test du modèle de l'espace de travail neuronal global. Selon ce dernier, l'accès d'une information visuelle à la conscience nécessite l'amplification des réponses sensorielles et leur diffusion globale à l'ensemble du cortex par le biais de neurones à axones longs particulièrement denses dans le cortex préfrontal. Certaines critiques se sont élevées pour souligner que les lésions du cortex préfrontal, contrairement aux prédictions du modèle, ne semblent pas entraîner de déficits majeurs de la perception consciente. Toutefois, il nous a semblé que cette observation clinique n'était pas concluante, particulièrement dans la mesure où les lésions frontales peuvent entraîner des altérations de la conscience telles que l'héminégligence, le mutisme acinétique ou

l'anosognosie et des symptômes de perte de flexibilité et de comportements automatiques tels que le comportement d'utilisation.

Pour tester directement la présence d'altérations de l'accès à la conscience, en collaboration avec Andrea Slachevsky, nous avons mesuré le seuil de perception de stimuli masqués par masquage rétrograde chez 15 patients atteints de lésions préfrontales focales. Nous avons collecté, à chaque essai, des mesures objectives et subjectives de perception tout en contrôlant finement pour la présence toujours possible de déficits attentionnels. Dans toutes les conditions d'attention temporelle et spatiale, les patients présentaient une élévation systématique du seuil de perception consciente, particulièrement sensible lors de lésions du cortex préfrontal polaire gauche. Le déficit affectait le rapport subjectif plus que la performance objective, et une analyse conditionnelle montrait que la performance, une fois conditionnée par le rapport subjectif, était essentiellement normale. Ces résultats pouvaient être modélisés quantitativement par un modèle mathématique d'accumulation d'évidence sensorielle à deux routes, sous l'hypothèse que seule une voie de haut niveau cognitif et lente, impliquée dans l'accès à la conscience et le rapport verbal, est altérée chez les patients. En résumé, cette recherche indique que, conformément au modèle de l'espace de travail neuronal global, le cortex préfrontal a bien une contribution causale dans la perception consciente.

Enregistrements intracrâniens lors de l'accès à la conscience

Afin d'étudier plus directement les mécanismes cérébraux de l'accès à la conscience, en collaboration avec Raphaël Gaillard, Lionel Naccache, Laurent Cohen et le groupe d'épileptologie de la Salpêtrière (Drs. Adam et Baulac), nous avons étudié les signaux intracrâniens chez 10 patients épileptiques implantés. Chez chaque patient, plusieurs dizaines d'électrodes profondes étaient disposées afin d'étudier l'origine des crises. Avec le consentement des patients, nous avons alors présenté des mots flashés brièvement et masqués ou non, ce qui nous a permis de comparer l'activité cérébrale évoquée par des mots subliminaux ou conscients. Une activation évoquée par les mots non-conscients a été observée dans de nombreuses aires cérébrales, principalement dans une fenêtre de temps précoce (moins de 300 ms). Elle était accompagnée de fluctuations induites dans la bande gamma, mais sans synchronie de phrase à longue distance, ce qui suggérait que le traitement subliminal s'accompagne seulement d'une activation ascendante qui se dissipe rapidement. Par contraste, le traitement conscient se caractérisait par la convergence de quatre signatures électrophysiologiques : des altérations durables du voltage, particulièrement dans le cortex préfrontal ; des accroissements importants de la puissance induite dans la bande gamma ; une augmentation massive de la synchronie de phase à longue distance, particulièrement dans la bande bêta ; et enfin un accroissement de la causalité de Granger entre régions distantes, particulièrement dans le sens ascendant, depuis les cortex sensoriels en direction des cortex associatifs antérieurs. Nous avons proposé que toutes ces

mesures constituent autant de fenêtres différentes sur le même état central d'« ignition » d'un réseau distribué, qui correspond à l'accès d'une information à la conscience.

Un test de la conscience chez les patients non-communicants

Le modèle de l'espace de travail neuronal global stipule que le maintien actif, en mémoire de travail, de représentations perceptives pendant une durée de quelques secondes, nécessite leur accès à la conscience, et que cet accès se traduit par une « ignition » globale détectable au niveau de l'EEG par une onde P3 tardive. Un test clé de ces hypothèses consiste à examiner si elles permettent d'identifier, parmi les patients non-communicants, ceux qui ne sont plus conscients (comas ou états végétatifs) de ceux qui disposent encore d'une conscience résiduelle, qu'ils appartiennent, sur le plan clinique, à la catégorie nosognosique des patients dits « minimalement conscients » ou atteints du « syndrome d'enfermement » (*locked-in syndrome*).

La difficulté consiste à concevoir un test suffisamment sensible pour détecter des activations cérébrales statistiquement significatives chez un sujet unique, suffisamment simple pour être utilisable au lit du patient, et compréhensible en quelques minutes. Nous avons conçu un paradigme auditif proche de celui de la *mismatch negativity*, mais qui évalue séparément les réponses cérébrales à des violations de régularités temporelles qui sont soit locales dans le temps, soit globales à l'échelle de quelques secondes (violation d'une règle établie lors des essais précédents). Chez les volontaires sains, les violations locales conduisaient à une réponse précoce du cortex auditif (MMN), totalement indépendante de l'état attentionnel ou de la présence d'une tâche visuelle concurrente, ce qui suggère qu'elle ne nécessite pas la prise de conscience. Par contre, les violations globales conduisaient à une réponse tardive (P3) globale, distribuée sur le plan spatial, et qui n'était présente que chez les participants qui avaient pris conscience de la présence de ces violations. Les deux réponses, globale et locale, étaient facilement détectables chez chacun des sujets. Chez les patients non-communicants, seuls les patients conscients présentaient la réponse globale, tandis que la réponse locale était identifiable chez pratiquement tous les participants, y compris les patients comateux.

Dans leur ensemble, ces observations suggèrent que la réponse locale (*mismatch negativity*) n'est qu'un indice d'intégrité des traitements sensoriels précoces et non-conscients, tandis que la présence de la réponse globale constitue une signature plausible du traitement conscient. Ce marqueur électrophysiologique, très aisé à mesurer, pourrait donc être utilisé dans le domaine clinique. En collaboration avec le docteur Lionel Naccache, nos projets futurs prévoient de le mettre à l'épreuve dans de plus grands groupes de patients, de mieux cerner les mécanismes physiologiques de la réponse globale à l'aide de la magnéto-encéphalographie, et enfin d'en étudier la présence chez le très jeune enfant ainsi que chez l'animal.

PUBLICATIONS (2008-2009)

Articles originaux

COHEN, L., DEHAENE, S., VINCKIER, F., JOBERT, A., MONTAVONT, A. "Reading normal and degraded words: contribution of the dorsal and ventral visual pathways", *NeuroImage*, 2008, 40, 353-366.

CORALLO, G., SACKUR, J., DEHAENE, S., SIGMAN, M., "Limits on introspection: Distorted subjective time during the dual-task bottleneck", *Psychological Science*, 2008, 19, 1110-1117.

DEHAENE, S., IZARD, V., SPELKE, E., PICA, P., "Log or Linear? Distinct intuitions of the number scale in western and Amazonian indigene cultures", *Science*, 2008, 320, 1217-1220.

EPELBAUM, S., PINEL, P., GAILLARD, R., DELMAIRE, C., PERRIN, M., DUPONT, S., DEHAENE, S., "Pure alexia as a disconnection syndrome: New diffusion imaging evidence for an old concept", *Cortex*, 2008, 44, 962-974.

IZARD, V., DEHAENE, S., "Calibrating the mental number line", *Cognition*, 2008, 106, 1221-1247.

IZARD, V., DEHAENE-LAMBERTZ, G., DEHAENE, S., "Distinct cerebral pathways for object identity and number in human infants", *PLOS Biology*, 2008, 6, e11.

REVKIN, S.K., PIAZZA, M., IZARD, V., COHEN, L., DEHAENE, S., "Does subitizing reflect numerical estimation?", *Psychological Science*, 2008, 19, 606-614.

SACKUR, J., NACCACHE, L., PRADAT-DIEHL, P., AZOUVI, P., MAZEVET, D., KATZ, R., COHEN, L., DEHAENE, S., "Semantic processing of neglected numbers", *Cortex*, 2008, 44, 673-682.

SIGMAN, M., SACKUR, J., DEL CUL, A., DEHAENE, S., "Illusory displacement due to object substitution near the consciousness threshold", *Journal of Vision*, 2008, 8, 13, 1-10.

SIGMAN, M., DEHAENE, S., "Brain mechanisms of serial and parallel processing during dual-task performance", *Journal of Neuroscience*, 2008, 28, 7585-7598.

IZARD, V., PICA, P., SPELKE, E., DEHAENE, S., "Exact equality and successor function: Two key concepts on the path towards understanding exact numbers", *CPHP: Philosophical Psychology*, 2008, 21, 491-505.

CANTLON, J., LIBERTUS, M.E., PINEL, P., DEHAENE, S., BRANNON, E., PELPHREY, K.A., "The neural development of an abstract concept of number", *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2008, 0, 1-13.

BEKINSTEIN, T., DEHAENE, S., COHEN, L., NACCACHE, L., "Neural signature of the conscious processing of auditory regularities", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106, 1672-1677.

GAILLARD, R., DEHAENE, S., ADAM, C., CLERMENCEAU, S., HASBOUN, D., BAULAC, M., COHEN, L., NACCACHE, L., "Converging intracranial markers of conscious access", *PLoS Biology*, 2009, 7, e1000061.

ZYLBERGERG, A., DEHAENE, S., MINDLIN, G.B., SIGMAN, M., "Neurophysiological bases of exponential sensory decay and top-down memory retrieval: a model", *Frontiers in Computational Neurosciences*, 2009, 3, 4.

DEVAUCHELLE, A.D., OPPENHEIM, C., RIZZI, L., DEHAENE, S., PALLIER, C., "Sentence syntax and content in the human temporal lobe", *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2009, 21, 1000-12.

KOUIDER, S., DEHAENE, S., “Subliminal number priming within and across the visual and auditory modalities”, *Experimental Psychology*, 2009, 56, 418-33.

PINEL, P., DEHAENE, S., “Beyond hemispheric dominance: Brain regions underlying the joint lateralization of language and arithmetic to the left hemisphere”, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2009, 0, 1-19.

SZWED, M., COHEN, L., QIAO, E., DEHAENE, S., “The role of invariant line junctions in object and visual word recognition”, *Vision research*, 2009, 49, 718-725.

DEHAENE, S., “Origins of mathematical intuitions: the case of arithmetic”, *Annals NY Acad Sci*, 2009, 1156, 232-59.

KNOPS, A., THIRION, B., HUBBARD, E.M., MICHEL, V., DEHAENE, S., “Recruitment of an area involved in eye movements during mental arithmetic”, *Science*, 2009, 324, 1583-1585.

KNOPS, A., VIAROUGE, A., DEHAENE, S., “Dynamic representations underlying symbolic and nonsymbolic calculation: Evidence from the operational momentum effect”, *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2009, 71, 803-821.

REUTER, F., DEL CUL, A., MALIKOVA, I., NACCACHE, L., CONFORT-GOUNY, S., COHEN, L., CHERIF, A. A., COZZONE, P. J., PELLETIER, J., RANJEVA, J. P., DEHAENE, S., AUDOIN, B., “White matter damage impairs access to consciousness in multiple sclerosis” *NeuroImage*, 2009, 44, 590-599.

SACKUR, J., DEHAENE, S., “The cognitive architecture for chaining of two mental operations”, *Cognition*, 2009, 111, 187-211.

DEL CUL, A., DEHAENE, S., REYES, P., BRAVO, E., SLACHEVSKY, A., “Causal role of prefrontal cortex in the threshold for access to consciousness”, *Brain*, 2009.

NIEDER, A., DEHAENE, S., “Representation of number in the brain”, *Annual Rev Neurosci*, 2009, 32, 185-208.

FORGET, J., M. BUIATTI, S. DEHAENE, “Temporal Integration in Visual Word Recognition”, *J Cogn Neurosci*, 2009, 0, 1-15.

RANZINI, M., DEHAENE, S., PIAZZA, M., HUBBARD, E.M., “Neural mechanisms of attentional shifts due to irrelevant spatial and numerical cues”, *Neuropsychologia*, 2009, 47, 2615-24.

HUBBARD, E., RANZINI, M., PIAZZA, M., DEHAENE, S., “What information is critical to elicit interference in number-form synaesthesia?”, *Cortex*, 2009, sous presse.

Livres

DEHAENE, S., *Reading in the brain*, Penguin Viking, 2009 (version anglaise de *Les Neurones de la lecture*).

Chapitres de livre

PLATT, M., DEHAENE, S., MCCABE, K., MENZEL, R., PHELPS, E., PLASSMANN H., RATCLIFF, R., SHADLEN, M., SINGER, W., “Levels of processing during non-conscious perception: a critical review of visual masking”, in Christoph Engel and Wolf Singer (eds.), *The Strüngmann Forum Report. Better than conscious? Decision making, the human mind, and implications for institutions*, 2008, pp. 125-154.

DEHAENE, S., “Conscious and Nonconscious Processes. Distinct Forms of Evidence Accumulation?”, in Christoph Engel and Wolf Singer (eds.), *The Strüngmann Forum Report. Better than conscious? Decision making, the human mind, and implications for institutions*, 2008, pp. 125-154.

COHEN, L., WILSON, A.J., IZARD, V., DEHAENE, S., "Acalculia and Gerstmann's syndrome", in Godefroy, O. & Boyousslavsky, J. (eds.), *Cognitive and Behavioral Neurology of Stroke*, Cambridge University Press, 2008, 8, 125-147.

DEHAENE, S., "Cerebral constraints in reading and arithmetic: Education as a « neuronal recycling » process", in A. Battro (ed.), *The educated brain*, Cambridge University Press, 2008, pp. 232-248

DEHAENE, S., COHEN, L., "Neural coding of written words in the visual word form area", in P.L. Cornelissen, P.C. Hansen & K. Pugh (eds.), *The visual word form area*, Oxford, Oxford University Press, 2009.

HUBBARD, E.M., PIAZZA, M., PINEL, P. DEHAENE, S., "Numerical and spatial intuitions: A role for posterior parietal cortex?" in L. Tommasi, L. Nadel and M.A. Peterson (eds.), *Cognitive Biology: Evolutionary and Developmental Perspectives on Mind, Brain and Behavior*, Cambridge, MA, MIT Press, 2009, 221-246.

COHEN, L., DEHAENE, S., "Ventral and dorsal contributions to word reading", in M.S. Gazzaniga (ed.), *Cognitive Neuroscience, 4th edition*, The MIT Press, 2009.

Revues, Commentaires, Diffusion des connaissances

IZARD, V., DEHAENE, S., PICA, P. & SPELKE, E., "Response to Nunez », *Science*, 321, 1293-1294 (2008).

DEHAENE, S., IZARD, V., PICA, P. & SPELKE, E., "Response to Comment « Log or Linear? Distinct Intuitions of the Number Scale in Western and Amazonian Indigene Cultures »", *Science*, 323, 38c (2009).