

Chaire européenne

M. Hans-Wilhelm MÜLLER-GÄRTNER, professeur

Cours

La recherche sur les bases neurales de la conscience (BNC) dans le cortex cérébral avance maintenant à grands pas. Il y a déjà eu de nombreuses tentatives pour détecter les sites potentiels qui sont nécessaires à l'existence de la conscience, et dont l'activité neurale correspond véritablement à l'expérience consciente. Une telle recherche est importante : ce n'est que par l'étude encore plus détaillée de tels sites que l'on suppose limités, que la « valeur ajoutée » apportée par la conscience peut être examinée quant à l'activité neurale induisant la conscience en soi. Cependant, une incertitude subsiste encore en ce qui concerne les conditions suffisantes devant être observées au niveau de l'activité neurale pour que l'on puisse affirmer que le réseau de sites cérébraux impliqués soit vraiment les sites de la conscience. Nous développons ici une structure formée par des critères définis de façon à ce que l'on puisse sélectionner des sites neuraux afin de donner une première approximation de ces aires tellement importantes. La question scientifique venant ensuite et ayant une portée encore plus grande, à savoir comment une quelconque représentation neurale peut-elle réellement faire exister la conscience, cette question peut alors être étudiée et associée à d'éventuelles discussions philosophiques et psychologiques.

Le problème auquel nous sommes aujourd'hui confrontés dans la recherche sur les BNC est que la nature de la conscience est subtile, et que ses caractéristiques semblent changer à chaque instant. Une telle vacillation a rendu incertain le site des BNC dans le cerveau. Pour éviter que les BNC ne se déplacent dans tout le cerveau, en étant soit dans le cortex sensoriel primaire, soit dans le cortex associatif unimodal ou encore dans le cortex préfrontal, j'ai tout d'abord analysé la preuve étayant les différents sites possibles des BNC. Certains critères qui doivent être remplis par l'activité neurale pour qu'elle fasse éventuellement partie des BNC, ont été discutés. Je conclus que les lobes pariétaux constituent la région la plus appropriée comme site de la conscience. Nous présentons ensuite

des modèles de la conscience et utilisons leurs idées pour développer la notion de représentation centrale, qui contient les contenus cruciaux de la conscience. Ensuite nous développons une circulation générale d'informations dans le cerveau en y incorporant la représentation centrale. Nous montrons ensuite la manière dont cette représentation centrale peut contenir la complexité de la conscience. Ensuite nous développons le modèle de la conscience en 3 étapes ; nous présentons quelques preuves expérimentales pour corroborer cette démarche. Dans le chapitre suivant, je fais le lien avec l'approche de la conscience par la pensée d'un degré supérieur.

Les données que je prends en considération sont de différents types : dérivations unicellulaires, effets de lésions sur le comportement, et imagerie cérébrale (principalement par caméra à positrons et résonance magnétique nucléaire). Les données issues des dérivations unicellulaires impliquent la présence ou l'absence d'activité significative, observée chez un animal sous anesthésie, qui a peu d'effet sur les réponses primaires sensorielles corticales, dans VI et MT et dans le cortex inférotemporal TE. Cependant un effet considérable de l'anesthésie sur les réponses des cellules isolées du lobe pariétal a été observé, ce qui par le passé rendait très difficile les mesures sur de telles cellules avant que l'on soit capable de les faire sur des singes éveillés.

Pour prendre maintenant les effets de lésion, je constate tout d'abord le manque singulier de perte de conscience, dans le cadre des déficits frontaux causés soit par une maladie soit par une blessure. Les cas confirmant cette affirmation sont nombreux. Un exemple fameux est le cas de Phineas Gage dont les lobes frontaux avaient été transpercés par une pointe de fer, ce qui occasionna une perte considérable du cortex frontal mais n'entraîna pas de perte de conscience lorsqu'on le conduisit chez le médecin après l'accident. Un autre exemple est le cas de ce jeune homme qui était né privé de la plus grande partie de ces lobes frontaux mais qui malgré de gros problèmes d'intégration sociale, vécut une existence consciente normale.

Une aire de lésions cérébrales qui est particulièrement importante pour les BNC est celle de la négligence ("neglect" en anglais). En général, les patients subissent la perte du lobe pariétal droit et perdent par la suite la conscience de l'information venant de leur hémisphère gauche. On observe, par exemple, cette perte dans l'incapacité de raturer des lignes dans la partie gauche de leur champ visuel. Cependant, leur situation peut être améliorée par la vibration des muscles du cou, et elle s'avère dépendante en général des signaux du corps. Ainsi, la négligence est une perte de la conscience dans un système de référence centré sur le corps, bien qu'il puisse aussi y avoir une dépendance de cette perte avec un système de référence centré sur l'objet. On est maintenant d'accord sur le fait que la négligence trouve son origine spécifiquement dans les lésions du lobe pariétal inférieur.

On a aussi fait de nombreuses découvertes concernant le siège de la mémoire de travail dans le cortex. Ces souvenirs sont situés dans les lobes pariétaux inférieurs droits pour la vision spatiale, et ceux du langage et de l'évaluation du temps sont situés à gauche. D'autre part, la perte de la conscience d'un l'objet placé dans la main droite, quand deux objets semblables sont placés l'un dans la main droite l'autre dans la main gauche, se situe dans le lobe pariétal supérieur.

Les données réunies récemment par IRM indiquent que l'activation est la plupart du temps fortement liée à l'expérience de PEM (post-effet de mouvement) dans BA 40, le gyrus supramarginal dans le lobe pariétal inférieur. Notre paradigme expérimental pour observer ce phénomène utilisait l'adaptation au mouvement descendant d'une série de barres horizontales qui durait 21 secondes et puis s'arrêtaient. Les sujets confrontés à une telle image faisaient en règle générale l'expérience du PEM pendant environ 9 secondes après que le mouvement des barres se soit arrêté.

Nos mesures réunies par IRM de la tête entière de chaque sujet pendant ce paradigme, montraient un réseau d'aires connectées. Ce réseau avait un groupe postérieur comprenant en particulier l'aire du mouvement MT dont on sait maintenant qu'elle est responsable de toutes les formes de mouvement, ainsi que du PEM. Nous avons observé d'autre part qu'un groupe de modules antérieurs étaient particulièrement actifs durant la période de PEM et juste après l'arrêt du mouvement oscillatoire des barres, vers le haut et vers le bas (utilisé comme contrôle), après lequel les sujets n'ont pas fait état de PEM. Enfin, certaines régions pariétales inférieures ne présentaient pratiquement d'activité qu'en réponse à la période de PEM.

Dans tous ces cas, la preuve expérimentale désigne fortement le lobe pariétal comme site de la conscience. Il est possible que le lobe pariétal supérieur ne soit pas un élément essentiel de la conscience, comme l'avaient affirmé Milner & Goodale en 1995, lorsque le patient DF perdit la capacité (impliquant le lobe pariétal supérieur) d'agir consciemment sur des objets placés spécifiquement, bien qu'il fut capable de faire ces actions correctement de façon automatique. De telles actions, cependant, peuvent comporter une version « motrice » de l'expérience consciente, qui n'est pas considérée d'habitude comme étant la conscience. Je ne dépasserai pas les limites expérimentales si je conclus que les lobes pariétaux ou quelques régions du lobe pariétal au moins sont essentiels pour la conscience.

Dans cette partie je donne une liste des caractéristiques de l'activité neurale que je considère comme essentielles afin que la conscience existe avec elle, et je donne également la preuve confirmant mon affirmation. Cette liste sera une aide pour le processus d'évaluation et de construction de modèles. Les caractéristiques que je considère maintenant comme cruciales sont les suivantes :

A. **La durée.** L'activité neurale doit être présente au moins pendant 200 millisecondes pour que la conscience apparaisse. Cette notion est étayée par les

données de Libet et par la durée de l'activité dans les sites de la mémoire de travail qui sont proposés par de nombreux chercheurs comme étant les sites de la naissance de la conscience.

B. Une situation de compétition pour la conscience. Cette caractéristique est nécessaire afin qu'une information unique gagne et se dégage pour permettre de démêler l'ambiguïté des interprétations d'informations. La situation de compétition pour la conscience est liée à la caractéristique attentionnelle évoquée.

C. L'attention. L'expérience indique que la conscience n'apparaît que par rapport à des données sur lesquelles l'attention se concentre.

D. Disponibilité d'informations physiques du corps. De telles informations sont nécessaires pour donner un caractère perspectiviste aux informations d'après les recherches détaillées des psychologues.

E. Caractère saillant des informations. Codé dans le système limbique, le caractère saillant est nécessaire pour conférer un degré d'importance adéquat à l'information donnée. Ce caractère saillant peut émaner par exemple du cortex cingulaire, et présente une activation motivationnelle. Le caractère saillant est important pour le processus compétitif de l'attention.

F. L'expérience passée. Cette caractéristique sert à utiliser l'expérience antérieure concernée et provient initialement de l'hippocampe. La preuve de la participation d'une telle mémoire est présentée en outre par Taylor (1999).

G. La conscience de la conscience. L'introspection est une aptitude distincte de la « simple » conscience, qui rend quelqu'un capable d'être conscient qu'il est actuellement conscient d'un stimulus donné ou d'une pensée. Cette qualité de réflexion existe peut-être aussi chez des animaux à un degré moindre que chez nous, et sans langage.

Toutes ces informations sont accessibles, il semblerait presque de manière exclusive, aux lobes pariétaux latéraux, excepté celui relié à G. On a ainsi constaté que les sites de la mémoire de travail pour l'espace et le temps (et le langage) sont situés ici, de même qu'il y a aussi une compétition pour la conscience associée à ces sites. L'attention fait appel à un réseau de modules pariétaux, cingulaires et frontaux, mais seuls les modules antérieurs sont considérés comme étant directement impliqués dans la conscience de stimuli. Les informations physiques sont aussi accessibles ici, comme on le sait de la neuroanatomie (les connections avec l'appareil vestibulaire et le cervelet sont bien connues). Le système limbique est lui aussi bien connecté avec les lobes pariétaux latéraux et par conséquent la mémoire épisodique. Par exemple, chez les rats, il a été démontré que le lobe pariétal est l'endroit où les souvenirs d'informations acquises durant un apprentissage sont conservés en dernier. Les stimuli qui permettent des capacités d'introspection ne sont pas clairement connus, et en réalité la question de savoir comment une telle aptitude peut être mise en œuvre neuralemement est très problématique. Nous devons donc laisser de côté cette difficile

question pour le moment, en supposant que nous pourrions y répondre ultérieurement.

Je conclus, à l'exception de la question des stimuli exécutifs pour G, que les lobes pariétaux latéraux sont correctement connectés et structurés pour satisfaire à tous les critères de A à F que j'ai nommés. Si le site des BNC est donné avec une série de caractéristiques déterminées de la conscience, de quoi l'activité neurale se compose-t-elle ? En d'autres termes, quel est le flux d'information dans le cortex qui mène à la conscience ?

De nombreux modèles ont été présentés par le passé pour expliquer la conscience. Les modèles sont de différents types. Une large catégorie de modèles utilise un principe descriptif mais ayant un rapport limité avec l'activité cérébrale ; ces modèles ont le mérite de donner une approche à grands traits du problème. Une autre catégorie essaie de déterminer de façon plus détaillée comment l'activité du cerveau peut permettre l'apparition de la conscience. La première catégorie a l'avantage de donner une orientation générale à la construction des modèles ; ceux-ci peuvent donner des informations utiles à la deuxième classe, comme par exemple sur la fonction qu'ont les structures cérébrales pour réaliser la conscience dans la pensée de ceux qui les possèdent. Cette dernière catégorie sera examinée ici en détail (bien qu'elle repose sur les idées générales de la catégorie précédente). Ces idées indiquent la voie à suivre pour construire un modèle de la conscience qui englobe les données expérimentales sur le site des BNC présentées dans la deuxième partie et contenant les caractéristiques de A à G de la troisième partie. Pour développer ce sujet, je vais faire un bref résumé de quelques modèles concernés et de leur rapport avec les commentaires faits antérieurement avant d'utiliser cet aperçu pour continuer mon développement. Les modèles considérés sont les suivants :

1. *L'hippocampe prophétisant de Gray* (1995) émet l'hypothèse que l'hippocampe est capable de prédictions faites d'expériences futures, créant ainsi la conscience. Différents sujets amnésiques, privés d'hippocampe continuent de répondre consciemment dans une conversation, en dépit de graves déficits de mémoire à long terme. Leur expérience consciente est compromise bien qu'elle confirme la présence de la caractéristique F de la partie précédente.

2. *Le système attentionnel supervisant de Shallice* (1998) suppose un contrôle total de l'activité neurale dans le « système attentionnel supervisant » frontal ; cependant la preuve que les BNC ne sont pas situées dans les lobes frontaux a été apportée dans la 2^e partie. Toutefois, la preuve d'une implication frontale dans l'attention endogène est forte. Je discuterai plus tard de cette preuve en détail en tant qu'élément du modèle de la conscience en trois étapes. Elle corrobore aussi la caractéristique C ci-dessus.

3. *Le MAGNUS d'Aleksander* (1996) est basé sur une série de principes d'attraction, mis en place par l'apprentissage dans un réseau récurrent dans un matériel de traitement de l'information basé sur la mémoire à accès sélectif.

L'activation d'un principe d'attraction est supposée être la « conscience artificielle » pour le système de l'information concernée. Cependant, la critique qu'aucune « expérience interne » n'est liée à une activité de longue durée des principes d'attraction a du poids ; d'une manière plus générale, les critères D, E, F et G vus tout à l'heure semblent complètement absents. Mais les principes d'attraction sont des états neuraux perdurant, comportant ainsi le critère A et ne doivent donc pas être négligés.

4. *L'espace de travail global de Baar* (1988) considère la conscience comme l'accès obtenu à un « espace de travail global » (GW), après qu'il y ait eu concurrence entre les détecteurs d'informations. La définition du concept du GW est incomplète, en particulier par le fait que les critères de A à G ne sont pas nécessairement et explicitement impliqués dans son activité. Cependant, quand on identifie le GW à la Représentation Centrale (qui sera développée dans la partie suivante) on obtient plus de précision, et cela nous permet d'intégrer une grande partie de l'approche du GW dans le présent développement.

5. *Les 40 Hz de Crick & Koch*. Cette bande gamma d'oscillations est importante pour l'intégration et la segmentation de l'information, expérimentalement et par calcul. Bien que ces oscillations soient observées chez les animaux endormis et chez les animaux éveillés, une telle activité ne peut néanmoins pas être considérée comme suffisante pour la conscience. Les oscillations synchronisées sont cependant fortement suspectées d'être responsable de l'intégration de l'information basale (« low level features »), un processus qui s'exprimera dans l'intégration de telles propriétés dans la conscience (elle-même produite par l'activité codée à un degré bien plus élevé).

6. *Le premier modèle de Pollen* (1999) suppose que la conscience naît d'un feedback et du relâchement d'un point fixe dans un système dynamique d'attraction. Cependant une telle réentrée se produit à de nombreux niveaux dans le cerveau, comme entre LGN et V1. L'activité dans le LGB n'est pas dans la conscience, ce qui indique ainsi que l'existence d'un tel feedback n'est pas suffisant pour créer la conscience. Les principes d'attraction se produisant dans les dynamiques neurales ont cependant certainement un rapport avec la conscience ; comme nous l'avons noté dans la 3^e partie, ils nécessitent des critères supplémentaires pour pouvoir en émaner.

7. « *L'Homunculus local* » de Zeki propose que la micro-conscience se produise dans de nombreuses aires corticales primaires. Non seulement cette prolifération d'homunculi augmente la complexité de la conscience, mais elle est aussi contredite par les résultats présentés dans la 2^e partie. Le processus local est cependant toujours important et doit être incorporé convenablement dans tout modèle ultérieur de la conscience.

8. *La théorie de réentrée de Edelman* (1989) est basée sur une utilisation spéciale des circuits ré-entrants et pâtit des objections du n° 6 mais il est important pour la création finale de la conscience.

9. *La théorie du degré supérieur (ou HOT) de Roll* (1997) utilise le langage pour permettre la formation de pensées d'un degré supérieur à partir de stimuli vécus d'un degré inférieur. Le caractère perspectiviste de l'expérience n'est cependant pas pris en compte, excluant ainsi d'expliquer pourquoi le système est capable de commenter « Je sens ce X ». L'approche est encore incomplète, bien que l'approche HOT doive avoir lieu à n'importe quel haut niveau du système conscient. Cette approche sera discutée plus en détail ultérieurement.

10. *Le modèle du « bloc de croquis intérieur » de Harth* (1997) se base sur l'utilisation de la réentrée d'une quantité scalaire globale, le degré de chevauchement entre le stimulus et l'activation, pour réaliser (en anglais) *hill-climbing* ou *attractor relaxation*. Le modèle a le même défaut que le n° 6, en étant certes impliqué dans un processus cérébral plus dynamique, mais pas dans celui qui produit spécifiquement la conscience. Le modèle reste valable, quant à la réponse au n° 3.

11. *Le modèle de pensée relationnelle compétitive de Taylor* (1999). Qu'un processus compétitif survienne dans et entre les sites de mémoire de travail afin que la conscience apparaisse, devient maintenant clair, mais c'est encore insuffisant pour la production d'une quantité HOT de conscience introspective. D'autres connexions sont nécessaires pour soutenir cette approche, comme il en sera question ultérieurement et avec le modèle de conscience à trois étapes, et dans l'approche HOT.

Tous les modèles cités possèdent plusieurs critères importants : (a) la synchronisation et les dynamiques de *feedback/feedforward* pour intégrer l'information basale dans des concepts de niveau plus élevé, (b) l'implication de la mémoire épisodique pour « remplir » le contenu, (c) des systèmes dynamiques d'attraction pour constituer les souvenirs de mémoire de travail avec une durée adéquate, ainsi que le contenu informationnel, et (d) des processus compétitifs entre les activations de la mémoire de travail pour alimenter le processus attentionnel, qui servent de filtre aux nombreuses interprétations de stimuli ambigus. Tous les modèles ont encore besoin d'être alimentés et assortis des autres caractéristiques de la 3^e partie, qui avaient été laissées de côté : l'information physique pour donner un caractère perspectiviste (D), le caractère saillant (E) et l'introspection (G). Les deux premiers points peuvent être ajoutés relativement facilement, au moins en principe : les informations venant de l'amygdale (pour le caractère saillant) et de la proprioception/apparatus vestibulaire (pour les informations physiques). Le dernier point G ne le peut pas, et restera ainsi tout d'abord à l'écart. Je vais maintenant développer une représentation neurale générale qui permettra d'incorporer ces différentes caractéristiques et puis de construire un modèle plus spécifique élargissant la théorie de l'intégration des caractéristiques (« feature integration theory ») de Triesman (1988) pour donner à la représentation générale plus d'impact.

Je pars de ma discussion de la partie précédente pour construire une représentation neurale contenant l'information nécessaire pour que la conscience survienne. Pour plus de détail, nous avons auparavant présenté la preuve provenant des études de la négligence, de la dérivation unicellulaire chez des animaux endormis ou éveillés, et de l'imagerie cérébrale de sujets en bonne santé, que les lobes pariétaux jouent un rôle important dans le contrôle de l'attention et de la conscience. Ces deux qualités peuvent apparaître dans une série de systèmes de référence possibles : la négligence peut être observée par rapport à un objet ou un système de référence convergeant sur un tronc ou à une variété d'autres cadres de référence. Cette diversité implique que les lobes pariétaux se composent d'une série de modules, chacun transmettant de l'information venant de l'environnement ainsi qu'une modulation lors d'une éventuelle information physique. Ainsi, les lobes pariétaux sont éminemment adaptés pour transmettre ce qu'appelle Prof. John Taylor la « représentation centrale », qui est définie de la façon suivante :

« La représentation centrale est l'ensemble combiné d'activations multimodales impliquées dans la fusion de l'activité sensorielle, des positions du corps, du caractère saillant et de l'intentionnalité préparant le futur ; elle comporte un processus compétitif au niveau attentionnel entre les différents modules qu'elle contient pour en sélectionner un, qui sera conscient et servira d'informateur aux autres sites de la mémoire de travail pour un autre projet ou une action ultérieure. »

Plusieurs autres caractéristiques importantes de la Représentation Centrale doivent être discutées par rapport aux critères de la 3^e partie.

1) La Représentation Centrale doit avoir accès au stimulus sensoriel, comme la vision, codée à un haut niveau. Ainsi, la Représentation Centrale doit avoir un bon accès aux représentations du lobe temporal pour utiliser la catégorisation qui y est mise en place pour diriger l'action.

2) La Représentation Centrale doit aussi avoir accès à l'information physique qui est nécessaire pour diriger les actions en ce qui concerne l'intentionnalité codée pour différents types d'actions : des membres, des yeux, de la tête ou des doigts, dont on a découvert qu'ils sont codés dans le lobe pariétal supérieur. Cette intentionnalité doit être fournie avec les paramètres des objets concernés par ces actions : ainsi l'information cérébelleuse et vestibulaire doit être aussi accessible à la Représentation Centrale comme elle l'est dans les lobes pariétaux.

3) Le caractère saillant des stimuli dans le champ sensoriel est une propriété importante pour guider les actions. Cette propriété se forme à partir de l'information limbique qui est déjà activée pour alimenter les caractères saillants des informations du cortex orbitofrontal par l'intermédiaire du cingulaire et elle est augmentée par les activations du gyrus rétrosplénial (cingulaire postérieur), et encodée en tant que parties de la mémoire épisodique. De telles connexions ont été spécialement mises en relief par Mesulam (1985) qui écrivit, dans sa discus-

sion sur les connexions limbiques importantes vers le lobe pariétal impliqué dans la négligence que :

« Les projections cingulaires et rétrospnéiales sont bien plus sélectives et peuvent être associées à des aspects de la motivation plus complexes et riches en expériences. »

Les deux aspects abordés ci-dessus dans 1) et 2) appuient l'idée que le lobe pariétal et plus spécifiquement le lobe pariétal latéral (LPL) est le site de la Représentation Centrale parce que le lobe pariétal inférieur est bien connecté au lobe temporal ainsi qu'au lobe pariétal latéral avec les informations physiques du corps.

1) Plusieurs modules sont impliqués dans la Représentation Centrale dans le lobe pariétal. L'activité totale doit subir une compétition d'ensemble qui est éventuellement soutenue par les processus du reticularis thalamo-nucleus. La simulation d'un tel modèle a déjà été réalisée. L'existence d'une telle compétition est corroborée par les déficits attentionnels observés chez des sujets ayant une lésion du pulvinar.

2) Le site de l'apparition de la conscience dans le LPL comme produit de la compétition attentive se poursuivant ici, est étayé par une simulation des données de Libet et ses collègues (1964). La simulation impliquait la création d'une expérience sensorielle (celle d'un effleurement sur le revers de la main du patient) par la stimulation directe du cortex chez les patients subissant une opération pour dyskinésie et les troubles des mouvements qu'elle provoque. Dans une simulation, Taylor utilisait un modèle simplifié du circuit du reticularis cortico-thalamo-nucleus qui permettait d'observer la dépendance du délai de conscience et de l'importance du seuil courant pour sentir l'effleurement sur le revers de la main du patient.

3) Taylor a suggéré l'apparition d'une compétition similaire pour expliquer les résultats expérimentaux des effets subliminaux sur le délai de réponse dans un test décision lexicale obtenue par Marcel (1980). L'expérience comportait la mesure des temps de réaction de sujets pour décider si la première des trois séries de lettres constituait un mot ou pas. L'exposition subliminale pour saisir les mots survenait lors de la deuxième série de lettres dans une condition, et avec la présentation de mots polysémiques comme « palme », la décision lexicale devait alors concerner le troisième mot. La première exposition provoquait l'accélération ou le retard de la décision de manières caractéristiques, suivant les relations sémantiques des trois mots entre eux. La simulation était capable d'expliquer les résultats par des moyennes d'un processus compétitif qui est supposé se produire au niveau du stock phonologique, avec le soutien et la contribution des activations d'un stock de mémoire sémantique.

4) Différentes simulations de l'attention ont conduit à des succès considérables dans l'explication de nombreux aspects psychophysiques. Ces explications sont

étayées par l'identification du module compétitif se situant dans le lobe pariétal, en suivant les observations de Corbetta et collègues, ainsi que Nobre *et al.*, 1997.

En conclusion, je situe la Représentation Centrale dans le lobe pariétal en tant que confluence de l'information et du caractère saillant, de la mémoire épisodique, du codage de haut niveau des stimuli, et de l'information sur l'état du corps. J'affirme que le contenu et les dynamiques temporelles élargies de l'activation de la Représentation Centrale, parallèlement aux activations synchronisées d'information du type « feature level » dans de nombreuses autres aires connectées, mènent à la conscience d'un stimulus donné ou d'une pensée dans le cerveau. La Représentation Centrale dans le lobe pariétal pourrait donc être le corrélât neuronale du pouvoir intégrant et du pouvoir différenciateur que j'ai élaboré dans la leçon inaugurale comme condition nécessaire pour des processus conscients d'un point de vue philosophique et psychologique.

Jusqu'ici, la discussion n'a conduit à aucune caractéristique réflexive de la conscience, ou idée de soi. J'ai remarqué que l'aptitude G à l'introspection n'a pas de mécanisme neural clair, de sorte qu'il faille s'attendre à une telle lacune. J'ai dû esquiver à plusieurs reprises la conscience en soi et de soi, renvoyant à chaque fois à une partie ultérieure. Nous sommes maintenant arrivés à cet endroit et nous allons nous y arrêter. Pour poursuivre je vais porter mes réflexions sur le modèle de la conscience en trois étapes de Taylor, 1999. Ce modèle se basait sur une décomposition supplémentaire des états mentaux en éléments distincts : non conscient, conscient phénoménalement, et conscient introspectivement ou conscient en pensant. Je nomme le deuxième de ces éléments de conscience « passive », le troisième de conscience « active ». La partie non consciente comporte une activité de pré-processus dans différentes modalités, ainsi que l'activation de l'objet et les réponses automatiques basées sur l'action. En ce qui concerne l'élément passif de la conscience j'entends que celui-ci est impliqué dans l'activité de la mémoire de travail intermédiaire/esclave, située dans le cortex pariétal postérieur ; cette activité décline en une seconde à moins qu'elle ne soit rafraîchie activement par l'élément dit exécutif. En ce qui concerne l'élément actif de conscience, j'entends la partie pensante, imaginative et prenant conscience de soi. Les lobes frontaux constituent de façon prédominante le substrat neural de l'élément actif de la conscience, et régissent l'attention, la répétition de l'activité de la mémoire de travail, ainsi que les transformations d'autres activités neurales en formes désirées (comme la rotation d'images mentales). La nature de ce modèle en trois étapes est représentée par la figure 1.

étape 1	étape 2	étape 3
pré-conscience	- conscience passive	- conscience active

Fig. 1 : Le modèle de la conscience en trois étapes. L'étape 1 est l'étape de l'activité neurale automatique et de pré-processus, la conscience phénoménalement se dégage de l'activité de la 2^e étape, tandis que la conscience pensante et introspective est issue de l'activité durant la 3^e étape.

J'espérais qu'une telle division de la conscience permettrait d'ouvrir une brèche vers le soi et l'introspection. Pour voir si cette approche est justifiée, les deux grandes affirmations que j'ai faites au paragraphe précédent sur la division de la conscience doivent être vérifiées expérimentalement. Ces affirmations étaient les suivantes :

1) la validité du modèle en trois étapes du processus mental : les états mentaux se divisent en trois catégories : non conscient, conscient passivement et conscient activement ;

2) ces trois composants résident effectivement dans trois différents réseaux de modules se chevauchant dans le cortex et servant respectivement la conscience non consciente, la conscience passive et la conscience active.

L'objectif est maintenant d'analyser et de critiquer la seconde de ces deux affirmations. Pour le moment, les consciences active et passive signifient respectivement conscience phénoménale/sensorielle informelle et conscience pensante/introspective. Dans la première aucun sens d'implication du soi ne se produit ; dans la seconde, le soi est connu et le sujet conscient en fait l'expérience comme tel.

Pour commencer, permettez-moi de considérer le partage des sites corticaux servant les activités associées à la conscience passive et active. Où se trouvent ces sites et sont-ils distincts les uns des autres ? Je veux justifier la différenciation des BNC par une partie liée à la conscience passive et une autre partie liée à la conscience active ; comme première approximation je vais poser comme principe que la subdivision active/passive de la conscience correspond à la division antérieure/postérieure du cortex. Je développerai plus tard cette idée pour me concentrer plus précisément sur les BNC dans le LPL. Ce sera là que la différence entre les sites de ces deux formes de conscience devra apparaître et que l'élément crucial des BNC lié à l'introspection sera découvert.

Je justifie l'affirmation que la division antérieure/postérieure des BNC correspond à la division active/passive de la conscience en faisant intervenir la preuve disponible. Cette correspondance surgit en observant les différentes activations dans le cerveau qui se manifestent avec des tests de complexité croissante. J'assimile la complexité croissante des tests à l'augmentation de l'élément conscient « actif » du processus mental. Plus la complexité des tests de mémoire de travail augmente, plus la durée pour aller chercher de l'information augmente, le système frontal s'active et a même un effet inhibiteur sur les sites postérieurs. L'évidence de ce phénomène est maintenant convaincante.

Différents paradigmes ont été utilisés pour étudier la fonction frontale. Un exemple est le test de n-back pour la mémoire de travail, dans lequel un sujet doit se rappeler un symbole qui est apparu n fois auparavant dans une séquence répétée actualisée de telles images (actualisée toutes les 10 secondes) qui lui est montrée. La dépendance de l'activation par rapport au temps durant lequel le

sujet doit maintenir des cibles potentielles dans la mémoire de travail est très nette, avec une augmentation soudaine lorsque n passe de 1 à 2, particulièrement dans un grand nombre de régions préfrontales (BA 8/6, 46/9, 44, 44/6, insula, 6) et avec une augmentation dans le gyrus supramarginal (BA 40). Une diminution correspondante de l'activation apparaît également dans plusieurs régions auditives et visuelles postérieures ainsi que dans des régions préfrontales situées principalement près de la ligne médiane.

Cette répartition du travail entre l'avant et l'arrière du cortex dans la perception à court terme et durée de long terme a été reproduite par une autre étude, l'étude du paradigme de 2-back. Les auteurs concluent que : « Les régions du cerveau spécifiques activées lors du stockage et de la répétition concordent avec la preuve clinique et d'imagerie neurofonctionnelle impliquant les régions postérieures pariétales pour le stockage et les mécanismes de parole antérieurs pour la répétition. »

En d'autres termes : il y a division en partie antérieure et partie postérieure, et expérience divisée en expérience active (répétition) et passive (stockage).

Un autre paradigme présentant des résultats similaires est celui de la localisation des visages versus la reconnaissance des visages pendant plusieurs secondes. Ce modèle a montré que le cortex préfrontal présente une spécificité de domaine quant à l'organisation de la mémoire de travail, où les sites dorsaux participent plus aux représentations spatiales et les sites ventraux participent plus aux représentations d'objets. Dans les résultats d'imagerie cérébrale, on a constaté que les sites postérieurs sont corrélés négativement avec l'augmentation du débit sanguin sur des délais augmentant, comparés aux sites frontaux avec une augmentation du signal de débit sanguin. La conclusion tirée de cela et des études qui s'y rapportent était que « les régions préfrontales jouent probablement un rôle plus important dans le maintien de la représentation durant l'activité de la mémoire de travail ».

La division avant/arrière des BNC est étayée par la découverte récente de deux réseaux séparés qui participent au post-effet de mouvement (PEM) mentionné dans la 2^e partie : un réseau postérieur, comprenant les aires visuelles primaires et MT, et une région antérieure qui apparaît comme étant impliquée à plusieurs moments et semble se charger de différentes parties du test.

La différence entre les deux signaux est claire : le signal de MT suit les périodes de mouvement avec une période légèrement plus longue du signal de débit sanguin que celle du mouvement, démontrant ainsi le signal de post-effet de mouvement (d'environ 9 secondes, ce qui rejoint le signal déterminé de manière psychophysique en dehors du scanner). Le signal de BA 40 est complètement différent, survenant uniquement durant la période du PEM après la période de mouvement. Cette différenciation entre les régions du cerveau est confirmée par l'analyse de la matrice de corrélation entre les différentes aires actives qui se divisent en deux sous-matrices distinctes.

Les BNC antérieures/postérieures et la division fonctionnelle active/passive sont aussi corroborées par l'existence de caractéristiques temporelles très diverses des cellules individuelles dans les sites frontaux comparés aux sites postérieurs. Les cellules frontales sont capables de maintenir l'activité pendant de nombreuses secondes, comme l'a montré l'observation d'un singe faisant un test comprenant un délai.

Il est nécessaire de considérer d'autres parties de l'architecture neurale du cerveau pour déterminer comment une région donnée peut servir la fonction de conscience qui lui est assignée. Une différence importante survient entre le cortex frontal, avec son ganglion basal et le thalamus qui produisent des boucles fermées d'activité récurrente, et l'absence relative d'une telle architecture neurale dans le cortex postérieur. Cette différence est connue comme étant à la racine des effets moteurs dans la maladie de Parkinson, et comme liée aux troubles du lobe frontal mentionnés plus haut. Une telle différence peut aider à comprendre la division du travail du cortex en aires capables d'être « actives » en renfermant et en rafraîchissant l'activité neurale et celles qui ne font que la garder passivement, se réglant sur une récurrence convenable mais limitée (respectivement corticale ou sous-corticale). Cette division est précisément celle entre le système « esclave » et le système central exécutif de Baddeley (1986), et elle est confirmée par l'imagerie cérébrale citée plus haut (le test du n-back, le PEM, et les expériences de « delayed matching »).

Enfin, une étude par résonance magnétique a été faite qui corrobore la décomposition en région avant et arrière. Cette étude concernait un patient dans un état végétatif transitoire dû à un empoisonnement au carbone monoxyde. Les images obtenues par TEP durant l'état végétatif (comparées à celles obtenues lorsque le patient avait repris conscience) montraient une activité réduite, spécialement des lobes pariétaux droit et gauche inférieurs et supérieurs, ainsi que des gyrus supérieur et frontal médial.

Mon identification de la division des BNC aux sites corticaux antérieurs et postérieurs, avec la subdivision correspondante de la conscience en une forme phénoménale ou passive et en une forme introspective ou active, est donc correcte mais n'est toutefois peut-être pas la seule manière de comprendre la nature interne de la conscience. En effet, une telle subdivision antérieure/postérieure des BNC est apparemment en contradiction avec la situation du siège de la conscience dans les lobes pariétaux. Comment peut-il y avoir de la conscience active si celle-ci n'est pas située dans la représentation centrale dans les lobes pariétaux latéraux ? Mon but dans le reste de cette partie est de réconcilier cette structure avec le modèle en trois étapes.

Les expériences d'imagerie cérébrale que j'ai mentionnées pour appuyer la division antérieure/postérieure du cortex en division active/passive de la conscience, ne sont correctes que si la participation cortical pariétale est incluse dans les deux parties. Cette restriction avait été déjà notée en citant les expé-

riences de n-back et elle est également claire dans les résultats du PEM et dans les résultats de « face matching ». Enfin, une citation de l'analyse d'état végétatif constate explicitement la différence de participation du cortex pariétal et du cortex frontal entre les états végétatifs et conscients. La conclusion de cette étude était que « les cortex polymodaux associatifs jouent un rôle central » dans la conscience, « en particulier le cortex cérébral postérieur ». Ainsi, certaines parties des lobes pariétaux sont impliquées dans la conscience active. Une autre preuve de cette participation est donnée par d'autres expériences récentes d'imagerie cérébrale, auxquelles j'arrive maintenant.

Dans l'une de ces expériences, les sujets devaient répondre à un paradigme de *go/no-go*. Tandis qu'ils étaient dans le scanner de 1,5 Tesla de Siemens pour le test d'IRM, les sujets regardaient une croix fixe sur laquelle apparaissait un carré rouge ou vert pendant 0,5 seconde ; ils devaient appuyer sur un bouton quand le carré vert apparaissait et ne rien faire à l'apparition du carré rouge. On a pu utiliser une méthode des signaux aux événements isolés (« event related signals ») pour distinguer ces régions du cerveau actives lors de l'inhibition de la *go-response* dans la situation de *no-go* de celles actives lors des réponses positives dans le cas de *go*. On avait demandé aux sujets de se mettre dans une situation correspondante à la réponse aux sélections de « go » aussi rapidement que possible, ce qui augmentait de ce fait l'inhibition nécessaire pour arrêter cette réponse dans les sélections de « no-go ». Les sites les plus actifs durant les réponses de « no-go » étaient dans le sulcus frontal inférieur droit, ces sites étaient presque identiques à ceux observés durant le changement de série dans le Wisconsin Card Sorting Test (Konishi *et al.*, 1998). Ce résultat confirme les divisions corticales antérieure/postérieure et active/passive des BNC. Ce qui est plus utile pour la présente discussion est l'activation significative du gyrus supra-marginal gauche dans le lobe pariétal qui a été observée durant la condition d'action. Cette activation peut être liée à la représentation centrale quant à la stratégie probable utilisée par les sujets s'efforçant de répondre aussi rapidement que possible : ils guettaient le carré vert et répondaient quand celui-ci apparaissait ; on n'a pas tenu compte du reste. Mais cette stratégie implique que les sujets ne deviennent conscients que du fait qu'ils sont en train de faire l'expérience du stimulus pour la réponse de *go*. En d'autres termes, seul le signal de « go »/action atteint la conscience active (introspective), et ce signal correspond à l'activation du lobe pariétal inférieur gauche.

Un autre résultat étayant la participation des lobes pariétaux dans la conscience active provient d'une étude de concurrence binoculaire. Les sujets étaient dans un scanner de IRM durant la présentation binoculaire différente selon l'œil d'une grille et d'un visage. Le changement d'activité durant l'alternance du percept visuel dont ils faisaient l'expérience était détecté en corrélant l'activité entre les différentes régions. On a discerné en particulier un réseau d'aires impliquant les aires extra-striaires ainsi que d'autres situées en dehors des régions définies classiquement comme visuelles. Ces régions étaient situées bilatéralement dans

le cortex supérieur et inférieur (avec une prédominance de l'hémisphère droit) et dans le cortex frontal supérieur droit, dans le gyrus frontal médial, gyrus frontal inférieur et l'insula.

Ici aussi les lobes pariétaux avaient un rapport avec l'expérience d'un changement de percept d'une image à l'autre dans la paire d'images présentées binoculairement.

Les données de Taylor et collègues (1998) appuient aussi l'implication des sites postérieurs dans la création de la conscience active. Le paradigme impliquant des sujets écoutant un flot de syllabes *pa/ta/da/...* dans un scanner de 1,5 Tesla. Ils entendaient les syllabes à trois niveaux différents d'attention :

1) négligence lorsqu'il devait faire un autre test distrayant leur attention (détecter la fréquence de fusion d'une lumière tremblotante observée dans des lunettes) ;

2) écoute passive quand ils ne devaient pas faire de test, et

3) attention dirigée lorsqu'ils devaient compter le nombre de fois qu'ils entendaient la syllabe « ta ».

D'autres régions étaient activées successivement dans les trois conditions. Les nouvelles régions apparaissant sous la condition 3) comparée à 2) impliquaient des sites antérieurs et postérieurs : le gyrus frontal inférieur bilatéral, le gyrus temporal supérieur et le lobe pariétal adjacent. De nouveau un mélange des modules antérieurs et postérieurs confirmaient la troisième étape de l'expérience.

Je conclus que la conscience active nécessite un réseau faisant appel à des sites antérieurs et postérieurs : la représentation centrale est présente dans les composants actifs passifs de la conscience. La conscience active fait participer de manière prépondérante les parties frontales, ce que ne fait pas la conscience passive. Les deux divisions impliquent les sites pariétaux qui doivent être encore subdivisés pour corroborer la division de la conscience en éléments actifs et passifs distincts. Cependant la nature fonctionnelle de cette sous-division nécessite d'être analysée.

Bibliographie

Mottaghy, F.M., Krause, B.J. *et al.* (2000). « Modulation of the neuronal circuitry subserving working memory in healthy human subjects by repetitive transcranial magnetic stimulation ». *Neurosci. Lett.* **280** (3) : 167-70.

Krause, B.J., Horwitz, B. *et al.* (1999). « Network analysis in episodic encoding and retrieval of word-pair associates : a PET study ». *Eur. J. Neurosci.* **11** (9) : 3293-301.

Sturm, W., de Simone, A. *et al.* (1999). « Functional anatomy of intrinsic alertness : evidence for a fronto-parietal-thalamic-brainstem network in the right hemisphere ». *Neuropsychologia* **37** (7) : 797-805.

Klimke, A., Larisch, R. *et al.* (1999). « Dopamine D2 receptor binding before and after treatment of major depression measured by [123I]IBZM SPECT ». *Psychiatry Res.* **90** (2) : 91-101.

Larisch, R., Schommartz, B. *et al.* (1999). « Influence of motor activity on striatal dopamine release : A study using iodobenzamide and SPECT ». *Neuroimage* **10** (3 Pt 1) : 261-8.

Streit, M., Ioannides, A.A. *et al.* (1999). « Neurophysiological correlates of the recognition of facial expressions of emotion as revealed by magnetoencephalography ». *Brain Res. Cogn. Brain Res.* **7** (4) : 481-91.

Larisch, R., Kotter, R. *et al.* (1999). « Motivation effects in a dichotic listening task as evident from functional magnetic resonance imaging in human subjects ». *Neurosci. Lett.* **267** (1) : 29-32.

Krause, B.J., Schmidt, D. *et al.* (1999). « Episodic retrieval activates the precuneus irrespective of the imagery content of word pair associates. A PET study ». *Brain* **122** (Pt 2) : 255-63.

Shah, N.J., Jancke, L. *et al.* (1999). « Influence of acoustic masking noise in fMRI of the auditory cortex during phonetic discrimination ». *J. Magn. Reson. Imaging* **9** (1) : 19-25.

Taylor, J.G., Ioannides, A.A. *et al.* (1999). « Mathematical analysis of lead field expansions ». *IEEE Trans. Med. Imaging* **18** (2) : 151-63.

Mottaghy, F.M., Shah, N.J. *et al.* (1999). « Neuronal correlates of encoding and retrieval in episodic memory during a paired-word association learning task : a functional magnetic resonance imaging study ». *Exp. Brain Res.* **128** (3) : 332-42.

Krause, B.J., Schmidt, D. *et al.* (1998). « O-15-butanol Pet activation study on the cerebral representation of declarative memory ». *Nuklearmedizin* **37** (8) : 257-61.

Halsband, U., Krause, B.J. *et al.* (1998). « Encoding and retrieval in declarative learning : a positron emission tomography study ». *Behav. Brain Res.* **97** (1-2) : 69-78.

Schneider, F., Weiss, U. *et al.* (1998). « Differential amygdala activation in schizophrenia during sadness ». *Schizophr. Res.* **34** (3) : 133-42.

Boy, C., Klimke, A. *et al.* (1998). « Imaging dopamine D4 receptors in the living primate brain : a positron emission tomography study using the novel D1/D4 antagonist [11C]SDZ GLC 756 ». *Synapse* **30** (4) : 341-50.

Larisch, R., Meyer, W. *et al.* (1998). « Left-right asymmetry of striatal dopamine D2 receptors ». *Nucl. Med. Commun* **19**(8) : 781-7.

Ioannides, A.A., Taylor, J.G. *et al.* (1998). « The influence of stimulus properties, complexity, and contingency on the stability and variability of ongoing and evoked activity in human auditory cortex ». *Neuroimage* **8** (2) : 149-62.

Jancke, L., Shah, N.J. *et al.* (1998). « Intensity coding of auditory stimuli : an fMRI study ». *Neuropsychologia* **36** (9) : 875-83.

Liu, L.C., Ioannides, A.A. *et al.* (1998). « Bi-hemispheric study of single trial MEG signals of the human auditory cortex ». *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **106** (1) : 64-78.

Gross, J., Ioannides, A.A. *et al.* (1998). « Magnetic field tomography analysis of continuous speech ». *Brain Topogr.* **10** (4) : 273-81.

Taylor, J.G., Jancke, L. *et al.* (1998). « A three stage model of awareness : formulation and initial experimental support ». *Neuroreport* **9** (8) : 1787-92.

Jancke, L., Peters, M. *et al.* (1998). « Differential magnetic resonance signal change in human sensorimotor cortex to finger movements of different rate of the dominant and subdominant hand ». *Brain Res. Cogn. Brain Res.* **6** (4) : 279-84.