

Yves ROSSETTI* et Laure PISELLA**

L'ego Légo®:

déconstruire ou reconstruire le cerveau-esprit ?

“Comme des banc de poissons de même espèce, des vols d’oiseaux qui se déplacent d’un même mouvement, des groupements dont les membres ont les mêmes tendances... Leur appliquer un “tu”, un “je”... non, nous ne le pouvions plus... il fallait un “nous”, un “vous”. Seuls les porte-parole que nous envoyons au dehors continuent à se servir de ces “je”, de ces “moi”.

Nathalie Sarraute (Tu ne t’aimes pas), 1989).

Les neurosciences cognitives ont apporté un important ensemble de données démontrant l'existence de deux ou plusieurs systèmes distincts, implicites et explicites, participant d'une même fonction : identifier un objet ou un visage, localiser une cible dans l'espace, produire une action, mémoriser un événement, ou même attribuer une pensée à autrui ou réagir affectivement à un événement. En particulier, l'étude de la perception met en évidence un hiatus entre la représentation consciente et ce qu'elle représente, dans le sens où cette représentation est une interprétation du monde. Mais on peut remarquer que ce hiatus n'est pas compatible avec la survie individuelle, qui implique des réponses précisément adaptées aux propriétés non seulement sémantiques mais aussi physiques de l'environnement. Lorsqu'il s'agit de produire une action immédiate : la main doit atteindre son but, et les doigts se conformer à l'objet, bien réel, à saisir. Les (re)présentations visuelles internes mises en jeu lors d'une action simple se doivent donc d'être strictement conformes à l'espace physique, ce qui permet d'évoquer l'existence d'une “immaculée perception”, bien distincte de la représentation consciente. Des

* Espace et Action, Institut National de la Santé Et de la Recherche Médicale, Unité 534, 16 avenue Lépine, Case 13, 69676 Bron, France
rossetti@lyon151.inserm.fr ; www.lyon151.inserm.fr

** Department of Psychology, School of Behavioural Science, University of Melbourne, Parkville, Victoria 3010, Australie

caractéristiques particulières, d'ordre neuro-anatomique et physiologique, d'ordre spatial ou même temporel, peuvent ainsi être attribuées respectivement à chacun de ces deux modes de traitement de l'information sensorielle. En affinant ces distinctions, on peut ainsi diviser chaque système fonctionnel en de nombreux sous-systèmes identifiés.

La question se pose alors de savoir comment ces représentations peuvent interagir ou être intégrées. Des résultats récents montrent que des interactions entre deux sous-systèmes perceptifs (cognitif et sensori-moteur) sont possibles, même si elles sont étroitement dépendantes de contraintes temporelles. Il semble à l'heure actuelle que la tâche des neurosciences intégrées rejoigne celle réalisée à chaque instant par le cerveau : de la même façon que la matière biologique doit nécessairement opérer une synthèse (d'ordre spatial ou temporel) des opérations réalisées de façon distribuées dans le temps et l'espace cérébral pour faire apparaître la conscience, les chercheurs doivent s'efforcer de faire la synthèse des connaissances morcelées (et divisantes) acquises sur le cerveau pour arriver à présenter des hypothèses cohérentes sur la genèse des phénomènes de conscience. Il s'agit donc de concevoir le fonctionnement cérébral dans la complexité des interactions qui existent entre différentes aires et les différents sous-systèmes identifiés, et de préciser les limites et les contraintes de ces interactions, notamment dans le domaine temporel. Le défi actuel des neuroscientifiques n'est donc plus de diviser encore plus avant la matière cérébrale pour régner sur l'esprit, mais de tenter une reconstitution de cette entité que constitue le cerveau, ou même faut-il l'espérer, l'esprit-cerveau.

Mots clés : esprit, cerveau, sous-systèmes, neurosciences, représentation, action, ordre spatio-temporel, intégration

The deconstruction or the reconstruction of the mind-brain ? :

Cognitive neurosciences have contributed a substantial set of data which demonstrate the existence of two or several distinct systems, implicit and explicit, which participate in a single function : the identification of an object or a face, the spatial localisation of a target, the production of an action, the memory of an event, or even the attribution of a thought to another person or the emotional reaction to an event. In particular, the study of perception shows a hiatus between a conscious representation and what is represented, in the sense that this representation is an interpretation of the world. But it is to be noted that this hiatus is not compatible with survival of the individual, which implies responses precisely adapted to the properties - both semantic and physical - of the environment. When it is a case of producing an immediate action, the hand must reach its goal and the fingers must conform to the real object which is to be grasped. The internal visual (re)presentations which enter into play in the course of a simple action must therefore conform strictly to physical space, which implies the existence of an "immaculate

perception", quite distinct from the conscious representation. Particular characteristics, of a neuro-anatomical and physiological order, of a spatial or even temporal order, can thus be attributed respectively to each of these two modes of processing sensory information. By refining these distinctions, one can thus divide each functional system into a number of identifiable sub-systems.

The question which is thus posed is to know how these various representations can interact or be integrated. Recent results show that interactions between two perceptive sub-systems (the cognitive and the sensory-motor sub-systems) are possible, even if they are strictly dependent on temporal constraints. At the present time it seems that the task of the integrative neurosciences converges with the task achieved each moment by the brain: in the same way that in order for consciousness to appear, biological matter must necessarily effect a synthesis (of a spatial or temporal order) of the operations which are carried out in a distributed fashion in time and space, scientists must somehow manage to achieve a synthesis of the fragmented (and divided) items of knowledge acquired by the brain, in order to succeed in presenting coherent hypotheses concerning the genesis of the phenomena of consciousness. The aim is thus to conceptualize brain functioning in the complexity of the interactions which exist between the different zones and sub-systems which have been identified, and to specify the limits and the constraints on these interactions, notably in the temporal domain. The current challenge to the neurosciences is not to divide ever further the matter of the brain in order to rule over the mind, but to try to reconstruct the entity which is the brain as a whole, or it may even be hoped, the mind-brain.

Key words : mind, brain, sub-systems, neuroscience, representation, action, spatio-temporal order, integration

LE CERVEAU ATOMISE DE L'ANALYSE SCIENTIFIQUE

Définir la conscience, depuis la fin du XIX^e siècle, implique le plus souvent de faire appel à la notion d'inconscient et de contraster ces deux niveaux, ou ces deux aspects de la vie mentale. Comme l'a montré de façon passionnante Marcel Gauchet (1992), l'idée même d'inconscient a émergé simultanément dans plusieurs champs à partir de la découverte des réflexes en physiologie. La première utilisation scientifique du terme d'"inconscient" est attribuée à von Helmholtz (1894 ; voir Gregory 1987), qui décrivait par là, dans la langue de Freud et peu avant lui, des mécanismes cérébraux actifs qui doivent pré-traiter l'information sensorielle avant qu'elle n'atteigne la conscience et puisse être manipulée par elle (cf. Rossetti 1994). L'encyclopédie Meyers, publiée à Leipzig en 1908, ne se réfère d'ailleurs qu'à von Helmholtz et au philosophe von Hartmann à

l'entrée 'Unbewusst'. Von Helmholtz utilise les illusions d'optique pour déduire que des inférences inconscientes sont réalisées par notre système visuel pour interpréter les stimuli. Face à cette notion d'un niveau inconscient de fonctionnement cérébral qui serait au service de la conscience en réalisant des interprétations préliminaires, les idées développées par Freud autour de l'inconscient, qui allait devenir "psychanalytique", trouvaient leur justification dans la clinique psychiatrique. De ce fait, un des principaux messages véhiculés par la vulgarisation de la psychanalyse est que le conscient et l'inconscient sont essentiellement en opposition. En effet, si les théoriciens défendent en réalité une "dialectique du moi et de l'inconscient" (Jung, 1933), les cas célèbres ayant servi d'illustration à leurs théories mettent en évidence des irrptions pathologiques de l'inconscient dans la vie du sujet. Ces surgissements amènent à penser que cet inconscient est doué d'une existence totalement indépendante et d'un pouvoir important sur la conscience, laquelle ne peut le contrôler. Curieusement, c'est beaucoup plus à partir de cette interprétation de surface héritée de la psychanalyse que s'est fondée l'approche cognitive de la conscience, qu'à partir de l'inconscient cérébral du scientifique von Helmholtz : l'inconscient est donc considéré comme une entité qui peut s'opposer à la conscience, ou même s'imposer au fonctionnement de l'individu. La popularité de ce prémisses est très largement illustrée par le nombre impressionnant de rapports scientifiques s'attachant à décrire une dissociation entre l'aspect conscient et non conscient de telle ou telle fonction ou module. Tous les domaines de la vie mentale sont abordés selon cette approche (Kihlstrom 1987) : la mémoire, la perception, l'action, la communication, ...

Deux raisons essentielles semblent pouvoir être tenues pour responsables de cet intérêt de voir les modes de fonctionnement conscient et non conscient ainsi opposés. La première est d'ordre simplement médiatique. La mise en évidence de 'zombies intérieurs' (Place 2000), doués de motivations et de capacités autonomes, habitant le cerveau représente un phénomène magique, que l'on peut souvent étayer par des exemples quotidiens, tels que les réactions des conducteurs aux feux rouges (ex : New Scientist 1998). Il est intéressant de remarquer que le fait que l'existence même de ces 'zombies intérieurs' soit si 'sensationnelle' reflète justement le fait que cette dualité ne s'accorde pas avec l'expérience subjective. Il est vraisemblable que ces observations réactivent également nombre de croyances et de superstitions autour de la question jamais résolue du libre arbitre.

La deuxième raison de la popularité des dissociations conscient/non-conscient réside dans le fait que le paradigme scientifique est avant tout dominé par l'analyse. Face au

raisonnement analogique représentatif de l'alchimie dont il fallait se démarquer, la démarche scientifique a adopté l'usage d'analyser la matière et les êtres, de les diviser pour les comprendre. Selon ces principes, la dissociation a été érigée en véritable heuristique dans tous les domaines de la biologie (cf. Rossetti et Revonsuo 2000). Un domaine d'utilisation intensive de cette notion est par excellence la neuropsychologie, pour qui l'existence d'une "double-dissociation" signe de façon incontestable l'existence de deux entités cérébrales distinctes (Teuber 1955). Ces deux entités pourront ensuite à leur tour subir le même sort et être dissociées chacune en deux sous-entités filles, etc. processus aboutissant à terme à une atomisation du cerveau et de ses fonctions (Figure 1, see Felleman et Van Essen 1991).

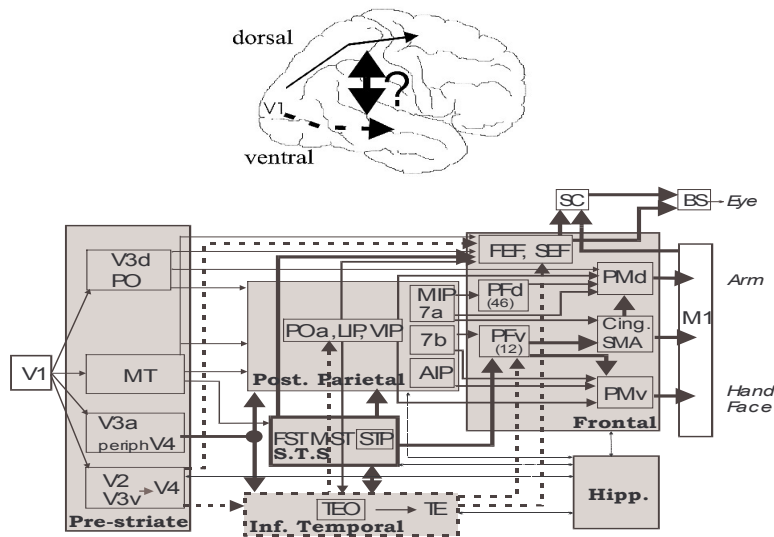


Figure 1 : Le réseau anatomique permettant aux entrées visuelles d'atteindre la sortie motrice. (d'après Rossetti et al. 2000)

Cette figure fournit les substrats possibles pour la dissociation et les interactions entre les voies dorsale et ventrale acheminant les informations visuelles de V1 à M1. Les voies dorsale et ventrale sont représentées respectivement en traits fin et pointillés, ainsi que leurs efférences. Les flèches en trait épais représentent des voies provenant de régions où convergent les voies dorsales et ventrales, de façon directe ou indirecte. Contrastant avec l'interprétation dominante de l'organisation du système visuel, cette figure permet de montrer que les projections sur l'aire motrice primaire résultent toutes d'une interconnection entre les deux voies visuelles dorsale et ventrale.

Abreviations: AIP: aire intrapariétale antérieure; BS: tronc cérébral; Cing. aires motrices cingulaires; d: dorsal; FEF: aire oculomotrice frontale; FST: fond du sillon temporal supérieur; Hipp.: Hippocampe; LIP: aire intrapariétale latérale; M1: cortex moteur primaire; MIP: aire intrapariétale médiane; MST: aire temporale supérieure médiane;

MT: aire medio-temporale; PF: cortex prefrontal; PM: cortex premoteur; SC: colliculus superior; SEF: aire oculomotrice supplémentaire; SMA: aire motrice supplémentaire; STS: sillon temporal supérieur; STP: aire temporale supérieure polysensorielle, TE: aire temporale; TEO: aire temporo-occipitale; v: ventral; V1: cortex visuel primaire, VIP: aire intraparietale ventrale.

Le morcellement de fonctions psychologiques complexes en leurs éléments primaires a constitué une source importante de connaissance et a nourri d'importantes théories sur l'organisation de l'esprit humain (cf. Jones 1983 ; Marschall 1996 ; Rossetti et Revonsuo 2000). Dans le champ des neurosciences, une dissociation est considérée comme la démonstration que des systèmes ou des structures distincts sont respectivement responsables de deux variables données. Les dissociations simples ont stimulé de nouvelles voies de recherche et ont permis d'améliorer notre compréhension des relations entre le cerveau et les structures mentales. Pour la plupart des cas décrits dans la littérature neuropsychologique, l'attention s'est focalisée sur la dissociation d'une fonction donnée (cf. Code 1996). Par exemple, l'agnosie visuelle a révélé une dissociation entre les fonctions visuelles de haut niveau (déficits portant sur les aspects cognitifs de la vision) et de bas niveau (préservation des aspects élémentaires de la vision), suggérant l'existence d'au moins deux sous-systèmes visuels (ex: Teuber 1955). Les interprétations de certains cas neuropsychologiques ont été considérées comme "révolutionnaires", car elles ont permis des avancées théoriques considérables et ouvert de nouveaux champs d'investigation (cf. Code 1996).

Cependant, les conséquences comportementales positives et négatives d'une lésion focalisée du cerveau peuvent être partiellement expliquées par une réorganisation du tissu cérébral épargné autour de cette lésion. La spécificité des effets produits par une lésion unique peut donc souvent être remise en cause, modérant alors l'enthousiasme soulevé par ces dissociations. Les démonstrations les plus convaincantes sont alors obtenues par le biais d'une "double-dissociation", par laquelle la lésion de la structure X perturbe spécifiquement la fonction A (et non la fonction B), tandis que la lésion de la structure Y affecte spécifiquement la fonction B (et non A). Teuber (1955) a proposé le terme de 'double-dissociation' pour désigner cet outil expérimental, et l'a appliqué à des études aussi bien animales que humaines, pour défendre par exemple la spécificité respective des structures cérébrales antérieures et postérieures. Shallice (1979; 260) relevait plus tard que "les arguments neuropsychologiques forts en faveur de l'existence de deux systèmes neurologiques distincts dépendent de l'existence de double-dissociations". Il est par ailleurs tout à fait éloquent que les glossaires des ouvrages de neuropsychologie ne se réfèrent pas à la notion de 'dissociation', mais seulement à celle de 'double-

dissociation' (ex: Ellis et Young 1988, Kolb et Whishaw 1990, Heilman et Valenstein 1993). Heilman et Valenstein (1993) présentent la double-dissociation comme "une démonstration élégante que les effets observés ne peuvent pas être attribués à des causes non-spécifiques". Des exemples de double-dissociation ont été décrits dans les multiples domaines de la neuropsychologie et exportés dans les modèles cognitivistes, sous la forme de 'boîtes' séparées représentant des fonctions isolées. Parmi ces exemples, on peut relever par exemple les double-dissociations décrites entre la perception consciente et les transformations sensori-motrices (Milner 1995, Milner et Goodale 1995), entre l'analyse de l'expression faciale et celle du langage réalisée pendant la lecture sur les lèvres (Campbell et al. 1986), entre les aspects de 'Quoi ?' et de 'Où ?' de l'analyse visuelle (Wilson et al. 1997), entre les systèmes de mémoire motrice et sémantique (Heindel et al. 1989), entre la négligence spatiale unilatérale personnelle et extra-personnelle (Bisiach et al. 1986), ou bien entre les aspects propositionnel et automatique du langage (Ellis and Young 1988, p.251). Plusieurs de ces dissociations peuvent être rapprochées de la distinction générale entre processus conscient et non-conscient (cf. Rossetti et Revonsuo 2000).

Parmi les nombreuses discussions réalisées autour de la notion de double-dissociation (revue : Rossetti et Revonsuo 2000), Ellis and Young (1988, p.5) ont apporté des arguments novateurs sur le thème des "dissociations et associations." Ces auteurs décrivent bien la double-dissociation comme l'indicateur le plus fiable de la séparation entre deux processus cognitifs, mais ils suggèrent cependant que la recherche de double-dissociation ne doit pas être considérée comme la voie royale pour comprendre les structures cérébrales. Développant l'idée de Teuber (1955), ils font remarquer que "la découverte d'une double-dissociation doit ouvrir des perspectives de travail importantes pour déterminer quels sont les processus cognitifs qui sous-tendent des aspects distincts de la tâche 1 et de la tâche 2." De façon intéressante, ces auteurs se démarquent du dogme dominant en soulignant que la double-dissociation implique de déterminer ce qui est partagé par les deux tâches considérées, ce qui soulève la question de la place du déficit présenté par les patients par rapport à l'ensemble du système cognitif.

LA NECESSITE DE RECONSTRUIRE UNE ENTITE

L'attrait pour les (doubles) dissociations pourrait apparaître comme une réminiscence de la pensée dualiste. Mais la dualité entre esprit et matière ne peut en aucun cas être appliquée, par exemple, aux trois règnes (minéral, végétal, animal), aux quatre éléments, aux 5 ou 7 notes d'une gamme musicale, aux 7 couleurs de l'arc-en-ciel, ni encore moins à la description d'une entité. L'accentuation de la

dualité demeure très directement liée à notre culture scientifique, et a été appliquée à la plupart des champs d'investigation. On peut toutefois rappeler que d'autres cultures sont moins sensibles à la notion de dissociation et tendent à intégrer les "substances dissociables" dans un rapport de continuité (ex : vie et mort, corps et environnement) (cf. Motokawa 1989, Suzuki 1971).

Au-delà de ces considérations très théoriques, on peut recenser deux types de limites qui doivent s'opposer à la poursuite du morcellement scientifique de l'esprit-cerveau. Tout d'abord le morcellement en unités fonctionnelles indépendantes toujours plus petites ne permet pas d'appréhender les fonctions complexes du cerveau, et à plus forte raison la conscience, dans la globalité inhérente à l'in-dividu. Ensuite, il existe également une limite scientifique à ce morcellement. La division récurrente d'aires cérébrales en aires plus petites semble devoir perdre de son intérêt face aux enregistrements de neurones indiquant que l'information pertinente enregistrée dans une zone du cerveau n'est pas celle que l'on observe au niveau de chaque neurone individuel, mais bien celle produite par l'ensemble des neurones de cette zone (ex : Georgopoulos et al. 1986 ; Sakurai 1996 ; Kristan et Shaw 1997 ; Thier et al. 2000). L'unité fonctionnelle du cerveau semble donc bien être constituée par une aire regroupant une population de neurones. Mais cet élément de base doit fonctionner au sein d'un ou plusieurs réseaux participant à une fonction donnée. Une telle notion de codage par population de neurones met ainsi un terme au Graal du neurone grand-mère sensé centraliser tous les traitements réalisés dans les réseaux cérébraux.

Face au morcellement du cerveau doit être abordée, comme le suggère Ellis et Young (1988) la question des interactions entre les différents modules identifiés. Dans ce contexte, la notion de 'double-interaction' (Rossetti et Revonsuo 2000) prend une signification importante. S'il est possible de révéler, dans des conditions expérimentales particulières, une double-dissociation entre deux systèmes, et d'observer également, dans d'autres conditions, une double-interaction entre eux, alors il est nécessaire de dépasser les notions purement anatomiques de localisation cérébrale ou d'équivalence structure-fonction. L'anatomie enseigne qu'il existe des aires distinctes dans le cerveau. Mais elle montre aussi que quelques synapses suffisent à connecter n'importe quel neurone à un autre neurone distant. C'est bien les propriétés fonctionnelles des réseaux anatomiques qu'il faut étudier pour comprendre les interactions observées au niveau comportemental. Comme cela est souligné par Mac Cormac et Stamenov (1996), l'anatomie est unique mais le fonctionnement cérébral peut adopter de multiples configurations d'organisation hiérarchique. Ces configurations variables peuvent être observées au niveau macroscopique des aires

cérébrales (c.f. Pisella et Rossetti 2000), mais elles pourraient bien également exister au niveau de la population neuronale d'une aire donnée, ce qui permettrait d'expliquer comment une même aire peut traiter l'information selon plusieurs modes (Andersen et al. 1998). Cette multiplicité d'interactions et de configurations permet de rendre compte, mieux que ne le permet la cristallisation autour d'une dissociation, de la complexité du fonctionnement cérébral et de l'organisation d'un phénomène tel la conscience. Il est intéressant de noter que de telles notions se rapprochent plus des conceptions initiales de von Helmholtz ou de Freud, que de celles qui tendent à opposer systématiquement les aspects conscient et non-conscient de telle ou telle fonction cérébrale. Cette attitude se rapproche ainsi également des démarches éthologistes ou comportementalistes pour lesquelles le comportement résulte d'un conflit de motivations indépendantes mais interagissantes (ex : Cabanac 1995).

La question qui se pose à nous est donc celle du statut de zombie intérieur (Place 2000). De tels zombies semblent pouvoir être décrits dans tous les domaines de la cognition, ainsi qu'en présence de diverses pathologies neurologiques ou psychiatriques. Ces unités fonctionnelles, souvent décrites comme encapsulées (Fodor 1983), semblent parfois douées d'une autonomie qui dépasse ce que notre simple introspection pourrait laisser entrevoir. Dans l'ouvrage de Nathalie Sarraute "Tu ne t'aimes pas", de multiples unités, constituant un individu, dialoguent pour essayer de retrouver une unité perdue. De ces dialogues et discussions intérieurs émergent les difficultés rencontrées et les tensions créées entre les partenaires, mais aussi la nécessité vitale de la cohésion interne. Notre question pourrait être ainsi formulée en détournant un titre de Stanislas Dehaene (1997): "Combien suis-je ?".

DOUBLE-DISSOCIATIONS ENTRE CONSCIENT ET NON-CONSCIENT

L'action, au même titre que le flux de nos émotions ou la vie végétative par exemple, est un domaine d'expression privilégié de processus non conscients. Un nombre important de recherches ont pour objectif de mettre en évidence des dissociations entre les niveaux de représentation conscients et non-conscients. Parmi les illustrations les plus remarquables de telles dissociations figure le phénomène de vision aveugle, dont l'appellation consacrée souligne en elle-même le caractère paradoxal. Il s'agit de patients, présentant une lésion centrale des structures visuelles, et qui malgré un appareil visuel intact (l'œil et la rétine) ne peuvent plus voir une partie ou la totalité de leur environnement. Cette perte de vision, ou cécité corticale, s'accompagne néanmoins d'un certain nombre de propriétés intéressantes. Tout d'abord, il a été montré initialement (Pöppel et al. 1973) que les patients concernés pouvaient diriger

leurs yeux vers des points lumineux qui avaient été flashés dans la partie 'aveugle' de leur champ visuel. Ce phénomène était alors expliqué par le fait que les structures de commandes oculomotrices sont essentiellement sous-corticales, et que le colliculus supérieur, continuant à recevoir l'information de la rétine, était en mesure d'orienter les yeux de façon appropriée. Ensuite, il est apparu que les patients présentant le phénomène de vision aveugle pouvaient également orienter la main vers des points lumineux (Weiskrantz et al. 1974), et que certains étaient même capables d'orienter leur main ou d'ajuster la taille de leur pince digitale en fonction des propriétés du stimulus visuel (Perenin et Rossetti 1996 ; Rossetti 1998). A la différence des capacités de localisation, un traitement visuel des propriétés intrinsèques d'un objet visuel doit impliquer des structures visuelles de plus haut niveau que le tronc cérébral, que nous envisagerons par la suite. L'importance de ces résultats, illustrée par le concept même de vision aveugle, réside dans la notion que deux systèmes visuels doivent coexister dans un cerveau normal : un système visuel nécessaire à la perception consciente et à l'identification des stimuli visuels, et un système permettant de réaliser le traitement visuel implicite nécessaire (et suffisant) à la réalisation d'une action simple. Cependant, pour initier une action, et confier sa réalisation au système sensori-moteur, nous verrons qu'il faut au préalable sélectionner un but dans l'environnement.

Un ensemble de données neuropsychologiques confirme l'existence de deux systèmes visuels dévolus respectivement à l'action et l'identification des objets. Des patients présentant un syndrome d'ataxie optique, consécutif à une lésion pariétale postérieure, présentent d'importantes difficultés à saisir des objets qu'ils peuvent par ailleurs parfaitement décrire verbalement (ex : Vighetto et Perenin 1981). De tels patients ne peuvent pas diriger leur main vers un objet qui se déplace alors qu'ils conservent une perception intacte de ce déplacement (Pisella et al. 2000). Une de ces patients, présentant une lésion de la voie dorsale (lésion pariétale bilatérale) ne pouvait pas saisir des objets visuels présentés à elle, alors qu'elle pouvait montrer de ses doigts la taille d'objets usuels évoqués de mémoire (Jeannerod et al. 1994). Réciproquement, un patient atteint d'agnosie visuelle, à la suite d'une lésion de la voie ventrale (lésion temporale bilatérale), ne pouvait plus décrire ou identifier des objets qu'elle pouvait saisir normalement (Goodale et al. 1991). Ces deux observations sont donc décrites comme un exemple de double-dissociation, dont le support anatomique serait la distinction faite entre les voies visuelles dorsales et ventrales (cf Figure 1). La persistance d'une capacité à traiter une information visuelle complexe après lésion de l'aire visuelle primaire semble expliquée par la projection d'informations visuelles à partir de structures sous-corticales (colliculus et pulvinar) directement sur la voie dorsale (Figure 2A). En effet, l'inhibition de l'aire visuelle

primaire du singe par refroidissement sélectif s'accompagne d'une suppression des réponses visuelles dans la voie ventrale, mais épargne une partie de l'activité de la voie dorsale (cf Girard 1995). Ces propriétés fonctionnelles des réseaux anatomiques permettent donc d'expliquer la similitude des performances paradoxales présentées par les patients présentant une agnosie visuelle et une vision aveugle. Ces capacités résultent du fonctionnement de la voie dorsale, qui est par contre affectée chez les patients présentant une ataxie optique.

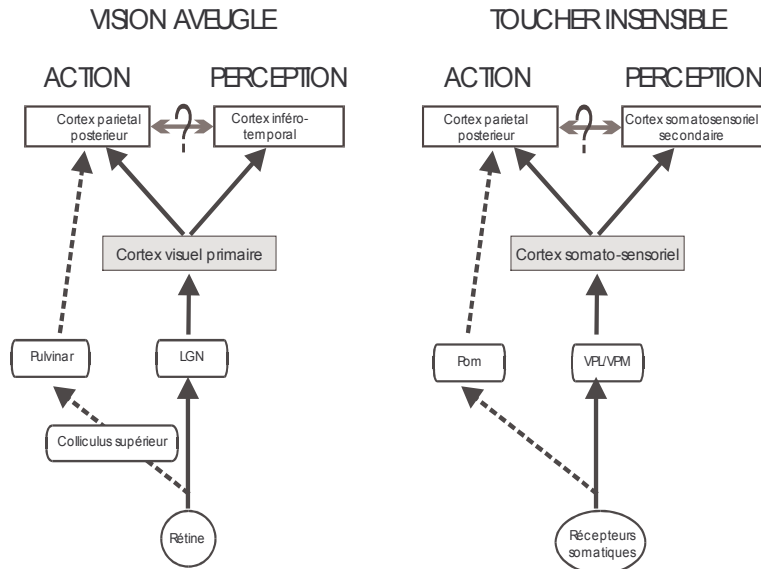


Figure 2 : Projections sous-cortico - corticales

Cette figure présente les hypothèses anatomiques les plus fréquemment avancées pour expliquer la persistance d'un traitement sensoriel spécifique de l'action chez les patients présentant une vision aveugle ou un toucher insensible. Dans les deux modalités sensorielles il existe des projections sous-cortico - corticales qui atteignent directement le cortex pariétal postérieur. Une lésion des afférences sensorielles primaires permet donc l'expression de ces systèmes par l'action. (d'après Rossetti et al. 2001)

Il est à noter que la même capacité d'adapter son mouvement à des stimuli non perçus de façon consciente a été observée chez des patients héli-insensibles à la suite d'une lésion centrale (Paillard et al. 1983, Rode et al. 1995, Rossetti et al. 1995). Ce phénomène de 'toucher insensible', apparenté à la vision aveugle, montre que la dissociation entre représentation à finalité motrice (implicite) et à finalité plus cognitive (explicite) ne se cantonne pas à la modalité visuelle. Des hypothèses neuroanatomiques similaires permettent

d'expliquer ce phénomène tactile, car des projections sous-cortico-corticales ont été décrites pour le toucher comme pour la vision et leur extrémités convergent sur les aires pariétales postérieures connues pour leur rôle fondamental dans le contrôle de l'action (cf. Figure 2B) (Sakata et Taira 1994 ; Rossetti 98 ; Rossetti et al. 2001).

Le caractère spécifique de la représentation sensori-motrice est intéressant à considérer. En effet, la capacité de ces patients de diriger la main vers un stimulus non détecté ou non identifié semble limitée aux mouvements dirigés vers l'objet. Elle disparaît lorsqu'il leur est demandé de réaliser un mouvement des doigts sans projeter la main vers le stimulus visuel, de façon à "montrer" les caractéristiques de l'objet plutôt qu'à agir sur cet objet (Goodale et al. 1991 ; Perenin et Rossetti 1996 ; Rossetti 1998). En outre, la capacité d'atteindre un point du bras touché par l'expérimentateur à l'insu d'un patient présentant le phénomène de toucher insensible n'est pas généralisable aux mouvements dirigés vers une image de ce bras (Rossetti et al. 1995) (Figure 3). Ces différentes limitations de la fonction pragmatique indiquent que l'information sensorielle employée pour guider une action n'est pas toujours accessible à la traduction vers d'autres modalités, et n'est pas toujours interprétée selon une représentation supramodale de l'espace. Une caractéristique importante de ces représentations sensori-motrices est leur respect des propriétés physiques de l'environnement. Il est en effet couramment admis par les psychologues que les représentations perceptives sont des interprétations du monde, et qu'en extrayant du sens elles présentent donc des distorsions (cf Rossetti et Coello 2001). Une illustration classique de cet aspect fondamental de la perception est trouvée dans les illusions d'optique. L'expérience subjective qui résulte de ces illusions permet de mesurer le hiatus qui s'introduit entre la représentation et ce qu'elle représente. Mais qu'en est-il alors des représentations qui gouvernent l'action ? Comment, dans cette perspective, parvient-on à se saisir d'un objet si la représentation interne que le cerveau en construit n'est pas conforme aux propriétés physiques de cet objet ? Car c'est bien à ces propriétés physiques que la main sera confrontée au terme de son geste... Les représentations sensori-motrices, en se démarquant des représentations cognitives, permettent d'adhérer à la physique du monde environnant au sens propre comme au sens figuré, car la main agissante doit entrer en contact avec cette réalité extérieure. La confrontation à cette réalité par l'expérience sensori-motrice constitue en quelque sorte la garantie de cette adhésion d'une partie de nos (re)présentations à la métrique de l'espace. La notion de (re)présentation exprime ainsi l'idée d'une absence de traitement cognitif (interprétation, etc.), soit la prévalence de l'objet *présent* sur sa *représentation* qui constitue la meilleure adaptation à une tâche motrice. On peut donc considérer que ces (re)présentations de

l'espace constituant une forme 'immaculée' de perception (Rossetti 1999 ; Rossetti et Coello 2001).

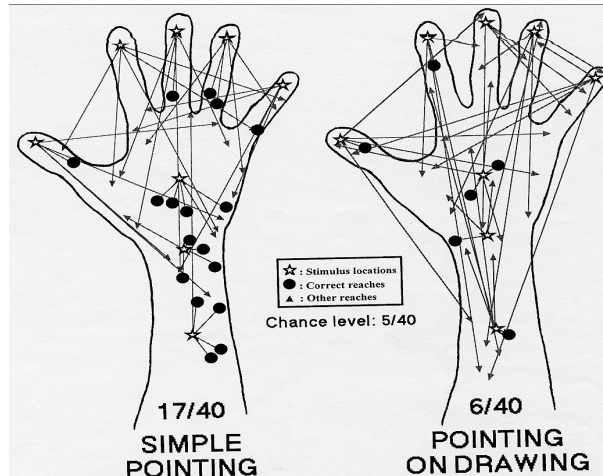


Figure 3 : Le toucher insensible

Un patient présentant une lésion des relais somesthésiques du thalamus avait perdu toute capacité à détecter et discriminer les stimuli tactiles et proprioceptifs. Au cours de l'expérience décrite, il pouvait pointer avec sa main saine vers un stimulus tactile non senti, appliqué sur sa main affectée. Sa performance était alors très variable, mais nettement supérieure au niveau de chance. Par contre, il ne pouvait pas indiquer l'emplacement du stimulus sur un dessin de sa main.

Les dissociations neurologiques présentées ci-dessus confirment un clivage des représentations spatiales utilisées pour identifier les objets et pour agir sur eux, et corroborent ainsi les données anatomiques et physiologiques. On considère ainsi que la représentation sensori-motrice permet de réaliser une action sans faire intervenir de traitement cognitif de l'objet pris pour cible. Il s'agirait en quelque sorte d'un "raccourci" réalisé par le traitement de l'information perceptive, qui se contente d'un traitement partiel des propriétés de l'objet : celles qui sont utiles pour guider l'action. Par contraste, l'identification d'un objet, accessible à la conscience, requiert une synthèse de ces propriétés (même si les traitements cognitifs qui y participent peuvent demeurer non-conscient).

Ces hypothèses nous permettent de mieux identifier la nature des processus non-conscients, et la séparation des processus conscients et non-conscients dans le cerveau. Mais le plus important pour aborder la compréhension de la conscience semble de se pencher sur les interactions entre implicite et explicite (cf. Rossetti et Revonsuo, 2000a). A ce titre, la figure 1 illustre non seulement la ségrégation

relative des deux voies visuelles mais également leurs nombreuses interconnexions. Définir quelles sont les interactions possibles entre les différents composants d'un circuit apparaît ainsi constituer un pas crucial, tout du moins dans le cadre du développement d'hypothèses mécanistiques.

DOUBLE-INTERACTIONS ENTRE CONSCIENT ET NON-CONSCIENT

Après avoir observé que des fonctions implicites, liées à l'action, et des fonctions explicites, liées à la perception, peuvent être dissociées, examinons maintenant comment ces mêmes fonctions peuvent interagir. Cette évolution nous permettra de montrer combien la conception de deux voies dorsale et ventrale respectivement non-consciente et consciente est simpliste. La confrontation de ces deux éléments d'observation (dissociabilité et interaction) nous permettra ultérieurement de présenter une conception plus intégrée de l'ensemble du système visuel participant à l'action. La figure 4 présente une synthèse simple de ces interactions.

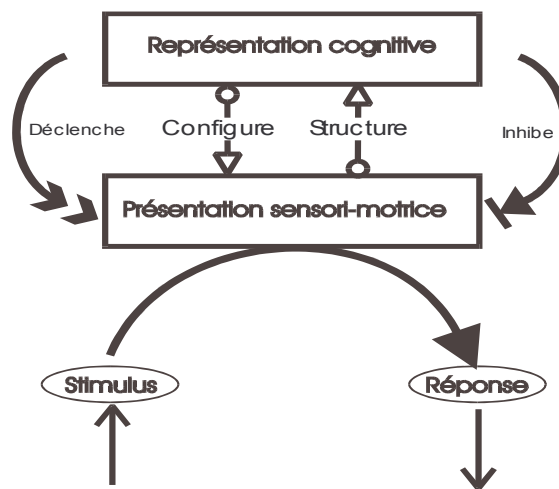


Figure 4 : Doubles interactions entre perception explicite et contrôle moteur implicite.

Non seulement le système cognitif de représentation de l'espace peut organiser dans le temps et l'espace la réalisation d'une action, mais la réalisation de cette action, reposant sur des processus sensori-moteurs implicites peut être perturbée par l'activation de représentations cognitives concurrentes. Cette apparente supériorité hiérarchique du système cognitif apparaît à l'échelle d'une action simple. Cependant, les processus d'adaptation sensori-motrice, qui se développent lentement et progressivement au cours du temps, peuvent en retour avoir un effet structurant sur les représentations cognitives de l'espace.

Le système cognitif supervise le système sensori-moteur

Le système cognitif configure la réalisation de l'action. Dans les exemples présentés plus haut de patients capables de réaliser une action vers un objet non détecté consciemment, les performances significatives étaient observées après un apprentissage préalable de la tâche dans la partie normale du champ visuel (Weikrantz et al. 1974 ; Perenin et Rossetti 1996). Le rôle de cet apprentissage est de permettre au sujet de savoir à quel type de stimulus il va être confronté et quelle réponse il va devoir y apporter, c'est à dire de configurer son système sensori-moteur de façon à ce qu'il puisse prendre cette tâche en charge.

Le système cognitif initie la réalisation de l'action. Dans le même ordre d'idée, le système sensori-moteur n'est pas capable d'initier une action par lui-même. Les patients ne détectant pas le stimulus qui leur est présenté doivent donc recevoir un signal leur permettant de savoir à quel moment ils doivent initier leur action. Cette initiation permet aux (re)présentations sensori-motrices d'être activées, et de prendre l'exécution du mouvement en charge.

Le système cognitif domine la réalisation de l'action. Comme le suggère l'exemple d'une patiente capable d'indiquer de ses doigts la taille d'un objet évoqué en mémoire (Jeannerod et al 1994), l'action peut également résulter de l'activation du système cognitif. Il est alors intéressant de savoir comment les deux systèmes peuvent coopérer alors qu'ils sont coactivés. Si l'on demande aux patients hémianopsiques de décrire verbalement le but de leur mouvement au cours de la réalisation du même mouvement afin d'activer simultanément les deux types de représentation, les performances motrices observées précédemment sont immédiatement supprimées (Rossetti 1998). Un phénomène identique a été décrit dans le cas du toucher insensible (Rossetti et al. 1995). Ces résultats suggèrent que la représentation sémantique de l'objet pourrait dominer son traitement sensori-moteur (Rossetti 1998). Cette hypothèse est justement compatible avec le fait que nous ne faisons pas l'expérience de plusieurs représentations: l'objet que nous saisissons est le même que celui que nous percevons. Il y a donc là l'idée que la représentation consciente viendrait "occulter" d'autres phénomènes qui l'accompagnent mais ne sont pas eux-mêmes conscients. Deux paramètres sont susceptibles d'expliquer un tel état de fait. Tout d'abord, les représentations motrices semblent caractérisées par une courte durée de vie (cf. Rossetti 1998). Ensuite, et au-delà de leur importance qualitative pour le sujet, l'activation des représentations cognitives semble quantitativement plus importante et plus diffuse que celle des représentations sensori-motrices. Cette constatation permet de comprendre la difficulté d'observer la mise en œuvre de la seule représentation sensori-motrice. Nous verrons par la suite

qu'une des solutions à ce problème consiste à exploiter leurs différences dans le domaine temporel, liées soit à leur rapidité de mise en œuvre, soit à leur capacité de rétention de l'information spatiale.

Anticipation : la préparation du système d'action

L'immédiateté d'une action permet aux présentations sensori-motrices directes de s'exprimer, avant que les représentations cognitives, plus lentes à émerger, deviennent effectives. Cependant, ces représentations cognitives disposent également d'un pouvoir important leur permettant d'agir à un autre niveau sur les présentations sensori-motrices : il s'agit de mécanismes d'anticipations, qui permettent de configurer un système sensori-moteur à l'avance, afin qu'il puisse produire rapidement une réponse prédéterminée au moment opportun (cf. Coello et Rossetti 2001). Un sportif qui attend le signal du départ pour déclencher une série de séquences motrices pré-programmées fait ainsi l'économie du temps de planification de toutes les réponses à produire et améliore la vitesse de son départ.

Dans le même sens, il a été démontré que la réponse présentant la plus grande compatibilité spatiale avec le stimulus interfère avec la réponse qui doit lui être donnée (ex : appuyer sur le bouton de gauche en réponse au stimulus de droite et vice versa) (cf. Hommel 2000). Cet effet dit « Simon » met également en évidence l'existence de deux systèmes indépendants et parallèles responsables de transformations stimulus-réponse automatique (non-consciente) et intentionnelle (consciente). Dans ce type de situation expérimentale, la modulation du focus attentionnel peut modifier le traitement visuel implicite et le rendre explicite, ce qui produit des effets différents sur le comportement. L'accès à la conscience de certaines informations non-conscientes peut ainsi modifier la façon dont cette information est utilisée au cours de l'action (voir aussi Imanaka and Abernethy 2000). Les représentations sensori-motrices peuvent donc être modifiées par l'activation de représentations cognitives conscientes.

Adaptation : effet structurant de la plasticité sensori-motrice sur le système cognitif

Les interactions sensori-motrices sont connues pour jouer un rôle fondamental dans la structuration des relations entre l'individu et son milieu, tout particulièrement au cours du développement de l'enfant. Les représentations spatiales, et tout particulièrement visuo-motrices, constituent un point nodal de ces relations, et il est intéressant de noter qu'elles peuvent être modifiées en faisant intervenir des mécanismes de plasticité sensori-motrice. Le modèle le plus étudié de plasticité sensori-motrice est l'adaptation à une perturbation du champ visuel par l'intermédiaire de dispositifs optiques (Rossetti et

al. 1999b). Les effets de la déviation du champ visuel produite par des lunettes prismatiques apparaissent uniquement lorsqu'un mouvement est dirigé vers un but visuel. Le mouvement élaboré pour atteindre ce but ne peut initialement pas prendre en compte l'artifice expérimental introduit à l'insu du sujet et celui-ci va donc chercher à atteindre l'image virtuelle de l'objet. Un mouvement rapide atteindra la position virtuelle de la cible, ce qui permettra au système nerveux de quantifier son erreur et ainsi de modifier progressivement ses productions motrices ultérieures, réalisant ainsi une adaptation prismatique (voir revues : Rossetti 1997, Paillard 1999).

L'adaptation prismatique peut être aisément quantifiée au moyen de différentes mesures de ce qu'il est convenu d'appeler les effets consécutifs. Parmi ces mesures, la déviation de pointages manuels réalisés les yeux fermés dans la direction perçue de l'axe du corps ("droit-devant manuel") permet de bien évaluer l'adaptation à une exposition prismatique de courte durée (ex Redding et Wallace 1996, revue Rossetti 1997). A la suite de l'adaptation ces pointages sont déviés dans la direction opposée à la déviation prismatique ce qui montre que la perception de la position du bras a été modifiée pour compenser l'effet des lunettes.

Des effets importants de la plasticité à court terme impliquée dans l'adaptation prismatique ont été récemment observés sur une pathologie singulière de l'utilisation et de la conscience de l'espace : la négligence spatiale unilatérale (NSU) (revues : Rossetti et al. 1999a, 1999b). Il s'agit d'un déficit neurologique de la perception, de l'attention, de la représentation et/ou de la réalisation d'actions dans l'hémi-espace controlatéral à la lésion cérébrale, soit le plus souvent sur la gauche des patients concernés. Considérant qu'une brève période d'adaptation prismatique pouvait induire, chez le sujet sain, une modification du droit-devant subjectif, dont la déviation constitue justement un des symptômes de la NSU, nous avons étudié les effets de l'adaptation prismatique chez des patients hémipariétaux (Rossetti et al. 1998a, 1999a).

Après avoir vérifié que la capacité d'adaptation des patients hémipariétaux demeurait intacte, nous avons examiné si les symptômes de l'hémipariété pouvaient être modifiés par une brève session d'adaptation prismatique. Les résultats obtenus montrent que seuls les patients ayant bénéficié des prismes présentent une amélioration significative de leurs performances. De façon spectaculaire, l'amélioration obtenue concerne l'ensemble des tests réalisés habituellement en clinique neuropsychologique. En particulier, l'effet thérapeutique observé s'appliquait tant aux épreuves visuelles que visuo-graphiques, et concernait à la fois les symptômes de négligence centrée sur l'objet et sur l'espace (Figure 5A) (Rossetti et al. 1998). Notre travail s'est orienté plus récemment vers l'exploration des autres niveaux de représentation spatiale

(Rossetti et al. 1999b, 1999c). L'imagerie mentale, par exemple, est modifiée par l'adaptation de façon assez radicale. Ainsi, un patient négligent qui présente initialement une sorte d'amputation de la partie gauche des représentations spatiales activées dans une tâche d'imagerie mentale visuelle, montre, après adaptation prismatique, une amélioration de l'exploration mentale de la partie gauche de l'image (Rode et al. 2000). La Figure 5B illustre les effets de l'adaptation prismatique sur le dessin d'une marguerite de mémoire. Ces résultats permettent de proposer des perspectives thérapeutiques et de compréhension physiopathologique de l'héminégligence (cf. Rossetti et al. 1998b, 1999a, 1999b), mais seules les implications concernant les différents niveaux de représentation spatiale seront abordées dans le cadre de cet article.

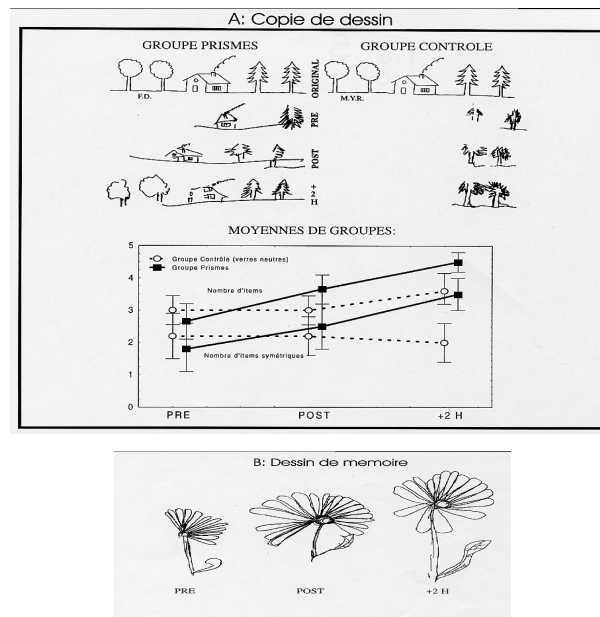


Figure 5 : Effets de l'adaptation prismatique sur l'héminégligence

Figure 5A : Copie d'un dessin formé de 5 items par un patient héminégligent avant et après adaptation prismatique. Cette tâche montre que non seulement les items de gauche sont oubliés (négligence centrée sur l'espace) mais aussi la partie gauche des items recopiés (négligence centrée sur l'objet). L'adaptation prismatique agit sur ces deux composantes.

Figure 5B : Dessin d'une marguerite de mémoire par un patient héminégligent avant et après adaptation prismatique. Des effets analogues sont observés dans de nombreuses tâches spatiales.

Un autre exemple d'interaction à long terme entre (re)présentations cognitive et sensori-motrice peut être décrit à propos de la perception du degré d'inclinaison d'une pente. On observe ainsi une dissociation entre la représentation perceptive d'une pente géographique (un talus par exemple) et sa présentation sensori-motrice. Mais le vieillissement physiologique, en modifiant l'appréhension sensori-motrice de ces pentes, semble modifier également la perception cognitive de leur inclinaison (revue : Bhalla et Proffitt 2000).

Ces résultats nous montrent que l'adaptation sensori-motrice, par le biais de la modification des relations entre entrées sensorielles et sorties motrices, peut produire un effet structurant important sur de nombreux autres niveaux de représentation, y compris les plus élevés dans la hiérarchie des fonctions cognitives spatiales. Cet exemple révèle donc qu'une interaction peut être obtenue à partir des présentations sensori-motrices vers les représentations cognitives. Il illustre également que cette interférence nécessite la mise en jeu de mécanismes adaptatifs qui sont le fruit de processus opérant à une échelle de temps bien supérieure à celle de la réalisation d'une action donnée. A la différence des interactions de sens inverses décrites précédemment, il s'agit ici d'une modification profonde et durable des relations perception-action qui est à l'œuvre.

Cette notion de double-interaction illustre les limites de l'anatomie classique à expliquer le fonctionnement cérébral. Les connaissances anatomiques sur la connectivité des structures apportent un cadre très général pour faire des hypothèses sur ces circuits, mais elles s'avèrent assez peu heuristiques en pratique si elles ne s'accompagnent pas de physiologie. Il s'agit d'opposer à un raisonnement fondé sur des localisations (ou des unités fonctionnelles), un raisonnement basé plutôt sur des circuits fonctionnels. Plus la fonction étudiée est complexe - et la conscience est probablement le phénomène le plus complexe du fonctionnement cérébral - plus l'aspect fonctionnel des connections anatomiques et plus les interconnections entre les circuits identifiés prennent une importance fondamentale. Dans ce cadre, un paramètre crucial réside dans la dimension temporelle du traitement de l'information.

LE TEMPS DE LA CONSCIENCE

Discuter la chronométrie de la conscience perceptive et de l'intention implique de se référer avant tout aux travaux pionniers de Benjamin Libet (revue : 1992). Usant d'un réductionnisme expérimental souvent décrié, Libet a initié une série d'études montrant qu'il n'est pas possible d'assimiler le temps psychophysique des événements cérébraux à celui de la phénoménologie. Non seulement l'expérience phénoménologique

liée à un stimulus somatosensoriel peut être dissociée des événements nerveux correspondants, mais la prise de conscience de sa propre intention d'agir apparaît retardée par rapport aux corrélats nerveux de la préparation de l'action. Ces résultats semblent cependant devoir être réexaminés à la lumière de résultats plus récents. Posant la question de l'influence réciproque d'un stimulus et d'une intention, en terme de localisation dans le temps phénoménologique, Haggard et coll. (Haggard 1999 ; Haggard et al. 1999) ont testé la perception temporelle de stimuli et de réponses combinés de différentes manières. Le stimulus pouvait soit résulter d'une action intentionnelle (ou tout au moins l'instant de sa réalisation), soit l'action résulter du stimulus (tâche de réaction simple). De façon surprenante, ces auteurs ont observé une tendance à grouper les deux événements dans le temps phénoménologique. Cet effet semble affecter de façon limitée l'événement en situation causale, et conduire à une modification plus importante de l'événement qui en résulte. En conclusion, les effets observés par Libet pourraient également dépendre de cette attribution causale, responsable de l'attribution temporelle phénoménologique. Les études décrites ci-dessous ont essayé de poser la question du temps de la conscience au cours d'action plus naturelles (atteinte d'objets).

Plusieurs types d'étude ont étudié la capacité du système moteur à intégrer des modifications inattendues du but survenant au cours du mouvement (déplacement spatial, modification de taille ou d'orientation) (revue : Rossetti, Pisella, Pélisson 2000). Les résultats obtenus ont révélé que l'intégration de l'information visuelle, décelée par une correction motrice, est alors extrêmement rapide (ex: Goodale et al. 1986, Jeannerod et al. 1990, Prablanc et Martin 1992), et peut demeurer inconsciente (Pélisson et al. 1986). Des expériences similaires ont essayé de comparer la latence d'utilisation motrice avec celle de l'accès à la conscience de l'information correspondante (évaluée par une réponse vocale). Il est apparu que la correction motrice intervient avec un délai plus bref que la perception consciente (Castiello et al. 1991, Castiello et Jeannerod 1991). Il semble donc possible de pouvoir observer le fonctionnement de type sensori-moteur pendant un bref intervalle de temps suivant la présentation d'un stimulus.

Il est habituellement considéré (ex : Hommel 2000) que les processus intentionnels, c'est à dire les objectifs consciemment représentés et poursuivis par une personne, pré-configurent les processus automatiques de façon à ce qu'ils réalisent leur travail rapidement et efficacement, servant ainsi en aveugle les intérêts de la conscience. On peut justement rappeler ici que, sans la sélection consciente d'un objectif, les systèmes automatiques ne sont pas en mesure de prendre une initiative comportementale par eux-mêmes. Pour tester les modalités d'interaction du système visuo-moteur

implicite avec le système responsable de l'identification consciente des stimuli, il est possible de les mettre en situation de conflit. A cette fin, on peut opposer un fonctionnement dorsal et un fonctionnement ventral. Nous avons par exemple choisi d'opposer les corrections guidées par le système dorsal en réponse à un changement de localisation d'une cible et une réponse d'arrêt basée sur une information typiquement ventrale: la couleur. En pratique, une cible verte apparaît sur un écran et le sujet reçoit comme instruction de la pointer rapidement avec son index. Cette cible verte est maintenue dans la majorité des essais et le sujet atteint la cible sans aucune difficulté. Mais dans les autres essais, une perturbation de la couleur et/ou de la localisation de cette cible est déclenchée au départ du mouvement de pointage (de façon imprévisible et avec une probabilité limitée à 20%). Son mouvement de pointage à peine initié, le sujet doit traiter la perturbation et y réagir selon la consigne donnée: pointer les cibles vertes (en corrigeant sa trajectoire si la cible est déplacée) ou interrompre son action si la cible change de couleur (Figure 6A).

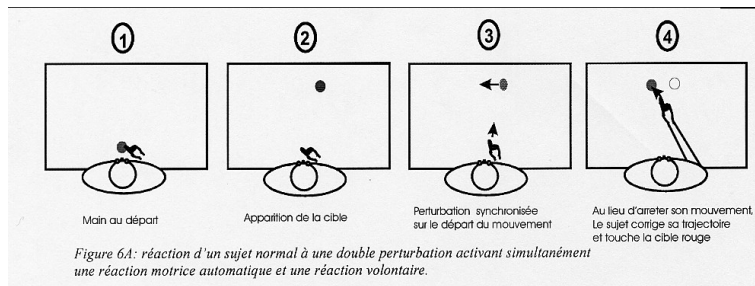


Figure 6 : Perturber le but de l'action pendant son déroulement

Figure 6A. Protocole expérimental de double-perturbation

Pendant une tâche de pointage, la cible peut être subir deux types de perturbations de façon imprévisible au départ du mouvement (20% des essais): être déplacée vers la droite ou la gauche et/ou changer de couleur. L'instruction est d'arrêter le mouvement en cours dès que la cible change de couleur.

Les essais les plus intéressants sont ceux pour lesquels une double perturbation est produite, qui va d'une part stimuler le guidage de la main vers son but et d'autre part activer une réaction intentionnelle d'arrêt du mouvement. Conformément au changement de couleur, le sujet devrait interrompre son mouvement. Mais les sujets produisant des mouvements assez rapides atteignent, contre leur gré, la cible rouge déplacée (Figure 6B ; Pisella et al. 1999). Ces corrections, totalement automatiques et incontrôlables surviennent dans une proportion très significative des essais perturbés.

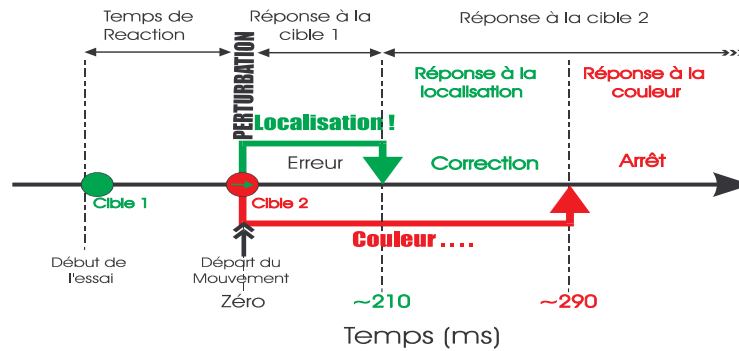


Figure 6B : Double perturbation : Processus se déroulant à partir de la double perturbation (intervenant au début du mouvement) en fonction du temps. Les sujets montrent trois phases temporelles de réponse :

1. Pour les mouvements terminés dans les 210 ms suivant la perturbation, les sujets n'ont le temps de donner aucune réponse motrice à la perturbation : ils pointent la cible initiale.
2. A partir des mouvements plus longs que 210 ms, les sujets redirigent leur pointage vers la cible déplacée, malgré le changement de couleur. Ces corrections motrices apparaissent donc comme des réponses automatiques au changement de localisation, n'intégrant pas le changement de couleur ni la consigne qui lui est associée.
3. A partir de 290 ms seulement, les sujets réussissent la tâche : la réponse d'arrêt commence à s'imposer progressivement sur les corrections automatiques.

Une fenêtre temporelle d'environ 80 ms est donc observée, au cours de laquelle le fonctionnement moteur est totalement automatique, le contrôle volontaire des sujets ne prévalant pas sur les corrections motrices. (Tiré de Pisella et al. 1999)

Lorsque le sujet atteint la cible rouge, sa frustration, exprimée spontanément, permet de vérifier que la correction réalisée par sa main a échappé à sa volonté. L'intérêt de cette expérience est donc de montrer que non seulement certaines de nos réponses ne peuvent être inhibées dès lors qu'elles ont été initiées (ex : Slater-Hammel 1960), mais qu'une réaction automatique peut être activée même si le stimulus qui la déclenche a permis d'opposer simultanément une réaction volontaire à cette réaction (Pisella et al. 2000). Il est cependant évident que ce type de comportement automatique, compatible avec l'idée d'un zombie intérieur (cf. The New Scientist 1998), n'est observé que dans des conditions imposant au sujet de réagir rapidement à un stimulus.

Afin de préciser les aspects temporels de ces résultats, quatre conditions expérimentales ont été explorées, qui combinent les deux types d'attributs sensoriels (localisation vs couleur) et les deux types de réponses motrices (correction vs stop) utilisés dans l'expérience précédente (Pisella et al. 2000). Ces 4 conditions ont été réalisées par 4 groupes de sujets distincts, afin d'éviter la persévérance d'une

instruction entre deux sessions expérimentales. De ces quatre conditions, il apparaît que: 1) la localisation est traitée plus rapidement que la couleur quelle que soit la réponse (effet stimulus=50 ms), et 2) la réponse de correction est élaborée plus rapidement que la réponse d'arrêt quel que soit l'attribut traité (effet réponse=30 ms). Ce travail montre que les différents attributs spatial et intrinsèque (couleur versus localisation) d'une cible visuelle constituant le but d'une action simple ne sont pas traités à la même vitesse (Pisella et al. 1998). De la même façon, des réponses distinctes (correction versus arrêt) à une même perturbation impliquent un temps d'élaboration et de mise en œuvre différent. La durée inhérente de la tâche globale résulte alors de deux dissociations temporelles ventral / dorsal ; l'une, postérieure, correspondant au niveau du traitement adapté de l'information et l'autre, plus antérieure, au niveau de l'élaboration de la réponse. Ces résultats semblent donc confirmer l'idée selon laquelle les processus automatiques (qui dépendent de la voie dorsale) s'expriment parce qu'ils sont plus rapides que les processus contrôlés et conscients (auxquels participe la voie ventrale). Ils montrent également que cette différence temporelle s'applique de la même façon aux aspects de traitement conscient et de réaction intentionnelle.

De façon intéressante, ces résultats suggèrent que les mêmes modules sensoriels et moteurs sont utilisés pour chaque paire de tâches. Si l'opération de traitement de la localisation, par exemple, mobilise la même durée quelle que soit la réponse motrice, alors on est en mesure de prédire qu'elle se déroule dans le même module spécifique dans les deux cas. De la même façon, si l'opération de correction prend le même temps quel que soit le stimulus, alors elle est également réalisée par même module. De plus l'additivité des retards temporels liés au stimulus et à la réponse est en défaveur de l'hypothèse de ségrégation totale entre une voie dorsale et ventrale ($50+30=80$ ms, soit le délai total observé dans la condition de double perturbation exposée précédemment). Ces résultats montrent également que des communications à double sens existent entre ces deux voies principales de traitement de l'information visuelle (Figure 7).

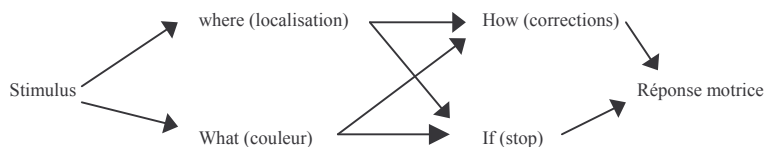


Figure 7. Des échanges à double sens entre la voie ventrale et la voie dorsale du système visuel.

L'additivité temporelle des processus sensoriels et moteurs nous mène à postuler une organisation en réseau et un continuum de combinaisons stimulus-réponse, plutôt que la dichotomie de deux voies dorsale et ventrale.

Au total, il convient de se poser la question de savoir comment le système sensori-moteur implicite peut collaborer avec la conscience. Il faut tout d'abord souligner que les conditions expérimentales mises en œuvre pour mettre en évidence de telles dissociations sont très particulières. Le système implicite se comportant dans ces expériences comme un zombie intérieur ne possède pas d'objectifs propres, différents de ceux déterminés par l'intention consciente du sujet. Les résultats présentés ci-dessus montrent néanmoins que le but poursuivi par le guidage sensori-moteur automatique peut échapper au contrôle intentionnel en présence de contraintes de temps particulières.

Nous avons récemment proposé que la notion de continuum graduel pourrait mieux refléter la réalité de la dichotomie souvent décrite entre vision pour la perception et vision pour l'action (Rossetti, Pisella, Pélisson 2000 ; Pisella et Rossetti 2000 ; Rossetti et Pisella 2001). Le paramètre crucial de ce continuum semble être la contribution du contrôle moteur dit en temps réel, véritable 'pilote automatique' (Place 2000) de la main mis en œuvre dans les expériences décrites ici. Une mise en œuvre spécifique de ce système est difficile à imaginer dans la vie de tous les jours, et il semble plus vraisemblable que ce pilote automatique participe seulement à différentes tâches, dans des proportions variables par rapport au contrôle intentionnel permis par la perception consciente. Le temps de la conscience, s'il est plus long que celui du guidage de l'action, reste donc compatible avec la réalisation des actions de la vie courante.

UNE ANATOMIE DE LA CONSCIENCE ? L'ESPRIT-CERVEAU CONSCIENT ET NON-CONSCIENT

Localiser les fonctions mentales et la conscience est un enjeu aussi vieux que l'anatomie (cf. Clarke et Dewhurst 1984). Quoi de plus mystérieux à découvrir sous son bistouri que l'esprit ? Deux grandes démarches de localisation peuvent être appliquées au cerveau : une démarche anatomique et une démarche fonctionnelle. La démarche anatomique consiste à cerner les limites de zones homogènes sur un plan d'abord macroscopique (appartenance à un lobe, ou à un sillon particulier) mais également ensuite sur un plan microscopique (cf. la fameuse cartographie de Brodmann), ou celles relevant des techniques plus modernes utilisant des marquages intracellulaires ou moléculaires). La démarche fonctionnelle, initiée par Penfield (1956), consiste à associer une fonction à une aire cérébrale. Il s'agit soit de stimuler une aire cérébrale (directement par électrode intracrânienne ou par stimulation magnétique transcrânienne(TMS)) tout en observant les conséquences comportementales, soit d'enregistrer l'activité cérébrale pendant la réalisation d'une tâche particulière (EEG, potentiels évoqués, TEP,

IRMf, MEG). Globalement, l'intérêt de ces méthodes est d'essayer de mettre en rapport les résultats obtenus par les deux approches anatomiques et fonctionnelles, afin de pouvoir attribuer à chaque aire anatomique une ou plusieurs fonctions particulières et/ou réciproquement. L'histoire des neurosciences montre que les aires anatomiques les mieux caractérisées sur le plan fonctionnel sont les aires primaires, c'est à dire les aires qui sont en relation directe avec les entrées (sensorielles) et sorties (commandes motrices) du cerveau. Même s'il est intéressant de noter que la surface de ces aires a subi une érosion au fur et à mesure de l'évolution des techniques, la connaissance que l'on a de ces aires est celle qui évolue le moins vite. Dès que l'on s'éloigne de ces aires primaires, pour explorer les aires secondaires ou même les aires associatives, les connections avec d'autres structures cérébrales deviennent bien plus nombreuses et les connaissances acquises semblent être vouées à une évolution perpétuelle. En particulier, on observe un morcellement toujours plus avancé de ces aires intégrant un nombre important d'informations (cf. Figure 1). Il est pourtant important de relever ici que les traitements réalisés par les aires secondaires ne sont pas nécessairement très intégrés (ex : traitement de la couleur ou du mouvement par la vision, de la texture par le tact, ...). Ceci permet de souligner que la recherche de localisations liées à des fonctions aussi complexes que la conscience apparaît comme un enjeu beaucoup plus considérable.

Les résultats neuropsychologiques présentés plus haut soulignent l'importance de l'identification de deux voies dorsales et ventrales au sein du système visuel. Il n'est pas question d'adhérer ici à la conception simpliste selon laquelle la voie dorsale serait responsable du traitement visuel implicite et la voie ventrale du traitement explicite. Il est en effet clair que les représentations élaborées dans la voie ventrale n'accèdent pas nécessairement à la conscience, et que des processus auxquels participe le cortex pariétal peuvent faire l'objet de représentation consciente. Cependant, plusieurs éléments convergent pour suggérer que le cortex inférotemporal (de la voie ventrale) joue un rôle crucial dans l'élaboration de représentations visuelles conscientes. La problématique de la localisation de la conscience est ancestrale, et reste très souvent illustrée par le rôle attribué à la glande pinéale par Descartes, elle atteint aujourd'hui un stade où de nombreux nouveaux outils technologiques permettent aux neurobiologistes d'espérer localiser enfin la conscience. Cet effervescent regain d'intérêt peut être illustré par trois éléments scientifiques récentes.

L'"hypothèse étonnante" de Crick et Koch (1995) procédait d'une démarche à contre courant. S'il est si difficile de localiser la conscience visuelle, ces auteurs proposaient de procéder par élimination. La première zone à considérer était bien sur le cortex

visuel primaire, porte d'entrée principale des informations visuelles dans le cerveau, dont la lésion peut produire le phénomène de vision aveugle. Contrairement à ce que pouvait laisser à penser les études portant sur la vision aveugle, Crick et Koch proposaient que cette aire n'est en réalité pas directement impliquée dans la vision consciente. Un de leur postulat était que la finalité de la conscience étant l'action volontaire, les corrélats neuronaux de la conscience doivent être recherchés dans des aires cérébrales qui projettent directement sur les structures impliquées dans la planification de l'action. Les données neuroanatomiques disponibles chez le singe leur permettent d'écarter l'aire visuelle primaire de la liste des structures candidates. Un autre argument provient de faits expérimentaux qui suggèrent que l'activité neuronale de l'aire V1 ne coïncide pas toujours avec l'expérience subjective des sujets. Le titre de leur article ("Sommes-nous conscients de l'activité nerveuse dans l'aire visuelle primaire ?"), illustre le retournement qu'ils opèrent dans la façon de poser le problème. Il semble malgré tout important de s'interroger ici pour déterminer si le sujet humain peut être conscient d'une quelconque activité neuronale, ou si une activité neuronale peut être corrélée à la conscience.

Les expériences de Weiskrantz, de leur côté, ont utilisé le phénomène de vision aveugle, chez un patient (G.Y.) atteint précocement (8 ans) d'une lésion cérébrale occipitale ayant amputé la quasi-totalité de son champ de vision droit. Confronté à des stimuli en mouvements, ce patient peut occasionnellement rapporter une expérience consciente de mouvement (qui ne peut en aucun cas cependant être assimilée à une expérience visuelle consciente) (Weiskrantz 1986, 1996). En faisant varier systématiquement des paramètres de vitesse et de luminance des stimuli utilisés, cette équipe s'est donc donné les moyens de faire varier la probabilité d'obtenir une expérience consciente. En se cantonnant ensuite à des combinaisons de paramètres permettant au patient de deviner la direction du mouvement qui lui était présenté, c'est à dire en s'assurant qu'un traitement implicite du stimulus visuel était possible, il a été possible d'enregistrer et de comparer l'activité cérébrale du patient au cours d'essais traités sur un mode conscient ou non-conscient (Sahraie et al. 1997). Lors de la présentation des stimuli dans la partie gauche (non affectée par la lésion) du champ visuel (expérience contrôle), les auteurs rapportent une activité importante dans les aires temporales supérieures (voie ventrale), frontales, et pré-striées. Dans le champ aveugle, plus intéressant, parmi plus de 20 aires activées en mode conscient, le cortex pré-strié (en avant de l'aire visuelle primaire, et directement activé par ses afférences), le pôle temporal antérieur et le cortex frontal présentaient l'activité la plus importante. Le mode non conscient s'accompagnait également d'une activité distribuée, au sein de laquelle on peut relever des aires frontales mais également des

structures sous-corticales dont le colliculus supérieur. Au total, les auteurs relèvent l'activation colliculaire en mode non conscient et le fait que des zones différentes du lobe frontal soient activées dans les deux modes. Cependant, les lésions frontales observées en clinique n'induisent que très rarement un déficit de conscience visuelle. La conclusion de l'équipe de Weiskrantz se limite donc, en accord avec l'hypothèse de Crick et Koch (1998) à la notion que les aires visuelles postérieures semblent nécessaires mais non suffisantes à la vision consciente. L'activation du colliculus pour sa part pourrait bien refléter un traitement du mouvement visuel et ne pas être observée pour d'autres types de stimuli.

Une expérience réalisée par Dehaene et collaborateurs (1998) aborde la question des substrats neuronaux de la conscience sous un autre angle. Ces auteurs ont habilement utilisé le phénomène de masquage pour présenter des chiffres (écrits en lettres) de façon non-consciente à des sujets au cours d'une tâche simple pendant laquelle le sujet devait répondre avec l'une ou l'autre main selon si un chiffre visible (présenté en chiffre) était supérieur ou égal à 5. Les essais les plus intéressants étaient ceux pour lesquels le chiffre masqué activait une réponse alors que le chiffre vu devait activer l'autre. Dans ce cas, l'analyse de l'activité électrique (Potentiels évoqués) et hémodynamique (IRMf) du cerveau montrait une activité bilatérale. Les structures cérébrales impliquées dans la perception (V1 et les aires visuelles secondaires), l'analyse sémantique et la catégorisation du stimulus (le cortex temporal), mais également dans la réponse motrice (jusqu'à l'aire motrice primaire) pouvaient donc être activées par un stimulus non-conscient. Avec la même logique que les auteurs cités précédemment, Dehaene et coll. concluaient que ces résultats permettaient de réduire le nombre des aires impliquées dans les phénomènes de conscience.

Au total, ces trois démarches scientifiques illustrent l'ambition actuelle des neurosciences d'attribuer un substrat neuronal spécifique à la conscience (tout du moins à la conscience visuelle). Leurs conclusions confirment tout d'abord que certaines aires cérébrales ne sont pas indispensables à la vision consciente, ce que l'étude de patients neurologiques pouvait déjà permettre d'envisager depuis de longues années (ex : Teuber 1955). A défaut de localiser facilement la conscience dans le cerveau, les chercheurs essaient donc de procéder par élimination.

Ces trois démarches illustrent également le courant dominant des neurosciences, selon lequel il est important de découvrir les systèmes zombies inconscients et leur contribution au comportement, afin de déterminer précisément ce que la conscience n'est pas. Les bases anatomiques de ces systèmes devraient alors permettre d'identifier quelles sortes de structures nerveuses peuvent guider le comportement en absence de conscience. La compréhension des

l'aspects biologiques du traitement non-conscient de l'information par le cerveau pourrait ensuite permettre d'obtenir une définition positive des corrélats neurologiques de la conscience (et non de la conscience elle-même...).¹ Si la conscience n'est pas 'produite' dans certains systèmes neuronaux et n'est pas impliquée dans tel ou tel aspect du traitement de l'information, alors elle est probablement 'produite' ailleurs et ses fonctions doivent être complémentaires de celles qui sont réalisées de façon non-consciente (cf. Revonsuo and Rossetti 2000).

Cette interprétation des processus implicites implique que l'information existe sous plusieurs forme dans le cerveau. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rapprocher ces idées des substrats neurologiques connus. Il semble clair dans certains cas que des voies nerveuses différentes soient impliquées dans les dissociations fonctionnelles observées. Dans le cas de la vision, deux sous-systèmes sont respectivement chargés du guidage implicite du mouvement et de l'identification consciente, et aucun ne peut être considéré comme utilisant un produit dégradé de l'autre. Il n'y a cependant aucune raison de penser que tous les exemples de processus implicite doivent nécessairement impliquer deux substrats anatomiques différents. Dans d'autres cas, il semble plus raisonnable de penser que l'information de nature implicite réside au sein même des voies anatomiques produisant une information consciente. Selon cette hypothèse, ces voies peuvent être découpées en différentes étapes de traitement inconscient qui modulent le fonctionnement conscient lorsque le système demeure intègre. En présence d'une lésion, seul le fonctionnement implicite pourrait être observé du fait de la disconnection entre différents modules ou de la dégradation de certaines étapes du processus (cf. Bar 2000). La reconnaissance implicite des visages par les patients prosopagnosiques en est un exemple (Young et Ellis 2000). Ce cadre particulier a permis de générer un modèle du traitement implicite basé sur la notion de représentation dégradée de l'information. Lorsque l'activation d'un circuit n'est pas suffisante pour atteindre le seuil critique qui permet à l'information d'être traitée consciemment, alors seuls des effets implicites peuvent être produits et exprimés dans le comportement. Le développement de l'enfant permet d'observer ce type de passage progressif d'un mode de représentation implicite à un mode explicite (cf. Perner et Clements 2000).

Une façon aisée de concilier ces deux modèles de la séparation entre conscient et non-conscient est trouvée dans la notion de continuum entre conscient et non-conscient, ou tout du moins d'un dépassement de la dualité classique en une gradation à degrés

¹ Nous souhaitons remercier un rapporteur anonyme pour son incitation justifiée à la prudence sur ce point.

multiples (Pisella et Rossetti 2000 ; Rossetti et Pisella 2001). Cette idée de continuité peut apparaître contre-intuitive au premier abord, mais elle permet d'expliquer pourquoi des dissociations anatomiques peuvent être observées dans certains cas (ex : perception consciente et guidage non-conscient de l'action), alors que d'autres relèvent de distinctions quantitatives (ex : la notion de seuil). Lorsque deux systèmes fonctionnels distincts sont concernés, comme cela est le cas pour la vision-pour-l'action et la vision-pour-la-perception, il semble que les traitements implicite et explicite résident à deux extrémités du continuum. Ils peuvent donc impliquer des structures très différentes. Par contre, au sein du système de reconnaissance des visages, par exemple, le mode conscient et le mode non-conscient peuvent être distingués par la quantité d'information disponible.

L'autre point fondamental des relations entre les systèmes conscient et non-conscient concerne leur coopération. Tout comme les voies dorsales et ventrales (Figure 1), ces deux systèmes, à supposer qu'ils puissent être distingués, doivent nécessairement coopérer plus souvent que s'opposer l'un à l'autre. Comme cela a été évoqué plus haut, les systèmes non-conscients ne possèdent pas d'objectifs propres qui seraient totalement indépendants de ceux qui sont déterminés par l'intention consciente. Ces systèmes semblent en effet se comporter comme des systèmes asservis qui accomplissent des objectifs définis à des niveaux conscients. Ces exécutants aveugles et rapides peuvent être précisément pris en défauts dans des conditions requérant une prise de distance par rapport aux stimuli de l'environnement (cf expérience de double perturbation).

PERSPECTIVES

La citation de Nathalie Sarraute illustre bien l'enjeu actuel des neurosciences. Une fois admise la distribution plus ou moins spécialisée des fonctions cérébrales et cognitives dans les circonvolutions de l'organe cérébral, il devient important de déterminer comment s'accomplit la cohésion entre les multiples unités identifiées. La notion d'unité "fonctionnelle", ou de module fonctionnel, proposée par les neurobiologistes cognitivistes possède des limites de fonctionnalité qui sont inhérentes aux variables et aux conditions restreintes explorées par l'expérimentation. La question posée par le texte de Sarraute au neurobiologiste est de savoir s'il y a un sens à distinguer des unités 'soi-disant' fonctionnelles au sein d'un ensemble aussi complexe et interconnecté que le système nerveux, si ce n'est pour des mécanismes dont la faible complexité les classe dans le champ de la physiologie plus que de la psychologie. Quels seraient les niveaux fonctionnels pour lesquels il reste raisonnable de postuler l'existence d'une entité inférieure à l'ensemble du système nerveux ? Il semble raisonnable de penser que plus la fonction concernée est complexe plus importante sera la

proportion de matière cérébrale qui sera impliquée.... Des traitements conscients ou non-conscients simples peuvent certainement être localisés de façon plus ou moins circonscrite dans le système nerveux, mais le conscient et l'inconscient semblent relever de définitions trop plurielles pour être localisés.

Une autre propriété importante des représentations qui accèdent à la conscience est l'unification qu'elles impliquent entre des informations qui peuvent, de façon ponctuelle, être traitées de façon non consciente. Il existe en effet un lien important entre les états conscients et l'intégration de la complexité du monde environnant, souligné par les philosophes autant que par les scientifiques (ex : Lahav 1993 ; Revonsuo et al. 2000 ; Rossetti et Revonsuo 2000). Lahav (1993) propose par exemple que le traitement non-conscient n'a accès qu'à de l'information partielle, ce qui est tout à fait compatible avec un ensemble de données expérimentales (ex : Bridgeman 2000 ; Pisella et Rossetti 2000 ; Ladavas 2000).

Il est à l'heure actuelle de plus en plus évident que les démarches de type homonculaire ne permettront pas de nous éclairer sur les bases neurophysiologiques de la conscience. La tendance actuelle est à la globalisation du concept de conscience vis-à-vis des structures et du fonctionnement nerveux. Ces hypothèses globales évoquent soit des réseaux anatomiques complexes qui font intervenir les interconnexions de multiples aires cérébrales, corticales ou sous-corticales, soit des phénomènes temporels qui se présentent sous la forme d'oscillations neuronales particulières localisées ou distribuées dans l'espace mais synchrones. Ces images plus floues des relations entre la matière et l'esprit sont probablement plus conformes à la réalité de ces phénomènes neurophysiologiques, mais demeurent du domaine de l'hypothèse. Une des versions les plus élaborées de cette idée est l'existence une communauté d'aires et de structures cérébrales dont l'activation serait commune à toute expérience consciente (Dehaene et Naccache 2000). Ce réseau serait donc connecté à un nombre important de structures spécialisées dans différents traitements. Ce modèle présente l'avantage de mettre l'accent sur la principale différence entre conscient et non-conscient : le niveau de complexité. Mais ce niveau de complexité pourrait être suffisamment important pour que l'identification d'un tel réseau s'avère possible à moyen terme.

Un aspect important des questions concernant la conscience tient à son lien avec l'intention. La conscience perceptive n'implique pas nécessairement l'intentionnalité de l'action, mais l'intentionnalité ne peut se passer de cette conscience perceptive. De la même façon que l'identification consciente d'un objet implique la prise en compte globale de ses propriétés (visuelles par exemple), et se distingue ainsi du traitement partiel caractérisant le contrôle de l'action, l'intentionnalité est conditionnée par la prise de conscience d'une

situation d'ensemble. Cette prise de conscience implique que différents éléments extérieurs soient comparés, entre eux ou avec des données mémorisées. Elle est donc synonyme de délai, ou de retard par rapport à l'immédiateté de la réaction. Ce retard de l'intention sur la réaction est très bien illustré, à un faible niveau de complexité comportementale, par les expériences présentées sur la figure 6. Il semble donc que le temps, variable négligée dans la description des réseaux anatomiques, soit une variable essentielle pour maîtriser l'influence des zombies intérieurs (cf. Rossetti et Pisella 2001). Il est tout à fait intéressant de remarquer que cette notion semble pouvoir s'appliquer, avec des échelles de temps et de complexité très différentes, autant au niveau du contrôle d'un geste simple qu'à celui de la cure psychanalytique...

La question actuelle des Neurosciences vis-à-vis de la conscience consiste à déterminer quelles sont les zones anatomiques dont l'activité est le mieux corrélée à la conscience (cf. Crick et Koch 1998). Mais il est très probable que ces structures varient selon la tâche considérée, selon l'aspect de la conscience considéré, et surtout selon les individus. Doit-on pour autant prédire un avenir sans issue à la question du substrat anatomique de la Conscience ? Il semble encore un peu trop tôt pour donner tort à ceux qui en sont fermement convaincus (ex : Zarifian 1996).

REMERCIEMENTS

Les auteurs souhaitent remercier Pierre Fournier, Bernard Pachoud, Gilles Rode, Anne Rossetti et deux rapporteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs ainsi que de stimulantes discussions.

Bibliographie

- Andersen R.A., Snyder L.H., Batista A.P., Buneo C.A., Cohen Y.E. (1998) Posterior parietal areas specialized for eye movements (LIP) and reach (PRR) using a common coordinate frame. In : *Novartis Foundation Symposium* #218: pp. 109-128.
- Bar M. (2000) Conscious and Nonconscious Processing of Visual Identity. In : Rossetti Y., Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam, pp. 153-174.
- Bhalla M., Proffitt D.R. (2000) Geographical Slant Perception: Dissociation and Coordination between Explicit Awareness and Visually Guided Actions. In : Rossetti Y., Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam, pp. 99-128.
- Bisiach E., Perani D., Vallar G., Berti A. (1986). Unilateral neglect : personal and extrapersonal. *Neuropsychologia* 24 : 471-482.

- Bridgeman B. (2000) Interactions between Vision for Perception and Vision for Behavior. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 17-39.
- Cabanac, M. (1995) *La quête du plaisir. Etude sur le conflit des motivations*. Liber, Montréal.
- Campbell R., Landis T., Regard M. (1986). Face recognition and lipreading : a neurological dissociation. *Brain* 109 : 509-521.
- Castiello, U. Paulignan Y., Jeannerod M. (1991). Temporal dissociation of motor responses and subjective awareness. A study in normal subjects. *Brain* 114: 2639-2655.
- Castiello, U., Jeannerod M. (1991). Measuring time to awareness. *Neuroreport* 2: 797-800.
- Clarke E., Dewhurst K. (1984) *Histoire illustrée de la fonction cérébrale*. R. Dacosta, Paris.
- Code C. (1996) Classic cases: ancient and modern milestones in the development of neuropsychological science. In Code C. Wallesch C-W, Joannette Y., Roch A. (eds.) *Classic cases in neuropsychology*. Hove: Psychology Press, 1-10.
- Coello Y., Rossetti Y. (2001) Percevoir et agir: I. L'influence des contraintes motrices sur la sélection des informations spatiales. *Psychologie Française*, 45, 4, 353-368.
- Crick F, Koch C (1995) Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature* 1995 11;375(6527):121-3.
- Crick F, Koch C (1998) Consciousness and neuroscience. *Cerebral Cortex* 1998;8(2):97-107
- Dehaene S. (1997) Combien suis-je. *Science et Vie Hors Série No 177*, 16-21.
- Dehaene S., Naccache L. (2000) Towards a cognitive neuroscience of consciousness : Basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, sous presse.
- Dehaene, S., Naccache, L., Le Clec'H, G., Koechlin, E., Mueller, M., Dehaene-Lambertz, G., van de Mortelet, P-F, Le Bihan, D. (1998) Imaging unconscious priming. *Nature* 395, 597-600.
- Ellis A.W., Young A.W. (1988). *Human cognitive neuropsychology*. Hove and London : LEA , pp358.
- Felleman DJ, Van Essen DC (1991) Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* (1):1-47.
- Fodor J. (1983). *The modularity of mind*. Cambridge MA, MIT Press.
- Gauchet M. (1992) *L'inconscient cérébral*. Seuil.
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE. (1986) Neuronal population coding of movement direction. *Science* 233 (4771):1416-9.
- Girard, P. (1995). Anatomic and physiologic basis of residual vision after damage to the primary visual area. *Revue Neurologique* (Paris), 151:8-9, 457-465.

- Goodale, M.A., Pélişson, D., Prablanc, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320 (6064): 748-750.
- Goodale, M.A., Milner, A.D., Jacobson, L.S., Carey, D.P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349, 154-156.
- Gregory R.L. (ed) (1987) *The oxford companion to the mind*. Oxford Univ. Press, 856 pp.
- Haggard P. (1999) Perceived timing of self-initiated actions. In : Aschersleben G., Bachman T., Müsseler J. (eds). Cognitive contributions to the perception of spatial and temporal events. *Avances in Psychology N°129*. Elsevier.pp. 215-228.
- Haggard P., Newman C, Magno E. (1999) On the perceived time of voluntary actions. *Br J Psychol.* 2: 291-303
- Heilman K.M., Valenstein E. (1993) Introduction. In : *Clinical Neuropsychology* (third edition) Heilman K.M., Valenstein E. (eds). New York: Oxford University Press, 3-16.
- Heindel WC, Salmon DP, Shults CW, Walicke PA, Butters N. (1989). *Journal of neurosciences* 9 (2) : 582-587.
- Hommel B. (2000) Intentional Control of Automatic Stimulus-Response Translation. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 221-242.
- Imanaka K., Abernethy B. (2000). Distance-location interference in movement reproduction: An interaction between conscious and unconscious processing? In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 41-71.
- Jeannerod M. (1990) Traitement conscient et inconscient de l'information perceptive, *Revue Internationale de Psychopathologie* 1, 13-34.
- Jeannerod, M., Decety, J., Michel, F. (1994) Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia* 32 (4): 369-380.
- Jones G.V. (1983) On double-dissociation of function. *Neuropsychologia*, 21, 397-400.
- Jung C.G. (1933) *Dialectique du moi et de l'inconscient*. Edition française : Gallimard 1964.
- Kihlstrom J. F. (1987) The cognitive unconscious. *Science* 237, 1445-1452.
- Kolb B., Whishaw I.Q. (1990) *Fundamentals of human neuropsychology* (third edition). New York: Freeman and Co (910 pp).
- Kristan WB Jr, Shaw BK (1997) *Population coding and behavioral choice*. Curr. Opin. Neurobiol. (6):826-31.
- Làdavas E., Berti A., Farne A. (2000) Dissociation between Conscious and Non-Conscious Processing in Neglect. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 175-194.

- Lahav, R. (1993) What neuropsychology tells us about consciousness. *Philosophy of Science* 60, 67-85.
- Libet B. (1992) The neural time – factor in perception, volition and free will. *Revue de Métaphysique et de Morale*, 2, 255-272.
- Mac Cormac E., Stamenov M. (eds) (1996) *Fractals of brain, fractals of mind*. Amsterdam : Benjamins.
- Marshall J.C. (1996) The future of neuropsychology – deconstructing the past. In: Code C. Wallesch C-W, Joannette Y., Roch A. (eds.) *Classic cases in neuropsychology*. Hove: Psychology Press, 363-366.
- Milner AD, Goodale MA. (1995) *The visual brain in action*. Oxford University Press, New York.
- Milner, A.D. (1995) Cerebral correlates of visual awareness. *Neuropsychologia* 33, 1117-1130.
- Milner, A.D. (1998) Streams and consciousness: visual awareness and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 1, 25-30.
- Motokawa T. (1989) Sushi science and Hamburger science. *Perspectives in Biology and Medicine* 32, 4, 489-504.
- New Scientist (5 septembre 1998) : Zombies : they are inside you (special report : the unconscious mind) pp. 32-47.
- Paillard, J. (1999) Les déterminants moteurs de l'intégration multisensorielle. In : Ramanantsoa M.-M. et Legros P. *Activités physiques adaptées : apports scientifiques*. Editions Revue EPS, 23-48.
- Paillard, J., Michel, F. Stelmach, G. (1983). Localization without content. A tactile analogue of 'Blindsight'. *Archives of Neurology* 40: 548-551.
- Pélisson, D., Prablanc, C., Goodale, M.A., Jeannerod, M. (1986). Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental Brain Research* 62: 303-311.
- Penfield W. (1956) *The excitable cortex in conscious man*. Liverpool University Press.
- Perenin, M.-T., Rossetti, Y. (1996). Grasping in an hemianopic field. Another instance of dissociation between perception and action. *Neuroreport* 7, 3, 793-797.
- Perner J., Clements W.A. (2000) From an Implicit to an Explicit "Theory of Mind". In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 273-294.
- Pisella L, Gréa H, Tiliket C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, Boisson D, Rossetti Y (2000). An automatic pilot for the hand in the human posterior parietal cortex toward a reinterpretation of optic ataxia. *Nature Neuroscience*, 3, 7, 729-736.
- Pisella L., Rossetti Y. (2000). Interaction between conscious identification and non-conscious sensorimotor processing: temporal constraints. In: Rossetti & Revonsuo (eds): *Beyond dissociation: Interaction between*

- dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 129-151.
- Pisella, L., Tiliket, C., Rode, G., Boisson, D., Vighetto, A., Rossetti, Y. (1999). Automatic corrections prevail in spite of an instructed stopping response. In Grealy M. & Thomson J.A. (Eds.), *Studies in Perception and Action*. Erlbaum Associates. pp. 275-279.
- Pisella L., Arzi M., Rossetti Y. (1998) The timing of location and colour processing in the motor context. *Experimental Brain Research*, 121(3), 270-276.
- Place UT. (2000) Consciousness and the zombie-within: a functional analysis of the blindsight evidence. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 295-330.
- Pöppel, E., Held, R., Frost, D. (1973). Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature* 243: 295-296.
- Prablanc, C., Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology* 67 (2): 455-469.
- Reding GM, Wallace B. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *J. Exp. Psych. Human Perception and Performance* 22 : 379-394.
- Revonsuo A., Johanson M., Wedlund J.-E., Chaplin J. (2000) The Zombies Among Us: Consciousness and Automatic Behaviour. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 331-352.
- Revonsuo A., Rossetti Y. (2000) Dissociation and Interaction: Windows to the Hidden Mechanisms of Consciousness. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 353-368.
- Rode G., Rossetti Y., Li L., & Boisson D. (2000) The effect of prism adaptation on neglect for visual imagery. *Behavioural Neurology*, 11, 251-258.
- Rode, G., Rossetti, Y., & Boisson, D. (1995). Perception tactile inconsciente dans un cas d'hémianesthésie par atteinte thalamique. *Revue de Neuropsychologie*, 5(1), 103-104.
- Rode, G., & Rossetti, Y. (1996). Rôle de la vision dans la structuration du geste. *Motricité Cérébrale*, 18, 41-52.
- Rode, G., Rossetti, Y., & Boisson, D. (1996). Sentir sans ressentir: une expérience de perception implicite en modalité tactile [Abstract]. *Cercle de Neurologie Comportementale: l'implicite en Neuropsychologie*, Fondation IPSSEN.
- Rossetti Y. (1994) Inconscient : cérébral ou psychanalytique ? Act. Méd. Inter. – *Psychiatrie*, 168, 2493-2494.
- Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) (2000) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. 365 pp.

- Rossetti Y., Pisella L. (2001) Several 'vision for action' systems: A guide to dissociating and integrating dorsal and ventral functions. In : Prinz W. and Hommel B. (eds): *Attention and Performance XIX ; Common mechanisms in perception and action*. Oxford Univ. Press, sous presse.
- Rossetti, Y., Rode, G., Boisson, D. (2001). Numbsense : a case study and implications. In: De Gelder B., De Haan E., Heywood C. Eds. *Varieties of unconscious processing*. Oxford University Press, sous presse.
- Rossetti Y. (1999). In search of immaculate perception: evidence from motor perception of space. In: Stuart Hameroff, Al Kaszniak and David Chalmers eds. *Towards a science of consciousness*. MIT Press. pp. 141-148.
- Rossetti Y., Pisella L., Pélisson D. (2000) Eye blindness and hand sight: temporal aspects of visuo-motor processing. *Visual Cognition*, 7, 6, 785 - 809.
- Rossetti Y. (1998) Implicit short-lived motor representation of space in brain-damaged and healthy subjects. *Consciousness and Cognition*, 7, 520-558.
- Rossetti Y., Rode G., Pisella L., Farné A., Li L., Boisson D., Perenin M-T (1998a) Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, 395, 166-169.
- Rossetti Y., Revonsuo A. (2000a) Beyond dissociations: reassembling the mind-brain after all? In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 1-16.
- Rossetti Y., Rode G., Pisella, L., Farné A., Ling L., Boisson D (1999c) Sensorimotor plasticity and cognition: prism adaptation can affect various levels of space representation. In Grealy M.A. & Thomson J.A. (Eds.), *Studies in Perception and Action V*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, New Jersey, London:265-269.
- Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., & Boisson, D. (1999a). Plasticité sensori-motrice et récupération fonctionnelle: les effets thérapeutiques de l'adaptation prismatique sur la négligence spatiale unilatérale. *Médecine/Sciences*, 15, 2, 239-245.
- Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Boisson, D., Pélisson D. (1999b). Tromper le cerveau pour le guérir. *La Recherche* 324, 31-34.
- Rossetti, Y. (1997). Des modalités sensorielles aux représentations spatiales en action : représentations multiples d'un espace unique. In J. Proust (Ed.), *Perception et inter-modalité: approches actuelles de la question de Molyneux*. (pp. 179-221). Paris: Presses Universitaires de France.
- Rossetti, Y., Rode, G., Cheikh-Rouhou, M., Farné, A., Pisella, L., Ling, L., & Boisson, D. (1998). Amélioration durable des symptômes de la négligence par adaptation prismatique: Quels arguments pour les théories référentielle, attentionnelle et intégrationnelle? In Perennou D., V. Brun, & Pélissier J. (Eds.), *Les syndromes de négligence spatiale*. (pp. 299-310). Masson, Paris.

- Rossetti, Y., Rode, G., Boisson, D. (1995). Implicit processing of somesthetic information: a dissociation between where and how ? *Neuroreport* 6, 506-510.
- Rossetti Y., Coello Y. (2001) Percevoir et agir: II. Contraintes temporelles des relations perception-action. *Psychologie Française* 45 : 4, 369-382.
- Sahraie A, Weiskrantz L, Barbur JL, Simmons A, Williams SCR, Brammer MJ (1997) *Pattern of neuronal activity associated with conscious and nonconscious processing of visual signals*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 94, 9406-9411.
- Sakata H., Taira M. (1994) Parietal control of hand action. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 847-856.
- Sakurai Y (1996) Population coding by cell assemblies - what it really is in the brain. *Neurosci. Res.* (1):1-16.
- Shallice T. (1979). *Journal of Clinical Neuropsychology* 1: 183-211.
- Slater-Hammel, A. T. Reliability, accuracy, and refractoriness of a transit reaction. *The Research Quarterly* 31, 2, 217-228 (1960).
- Suzuki DT (1971) *Essays in Zen Buddhism* (3d ser.) New-York, Weiser.
- Teuber H.L. (1955) Physiological psychology. *Annual Rev. Psychology*, 6, 267-296.
- Thier P., Dicke P.W., Haas R., Barash S. (2000) Encoding of movement time by populations of cerebellar Purkinje cells. *Nature* 405, 72-76.
- Vighetto, A., & Perenin, M.T. (1981). Optic ataxia: analysis of eye and hand responses in pointing at visual targets. *Revue Neurologique* (Paris), 137(5), 357-372.
- Weiskrantz, L., Warrington, E.R., Sanders, M.D., & Marshall, J.C. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain* 97, 709-728.
- Weiskrantz L. (1986) *Blindsight : a case study and implications*. Oxford University Press.
- Weiskrantz L. (1996) *Blindsight revisited*. *Current Opinion in Neurobiology* 6, 215-220.
- Weiskrantz L., Barbur J.L., Sahraie A. (1995). Parameters affecting conscious vs unconscious visual discrimination with damage to the visual cortex (V1). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92, 6122-6126.
- Wilson BA., Clare L., Young AW., Hodges JR. (1997). Knowing where and knowing What : a double-dissociation. *Cortex* 33 :529-541.
- Young A.W. Ellis H.D. (2000) Overt and Covert Face Recognition. In : Rossetti Y. Revonsuo A. (eds) *Beyond dissociation: Interaction between dissociated implicit and explicit processing*. Benjamins Amsterdam. pp. 195-220.
- Zarifian E. (1996) L'outil, les fonctions et le sens : voir le cerveau penser est un mythe ou ou fantasme. *La Recherche* 289, 117-119.