

La vision : une fenêtre sur la conscience

NIKOS LOGOTHETIS

Afin de comprendre ce qu'est la conscience, les neurobiologistes analysent la perception visuelle et, notamment, l'interprétation des signaux optiques captés par l'œil.

Au premier coup d'œil, on voit, au centre du tableau de Salvador Dali (*voir la figure 1*), le visage d'un homme, les yeux levés vers le ciel, les lèvres pincées sous une épaisse moustache. En regardant mieux, on perçoit une image plus complexe : le nez et les moustaches blanches sont la coiffe et le châle d'une femme assise, qui tourne le dos ; les reflets dans les yeux sont les fenêtres éclairées (ou les reflets sur les toits) de deux chaumières nichées au creux des collines. Les taches sur la joue représentent un enfant en bermuda, à côté de la femme assise. Avec un peu de recul, on comprend même qu'ils sont au bord d'un lac et regardent les chaumières sur l'autre rive, à travers un trou dans un mur de briques, qu'on avait d'abord pris pour le contour du visage de l'homme.

Avec ce tableau intitulé *Vieillesse, Adolescence, Enfance (Les Trois Âges)*, Dali jouait sur le système visuel humain, qui interprète parfois une même image de deux manières différentes. Que se passe-t-il dans le cerveau, au moment où l'on comprend que les trois visages n'en sont pas vraiment ? Pour identifier l'activité cérébrale correspondant à la conscience, les neurobiologistes utilisent des stimuli visuels ambigus.

La conscience est un concept beaucoup plus difficile à définir qu'à étudier. Récemment, les neurosciences ont progressé dans la compréhension de l'activité des cellules nerveuses nommées neurones, dans le cerveau.

Pourtant, de nombreux physiologistes et scientifiques rechignent à admettre que cette activité, qui n'est après tout qu'électrique et chimique, explique l'esprit. Toutefois la conscience revêt plusieurs aspects, dont certains se prêtent à des études expérimentales (voir *L'orchestration de la pensée*, par Francis Crick et Christof Koch, *Pour la Science*, novembre 1992). Notamment, au lieu de se préoccuper inlassablement de la nature de la conscience, on gagne à chercher quelles activités neuronales correspondent à une expérience consciente et quelles activités n'en relèvent pas.

Les stimuli visuels ambigus

Les stimuli visuels ambigus sont utiles dans de telles analyses. L'interprétation d'un stimulus visuel ambigu ne dépend pas du fonctionnement de l'œil, mais de celui du cerveau, c'est-à-dire de son organisation interne et de la façon dont il nous rend conscients des informations sensorielles. En 1890, le psychologue William James a proposé d'examiner la phrase « Pas de lieu Rhône que nous », qui n'a pas de sens. Un anglophone qui la relit plusieurs fois finit par comprendre qu'elle se prononce comme *paddle your own canoe* (« pagayez pour faire avancer votre propre

1. LES STIMULI AMBIGUS, tel ce tableau de Salvador Dali, *Vieillesse, Adolescence, Enfance (Les Trois Âges)*, sont utilisés pour l'étude de la conscience.



barque», c'est-à-dire «réussissez par vous-même»). Comment l'activité neuronale change-t-elle quand il prend conscience du sens de cette phrase?

Dans les expériences sur les stimuli visuels ambigus, les neurobiologistes utilisent des images qui engendrent deux perceptions distinctes, alternant dans la conscience. Par exemple, la

perspective du cube de Necker (*voir la figure 2*) semble s'inverser toutes les quelques secondes. Ce phénomène doit correspondre à un événement cérébral particulier, accessible aux analyses neurobiologiques. Pour savoir si un stimulus a atteint la conscience d'un être humain, il suffit de lui poser la question. Cependant, on ne peut pas corréler la perception d'un stimulus à

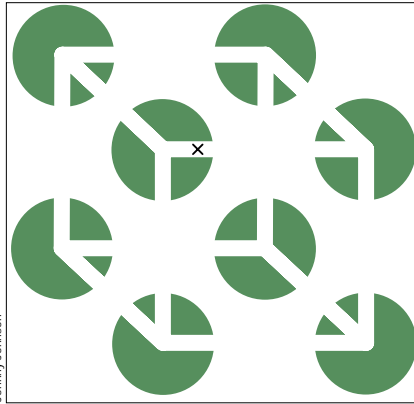
l'activité des neurones, car celle-ci est impossible à mesurer directement sur une personne. Pour obtenir de telles informations, nous étudions des singes, entraînés à signaler ce qu'ils perçoivent, par exemple en tirant sur des leviers. Le cerveau des singes est organisé comme celui des humains et leurs réactions aux stimuli visuels ambigus est similaire. D'ailleurs, de nombreux



Salvador Dalí Museum, St. Petersburg, Florida, USA/Bridgeman Art Library

neurobiologistes admettent que les singes sont conscients, un peu comme l'homme.

Avec mes collègues, nous étudions la rivalité binoculaire, c'est-à-dire ce qui se passe quand on présente simultanément aux deux yeux deux images différentes. Dans une telle situation, le cerveau humain prend d'abord conscience d'une image, puis de l'autre ; ensuite, ces deux images alternent lentement (voir l'encadré ci-dessous). Les singes auxquels nous apprenons à utiliser des stéréoscopes signalent aussi un changement de leur perception, toutes les quelques secondes. Nous enregistrons les modifications d'activité neuronale correspondantes.



Johnny Johnson

2. LE CUBE DE NECKER s'interprète de plusieurs façons : l'arête marquée de la croix noire semble appartenir à la face avant ou à la face arrière du cube ; les cercles semblent placés derrière le cube ou être des trous dans une feuille derrière laquelle se trouve le cube.

De l'œil à la conscience

Des décennies de telles études ont révélé que l'information visuelle captée par l'œil gagne le cerveau en passant par plusieurs systèmes successifs de traitement de l'information. Chaque système, ou « module », traite un aspect différent de l'information, avec un degré de spécialisation d'autant plus grand que l'information s'éloigne de l'œil (voir la figure 3).

Captée par les rétines, l'information visuelle passe d'abord par les corps genouillés latéraux, dont les neurones sont activés par l'information venant d'un œil ou de l'autre, mais pas des deux à la fois. Chacun réagit aux changements de luminosité ou de couleur

La rivalité binoculaire

Pour ressentir l'effet de rivalité binoculaire, roulez une feuille de papier en un tube que vous tenez contre l'œil droit, à l'aide de la main droite. Placez la paume de votre main gauche à dix centimètres de votre œil gauche, de sorte qu'elle touche le tube.



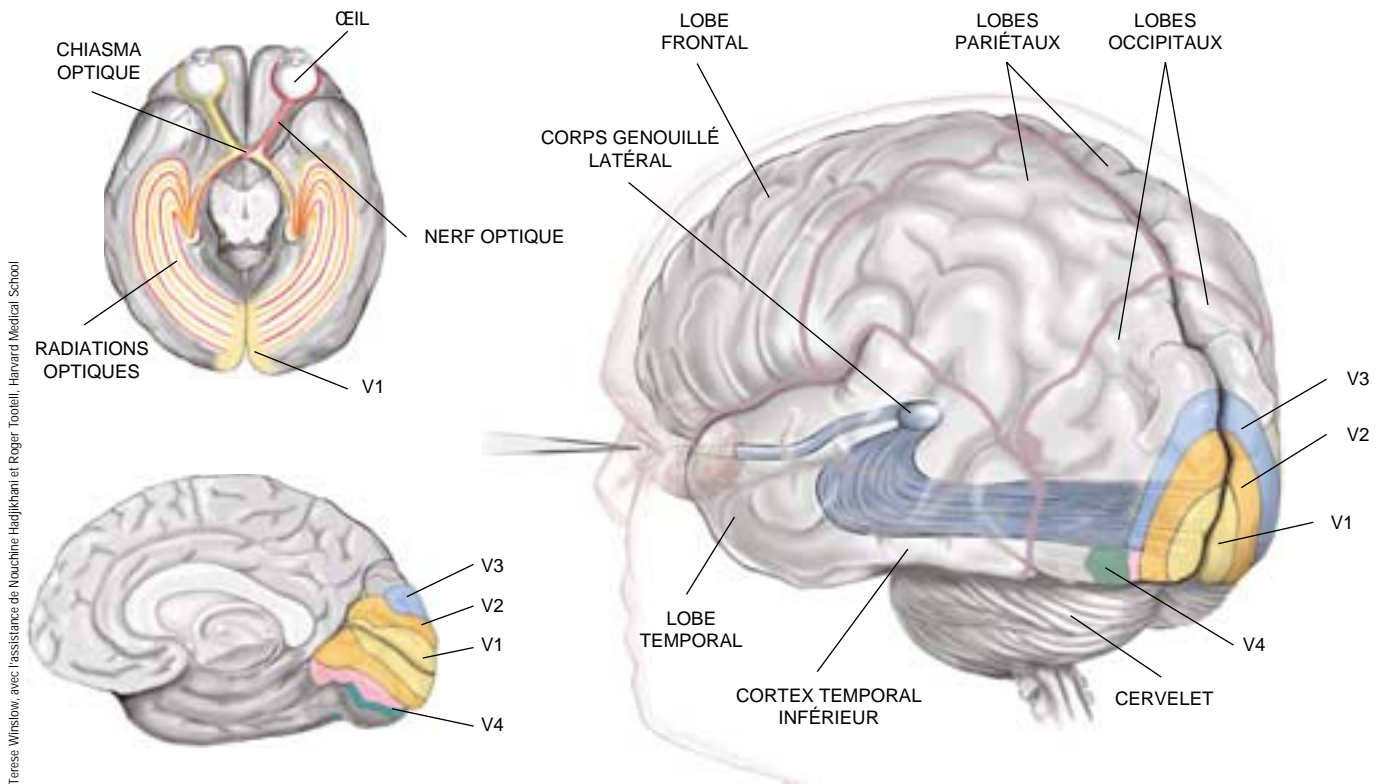
Vous verrez d'abord un trou dans votre main, correspondant à la perception de l'œil droit. Après quelques secondes, le « trou » sera remplacé par l'image floue de votre paume, correspondant à la perception de l'œil

gauche. Ensuite, les deux images alternent, car votre cerveau se concentrera sur la perception d'un œil, puis de l'autre, et ainsi de suite.

Vous percevrez sûrement le trou plus longtemps que votre paume, pour deux raisons. D'abord, parce que votre paume est floue, car elle est proche du visage. Ensuite, parce qu'elle est moins contrastée et qu'elle a moins de contours que l'image que vous voyez à travers le cylindre. Au laboratoire, nous sélectionnons les images pour qu'elles soient autant perçues les unes que les autres, en situation de rivalité binoculaire.



Dany Wagner



Terese Winslow, avec l'assistance de Mouchine Haghighat et Roger Tsien, Harvard Medical School

3. LE SYSTÈME VISUEL commence à l'œil et passe par plusieurs aires internes du cerveau avant d'atteindre les aires du cortex visuel (V1, V2, etc.). Les deux nerfs optiques se croisent (au chiasma optique), de sorte que chaque hémisphère cérébral reçoit des signaux provenant des deux yeux. L'information passe d'abord par les corps

genouillés latéraux, dont chaque neurone ne réagit qu'aux stimuli provenant d'un seul œil. Elle traverse entre autres le cortex temporal inférieur, sensible aux formes. Chaque aire corticale comporte des neurones qui ne s'activent qu'au moment où l'on prend conscience d'un stimulus donné.

dans une petite partie du champ visuel, nommée champ récepteur, qui est particulière à chaque neurone et dont la taille varie suivant les aires corticales.

Des corps genouillés latéraux, l'information visuelle atteint le cortex visuel primaire (V1), à l'arrière de la tête. Les neurones de V1 sont activés par l'information venant des deux yeux simultanément. Ils sont sensibles à des caractéristiques spécifiques de l'information visuelle, telle la direction du mouvement d'un stimulus dans leur champ récepteur. De là, l'information est transmise à plus de 20 aires corticales différentes.

Une partie de l'information visuelle passe alors dans des aires nommées V2 et V4, avant d'atteindre le cortex temporal inférieur. D'après de nombreuses études, portant notamment sur des patients souffrant de lésions cérébrales, le cortex temporal inférieur jouerait un rôle important dans la perception des formes et dans la reconnaissance des objets. Les neurones de l'aire V4 réagissent aux aspects de l'information visuelle qui permettent de discerner les formes. Dans le cortex temporal inférieur, certains neurones se comportent comme ceux de l'aire V4, mais

d'autres ne sont actifs que lorsque leur champ récepteur contient des objets entiers, tels des visages.

D'autres signaux émis par l'aire V1 passent par les aires V2, V3 et V5, aussi nommée MT (*Middle temporal area*, c'est-à-dire aire temporale moyenne), avant d'atteindre le lobe pariétal. La plupart des neurones de l'aire MT/V5 réagissent à des stimuli qui se déplacent dans une direction précise. Les neurones d'autres aires du lobe pariétal réagissent lorsque les animaux sont attentifs à un stimulus ou s'apprentent à faire un mouvement dans sa direction.

Lors des premières études expérimentales du traitement de l'information visuelle, les neurobiologistes se sont étonnés des réactions des animaux complètement anesthésiés : chez ces animaux, de nombreux neurones, aussi bien de V1 que d'autres aires plus hautes dans la hiérarchie du traitement, continuent de réagir aux stimuli visuels. Ainsi les animaux (et l'être humain) ne sont-ils pas conscients de toute l'activité neuronale de leur cerveau.

Cette observation conduit à une question : la conscience correspond-elle à l'activation de certaines aires corticales ou de certains groupes de neurones? Les

études de la rivalité binoculaire, chez des singes préalablement entraînés à signaler ce qu'ils perçoivent et récompensés avec du jus de fruit, donnent un début de réponse. À chaque singe, on présente des images projetées sur un écran (voir l'encadré de la page 84), tandis que l'on enregistre l'activité des neurones qui traitent l'information visuelle, grâce à des électrodes. Les neurones réagissent à des stimuli très spécifiques. Une fois identifié un stimulus auquel réagit un neurone particulier (que l'on nommera son stimulus préféré) en enregistrant son activité, et un autre stimulus auquel le même neurone ne réagit pas, on présente simultanément les deux stimuli, chacun à un œil : comme les êtres humains, les singes perçoivent alternativement les deux stimuli. En enregistrant l'activité des neurones au cours de présentations successives de paires d'images, on identifie les neurones dont l'activité change seulement quand on change les stimuli et ceux dont l'activité change avec la perception du singe (sans changement de stimuli).

Jeffrey Schall, de l'Université Vanderbilt, et moi-même avons réalisé une variante de cette expérience, où un œil voit une grille dérivant lentement vers

le haut, tandis que l'autre œil voit une grille dérivant lentement vers le bas. Nous avons enregistré l'activité neuronale dans l'aire corticale MT/V5, sensible aux mouvements : 43 pour cent des neurones avaient une activité qui changeait quand les singes rapportaient un changement de perception. La plupart des neurones dont l'activité changeait ainsi font partie des couches les plus profondes de l'aire MT/V5.

On s'attendait à une proportion supérieure, car presque tous les neurones de l'aire MT/V5 sont sensibles à la direction du mouvement. Pourtant, la majorité des neurones de l'aire MT/V5 se comportent comme ceux de l'aire V1 : ils restaient actifs tant que l'un des deux yeux voyait leur stimulus préféré, que le singe en soit conscient ou non.

Les expériences ont réservé d'autres surprises. Parmi les neurones étudiés, seuls 11 pour cent devenaient actifs quand le singe signalait qu'il percevait le stimulus préféré par le neu-

rone (la grille qui monte ou la grille qui descend) ; mais, paradoxalement, une proportion analogue de neurones était également excitée quand le stimulus préféré n'était pas perçu, alors qu'il était vu par un des deux yeux. Pour les autres neurones, on n'a pas réussi à caractériser leur stimulus préféré.

Au Collège de médecine de Baylor, David Leopold et moi-même avons exploré les aires qui reconnaissent les objets : nous avons enregistré l'activité neuronale des aires V1, V2 et V4, tandis que les singes regardaient des lignes inclinées vers la droite ou vers la gauche. Dans l'aire V4, 40 pour cent des neurones avaient une activité révélatrice d'une perception, comme dans l'aire MT/V5. La majorité des neurones étaient actifs lorsque le singe ne percevait pas leur stimulus préféré. Dans les aires V1 et V2, au contraire, moins d'un neurone sur dix était actif lorsque son stimulus préféré était perçu, et aucun lorsqu'il n'était pas perçu.

L'activité neuronale du cortex temporal inférieur diffère du tout au tout. Nous avons entraîné les singes à indiquer leurs perceptions lorsqu'ils voyaient deux images différentes en même temps, représentant par exemple des êtres humains, des animaux ou des objets manufacturés. Environ 90 pour cent des neurones sont actifs quand leur stimulus préféré est perçu. Sinon, leur activité est inhibée. Ainsi, la réaction de la grande majorité des neurones du cortex temporal inférieur serait liée à la perception.

À Harvard, Frank Tong, Ken Nakayama et Nancy Kanwisher ont étudié la rivalité binoculaire chez l'être humain, en établissant des cartes de l'activité cérébrale, par imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), une technique qui mesure l'augmentation du débit sanguin dans les tissus : l'activité du cortex temporal inférieur est plus intense quand les stimuli sont des images de visages.

Les singes sont-ils honnêtes ?

Dans les expériences avec des singes, comment s'assurer qu'ils indiquent bien ce qu'ils voient ? Ne trichent-ils pas, pour qu'on leur donne plus de jus de fruit ? Au cours des sessions d'entraînement (*ci-dessous*), on apprend à un singe à tirer sur le levier de gauche quand il voit un soleil, et sur le levier de droite quand il voit un cow-boy. On lui présente une seule image ou deux images identiques, et l'on vérifie qu'il répond correctement. Dans ce cas, on le récompense avec du jus de fruit. On lui présente aussi l'image du soleil superposée à celle du cow-boy (*dernier panneau*). Si le singe tire sur un levier au hasard, on sait qu'il triche et on ne lui donne pas de jus de fruit. D'après nos résultats, les singes relatent leur perceptions avec précision. En pratique, les singes indiquaient correctement leurs perceptions après la

phase d'apprentissage. Mieux encore, les singes obtiennent d'aussi bons résultats que les êtres humains, sur le même appareil, dans différentes tâches.



En somme, la plupart des neurones des premières étapes corticales du système visuel réagissent surtout selon que leur stimulus visuel préféré est vu ou non. Quelques-uns seulement sont sensibles aux changements de perception de l'animal. En revanche, dans les étapes ultérieures, la proportion des neurones dont l'activité correspond à une perception augmente jusqu'à 90 pour cent.

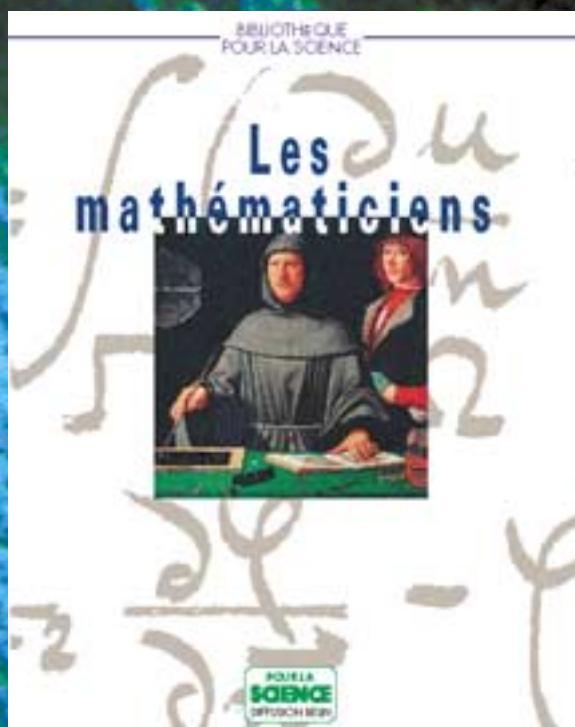
Les changements que signalent les singes seraient-ils dus à la suppression par le cerveau de l'information visuelle venant d'un œil, puis de l'autre? Sans doute pas, car les expériences montrent bien que le cerveau traite en continu l'information visuelle venant des deux yeux, au cours des rivalités binoculaires. En effet, chez l'être humain, la rivalité binoculaire induit une lente alternance des perceptions, même quand on commute les images plusieurs fois par seconde, entre les deux yeux ; si la perception dépendait seulement de l'œil auquel le cerveau est attentif, l'observateur devrait alors voir une alternance rapide des stimuli. La concurrence de deux perceptions semble avoir son rythme propre, différent de l'alternance des images. Grâce à la rivalité binoculaire, on accède à la manière dont le cerveau détermine ce que nous percevons, même lorsque les deux yeux voient (presque) la même chose.

Les neurones de la conscience

Que révèlent ces expériences? Tout d'abord, que l'être humain est inconscient d'une partie importante de son activité cérébrale. On sait depuis longtemps que l'individu n'est pas conscient de l'activité cérébrale qui gère l'organisme. Cette fonction est l'une des plus anciennes du cerveau. Aujourd'hui, on découvre que l'être humain n'a pas conscience de la plus grande partie de l'activité neuronale qui génère ses perceptions : de nombreux neurones du cerveau réagissent à des stimuli que nous ne percevons pas. L'activité de quelques uns seulement correspond aux stimuli qui atteignent la conscience. Les physiologistes parlent alors de «corrélats neuronaux» de la perception consciente.

Les quelques neurones dont le comportement reflète la perception sont dispersés dans différentes aires corticales, mais c'est le cortex temporal inférieur qui en a le plus. Les autres n'ont pas

BIBLIOTHÈQUE POUR LA SCIENCE



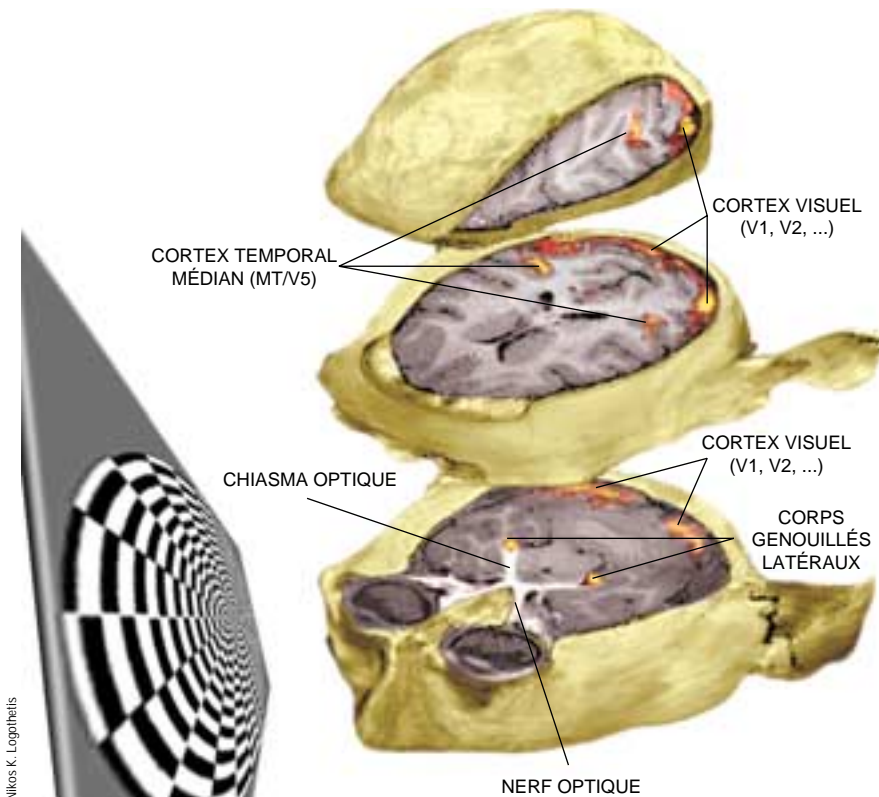
LES MATHÉMATIENS

Pour comprendre le processus de la création mathématique, il faut saisir ce qui fait l'originalité d'un mathématicien. Cet ouvrage réunit les portraits de quinze grands mathématiciens. Leurs rapports avec leur époque, le regard qu'ils portent sur leur activité sont plus qu'anecdotiques : ils révèlent la genèse des idées nouvelles et mettent en lumière le caractère audacieux, dynamique et imaginaire de l'invention mathématique.

Code 1899 – 208 pages – 141 F

Voir bon de commande p. 90

POUR LA
SCIENCE
DIFFUSION BELIN



Nikos K. Logothetis

4. L'ACTIVITÉ DU CERVEAU d'un singe a été étudiée par des techniques d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, alors que l'animal, anesthésié, était confronté à un stimulus visuel très contrasté, en rotation (*en bas à gauche*). Certaines aires de traitement visuel (dont les corps genouillés latéraux, le cortex visuel primaire et le cortex temporal médian) sont actives, bien que le singe soit inconscient.

encore été localisés. D'autres aires corticales, qui ne font pas partie du chemin qu'emprunte l'information visuelle, sont peut-être aussi responsables de la perception. Erik Lumer et ses collègues du Collège universitaire de Londres ont étudié cette possibilité par IRMF : chez l'être humain comme chez le singe, la perception consciente d'un stimulus active le lobe temporal du cerveau. Le changement de perception active les aires corticales pariétales et préfrontales, au moment précis où il a lieu.

Quels sont les neurones responsables de la prise de conscience? Les expériences déjà réalisées montrent que la conscience visuelle ne dépendrait pas seulement des étapes successives de traitement de l'information initiale, mais aussi de l'activité de toutes les aires corticales, pariétales et préfrontales, qui participent aux processus cognitifs supérieurs. Au début du système visuel, la perception résulte de l'activité d'une minorité de neurones dans V1 et V2 ; seule la proportion de neurones actifs augmente dans les centres supérieurs.

Aujourd'hui, on ignore si l'activité des neurones des premières aires corticales sur le chemin de l'infor-

mation visuelle est déterminée par des connexions avec d'autres neurones des mêmes aires ou par des connexions rétroactives émanant des lobes temporaux et pariétaux. L'information visuelle chemine entre les niveaux supérieurs et les niveaux inférieurs dans les deux sens. Or des systèmes avec de telles rétroactions présentent souvent une dynamique complexe, évoluant vers plusieurs états stables. Ces divers états stables pourraient correspondre à différents états de conscience visuelle.

La perception des animaux est-elle réellement déterminée par l'activité du type de neurones que nous avons considéré dans ces études? Ces neurones sont peut-être sous le contrôle d'une autre région du cerveau, qui détermine la prise de conscience. Les expériences de William Newsome et de ses collègues, à l'Université de Stanford, répondent à la question : dans l'aire MT/V5, au moins l'activité neuronale détermine directement ce qu'un singe perçoit. W. Newsome a d'abord identifié les neurones sensibles à un stimulus qui se déplace dans une certaine direction, puis il les a activés à l'aide de faibles courants

électriques : les singes indiquaient qu'ils percevaient le mouvement correspondant à l'activation artificielle même lorsque le stimulus se déplaçait dans l'autre sens.

Les neurones d'autres aires corticales, par exemple du cortex temporal inférieur ou des niveaux inférieurs, participent-ils à l'élaboration de la conscience? Leur stimulation ou leur inactivation temporaire devraient alors changer la perception des singes en situation de rivalité binoculaire. La compréhension de la conscience visuelle passe par la prise en compte de ce qu'on sait des autres processus cognitifs, telle l'attention ou tels certains types de mémoire à court terme. D'après les expériences de Robert Desimone et de ses collègues de l'Institut américain de psychiatrie, les interactions compétitives de la rivalité binoculaire ressemblent beaucoup aux processus impliqués dans l'attention. Nos collègues ont entraîné des singes à indiquer leur perception quand ils voyaient des objets qu'on leur avait annoncés. Là encore, la réaction de nombreux neurones dépend du stimulus que le singe s'attend à voir, ou de l'endroit où il s'attend à le voir. On gagnerait à savoir si ces neurones sont les mêmes que ceux dont l'activité reflète la perception, en situation de rivalité binoculaire.

La conscience visuelle ne dépendrait donc pas seulement des étapes de traitement de l'information, mais aussi de l'expérience acquise par chaque singe (ou chaque personne). Les neurosciences ont encore un long chemin à parcourir pour découvrir les circuits neuronaux qui en sont responsables. L'identification des neurones qui jouent un rôle dans la conscience est déjà un bon début.

Nikos LOGOTHETIS est directeur de la division de physiologie cognitive à l'Institut Max Planck de cybernétique, en Allemagne.

Semir ZEKI, *A Vision of the Brain*, Blackwell Scientific Publications, 1993.

Francis CRICK, *The Astonishing Hypothesis : The Scientific Search for the Soul*, Scribner's, 1994.

David H. HUBEL, *L'œil, le cerveau et la vision*, in *Pour la Science*, Collection l'Univers des sciences, 1994.

A. David MILNER et Melvyn A. Goodale, *The Visual Brain in Action*, Oxford University Press, 1996.
