

THESE de DOCTORAT de L'UNIVERSITE PARIS VI - JUSSIEU

Spécialité : NEUROSCIENCES COGNITIVES

Présentée par Claire SERGENT

pour l'obtention du titre de Docteur de l'Université Paris VI

DYNAMIQUE DE L'ACCES A LA CONSCIENCE :
CARACTERISATION COMPORTEMENTALE ET BASES CEREBRALES DE
L'ACCES A LA CONSCIENCE LORS DU CLIGNEMENT ATTENTIONNEL
(« ATTENTIONAL BLINK »)

Thèse effectuée sous la direction du Pr. Stanislas DEHAENE

dans l'unité INSERM 562, SHFJ/CEA/DRM/DSV

Soutenue le 12 Décembre 2005 devant un jury composé de :

Pr. Didier ORSAL	Président
Dr. Patrick VUILLEUMIER	Rapporteur
Dr. Simon THORPE	Rapporteur
Dr. Etienne KOEHLIN	Examineur
Pr. Yves ROSSETTI	Examineur
Pr. Stanislas DEHAENE	Examineur

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement...

Stanislas Dehaene, chercheur passionné et passionnant qui m'a guidée et encouragée tout au long de cette thèse et à qui je dois l'essentiel de ma formation en Sciences Cognitives. Travailler avec lui et au sein de son équipe a été une expérience incroyablement stimulante et enrichissante.

Patrick Vuilleumier, Simon Thorpe, Etienne Koechlin et Yves Rossetti qui me font l'honneur et le plaisir de participer à mon jury de thèse et dont les travaux et la démarche scientifique me sont une source d'inspiration et d'ouverture.

Didier Orsal qui a très gentiment accepté de présider mon jury de thèse en tant que représentant de l'Université Paris VI.

Jean-Pierre Changeux et Sylvain Baillet avec qui j'ai eu le privilège de collaborer au cours de cette thèse.

Philippe Ascher qui m'a chaleureusement accueillie à l'Ecole Normale Supérieure et qui, lorsque je lui ai demandé conseil sur la voie à suivre pour étudier le fonctionnement du cerveau humain, m'a judicieusement encouragée à m'engager dans la recherche en Sciences Cognitives.

Daphné Bavelier qui m'a permis de faire mes premières armes en imagerie fonctionnelle dans son laboratoire à Washington.

Jon Driver qui m'a accueillie un an dans son laboratoire londonien, qui m'a mis le pied à l'étrier, ouvert ma curiosité sur le vaste domaine des Sciences Cognitives et m'a donné envie de m'engager dans la recherche.

Un grand merci aussi à tous les membres de l'unité INSERM U562 (Unité de Neuro-Imagerie Cognitive) avec qui j'ai eu un grand plaisir à travailler et à partager ces années de thèse. Je remercie particulièrement Véronique Izard, avec qui j'ai développé un lien scientifico-amical particulièrement fort. Je voudrais aussi tout spécialement exprimer ma gratitude et mon amitié à Claire Landmann, Teodora Gliga, Manuela Piazza, Marco Buiatti (avec qui j'ai collaboré et

espère continuer à collaborer sur l'analyse spectrale des données d'électrophysiologie), Philippe Pinel, Mariano Sigman, Jérôme Sackur, Lionel Naccache, Christophe Pallier, Ghislaine Dehaene-Lanbertz, Ed Hubbard, Antoine Del Cul, Raphaël Gaillard, Joachim Forget, Antoinette Jobert, Marie-Hélène Baju...

Merci également à Denis Rivière, Yann Cointepas, Sébastien Mériaux, Jean-Baptiste Poline, Arnaud Cachia... et tous les membres de l'Unité de Neuro-imagerie Anatomofonctionnelle (UNAF) pour leur aide et leur soutien.

En dehors de mon laboratoire, je voudrais remercier Christoph Michel et Eugenio Rodriguez qui m'ont beaucoup aidée et éclairée sur différentes méthodes d'analyse des données d'électrophysiologie. Je voudrais également dire un grand merci à Aline Bompas et Cyril Charron avec qui j'ai eu, entre autres, de très intéressantes et très houleuses discussions sur la théorie sensori-motrice de la perception.

Enfin, je m'étonne et je salue la chance que j'ai eue de rencontrer autant de personnes passionnantes et généreuses.

A Paule et Alain

A Paul

Sommaire

I. Première partie : introduction	3
Chapitre 1	3
L'accès à la conscience	3
1. Motivation du questionnement sur la conscience : richesse du traitement non-conscient	3
2. L'accès : une propriété distinctive du traitement conscient	6
3. Les questions centrales de ce travail de thèse.	10
4. Annonce du plan suivi	11
Chapitre 2	13
Diversité des approches théoriques sur la perception consciente	13
1. Existe-il des systèmes neuronaux « spécialisés » dans la perception consciente ?	14
2. Rôle de la communication entre plusieurs aires cérébrales dans la perception consciente	18
3. Structure temporelle de la perception consciente : un flux, des instantanés, ou plusieurs consciences asynchrones ?	22
4. Relation entre perception consciente et action	26
5. Conclusion	31
Chapitre 3	32
Bases neurales de la perception consciente et présentation de l'hypothèse d'espace neuronal global de travail conscient	32
1. Introduction	32
2. <u>Article 1</u> : "Neural processes underlying conscious perception: empirical findings and a global neuronal workspace framework". (Sergent & Dehaene, Journal of Physiology Paris, sous presse)	32
3. Conclusion et motivation du choix de ce modèle	33
Chapitre 4	34
Le clignement attentionnel : analyse de la littérature et choix d'un protocole pour explorer la dynamique de l'accès à la conscience	34
1. Le clignement attentionnel : présentation générale du phénomène	34
2. Profondeur et limites du traitement cérébral lors du clignement attentionnel	37
3. Les causes du clignement attentionnel : une interférence « centrale » ?	46
4. Le clignement attentionnel : une fenêtre temporelle caractéristique du traitement conscient ?	56
5. Addendum : quand le clignement disparaît...	64
6. Conclusion et motivation du choix de ce protocole	65

II. Deuxième partie : Contributions expérimentales	66
Chapitre 1	66
Existe-t-il un saut discontinu pour l'accès à la conscience ? Etudes comportementales et modélisation	66
1. <u>Article 2</u> : études comportementales	66
2. <u>Article 3</u> : Proposition d'un mécanisme pouvant rendre compte de la dynamique observée empiriquement : modélisation	70
Chapitre 2	73
Dynamique neuronale de l'accès à la conscience : étude en potentiels évoqués	73
1. Introduction générale	73
2. <u>Article 4</u> : "Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink" (Sergent, Baillet & Dehaene, Nature Neuroscience, 2005)	73
3. Conclusion	75
III. Discussion générale	76
1. Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse	76
2. L'échelle de visibilité : un outil intéressant pour caractériser l'accès à la conscience ?	77
3. Bifurcation entre perception consciente et non-consciente	84
4. Décours temporel de la perception consciente et non-consciente	90
IV. Conclusion générale	97
Bibliographie	101

Ce document intègre quatre articles publiés au cours de cette thèse (notés ci-dessus Article 1 Article 2 etc...) dont voici les références détaillées. Attention, la numérotation des pages de ces articles ne suit pas la numérotation générale du document.

Article 1: Claire Sergent et Stanislas Dehaene. "Neural processes underlying conscious perception: experimental findings and a global neuronal workspace framework". Journal of Physiology, Paris, Sous Presse.

Article 2: Claire Sergent et Stanislas Dehaene. "Is consciousness a gradual phenomenon ? Evidence for an all-or-none bifurcation during the attentional blink". Psychological Science, 15(11): 720-8, 2004.

Article 3: Stanislas Dehaene, Claire Sergent et Jean-Pierre Changeux. "A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception". Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 100:8520--8525, 2003.

Article 4: Claire Sergent, Sylvain Baillet et Stanislas Dehaene. "Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink" Nature Neuroscience, 8(10):1391-400, 2005.

I. Première partie : introduction

« Je m'échappais, en esprit, vers la brûlante terre battue
de la terrasse, et j'écoutais, ressuscités par mon attention,
les criquets qui sciaient en menus éclats la canicule »

Colette

La Naissance du Jour, 1928

Chapitre 1

L'accès à la conscience

1. Motivation du questionnement sur la conscience : richesse du traitement non-conscient

L'intérêt actuel pour l'étude scientifique de la perception consciente semble trouver ses origines dans la découverte de l'étonnante richesse du traitement non-conscient. De nombreuses études expérimentales ont en effet montré que notre cerveau est capable d'extraire une grande quantité d'information sur des stimuli extérieurs, même lorsque nous sommes incapables de rapporter explicitement leur présence. Existe-t-il alors deux modes de perception distincts, conscient et non-conscient, et quels mécanismes neuronaux sous-tendent ces deux types de perception ? En particulier, la découverte de la « vision aveugle » ou « blindsight » est emblématique de ce mouvement qui engage la curiosité scientifique vers la caractérisation psychologique et neurophysiologique de la perception consciente. Ce phénomène a été mis en évidence chez des patients porteurs d'une lésion totale ou partielle du cortex strié (ou aire V1), qui est la première aire corticale à recevoir des informations en provenance de la rétine via le corps genouillé latéral. Ces patients sont « aveugles » sur tout

ou partie de leur champ visuel, et ce déficit affecte souvent lourdement leur vie quotidienne. Cependant, si l'on force ces patients à deviner la présence ou même certaines caractéristiques d'un stimulus présenté dans leur champ aveugle, leur performance peut se révéler excellente bien qu'ils soutiennent ne pas avoir « vu » le stimulus (Pöppel, Held et al. 1973; Weiskrantz 1997). Cette dissociation entre performance objective et rapport subjectif a pu être mise en évidence de manière précise et contrôlée en permettant au patient, au sein d'un même essai, de répondre au choix forcé mais également d'utiliser une touche de « commentaire » par laquelle il indique s'il a vu ou non le stimulus qui lui a été présenté (Weiskrantz 1997). Il est important de noter que certains patients montrent, dans des situations de choix forcé, des performances aussi bonnes que des sujets sains. Ceci suggère que la vision aveugle ne correspond pas à une simple dégradation de la perception, mais bien à un traitement visuel poussé en l'absence de conscience. De telles dissociations entre performance objective et rapport subjectif, et de manière générale, entre traitement implicite et explicite, ont été observées pour de nombreux autres déficits neurologiques comme l'amnésie, l'agnosie visuelle (déficit de reconnaissance des formes visuelles), la prosopagnosie (déficit de reconnaissance des visages), ou l'héminégligence (déficit attentionnel portant sur une partie de l'espace).

Une multitude d'expériences indiquent également que, chez des sujets sains éveillés, un traitement perceptif considérable peut être effectué de manière non-consciente. Dans le domaine de la vision, ces expériences utilisent des protocoles aussi divers que le masquage, la rivalité binoculaire, la cécité d'inattention (inattentional blindness), la cécité au changement (change blindness) ou le clignement attentionnel (attentional blink), autant de protocoles qui empêchent le rapport conscient de stimuli visuels qui sont pourtant présentés avec suffisamment d'intensité pour être traités efficacement par le système visuel. Dans les expériences de masquage, un stimulus visuel est rapidement suivi d'un pattern visuel qui agit comme un « masque », c'est-à-dire qu'il empêche la perception consciente de ce stimulus. De nombreuses expériences suggèrent qu'un mot masqué qui n'est pas vu consciemment, peut être néanmoins traité jusqu'à l'extraction du sens de ce mot (Marcel 1983; Greenwald, Draine et al. 1996; Dehaene, Naccache et al. 1998; Draine and Greenwald 1998; Naccache and Dehaene 2001; Greenwald, Abrams et al. 2003; Naccache, Gaillard et al. 2005)¹. Par

¹ Les effets obtenus dans ces études reflètent-ils un traitement réellement *sémantique* des mots masqués ? Si ce point semble bien établi pour certaines catégories restreintes de mots, comme les noms de nombres, il faut noter que cette question a été et reste encore assez débattue pour d'autres catégories sémantiques plus vastes.

exemple, Naccache et Dehaene ont demandé à des sujets de juger si un nombre non masqué était plus grand ou plus petit que 5. Si ce nombre cible était précédé d'un nom de nombre masqué, la réponse des sujets à la cible était influencée par le sens de ce mot masqué qu'ils ne voyaient pas : leurs réponses étaient accélérées si le nombre masqué était du même côté de 5 que la cible, et ralenties dans le cas contraire (Naccache and Dehaene 2001). Cette expérience, comme de nombreux autres exemples d'amorçage visuel non-conscient, montre non seulement la richesse du traitement cognitif qui peut être réalisé en l'absence de perception consciente, mais aussi que ce traitement non-conscient peut avoir une influence sur le comportement et notamment sur la réponse motrice.

L'étude des bases neurales du traitement non-conscient a permis de montrer de grandes similitudes entre les voies neurales empruntées par le traitement conscient et non conscient. Par exemple, chez un patient hémi-négligent, Vuilleumier et collaborateurs ont montré que le cortex visuel primaire et le cortex inféro-temporal étaient activés même par des stimuli qui n'étaient pas vus par le patient (Vuilleumier, Sagiv et al. 2001). Des visages, des scènes visuelles ou des mots qui ne sont pas perçus consciemment activent néanmoins de manière spécifique les régions dédiées à ces différents types de stimuli (Dehaene, Naccache et al. 2001; Moutoussis and Zeki 2002; Marois, Yi et al. 2004). Enfin, le traitement non conscient peut provoquer des activations jusque dans le cortex moteur (Dehaene, Naccache et al. 1998). Des expériences d'enregistrement intracrânien chez le singe ont également montré que des neurones du champs frontal oculogyre (ou « frontal eye field » ; une aire préfrontale impliquée dans la génération de mouvements volontaires des yeux) répondaient à la présentation de stimuli que le singe rapportait ne pas avoir détectés (Thompson and Schall 1999), ce qui indique encore une fois que le traitement non-conscient peut atteindre des aires de très haut niveau.

En conclusion, on a pu mettre en évidence de nombreux exemples de dissociation entre performance objective et rapport subjectif : pour la vision aveugle, cette dissociation prend la forme d'une performance préservée en condition de choix forcé qui est en contradiction avec le commentaire du patient qui affirme ne pas voir les stimuli qui lui ont été présentés. Chez des sujets sains, on a montré que des stimuli pouvaient avoir une influence sur le comportement même lorsque les sujets ne sont pas capables de rapporter la présence de

ces stimuli. Ces observations nous amènent à nous interroger sur l'existence de deux modes de traitement perceptif distincts, conscient et non-conscient, et sur les relations entre ces deux modes de traitement. De plus, les expériences d'enregistrement de l'activité cérébrale montrent que ces deux « modes de perception » semblent partager de nombreuses voies de traitement. Quels sont alors les mécanismes neuronaux qui distinguent le traitement conscient du traitement non-conscient, et qui permettent aux informations traitées par le cerveau d'être « accessible » pour le rapport explicite ? Ces questions sont au cœur de l'interrogation scientifique sur la perception consciente.

2. L'accès : une propriété distinctive du traitement conscient

La découverte de la richesse du traitement perceptif en l'absence de conscience initie donc l'interrogation scientifique sur la perception consciente. Avant de présenter les thèmes particuliers auxquels nous nous sommes intéressés lors de cette thèse, il est important de mieux cerner notre objet d'étude. Peut-on préciser plus avant quelles sont les caractéristiques distinctives du traitement conscient ? En particulier, quelles opérations mentales sont permises uniquement par le traitement conscient ? Cette question est encore en débat et il n'existe pas actuellement de consensus sur une définition scientifique de la perception consciente. Cependant, un certain nombre d'éléments peuvent nous permettre de mieux dessiner les contours de ce que nous appelons perception consciente et nous amènent à considérer la notion d'accès comme une caractéristique essentielle et distinctive du traitement conscient ².

La propriété « immédiate » et le principal critère qui nous amène à distinguer le traitement conscient du traitement non-conscient d'un stimulus est la possibilité de rapporter explicitement ce stimulus. Une information consciente semble en effet se caractériser par le fait d'être directement disponible, accessible : expérimentalement, cette information peut-être

² Le philosophe Ned Block a proposé qu'une expérience consciente « phénoménale » (le terme « phénoménal » faisant référence au fait que cette expérience nous « fait quelque chose ») peut se produire en l'absence d'accès (Block, N. (1995). "On a confusion about a function of consciousness." *Behavioral and Brain Sciences* **18**(2): 227-287.). Nous n'entrerons pas ici dans ce débat. Cependant, même si l'on considère, comme Ned Block, qu'il peut exister des cas de dissociation entre conscience d'accès et conscience phénoménale, la notion d'accès semble recouvrir l'essentiel de l'expérience consciente et constitue un bon point de départ pour avancer dans l'exploration des caractéristiques psychologiques et neurophysiologiques de la perception consciente.

rapportée par un sujet en l'interrogeant directement sur sa perception (par exemple « avez-vous vu le stimulus ? », « de quelle couleur est ce stimulus ? ») ³. Inversement, la mise en évidence d'un traitement non-conscient nécessite de recourir à des moyens indirects comme l'utilisation d'un choix forcé (par exemple « devinez si le stimulus était présent ou absent », « devinez si le stimulus était rouge ou bleu »), ou la mesure de l'influence de ce traitement sur la réponse à un autre stimulus, comme dans le cas de l'amorçage visuel. Les informations sensorielles extraites par le cerveau peuvent ou non être accessibles pour le rapport direct, et cette propriété « d'accès » semble être une propriété centrale de la perception consciente.

Il est important de noter que la notion d'accès conscient n'est pas nécessairement liée à la possibilité de réponse verbale, ni même au fait de posséder un langage. Grâce à un protocole ingénieux, le phénomène de vision aveugle a pu être mis en évidence chez le singe (Cowey and Stoerig 1995). Dans une première expérience, Cowey et Stoerig ont montré que des singes porteurs d'une lésion dans V1 étaient capables, en situation de choix forcé, d'indiquer la position de stimuli présentés dans leur champ aveugle avec une très bonne performance. Dans une deuxième expérience, Cowey et Stoerig ont entraîné ces mêmes singes, dans la partie non affectée de leur champ visuel, à utiliser une touche particulière pour signaler les essais où aucun stimulus n'avait été présenté. Lorsqu'un stimulus était alors présenté dans le champ aveugle, les singes utilisaient cette touche signalant l'absence de stimulus, même lorsque les stimuli présentés étaient mieux contrastés que dans la première expérience. En d'autres termes, lorsqu'on leur en offre la possibilité, ces singes semblent témoigner de l'absence « d'accès conscient » à des stimuli présentés dans leur champ aveugle, bien qu'ils montrent de bonnes performances sur ces stimuli en situation de choix forcé. Une dissociation entre performance objective et rapport « subjectif » semble donc pouvoir être mise en évidence en l'absence d'instructions verbales.

La perception consciente, caractérisée en première approche par la possibilité de rapport explicite, semble correspondre à un ensemble de possibilités de traitement qui ne sont pas disponibles lors du traitement non-conscient. Notamment, Dehaene et Naccache mettent l'accent sur trois propriétés qui semblent caractéristiques de l'accès à la conscience (Dehaene and Naccache 2001) :

³ Il est important de souligner que l'accessibilité d'une information lors du traitement conscient est en premier lieu un phénomène « privé ». Le rapport explicite est, pour l'expérimentateur, un moyen de sonder ce phénomène privé.

1. **Maintien durable et explicite d'une information.** Si un traitement considérable peut être effectué en l'absence de conscience, ses effets semblent de courte durée. Par exemple, l'influence du traitement non-conscient d'un stimulus masqué sur la réponse à un stimulus qui lui succède ne semble pas persister au-delà d'un délai de quelques centaines de millisecondes entre les deux stimuli (Greenwald, Draine et al. 1996). Inversement, le traitement conscient semble associé à la capacité d'amplifier et de maintenir une information active pour des durées plus longues après la disparition du stimulus. Les expériences classiques de Sperling sur la mémoire iconique (Sperling 1960) montrent que lorsqu'un tableau de lettres est présenté brièvement, toute l'information visuelle est *potentiellement* disponible pour une durée de l'ordre de la seconde, mais que seule l'attention portée à certaines de ces lettres permet effectivement de maintenir et de rapporter l'identité de ces lettres. Au niveau neuronal, la propriété d'amplification et de maintien d'une information associée à la perception consciente semble se traduire par une activité de décharge soutenue bien au-delà de la première vague de décharge provoquée par la présentation d'un stimulus (Kovacs, Vogels et al. 1995; Lamme, Zipser et al. 2002).
2. **« Souplesse » de traitement.** Le traitement conscient semble offrir la possibilité de dépasser des schémas d'opérations mentales et de comportement automatiques en permettant la mise en œuvre de nouvelles combinaisons d'opérations, en adéquation avec le contexte du moment. Les situations dans lesquelles il est avantageux d'inhiber une association automatique, comme celle qui se manifeste dans l'effet Stroop, sont particulièrement révélatrices de cet aspect (Jacoby 1991; Merikle, Joordens et al. 1995). Merikle et collaborateurs (Merikle, Joordens et al. 1995) ont mis en œuvre une variante de l'effet Stroop en demandant à des sujets de désigner rapidement la couleur de chaînes de symboles qui leur étaient présentés. Chaque chaîne de symboles était précédée d'un nom de couleur. Classiquement, ce mot influence la rapidité des réponses des sujets à la chaîne de symboles en ralentissant les réponses si le mot amorce ne correspond pas à la couleur cible (ex. mot amorce « ROUGE », alors que la couleur à identifier est le vert), et en les accélérant si le mot désigne la couleur cible. Cependant, si dans 75% des cas, une cible verte est précédée du mot « ROUGE », et une cible rouge est précédée du mot « VERT », il est avantageux de dépasser l'association automatique pour tirer parti du nouveau caractère prédictif des mots amorces. Merikle et collaborateurs ont montré que cette stratégie n'était mise en œuvre que lorsque les mots amorces étaient bien visibles, ce qui se traduisait par un effet Stroop inverse, alors que l'effet Stroop classique prévalait lorsque les mots amorces étaient masqués (Merikle, Joordens et al. 1995). La perception

consciente semble donc permettre une certaines « souplesse » de traitement alors que le traitement non conscient semble fonctionner essentiellement selon des associations apprises de longue date et « automatisées ».

3. **Possibilité d'initier des comportements intentionnels.** Enfin, la possibilité d'effectuer des actions ou des opérations mentales intentionnelles semble également spécifique du traitement conscient. Cet aspect est particulièrement frappant dans le cas de troubles neurologiques tels que la vision aveugle. Notamment, Larry Weiskrantz remarque que les sujets porteurs d'une lésion dans V1 n'initient jamais spontanément une action en direction d'un stimulus présent dans leur champ aveugle (Weiskrantz 1997). La préservation de certaines informations visuelles dans leur champ aveugle ne peut être mise en évidence que lorsque l'on force ces patients à produire une réponse à ces stimuli. Dans l'exemple développé précédemment, le fait que les sujets soient incapables d'inhiber l'effet Stroop lorsque les mots amorces sont masqués semble également suggérer l'impossibilité d'initier des opérations intentionnelles en réponse à des stimuli non conscients : la présence d'un effet Stroop pour les mots masqués suggère que le sens du mot amorce a bien été extrait, pourtant les sujets semblent incapables d'utiliser cette information pour appliquer la stratégie appropriée à la situation actuelle.

Toutes ces observations désignent un ensemble cohérent d'opérations mentales qui semblent spécifiques du traitement conscient. En effet, si le lien entre ces différentes propriétés demande encore à être précisé empiriquement, elles apparaissent à première vue étroitement associées. Le maintien des informations extraites d'un stimulus, et notamment l'entrée de ces informations en mémoire de travail, semble nécessaire pour pouvoir mettre en œuvre une évaluation et éventuellement une manipulation stratégique de ces informations. La mise en œuvre de comportements intentionnels, notamment en rapport avec les objectifs personnels du moment, semble aussi étroitement liée à la possibilité d'évaluer les informations perceptives et de mettre en œuvre des comportements non stéréotypés.

En conclusion, si un traitement perceptif considérable peut s'effectuer en l'absence de conscience, la perception consciente d'un stimulus semble se réaliser dans le fait que les informations relatives à ce stimulus deviennent accessibles à un ensemble de traitements, allant de la possibilité de rapport explicite, à la possibilité de manipulation stratégique de cette information. C'est ce que nous entendons par le terme « accès à la conscience » ou « accès conscient ».

3. Les questions centrales de ce travail de thèse.

Peut-on établir une distinction nette entre traitement conscient et non-conscient ? Même si certains éléments empiriques indiquent que l'on puisse distinguer deux modes de perception avec des propriétés différentes, la relation entre perception consciente et non-consciente, et en particulier la nature de la *frontière* entre ces deux types de perception, reste encore à explorer et à préciser : existe-il un saut discontinu pour l'accès à la conscience ou existe-t-il un continuum de différents niveaux de perception ? Afin d'aborder cette question, nous nous sommes attachés à l'étude de la dynamique de la transition vers l'accès à la conscience. Ce travail de thèse s'organise principalement autour de deux objectifs :

1. Un premier objectif de ce travail de thèse est d'approfondir, d'un point de vue comportemental, la capacité de « rapportabilité » qui semble si étroitement associée au traitement conscient. Si la capacité de rapporter explicitement une perception semble une mesure privilégiée de l'accès à la conscience, dans le détail, la mise en œuvre de telles mesures « subjectives » ou « introspectives » pose certains problèmes d'interprétation. Par exemple, certains auteurs remarquent que si une personne dit ne pas avoir eu conscience d'un stimulus qui lui a été présenté, on ne peut pas exclure l'hypothèse que cette personne ait en réalité eu conscience d'une information partielle sur ce stimulus, lui permettant peut-être même d'identifier ce stimulus, mais insuffisante pour que cette personne juge l'avoir vu (Fuhler and Eriksen 1960). Nous avons donc tenté d'aborder la question délicate de la mesure de conscience, qui rejoint la question plus générale de la séparabilité entre perception consciente et non consciente, en développant un outil de mesure du rapport subjectif différent du choix forcé. Nous avons demandé à des sujets d'évaluer la visibilité subjective d'une cible visuelle sur une échelle continue lors du clignement attentionnel (ou attentional blink), qui affecte la perception consciente de ce stimulus. Nous avons utilisé cette mesure comme une sonde de la dynamique de l'accès à la conscience, qui fournit des indices sur les mécanismes neuronaux à l'origine de cet accès.
2. Dans le prolongement de ces premières études comportementales, nous avons tenté de préciser la dynamique temporelle des mécanismes neuronaux à l'origine de l'accès à

la conscience. Les techniques d'enregistrement et d'analyse actuelles nous permettent d'explorer plus avant non pas simplement quelles aires cérébrales sont impliquées dans le processus d'accès à la conscience, mais aussi d'aborder la question essentielle des *mécanismes neuronaux* associés à ce phénomène. Dans cette optique, l'étude du déroulement temporel des événements neuronaux semble particulièrement indiquée. Nous avons donc utilisé la technique d'électroencéphalographie (EEG) pour comparer le déroulement temporel des événements neuronaux évoqués par une cible visuelle au moment du clignement attentionnel en fonction de sa visibilité subjective, mesurée sur l'échelle. Ceci nous a permis de sonder l'existence d'une dissociation entre les mécanismes neuronaux associés à l'accès à la conscience et le traitement neuronal en l'absence d'accès conscient, et d'aborder empiriquement la question de la structure temporelle de la perception consciente.

Ce travail de thèse est essentiellement expérimental mais il est en étroite interaction avec un modèle neuronal : le modèle d'espace neuronal global de travail conscient (Dehaene, Kerszberg et al. 1998). Nous présenterons donc également comment ce modèle peut permettre de rendre compte des résultats expérimentaux que nous avons obtenus.

4. Annonce du plan suivi

Si notre démarche s'inscrit dans un cadre théorique particulier, il est important de considérer la richesse des possibilités qui sont envisagées dans d'autres théories, afin d'élargir notre champ de vue et de garder un esprit critique sur les possibilités d'interprétation de nos résultats. Dans la suite de cette première partie, nous présenterons donc un aperçu de la diversité des approches théoriques au problème de la perception consciente (Chapitre 2), avant de présenter plus en détail le modèle de l'espace neuronal global de travail conscient en le mettant en correspondance avec les résultats expérimentaux actuels sur les bases neurales de la perception consciente (Chapitre 3, Article 1). Nous dégagerons ensuite les motivations à l'origine de notre choix du protocole de clignement attentionnel pour étudier la dynamique de l'accès à la conscience, en proposant une synthèse de la littérature sur le phénomène de clignement attentionnel (Chapitre 4).

La Partie II présente notre contribution expérimentale :

- Des études comportementales testant l'existence d'une dissociation entre perception consciente et non consciente du point de vue de la capacité à rapporter un stimulus au moment du clignement attentionnel (Article 2).
- Une étude de modélisation (principalement réalisée par Stanislas Dehaene avec Jean-Pierre Changeux) proposant un modèle neuronal susceptible de rendre compte de nos résultats comportementaux (Article 3).
- Une étude d'électroencéphalographie étudiant les bases neurales de la dissociation entre traitement conscient et non-conscient observée en comportement. Dans cette étude, nous avons tenté de préciser la dynamique temporelle de l'accès à la conscience au niveau cérébral (Article 4).

Enfin, dans la Partie III, nous proposerons une discussion générale des résultats obtenus dans ces études en examinant dans quelle mesure ces résultats peuvent contribuer à préciser la dynamique de l'accès à la conscience et quels aspects restent encore à clarifier et à explorer.

Chapitre 2

Diversité des approches théoriques sur la perception consciente

Quels mécanismes sous-tendent la perception consciente ? La recherche de ces mécanismes et la recherche d'une définition scientifique de la notion intuitive de perception consciente procèdent d'un même mouvement, à la fois empirique et théorique. Il existe une grande diversité d'approches à ce double problème ⁴. La recherche sur la perception consciente bénéficie particulièrement de riches interactions entre théories et recherche empirique. Le développement des théories de la conscience a donné naissance à des idées et des concepts riches et divers qui stimulent et animent la recherche empirique.

Afin de donner un aperçu de la diversité et de la richesse des approches théoriques sur la perception consciente, nous avons choisi de faire « dialoguer » ces différents points de vue : existe-t-il des idées convergentes, au-delà de la diversité des terminologies propres à chaque théorie, et peut-on préciser quels sont les points de divergences entre différentes théories ? Nous organiserons ce dialogue autour de quatre thèmes qui animent les débats actuels sur la perception consciente ⁵.

⁴ Voir, par exemple, la bibliographie établie par Thomas Metzinger et David Chalmers, consultable à l'adresse www.philosophie.uni-mainz.de/metzinger

⁵ Les arguments développés dans ces différentes théories de la perception consciente se basent essentiellement sur des études dans la modalité visuelle, qui représentent la majeure partie des études sur la perception. Cependant, ces différentes théories ont souvent pour ambition de décrire les mécanismes qui sous-tendent le traitement conscient en général.

1. Existe-il des systèmes neuronaux « spécialisés » dans la perception consciente ?

Dans son livre « Consciousness Lost and Found », publié aux débuts de l'imagerie fonctionnelle, Larry Weiskrantz exprime sa confiance dans le fait que « les études d'imagerie pourrait être sur le point de révéler des structures jouant un rôle unique dans la conscience d'événements sensoriels » (Weiskrantz 1997, p. 214). Depuis, de nombreuses études ont effectivement montré que l'activation de certaines aires cérébrales, notamment des régions frontales, pariétales et cingulaires, semble spécifiquement associée à la perception consciente (Beck, Rees et al. 2001; Dehaene, Naccache et al. 2001; Vuilleumier, Sagiv et al. 2001; Marois, Yi et al. 2004) (voir Figure 1 ci-dessous). A-t-on pour autant découvert le « siège cérébral » de la conscience ? Est-ce que les informations sensorielles extraites au niveau de modules spécialisés sont envoyées vers ces aires de plus haut niveau qui centraliseraient l'expérience consciente ? Il semble que peu de théories actuelles soutiennent une thèse aussi forte. Mais de nombreuses théories voient dans cette observation la preuve qu'un réseau fronto-pariétal joue un rôle essentiel dans le traitement conscient : nécessaire mais pas suffisant (Dehaene and Naccache 2001; Rees, Kreiman et al. 2002; Crick and Koch 2003). De fait, les régions fronto-pariétales semblent permettre un traitement plus souple des stimuli extérieurs : la mise en œuvre de ces régions permet de dépasser les associations stimulus-réponses stéréotypées par la prise en compte du contexte actuel, des événements passés, des buts et des motivations de l'individu. Notamment, le cortex intrapariétal et le cortex frontal supérieur paraissent particulièrement impliqués dans les processus attentionnels, c'est-à-dire les processus de sélection des stimuli ou des représentations pertinentes qui pourront faire l'objet d'un traitement plus poussé (voir notamment un article de revue : (Corbetta and Shulman 2002)). Les régions frontales, et en particulier le cortex préfrontal, jouent un rôle essentiel dans la résolution de problèmes complexes et la planification du comportement en fonction du contexte et des buts du moment (Koechlin, Ody et al. 2003).

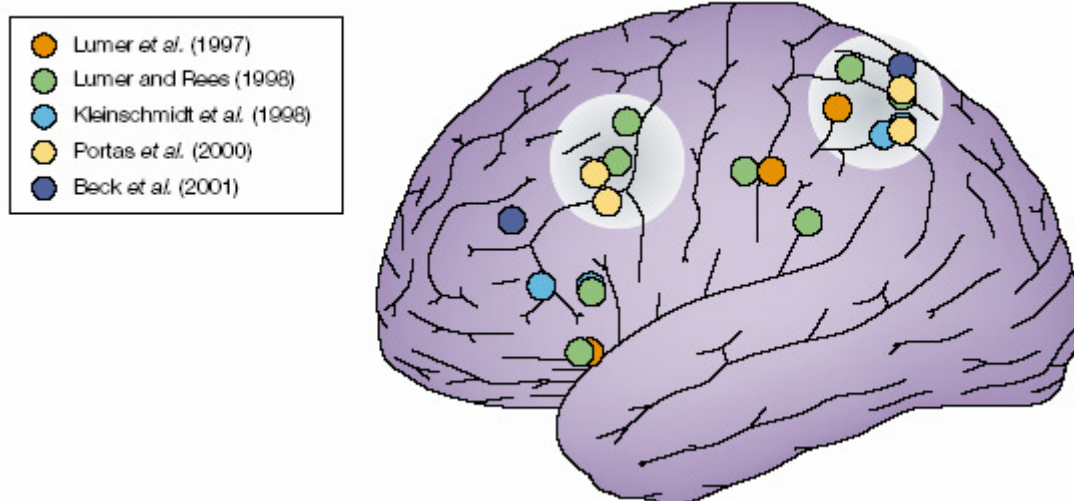


Figure 1. Corrélats de la perception consciente dans le lobe pariétal et le lobe frontal. (reproduit de Rees, Kreiman et Koch, 2002)

Aires pariétales et préfrontales montrant une activation qui corrèle avec la perception visuelle consciente dans différentes études d'imagerie (voir légende). Les disques de couleur sont placés au point central de ces différentes activations et représentés sur un cerveau standard. On remarque une concentration de ces activations dans le cortex pariétal supérieur et le cortex préfrontal dorsolatéral (signalés par des disques larges plus clairs).

De manière générale, de nombreuses théories postulent donc que la perception consciente correspond à un mécanisme de collaboration entre les aires sensorielles et ce réseau fronto-pariétal, l'ensemble pouvant constituer, selon le terme de Bernard Baars, un « espace de travail global » (Baars 1989). Dans le détail, il existe des différences au sein de ces théories, dans le rôle et le poids attribué au réseau fronto-pariétal dans cette collaboration. Francis Crick et Christof Koch insistent sur une asymétrie forte entre l'avant et l'arrière du cerveau : les régions à l'avant du sulcus central pourraient être considérées comme un « homonculus » qui « regarde » les systèmes sensoriels (Crick and Koch 2003), un idée décrite par le philosophe Daniel Dennett (Dennett 1992). Cette asymétrie se traduirait par des propriétés dynamiques différentes entre les coalitions neuronales ⁶ s'établissant à l'arrière et à

⁶ Une coalition neuronale est une assemblée de neurones présentant une activité cohérente. Les neurones participant à une même coalition coopèrent par un renforcement mutuel de leur l'activité. Cette idée, notamment formulée par Hebb (Hebb, D. O. (1949). The organization of behavior. New York, Wiley.), est souvent associée à l'idée de compétition entre différentes coalitions.

l'avant du cerveau. Ces différentes coalitions pourraient interagir, mais « pas de manière totalement réciproque ». En revanche, Dehaene et collaborateurs considèrent que le rôle essentiel du réseau fronto-pariétal est d'établir et de maintenir un état transitoirement stable de communication au sein d'un espace de travail. Cet espace de travail pourrait être considéré comme une seule grande coalition, dont les contours sont orientés selon le contexte et les objectifs du moment, grâce à l'implication de ce réseau fronto-pariétal.

Un autre point de divergence concerne les aires qui peuvent ou non participer directement à la conscience. Crick et Koch proposent que l'aire V1 ne peut participer directement à la conscience car il n'existe pas de connexion directe entre V1 et le cortex frontal (Crick and Koch 1995). En d'autres termes, une propriété uniquement codée dans V1 et qui n'est pas transmise telle quelle dans les étapes ultérieures du traitement visuel (cortex extrastrié), ne devrait pas pouvoir être accessible à la conscience. Dehaene et Naccache proposent des critères plus larges pour envisager quels types d'information peuvent accéder à la conscience : premièrement, cette information doit être représentée de manière active dans le comportement de décharge d'une ou plusieurs assemblées neuronales, deuxièmement, ces assemblées doivent posséder des connexions leur permettant d'entretenir une amplification mutuelle soutenue avec d'autres assemblées pour constituer un espace global de travail (Dehaene and Naccache 2001). Selon le deuxième critère, il n'est pas nécessaire qu'il existe une connexion directe entre une aire sensorielle et le cortex frontal pour que cette aire participe à l'espace global de travail conscient, contrairement à ce que proposent Crick et Koch. Le premier critère formulé par Dehaene et collègues, en revanche, est partagé par de nombreuses théories. Il exclut de la conscience les informations qui sont présentes de manière latente, c'est-à-dire sous la forme d'une connectivité préétablie au sein d'un réseau. Par exemple, nous pouvons consciemment estimer la provenance spatiale d'un son, mais nous sommes incapables de rapporter les informations qui permettent cette estimation, en particulier le délai interaural, c'est-à-dire la légère différence dans le temps d'arrivée du son à chacune des oreilles en fonction de sa provenance. Ce délai est codé directement dans la longueur de certains axones contactant l'olive supérieure depuis le noyau cochléaire (Smith, Joris et al. 1993).

Dans son livre « Consciousness explained », le philosophe Daniel Dennett s'oppose à l'idée qu'il puisse exister une région unique du cerveau responsable de la conscience, « contemplant » et centralisant les informations des autres régions (Dennett 1992). Il favorise l'idée d'une architecture neuronale qui ne contient pas de système « spécialisé » dans la

perception consciente mais dont l'activité est dominée tour à tour par différentes coalitions, à l'image du modèle computationnel de Pandemonium décrit par Selfridge. Parmi les multiples représentations qui peuvent coexister à un instant donné dans cette architecture, une représentation pourrait gagner la compétition et devenir transitoirement dominante grâce à une forme « d'auto-organisation » (Dennett 1992). Cependant, dans un article plus récent, Dennett ne semble pas hostile à l'idée qu'un réseau fronto-pariétal puisse jouer un rôle important dans l'organisation de la compétition entre représentations rivales (Dennett 2001).

De nombreuses théories actuelles semblent donc attribuer un rôle central au réseau fronto-pariétal dans la perception consciente. Cependant, ce point de vue ne fait pas l'unanimité et certaines théories s'opposent à cette proposition. C'est le cas notamment de la théorie des « micro-consciences » développée par Semir Zeki (Zeki and Bartels 1999; Zeki 2003). Cette théorie met l'accent sur l'organisation modulaire du système visuel : le système visuel comporte des aires ou « modules » spécialisés dans le traitement de certains attributs d'un stimulus visuel, et largement indépendants les uns des autres (Zeki 1990; Zeki, Watson et al. 1991). Par exemple, l'aire V4 est spécialisée dans le traitement de la couleur, et l'aire V5 est spécialisée dans le traitement du mouvement (Livingstone and Hubel 1988; Zeki, Watson et al. 1991). Semir Zeki et ses collaborateurs proposent que des « micro-consciences » se constituent dans chacun de ces modules. On pourrait qualifier cette approche de « modularité de la conscience » : la perception consciente serait en quelque sorte « éclatée » en de multiples micro-consciences portant sur chacun des attributs du stimulus. Cette hypothèse pourrait sembler en contradiction avec de nombreuses études en neuro-imagerie montrant qu'un stimulus non consciemment perçu peut entraîner une activation des aires visuelles (Vuilleumier, Sagiv et al. 2001; Moutoussis and Zeki 2002). Cependant, la perception consciente d'un stimulus est souvent associée à une *augmentation* de cette activité. La théorie des « micro-consciences » suggère donc que la perception consciente d'un attribut visuel dépend du *niveau d'activité* au sein du module spécialiste de cet attribut. Comment une augmentation d'activité dans un module, associée à une « micro-conscience », se traduit-elle à l'échelle des neurones ? Elle pourrait correspondre soit au recrutement d'une population particulière de cellules au sein de ce module, inactives lors du traitement non-conscient, soit à une augmentation de l'activité de décharge des cellules de ce module, soit à un renforcement de l'entrée synaptique vers ces cellules (ffytche 2002; Zeki 2003).

Cette approche propose donc une structure originale pour la perception consciente, qui serait éclatée en plusieurs micro-consciences. Cependant, elle ne propose pas de

caractérisation psychologique de ce qu'est la perception consciente, et certaines questions restent en suspens. En particulier, comment une augmentation d'activité, isolée dans une aire spécifique du système visuel, peut-elle rendre compte de propriétés du traitement conscient observables en comportement ? Comment lier ce mécanisme à la « phénoménologie » du traitement conscient ? De manière générale, les théories soutenant l'idée d'une conscience « localisée » dans une région isolée du cerveau semblent déconnecter la notion de conscience du comportement (Dennett 1992).

En résumé, il semble que les différentes positions théoriques sur l'existence de systèmes spécialisés dans la perception consciente s'organisent selon deux pôles : l'idée que la perception consciente est « générée » indépendamment dans différents modules sensoriels (« micro-consciences »), et l'idée qu'il existe des aires de haut niveau qui centralisent les informations sensorielles pour la perception consciente. De nombreuses théories adoptent une position intermédiaire, postulant que toutes, ou la plupart des régions cérébrales participent potentiellement à la conscience, mais que certaines régions, fronto-pariétales notamment, jouent un rôle central en biaisant la compétition vers l'une ou l'autre des représentations disponibles selon leur pertinence pour l'individu et ses objectifs du moment.

2. Rôle de la communication entre plusieurs aires cérébrales dans la perception consciente

Un nombre croissant de théories attribuent un rôle central à la communication longue distance entre différentes aires cérébrales dans la perception consciente. C'est le cas en particulier des théories qui considèrent que la perception consciente se réalise dans la possibilité de transmettre globalement les informations sensorielles ou conceptuelles (par exemple, le sens d'un mot) extraites au niveau de modules spécialisés. Une idée que Daniel Dennett traduit dans l'expression suivante : une représentation consciente est une représentation qui atteint un état de « célébrité dans le cerveau » ou « fame in the brain » (Dennett 2001). L'argument théorique à l'origine de cette hypothèse a été clairement explicité notamment par Bernard Baars : le cerveau est une « machine » massivement parallèle, or la perception consciente apparaît comme un processus sériel, limitée à un contenu cohérent à la fois (Baars 1993). La perception consciente paraît briser la modularité, la spécialisation du cerveau, en instaurant une coopération entre ces différents systèmes qui serait alors mobilisés

dans une action cohérente. La notion de communication longue distance tente de rendre compte d'une propriété essentielle de la perception consciente sur laquelle nous avons insisté dans le Chapitre 1 : « l'accès ». Par exemple, la communication longue distance semble pouvoir rendre compte de la possibilité de rapporter verbalement un stimulus visuel, en mettant en communication les aires visuelles et les aires du langage. La communication entre des aires sensorielles et des aires frontales peut permettre également l'utilisation stratégique des informations sensorielles, qui semble caractéristique de la perception consciente.

Quels types de connexions pourraient sous-tendre la perception consciente ? Varela et collaborateurs proposent de distinguer les interactions « locales », qui se forment à un même niveau hiérarchique entre des aires distantes de moins d'1 cm, avec des délais de conduction de 4-6 ms, et les interactions longue distance qui impliqueraient des aires distantes de plus d'1 cm (délais de transmission de 8 à 10 ms) (Varela, Lachaux et al. 2001). De nombreuses théories considèrent que seule cette connectivité longue distance, impliquant des connexions cortico-corticales réciproques, ascendantes et descendantes, par exemple entre les aires visuelles et le cortex pariétal ou le cortex frontal, jouent un rôle central dans la perception consciente, tandis que la connectivité locale sert le traitement efficace de l'information sans pour autant permettre l'accès global caractéristique de la conscience. Ces théories insistent donc sur l'importance des *boucles récurrentes* dans la perception consciente (Tononi and Edelman 1998; Lamme and Roelfsema 2000; Varela, Lachaux et al. 2001; Dehaene and Changeux 2004) : la communication doit s'établir de manière réciproque entre différents niveaux hiérarchiques pour permettre une coopération transitoirement stable. En effet, de nombreuses études montrent que la perception consciente est souvent associée, en IRMf, à une augmentation de la corrélation fonctionnelle entre des aires distantes (Lumer and Rees 1999; Dehaene, Naccache et al. 2001), et en MEG et en EEG, à une augmentation de la synchronie de phase⁷ à longue distance dans certaines bandes de fréquence, en particulier gamma (de 25 à 70 Hz), et bêta (de 12 à 25 Hz) (Rodriguez, George et al. 1999; Varela, Lachaux et al. 2001; Gross, Schmitz et al. 2004).

⁷ **Synchronie de phase.** Deux régions cérébrales distantes peuvent montrer une activité d'oscillation dans une bande de fréquence donnée (par exemple autour de 40 Hz : l'activité augmente et diminue par cycles de 25 ms), sans que pour autant ces deux activités soient corrélées. Cependant, si pendant une certaine période de temps, les deux activités atteignent leur pic toujours en même temps, ou qu'il existe un délai fixe entre le pic de la première et de la seconde, ces régions sont alors en synchronie de phase ce qui suggère des connexions actives entre ces deux régions.

Parmi les théories qui considèrent la communication longue distance comme essentielle à la perception consciente, certaines théories proposent que, au sein de chaque aire cérébrale, seule une sous-population de neurones possède des connexions longue distance leur permettant de participer à la perception consciente (les « neurones de l'espace de travail »), tandis que d'autres neurones n'y participent jamais (Jasper 1998; Dehaene and Changeux 2004). Certaines études d'enregistrement intracrânien chez des singes éveillés peuvent illustrer cette idée : dans des expériences de rivalité binoculaire, Leopold et Logothetis ont montré qu'au sein du cortex visuel, seule une sous-population des neurones enregistrés montrent une modulation forte de leur taux de décharge en fonction de la perception (qui alterne entre les images différentes présentées à chaque œil) tandis que d'autres neurones montrent un taux de décharge constant en rapport avec le stimulus extérieur qui reste constant (Leopold and Logothetis 1996). Cette sous-population de neurones, dont le comportement suit la perception, semble un bon candidat pour ce que Dehaene et collègues nomment les « neurones de l'espace de travail ». Cependant, d'autres théories qui insistent également sur l'importance des connexions longue distance, ne font pas l'hypothèse qu'il existe une population particulière de neurones pouvant participer au « noyau dynamique » de la perception consciente (Tononi and Edelman 1998).

Certaines théories, comme la théorie des micro-consciences (voir paragraphe 1 ci-dessus) adoptent un point de vue radicalement opposé à cet ensemble de théories. En effet, dans la théorie des micro-consciences, la conscience est avant tout une propriété locale des modules corticaux. Cette théorie postule cependant qu'un liage peut se produire entre différents attributs d'un stimulus visuel, impliquant des connexions parallèles entre les différents systèmes spécialistes. Mais ce phénomène correspondrait à un niveau supérieur de perception nommé « macro-conscience » (Zeki 2003). Ce liage ne serait pas nécessaire à la conscience, et se produirait après l'établissement de micro-consciences.

Entre un état global de communication longue distance, et un traitement confiné à un module, il existe de nombreux intermédiaires. En particulier, il est très probable que certaines boucles de communication « locales » s'établissent rapidement après la première vague ascendante de traitement, sans pour autant engager un état global dominant. A partir de cette observation, Viktor Lamme a récemment proposé une distinction entre trois niveaux de traitement perceptif, basés sur trois niveaux de communication neuronale (Lamme 2004). (1) Le traitement non-conscient correspondrait uniquement à la vague ascendante du

traitement, impliquant des connexions successives des niveaux les plus bas vers des niveaux plus élevés dans la hiérarchie corticale, par exemple, pour un stimulus visuel, depuis l'aire V1 (cortex strié, activé dès 40 ms après l'apparition du stimulus), vers les aires visuelles extra-striées (la plupart étant activées 80 ms après le stimulus), jusqu'au-delà du système visuel proprement dit, par exemple le cortex moteur (120 ms après le stimulus). (2) Un premier niveau de traitement conscient serait réalisé dès la mise en œuvre de connexions récurrentes à un niveau local, entre deux régions proches dans la hiérarchie du traitement cortical. Viktor Lamme suggère que ce niveau de traitement pourrait correspondre à ce que le philosophe Ned Block nomme la « conscience phénoménale » en l'absence d'accès (Block 1995). (3) Enfin, l'accès conscient correspondrait à l'établissement de communications récurrentes impliquant des aires exécutives ou mnésiques (de mise en mémoire), permettant notamment de rapporter l'expérience sensorielle. Dans cette optique, l'attention serait nécessaire seulement pour la conscience d'accès, mais la conscience phénoménale pourrait se produire en l'absence d'attention.

On peut noter que la distinction entre deux types de conscience (2 et 3) est uniquement basée sur des critères neurophysiologiques. Si, dans le cas du traitement récurrent sans accès global, le sujet est incapable de se rapporter à lui-même ou de rapporter à un expérimentateur son expérience, il paraît un peu arbitraire de qualifier ce traitement de conscient. En effet, on pourrait également proposer que le traitement non-conscient peut être plus ou moins profond ou plus ou moins élaboré en fonction de l'implication de certaines boucles locales, mais que le traitement conscient se caractérise justement par la possibilité d'accès (ce qui est la position que nous adoptons ici).

En résumé, de nombreuses théories actuelles semblent s'intéresser à la communication longue distance, comme caractéristique essentielle de la perception consciente. Dans le même mouvement, on observe un important développement de méthodes permettant de sonder expérimentalement les connexions fonctionnelles entre régions distantes, à la fois en IRMf, avec le développement de méthodes d'analyse des corrélations fonctionnelles, et en EEG/MEG, avec le développement de méthodes spectrales, qui s'intéressent à l'oscillation du signal dans différentes bandes de fréquence, et qui permettent notamment d'analyser la synchronie de phase entre régions distantes. Des méthodes récentes proposent même d'analyser la synchronie de phase entre différentes sources cérébrales reconstruites à partir du signal MEG (Gross, Schmitz et al. 2004). Cependant, l'anatomie de ces connexions longue distance, qui commence à être explorée in vivo chez l'homme grâce à

l'imagerie de diffusion, ainsi que les mécanismes de leur mise en œuvre restent encore mal connus.

3. Structure temporelle de la perception consciente : un flux, des instantanés, ou plusieurs consciences asynchrones ?

En 1890, dans « The Principles of Psychology », William James propose une analyse introspective fine de la dynamique temporelle du « flux de la pensée » (James 1890). Il dégage notamment deux caractéristiques de ce flux : il est toujours changeant et sensiblement continu. Tout état mental paraît influencé par l'état précédant, et est souvent en « anticipation » de l'état suivant, de telle sorte que la transition entre deux états successifs n'est jamais une coupure radicale. Même lorsqu'un coup de tonnerre survient dans le silence et semble nous arracher à nos pensées précédentes, William James remarque que la conscience du tonnerre est influencée par la « conscience » du silence qui précède : ce que nous percevons est le *contraste* entre ces deux instants. Pour décrire la structure du flux de la pensée, William James adopte la métaphore du vol d'un oiseau : ce flux apparaît comme une alternance d'instantanés relativement stables pendant lesquels la conscience est posée sur un objet particulier, comme un oiseau sur une branche, et de phases de transition ou de « vol », rapides, difficiles à saisir et à décrire introspectivement, mais qui appartiennent également à la conscience et qui forment un lien entre les différentes phases de « pose ». L'analyse introspective proposée par William James peut constituer un point de départ pour proposer, à la lumière des connaissances actuelles, des mécanismes qui pourraient être à l'origine de ce flux, ou de cette impression de flux.

Au sein des théories contemporaines, Daniel Dennett, dans son livre « Consciousness Explained », propose une approche originale à la question du temps de la conscience (Dennett 1992). Il critique l'idée qu'il puisse exister « une ligne d'arrivée » de la perception consciente, c'est à dire un moment précis et un lieu privilégié dans le cerveau où l'expérience consciente se produit. Dennett propose que la conscience est distribuée dans le temps et dans l'espace du cerveau : l'expérience consciente serait le produit de nombreux processus d'interprétation ⁸,

⁸ Le cerveau est en effet un interprète du monde extérieur. Dennett prend notamment l'exemple du phénomène de « mouvement apparent » : lorsque deux points lumineux, distants de quelques degrés d'angle visuel, apparaissent successivement sur un écran à un intervalle de quelques dizaines de millisecondes, l'impression

sujets à de constantes révisions éditoriales générant des « versions multiples » (ou « multiple drafts »), dont aucune ne peut être considérée comme étant la version définitive. Le fait de rapporter un stimulus oblige le sujet à précipiter ou figer une interprétation, mais, selon Dennett, il n'y a pas de raison d'attribuer un statut particulier à cette interprétation comme étant le reflet d'un unique contenu de conscience. Finalement, puisque l'expérience est distribuée dans le temps et dans l'espace, il est impossible de dater précisément la prise de conscience d'un objet ou d'un évènement, de la même manière qu'il est impossible de dire précisément quand l'Empire Britannique dans son ensemble a été informé du traité mettant fin à la guerre de 1812 : est-ce au moment de la signature du traité en Belgique, ou au moment où l'information est parvenue à Buckingham Palace, ou encore au moment où les troupes britanniques, entre-temps impliquées dans une bataille inutile à la Nouvelle-Orléans, ont reçu la nouvelle ?

Au sein de l'hypothèse des micro-consciences, Zeki et ses collaborateurs considèrent en revanche qu'il est possible de dater chacune de ces micro-consciences produites dans les différents modules du système visuel. Ils proposent également qu'il existe une asynchronie perceptive : à des échelles de temps inférieures à la centaine de millisecondes, chaque module atteint son « point d'arrivée perceptif » à un temps différent, qui dépend de la durée nécessaire à l'identification de l'attribut particulier traité au niveau de ce module (Zeki and Bartels 1999; Zeki 2003). Sur la base d'expériences psychophysiques (Arnold, Clifford et al. 2001; Moutoussis and Zeki 2002), Zeki et ses collaborateurs proposent, par exemple, que la perception des couleurs survient environ 30 ms avant la perception de l'orientation, qui elle-même est en avance de 40 ms sur la perception du mouvement . A une échelle de temps plus importante, au-delà de 500 ms, le résultat des opérations effectuées au niveau de chacun des systèmes peut être « intégré » grâce aux connexions existant entre les différents systèmes. Cette « macro-conscience » peut refléter l'asynchronie des micro-consciences, par exemple dans des erreurs de « liage » entre une couleur et un mouvement ou une forme. Mais encore une fois, ce n'est pas le liage lui-même qui mène à l'expérience consciente.

subjective est celle d'un point unique se déplaçant sur l'écran. Si, de plus, les deux points sont de couleur différente, le point unique subjectif apparaît comme changeant de couleur à mi-parcours entre sa position initiale et finale. Ce phénomène dénote une interprétation ou une réinterprétation, après l'apparition du deuxième point, de ce qui s'est produit dans l'intervalle entre la présentation des deux points.

D'autres théories proposent une structure temporelle encore différente : la perception consciente serait constituée d'une succession « d'instantanés », c'est-à-dire une succession d'états transitoirement stables ou « métastables » dans lesquels un contenu conscient est maintenu dans une interprétation cohérente, séparés par des périodes de transition rapides. (Lehmann, Strik et al. 1998; Varela, Lachaux et al. 2001; Crick and Koch 2003; VanRullen and Koch 2003; Dehaene and Changeux 2004). Basé sur des observations empiriques (par exemple, durée des périodes de synchronie dans la bande de fréquence gamma - autour de 40Hz – en situation de perception consciente (Rodriguez, George et al. 1999)) beaucoup de ces théories s'accordent sur l'idée que ces étapes de stabilité pourraient avoir une durée de l'ordre de quelques centaines de millisecondes. Crick et Koch remarquent cependant que la durée de ces « instantanés » est probablement variable, notamment en fonction de la nature du stimulus perçu (Crick and Koch 2003). Il est également probable que cette durée dépende de la tâche à effectuer sur le stimulus perçu.

Quels mécanismes neuronaux pourraient permettre le maintien d'états globalement stables pendant une certaine durée ? L'idée qu'il existe une succession d'états métastables est liée à l'hypothèse que la perception consciente correspond à la mise en œuvre de boucles récurrentes impliquant des aires cérébrales distantes. En effet, les mécanismes d'auto-amplification au sein d'une coalition de neurones, permis par de telles boucles récurrentes, peuvent conduire à une période de stabilisation de cette coalition, en maintenant un haut niveau de décharge des neurones qui la composent (correspondant au contenu conscient présent), et peut-être également en empêchant temporairement sa déstabilisation par des représentations concurrentes. L'établissement et le maintien de ces liens à longue distance pourraient se manifester en MEG et en EEG par des périodes de synchronie entre sources distantes dans les bandes de fréquences gamma (25 à 70 Hz) et bêta (12 à 25 Hz), pouvant correspondre à des « moments perceptifs » (Varela, Lachaux et al. 2001). Dehaene, Changeux et collaborateurs proposent un scénario pour l'établissement de ces états métastables, basé à la fois sur des observations empiriques et sur des simulations du modèle de l'espace global de travail conscient (Dehaene, Kerszberg et al. 1998; Dehaene, Sergent et al. 2003; Dehaene and Changeux 2004) : lorsqu'un stimulus est présenté, il entraîne un traitement subliminal durant environ 100 à 200 ms. Cette première étape de traitement peut être suivie d'une transition soudaine, non-linéaire vers un état métastable d'amplification globale de l'activité cérébrale en relation avec ce stimulus, pouvant durer 200 à 300 ms et correspondant au traitement conscient de ce stimulus. Enfin, certaines observations suggèrent l'existence d'un mécanisme de découplage actif permettant la déstabilisation d'un état et la transition vers un autre

moment perceptif (Varela, Lachaux et al. 2001). Ce mécanisme correspondrait à une désynchronisation ou « dispersion de phase » dans l'activité de régions cérébrales distantes dans certaines bandes de fréquence, notamment gamma (Rodriguez, George et al. 1999).

Comment ces instantanés s'insèrent-ils dans l'activité spontanée du cerveau ? Certains rythmes endogènes lents observés dans le cerveau pourraient structurer la succession des « instantanés » de conscience (Varela, Lachaux et al. 2001; VanRullen and Koch 2003). En particulier, le rythme alpha (8 à 12 Hz), engendré par certaines populations de neurones thalamiques contactant tout le cortex, et modulées en retour par le cortex, pourrait déterminer quels éléments participent ensemble à un même « moment de conscience » (VanRullen and Koch 2003). Expérimentalement, ceci pourrait se manifester par le fait que deux stimuli extérieurs présentés lors d'un même cycle alpha sont jugés simultanés, même si en réalité ils n'ont pas été présentés simultanément, mais avec un délai inférieur à 100 ms (le temps d'un cycle alpha). Dans cette optique, il existerait donc un mécanisme d'échantillonnage discret pour la perception consciente, essentiellement basé sur le rythme alpha, ce que semblent suggérer certaines observations empiriques (VanRullen and Koch 2003). Cependant, la durée de ces périodes discrètes d'échantillonnage n'est pas rigide et pourrait être influencée par les stimuli eux-mêmes (en particulier par leur caractère saillant ou non), par l'état attentionnel du sujet et la tâche à effectuer sur ces stimuli. Le démarrage d'un nouveau cycle pourrait être déclenché par l'apparition d'un stimulus, ou par une saccade oculaire (VanRullen and Koch 2003). Dehaene et collaborateurs proposent également que, pour des stimuli présentés au seuil de perception, les fluctuations spontanées dans l'activité cérébrale peuvent déterminer si le stimulus accède ou non à la conscience (Dehaene and Changeux 2004; Dehaene and Changeux 2005). Super et collaborateurs ont en effet observé que des changements dans le taux de décharge de neurones enregistrés dans le cortex visuel de singes 100 ms avant la présentation d'un stimulus permettent de prédire en partie si ce stimulus sera rapporté par le singe (Super, van der Togt et al. 2003).

Finalement, l'hypothèse des « instantanés » est en accord avec la notion que le contenu de la perception consciente est en perpétuel changement. En revanche, elle semble en désaccord avec l'idée, formulée par William James, d'un « flux de la pensée ». En effet elle propose des instants discrets de conscience, séparés par des transitions abruptes, alors que William James propose un flux sensiblement continu. Cependant, l'idée d'instantanés n'implique pas nécessairement que ces instantanés soient totalement décorrélés les uns des autres. Il est possible que chaque instantané soit influencé non seulement par la stimulation extérieure, mais aussi par l'état cérébral précédant. Est-ce le cas, et si oui, comment se

manifeste cette influence ? Ces questions semblent peu abordées dans les différentes théories, peut-être parce qu'elles sont encore difficiles à appréhender expérimentalement.

En conclusion, selon le mécanisme neuronal proposé pour rendre compte de la perception consciente, les différents auteurs arrivent à des conclusions très contrastées concernant la dynamique temporelle du traitement conscient : un flux continu, des versions multiples, plusieurs consciences asynchrones ou encore des instantanés. La dynamique temporelle peut être considérée comme un « marqueur » de mécanismes neuronaux sous-jacents. L'étude expérimentale de cette dynamique pourrait donc jouer un rôle important pour sonder les mécanismes neuronaux de la perception consciente et pour distinguer ou faire évoluer les différentes théories de la conscience.

4. Relation entre perception consciente et action

Perception consciente et action sont-elles toujours couplées ? Nos actions reposent-elles nécessairement sur les informations sensorielles qui entrent dans le champ conscient ? Dans de nombreux cas, il semble que l'on puisse observer une dissociation entre perception consciente et action motrice. En particulier, il semble que, dans certaines conditions, nous n'utilisons pas les mêmes informations visuelles pour la perception consciente, qui se manifeste notamment dans le rapport verbal des sujets, et pour l'action, en particulier saccades oculaires, pointage ou saisie d'un objet (Bridgeman, Lewis et al. 1979; Goodale, Pelisson et al. 1986; Stottinger and Perner 2005). Des études neuropsychologiques ont montré que cette dissociation semble basée sur une distinction anatomique entre la voie ventrale du système visuel, depuis le cortex strié vers le cortex inférotemporal, et la voie dorsale du système visuel, depuis les aires extrastriées vers la partie postérieure du lobe pariétal. La voie ventrale serait essentiellement dévolue à la « vision pour la perception » et la voie dorsale à la « vision pour l'action » (Milner and Goodale 1995). En effet, tandis que certaines lésions dans la voie dorsale provoquent un déficit pour diriger des actions motrices vers des objets (ataxie optique) mais affectent peu la perception consciente (par exemple juger de l'orientation d'une ligne), certaines lésions de la voie ventrale ont l'effet inverse : Goodale, Milner et collaborateurs ont montré qu'un patiente agnosique, incapable notamment de juger l'orientation d'une ligne, était néanmoins capable d'utiliser correctement l'information d'orientation d'une ligne pour diriger une action motrice (Goodale, Milner et al. 1991).

Sur la base de ces observations, David Milner a suggéré que seule la voie ventrale du système visuel est responsable de la génération des percepts visuels tandis que la voie dorsale n'est pas directement impliquée dans la conscience visuelle ⁹ (Milner 1998). L'implication d'une troisième voie, anatomiquement située à la frontière entre voie ventrale et voie dorsale, et comprenant notamment la région temporale supérieure, pourrait conduire de manière unique à la conscience de ces percepts générés dans la voie ventrale (Milner 1998). Dans cette optique, perception et action peuvent apparaître comme deux modes de traitement de l'information largement indépendants, l'un conscient, l'autre non-conscient.

Cependant, il existe de riches interconnexions anatomiques entre voie dorsale et voie ventrale du système visuel, ce qui semble se traduire en comportement par de nombreux exemples d'interactions entre traitement « cognitif » de l'information, principalement associé au contenu conscient, et traitement sensori-moteur. En effet, de manière évidente, la perception consciente peut déclencher une action, mais aussi jouer un rôle important dans la configuration du programme moteur. En particulier, la reconnaissance d'un objet peut fournir des informations précieuses au système moteur, par exemple sur son poids. Inversement, les représentations sensori-motrices semblent pouvoir structurer la perception consciente dans l'espace. Par exemple, Rossetti et collaborateurs ont entraîné des patients souffrant d'une négligence de l'hémi-champ visuel gauche à adapter leurs actions de pointage au port d'un prisme qui dévie le champ visuel vers la droite, les obligeant donc à dévier systématiquement leurs actions vers la gauche par rapport à leurs actions spontanées en début d'expérience (Rossetti, Rode et al. 1998). L'adaptation et l'amélioration de l'héminégligence par cette technique se manifestent non seulement dans des tâches visuo-motrices, mais se généralisent également à des tâches reposant sur des représentations purement cognitives, comme l'imagerie mentale (par exemple, description d'un environnement visuel mémorisé) (Rode, Pisella et al. 2003). Finalement, les interactions entre perception et action semblent dépendre de l'échelle de temps et de la nature de l'action considérées (Rossetti and Pisella 2002). Certaines actions rapides et immédiates dirigées vers un objet, comme une saccade oculaire, une action de pointage ou de saisie, semblent utiliser des informations qui ne sont pas nécessairement accessibles à la conscience, ce qui suggère que nombre de nos actions sont

⁹ En particulier, le codage de l'information dans la voie ventrale semble adapté à la possibilité de stockage et de retrait de cette information en mémoire, contrairement au codage dans la voie dorsale qui semble adapté au contrôle immédiat de l'action.

effectuées en mode « zombie », c'est-à-dire sans passer par le « contrôle » conscient (Crick and Koch 2003). Cependant, pour des mouvements plus lents ou plus complexes, ou lorsqu'il existe un délai plus long entre la présentation du stimulus et l'action, l'action motrice semble reposer sur une représentation consciente du stimulus, et il n'existe plus de dissociation stricte entre vision pour l'action et vision pour la perception (Rossetti and Pisella 2002).

La « théorie sensori-motrice » de la conscience, proposée par Kevin O'Regan, Alva Noë et collaborateurs, met l'accent sur les interactions entre perception et action en suggérant que les interactions sensori-motrices *constituent* la perception consciente (O'Regan and Noe 2001). Cette théorie tente de répondre à ce que certains philosophes ont appelé le « problème difficile de la conscience » ou le « fossé explicatif » : comment la qualité ressentie de notre perception (ou « qualia »), pourrait-elle être « produite » par l'activité neuronale ? Selon la théorie sensori-motrice, les interactions sensori-motrices pourraient rendre compte de la richesse et du caractère qualitatif de la perception consciente. Par exemple, pourquoi une sensation visuelle est-elle ressentie comme étant de nature différente d'une sensation tactile ou auditive ? Le fait que des sensations visuelles, tactiles ou auditives soit médiées par des activités neuronales différentes, mettent en jeu des circuits neuronaux différents, ne semble pas suffire, en soi, à expliquer la différence ressentie. Kevin O'Regan et collaborateurs remarquent que ce qui distingue fondamentalement une modalité sensorielle d'une autre réside dans le fait que chaque modalité sensorielle suit des lois de « contingence sensori-motrices » qui lui sont propre, c'est-à-dire des lois spécifiques liant la modification d'une entrée sensorielle suite à une action motrice. Par exemple, lorsque les yeux bougent, la stimulation sensorielle sur la rétine subit des distorsions bien particulières, déterminées par la taille de la saccade, la forme de la rétine et la nature du système optique que constitue l'œil. Les lois qui régissent ces distorsions typiquement « visuelles » sont très différentes de celles qui régissent l'exploration de l'environnement auditif, modalité dans laquelle les mouvements des yeux sont inopérants, tandis que les mouvements de la tête provoquent des changements radicaux dans les stimulations reçues par chaque oreille et qui dépendent de la position de la source sonore. Une extension de cette idée est que chaque attribut, notamment visuel (la forme, la couleur, la position spatiale...), se distingue d'un autre attribut essentiellement par la structure des règles de contingence sensorimotrice associées à cet attribut. O'Regan, Noë et collaborateurs proposent donc que la perception est une forme d'action exploratoire qui teste les contingences sensorimotrices associées à l'environnement actuel (O'Regan and Noe 2001). La perception se réalise dans le fait d'exercer son expertise sensorimotrice dans le monde.

O'Regan et collaborateurs proposent donc un changement de perspective par rapport à la majorité des travaux empiriques actuels qui recherchent les corrélats neuronaux de la perception consciente. Ces auteurs proposent de s'intéresser plutôt aux lois sensori-motrices qui régissent la perception consciente. Il est possible que les deux voies doivent être empruntées pour parvenir à rendre compte de la richesse de la perception consciente. Cependant, une limitation importante d'une théorie exclusivement sensori-motrice est qu'elle ne semble pas pouvoir rendre compte de l'existence de perception consciente en l'absence d'exploration sensori-motrice. En particulier, comment une théorie exclusivement sensori-motrice de la perception pourrait-elle expliquer que des patients « locked in », affectés d'une paralysie quasi totale, puissent tout de même, par des moyens minimalistes (par exemple en utilisant un code verbal associé au clignement des yeux), faire une description de leur perception, alors que leurs possibilités d'exploration sensori-motrice sont extrêmement limitées ? De manière générale, il semble que la perception puisse parfois reposer sur la manipulation de représentations mentales, sans nécessairement impliquer une interaction directe avec l'environnement. Enfin, la théorie sensori-motrice s'intéresse particulièrement à rendre compte de la richesse et du caractère qualitatif de la perception, mais n'aborde pas directement la question de l'accès à la conscience.

Plus généralement, le débat sur les relations entre perception et action nous amène à reconsidérer l'importance de l'exploration sensori-motrice dans la perception consciente. En 1994, Adolphs et collaborateurs avaient montré, chez une patiente affectée d'une lésion de l'amygdale, un déficit dans la reconnaissance des expressions émotionnelles sur les visages, notamment les expressions de peur (Adolphs, Tranel et al. 1994). Très récemment, Adolphs et collaborateurs ont montré, chez la même patiente, que ce déficit semble associé à une exploration spontanée anormale des images de visage qui lui sont présentées (Adolphs, Gosselin et al. 2005). En effet, cette patiente fixe beaucoup plus rarement la région des yeux que des sujets contrôles, or la région des yeux semble porter l'essentiel de l'expression de peur. Si on demande explicitement à cette patiente de fixer la région des yeux, elle montre alors une performance normale dans la reconnaissance de l'expression de peur. Le lien de causalité entre une exploration spontanée anormale et le déficit de reconnaissance émotionnelle reste encore à clarifier. Cependant, ces études semblent illustrer que, dans certains cas, il est important de porter son attention sur l'exploration sensori-motrice spontanée pour mieux comprendre certains processus cognitifs.

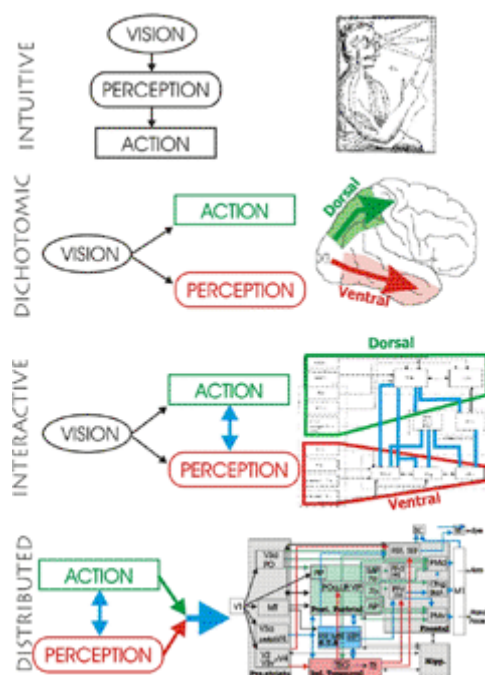


Figure 2. Différentes relations possibles entre perception et action

(Image reproduite du site internet de l'équipe de Neuropsychologie de l'unité INSERM 534 'Espace et Action').

Selon une approche classique, la perception précéderait l'action (« intuitive »). Les approches actuelles semblent essentiellement s'organiser autour de trois types d'hypothèse : une dissociation entre traitement perceptif et action (« dichotomic »), deux systèmes distincts pour la perception et l'action mais qui entretiennent de fortes interactions (« interactive »), enfin, un seul système distribué (« distributed »).

En résumé, l'approche des relations entre perception et action semble très diverse selon les théories : depuis l'idée d'une dissociation forte, à l'idée d'une identité entre perception et action, en passant par une hypothèse intermédiaire postulant l'existence de systèmes parfois distincts mais qui entretiennent de fortes interactions (Figure 2 ci-dessus). La question des interactions entre la perception et l'action a été peu abordée dans les études s'intéressant à la perception consciente à proprement parler. On peut en effet remarquer que la grande majorité des recherches empiriques actuelles utilisent, dans le but de simplifier et de disséquer les mécanismes de la perception consciente, des environnements « appauvris » et surtout, n'offrent que rarement la possibilité aux sujet d'interagir physiquement avec ces stimuli. Il semble que les relations entre la perception et l'action ou, de manière plus générale, l'interaction de l'individu avec son environnement doivent être abordées pour permettre de mieux délimiter les contours de ce que nous appelons perception consciente. Cependant, même en l'absence d'exploration sensorimotrice de l'environnement, la perception consciente est associée à des changements drastiques dans les capacités de mémorisation, de rapport, de manipulation mentale des objets perçus et même dans les possibilités d'action motrice en relation avec ces objets (par exemple, pour faire une antisaccade, c'est-à-dire une saccade vers une position opposée à la position d'un stimulus, il semble que ce stimulus doive être perçu

consciemment). C'est essentiellement à ce thème que nous nous sommes attachés dans cette thèse.

5. Conclusion

Le fort intérêt suscité par le thème de la perception consciente a engendré de riches résultats montrant des corrélations entre perception consciente et certaines propriétés neurophysiologiques. Il appartient aux expérimentalistes comme aux théoriciens d'aller au-delà des corrélations et d'essayer de comprendre les mécanismes mêmes de la conscience, en reliant les propriétés neurophysiologiques qui semblent associées à la perception consciente et la « phénoménologie » de la conscience (Illustration 1 ci-dessous). Au sein de la grande diversité d'approches actuelles au problème de la conscience, de nombreuses théories semblent converger vers l'idée générale que l'augmentation de l'activité dans certaines régions du cerveau, l'implication spécifique d'un réseau fronto-pariétal et l'augmentation de la connectivité fonctionnelle longue distance pourraient être à l'origine des différentes caractéristiques distinctives du traitement conscient. Le dialogue entre recherches empiriques et évolutions théoriques pourrait permettre d'aboutir à une définition *fonctionnelle* de la perception consciente, à la fois en tentant de mieux identifier les caractéristiques distinctives du traitement conscient en comportement, et en précisant plus avant quels mécanismes neuronaux sous-tendent les corrélations entre activité cérébrale et perception consciente observées expérimentalement.

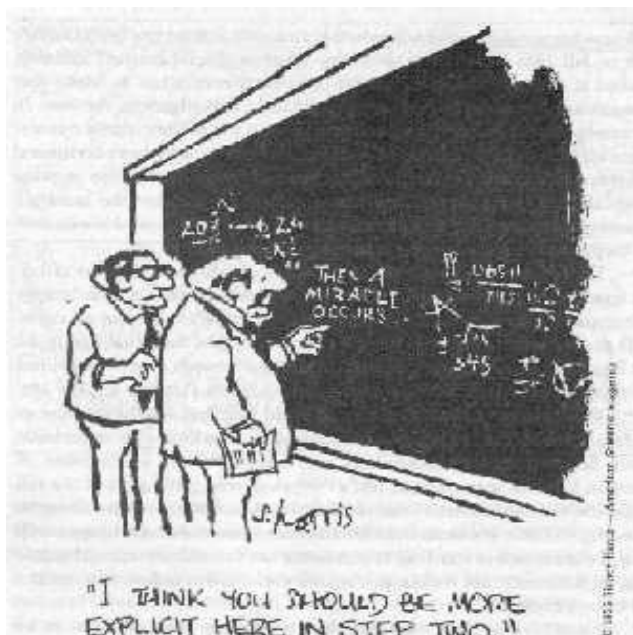


Illustration 1. « Je pense que vous devriez être plus explicite à l'étape 2 »

(Illustration de Sydney Harris pour l'*American Scientist Magazine*, reproduite dans le livre « *Consciousness Explained* » de Daniel Dennett).

Le projet d'une définition scientifique de la conscience est d'explicitier les mécanismes reliant l'activité du cerveau aux caractéristiques fonctionnelles de la perception consciente.

Chapitre 3

Bases neurales de la perception consciente et présentation de l'hypothèse d'espace neuronal global de travail conscient

1. Introduction

Lors de ce travail de thèse, nous nous sommes plus particulièrement intéressés au modèle de « l'espace neuronal global de travail conscient » (Dehaene, Kerszberg et al. 1998) pour motiver et interpréter nos travaux empiriques. L'article 1 présenté ci-après propose un résumé des résultats empiriques actuels sur les bases neurales de la perception consciente et la deuxième partie de cet article résume le modèle de « l'espace neuronal global de travail conscient ». Dans cette deuxième partie, nous avons tenté de montrer comment ce modèle peut intégrer les différentes observations empiriques pour proposer des mécanismes neuronaux spécifiques de la perception consciente.

2. Article 1 : “Neural processes underlying conscious perception: empirical findings and a global neuronal workspace framework”.

(Sergent & Dehaene, Journal of Physiology Paris, sous presse)

**NEURAL PROCESSES UNDERLYING CONSCIOUS
PERCEPTION: EXPERIMENTAL FINDINGS AND A
GLOBAL NEURONAL WORKSPACE FRAMEWORK**

Claire Sergent and Stanislas Dehaene

*Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale Unité 562,
Service Hospitalier Frédéric Joliot, Commissariat à l'énergie Atomique, Orsay, France*

Corresponding author : Claire Sergent

*Address : INSERM U 562, Service Hospitalier Frédéric Joliot, CEA/DRM/DSV
4, place du Général Leclerc, 91401 Orsay Cedex, FRANCE*

phone : 00 33 (0)1 69 86 78 40

fax : 00 33 (0)1 69 86 78 16

email : sergent@shfj.cea.fr

Keywords : *Conscious access, neural correlates of consciousness, neuronal model*

Abstract

One striking property of perception is that it can be achieved in two seemingly different ways: either consciously or non-consciously. What distinguishes these two types of processing at the neural level? So far, empirical findings suggest that conscious perception is associated with an increase in activity at the sensory level, the specific involvement of a fronto-parietal network and an increase in long-distance functional connectivity and synchrony within a broad network of areas. We interpret these data in the framework of the global neuronal workspace model which proposes that the neural basis of conscious access is a sudden self-amplifying process leading to a global brain-scale pattern of activity. In contradiction with several theories which assume that there is a continuum of perception, associated with a gradual change in the intensity of brain activation, the model predicts a sharp non-linear transition between non-conscious and conscious processing.

INTRODUCTION

Many studies have revealed that non-consciously perceived stimuli can reach high levels of processing ^[41]. In an imaging experiment, Dehaene et al have demonstrated that the processing of non-consciously perceived words could reach the level of motor preparation ^[13]. Along with other studies ^[14,33,41,62], this experiment is a demonstration that non-conscious and conscious perception share many processing routes. This observation immediately brings to mind the question of what is the added role of consciousness. What distinguishes conscious and non-conscious processing? Are there neural operations and processes that only proceed consciously? Or can all cognitive processes unfold in the absence of consciousness, thus leaving to consciousness a mere epiphenomenal role? Such are the problems that we attempt to address in the present chapter.

In order to contrast both types of processing, experimenters use protocols that give rise either to conscious or non-conscious perception with minimal or even no change in the external stimuli. This can be achieved, for example, with a masking paradigm, in which a brief stimulus, although perfectly visible when presented alone, is rendered invisible when presented in close temporal proximity to another stimulus (mask). Experimenters also use inattention, e.g. in Change Blindness ^[46] and Attentional Blink ^[6,44,46] protocols, to temporarily disrupt the perception of otherwise supra-threshold stimuli. Finally other perceptual phenomena such as multistable perception (e.g. binocular rivalry) are also currently studied to contrast conscious and non-conscious processing.

In this chapter, we focus on experimental findings in the domain of visual perception. We start with an overview of relevant empirical findings organized in five issues that we think capture the major potential differences between conscious and non-conscious vision. In a second part, we present the global neuronal workspace model of consciousness ^[12,15,18,26,28].

We review how this model integrates these empirical findings and may account for the unique properties of conscious perception. We conclude that many computations can only be achieved consciously, thus conferring to the postulated global workspace an important functional role in human cognition.

1. EMPIRICAL FINDINGS

1.1. Enhanced stimulus-specific sensory processing during conscious vision

Although sensory processing can occur in the absence of consciousness, there is much evidence that conscious perception is accompanied by an enhancement of sensory processing. In an fMRI experiment, Grill-Spector et al ^[21] showed increased activation in object-specific areas as a function of recognition performance. Participants were presented with brief images of objects followed by a masking pattern composed of scrambled images. For very brief presentation duration of the object image (below 40 ms), participants were unable to recognize the object. Recognition performance increased drastically from 40 to 120 ms presentation duration and then only slightly increased from 120 ms to 500 ms. The bold response in early visual areas (e.g. V1) was hardly affected by target duration. However, the amplitude of the bold response in several object-selective regions followed the same non linear pattern as recognition performance : activation in the lateral occipital complex (occipito-temporal object areas) increased from approximately 30 % of its maximal activation to almost 90 % as target duration increased from 40 to 120 ms. Maximal reference was measured for unmasked targets presented for 500ms. Moreover, for a same 40 ms target duration, activity in this area increased after training in accordance with increased recognition performance.

Similarly, Bar et al ^[4] showed an increase in bold response in the occipito-temporal sulcus and in the anterior fusiform gyrus as a function of recognition rating on a 4 steps scale for masked object images presented for a fixed duration.

Dehaene et al ^[14] made similar observations for word-related activations. Visual words were embedded in a rapid stream of masking geometric patterns. For minimal changes in the position of blanks and masks surrounding the word, the word was either visible (when it was immediately surrounded by blanks) or invisible (when it was immediately surrounded by masks). In fMRI, visible words activated a broad network of areas. A subset of these areas was also found to be activated for invisible words : left extrastriate, fusiform and precentral areas. However, activation in these regions was much reduced. In particular, in the left fusiform gyrus, including a region called the “visual word form area” ^[8], activation to invisible words was 8.6 % of the activation to visible words.

Rees & al ^[45] showed an even more drastic change in sensory processing of visual words between attentive and inattentive viewing. Two concurrent letter and object streams were presented superimposed at the center of gaze. The fMRI activations evoked by words relative to consonant strings during attentive viewing of the letter stream, became undetectable when participants attended to the object stream instead. Concurrently, subjects became unable to report the words.

Thus, conscious processing seems to be accompanied by an important increase in sensory processing. As illustrated above, this increase seems to be specific of the stimulus that currently undergoes conscious perception ^[41,57]. A study by Tong et al. ^[57] gives a striking illustration of this idea. When the right and left eyes are presented with dissimilar images, both images cannot be fused in one percept and conscious perception alternates between the two images. Tong et al used this binocular rivalry phenomenon in an fMRI experiment where the rivaling stimuli were a picture of a house and a picture of a face. Reported changes in conscious perception from “house” to “face” were reflected in an increase in the bold response in the fusiform face area and a decrease in the parahippocampal place area, and vice-

versa when conscious perception changed from “face” to “house”. Thus, although the retinal input was unchanged, activity in stimulus specific areas correlated with the subjective alternation of conscious perception ^[41].

So far, we have described increased activity during conscious vision in fMRI, which is an indirect measure of neural activity. How is the observed increase in bold manifested at the neural level ? Leopold & Logothetis performed single-cell recordings in monkeys’ visual cortex while monkeys reported their percept during binocular rivalry ^[30]. They observed several cells whose spiking rate increased when their preferred stimulus was consciously perceived and decreased when conscious perception changed to the rivaling stimulus, although retinal input was unchanged. Thus, the observed enhancement in conscious sensory processing is probably subtended by a population of cells in sensory areas whose firing activity is increased in a stimulus specific manner under conscious processing. Similar observations of perceptual amplification of neural activity in striate and extrastriate cortices have been made during various paradigms including masking [24,27,36], stimuli at threshold ^[54] and inattention ^[53].

1.2. Conscious processing affects specifically late components of sensory processing.

What is the timing of sensory enhancement in conscious processing? This question could not be addressed using the fMRI technique due to its limited temporal resolution. Pins & Ffytche performed the same experiment, using stimuli at threshold, in fMRI and in ERPs, which have a very good temporal resolution^[43]. They could correlate a decrease in bold in V1 for undetected versus detected grating patches at threshold with a decrease of the P1 wave in ERP, which is an early component peaking at 100 ms post stimulus. Similarly, Dehaene et al. showed that the P1 and N1 waves evoked by masked words were reduced as compared to unmasked words^[14]. Some authors consider these very early differences as the essential correlates of conscious perception^[43].

However, although early differences in sensory processing appear to be sufficient to determine whether a stimulus will be processed consciously or not, there is strong evidence that they are not necessary. Indeed, using ERPs, Vogel et al showed completely preserved early components evoked by non-conscious stimuli during the Attentional Blink^[60]. The Attentional Blink (AB) refers to the fact that, when two “mildly” masked targets are presented in sequence, attention to the first target induces frequent failure to report the second target when presented 200 to 500 ms after the first target^[6,44]. Moreover, several electrophysiological studies suggest that masking affects specifically a late component of the neural response^[24,27]. Kovacs et al. recorded single-neuron firing responses to backward-masked shapes in monkey inferior temporal cortex^[24]. Monkeys had to discriminate between two target shapes. Recorded neurons responded selectively to one of the two shapes. In the strongest masking condition, there was still a significant difference in the neurons’ response between preferred and not-preferred targets, although the monkeys were at chance in

discriminating both targets. In comparison with an unmasked condition, the mask did not reduce the initial response to the target but suppressed later activity (above 40 ms post-stimulus). These results suggest that the initial shape-selective response was not sufficient to elicit conscious perception of the masked target. Conscious perception seemed to require a more sustained response.

Super & al recorded neurons in V1 while monkeys had to detect the presence of a figure within a textured background ^[54]. The figure was defined by a 90° orientation difference between the line segments that composed it and those in the background. Orientation selective neurons in V1 exhibited a contextual modulation : when the line segment falling in their receptive field belonged to the figure, they showed a greater response than when it belonged to the ground. This modulation only appeared after 90 ms, following a first response transient that was independent of the context. Moreover, the first response transient was present even when monkeys failed to report the presence of the target, whereas the later contextual modulation was abolished in those “not-seen” trials.

Hence, although very early differences can be found in some paradigms when contrasting conscious and non-conscious processing, they are not always present. Only a late component of neural response in sensory areas seems to be systematically associated with conscious processing.

More generally, differences between conscious and non-conscious activations seem to get stronger as the region is more anterior in the ventral visual pathway. As already mentioned, Grill-Spector et al found that activation in V1 was hardly affected when subjective object recognition dropped, whereas activation in the lateral occipital complex dropped drastically in parallel with perception ^[21]. Similarly, Dehaene et al. observed a progressive decrease in non-conscious activation intensity from extrastriate (~19% of the conscious

activation) to fusiform (~8%) and precentral cortex (~5%) ^[14]. Those results can also be seen as indicating a progressively greater amount of conscious amplification relative to the non-conscious processing (×5 in V1, ×12 in fusiform and ×20 in precentral cortex). Finally, a series of electrophysiological studies on monkeys showed that the proportion of neurons whose activity correlated with monkey's reported perception increased from V1 (20%) to V4, MT and MST (40%) and to STS and IT (90%) ^[30-32,51]. Our interpretation of these results is that, during non-conscious processing, activation fades away as it reaches higher levels, whereas conscious processing is associated with the establishment and the maintenance of a high level of activation even in highly integrated stages of processing.

In summary, conscious perception of a stimulus seems to be accompanied by an enhancement of its processing at a sensory level. This enhancement is specifically reflected by a late sustained activity in sensory neurons. Moreover, non-conscious processing seems to get weaker as it reaches higher levels. We now turn to what may be the source of perceptual amplification : the consistent finding of specific fronto-parietal involvement during conscious perception.

1.3. Involvement of a fronto-parietal network in conscious vision.

Apart from increased activation in sensory areas during conscious vision, many empirical studies point to a set of higher order areas that seem to be exclusively activated under conscious vision [5,14,19,23,38]. Indeed, in Dehaene et al.'s masking study [14], activations at parietal, prefrontal and cingulate sites were found for unmasked words, but were simply absent for masked words.

Similar observations were made in a recent imaging study of the Attentional Blink (AB) by Marois et al [38]. Marois et al. designed an AB experiment where subjects had to attend to an image of a face and report the presence and identity of a subsequent scene image. During the AB period, the scene was reported on some trials and missed on other trials for similar visual presentations. The Parahippocampal Place Area was significantly more activated in the contrast scene-present versus scene-absent, even in “miss” trials where the scene, although present, was non-conscious. However, the bold response in the lateral frontal cortex bilaterally showed a higher amplitude and was more prolonged for trials in which the scene was reported than for miss or scene-absent trials, whereas no difference was observable between miss and scene-absent trials in this region. Activation in the anterior cingulate cortex showed a similar pattern.

So, there seems to be a dissociation between sensory areas which are still evoked, although more weakly, by non-conscious stimuli, and higher areas, in the parietal, frontal and cingulate cortex, that appear to be specifically involved in conscious perception.

Some studies also highlight the fact that, contrary to sensory areas, these fronto-parietal sites seem to be involved in conscious perception regardless of the nature of the stimulus that is consciously perceived. Indeed, Beck & al, made this observation in an fMRI

study using Change Blindness^[5]. When a change occurs within repeated presentations of an image that flickers, subjects frequently fail to notice the change, even when it is huge, if attention is not focused on the stimulus that changes^[42,46]. This phenomenon is called Change Blindness (CB). Beck et al. asked subjects to detect changes in flickering peripheral stimuli while performing an attention-demanding letter detection task at the center of gaze. The peripheral stimuli could be either faces or places. This protocol yielded a CB, i.e. changes were detected only on some trials. Within the ventral visual pathway, contrasting detected versus undetected changes revealed different activation patterns according to the nature of the changing stimulus. Conscious detection of face changes resulted in increased activity in the fusiform face area, whereas conscious detection of place changes yielded increased activity in another region of the fusiform gyrus, closer to the parahippocampal place area. However, conscious-related activation patterns in the dorsal stream and frontal lobe seemed to be identical for face and place changes, involving the parietal lobe bilaterally and the right dorsolateral prefrontal cortex. An analysis of the overlap further confirmed that these fronto-parietal activations were the only conscious-related activations common to faces and places. Consistent with these findings, an ERP study of CB by Fernandez-Duque et al., revealed that awareness of change evoked a unique positive deflection 350 to 600 ms after the change, the topography of which matched the parietal activation found in Beck et al's fMRI study^[19].

Perceptual transitions with no change in the external stimulus also seem to be mediated by a fronto-parietal network. Lumer et al.^[34] conducted an fMRI experiment in which they asked subjects to report perceptual transitions during binocular rivalry. Then, the subjects were presented with a replay of their reported perceptual sequence using monocular presentations, that did not give rise to rivalry. In both conditions, the conscious percepts and motor responses were identical. However, selective activations during rivalrous perceptual

transitions were found in the fronto-parietal cortices. The authors suggested that these areas were involved in the selection of neural events leading to visual awareness, given a conflicting external presentation.

It should be noted that fronto-parietal networks also play a crucial role in attentional selection, whether spatial or based on stimulus features ^[9,22,63]. In a review article, Corbetta & Shulman distinguish two partially independent attentional systems ^[9] : a “dorsal system”, including parts of the intraparietal cortex and superior frontal cortex, seems to be involved in the selection of visual stimuli based on current goals (top-down selection), while a “ventral system”, including the temporoparietal cortex and inferior frontal cortex, seems to play a crucial role in the redirection of attention towards unexpected salient stimuli. In particular, parietal and frontal regions show sustained activation when subjects maintain attention prior to the presentation of the stimulus to be processed ^[10,11]. Thus, a fronto-parietal network is involved in preparing the selection of stimuli that will be consciously perceived.

Finally, a perceptual phenomenon, called perceptual hysteresis, gives further insights in the dynamics of conscious perception. When progressively increasing a physical parameter in a stimulus presentation (e.g. stimulus contrast), the initially hidden stimulus pops-out for a particular parameter value. If the parameter is then progressively decreased, the stimulus generally drops out of conscious perception for a lower value of the parameter. This perceptual hysteresis phenomenon seems to be an indication that conscious processing corresponds to a particular metastable dynamic state at the brain scale. Indeed, in an fMRI study of perceptual hysteresis, Kleinschmidt et al. have demonstrated that this peculiar dynamic is not manifested in one particular area of the brain but in a broad network involving medial temporal, lateral occipital, frontal and parietal regions ^[23].

In conclusion, activation of a fronto-parietal network appears to be critical for conscious vision. This fronto-parietal network might be involved in selecting the stimuli to be consciously perceived, and in causing enhanced sensory processing of this stimulus in a top-down manner. Moreover, some studies suggest that consciousness not only involves the activation of a fronto-parietal network but that it is also associated with increased functional connectivity through a broad network of areas.

1.4. Increased long-distance functional connectivity and synchrony during conscious perception.

In fMRI or PET studies, it is possible to assess the functional connectivity linking various areas of the brain according to experimental conditions^[20]. After removing the main signal changes caused by the stimulation protocol, there remain fast variations in the signal. Experimenters can analyze the covariation of this residual signal among brain areas. If two distant areas show strong covariation of their residual signal in a particular experimental condition, it suggests that synaptic connections between these areas are at work in this condition and that these two areas function in synergy. Using this method, Dehaene et al. showed that the distant parietal, prefrontal and cingulate sites, found to be specifically activated by conscious unmasked words, were permanently intercorrelated and that these correlations increased for unmasked words as opposed to masked invisible words^[14].

Lumer & Rees addressed the question of functional correlation in an fMRI study of binocular rivalry^[35]. To avoid motor activations, in this study, no report of the perceptual alternation was required. Lumer & Rees established coactivation maps of the entire brain both with an extrastriate area previously found to reflect reported visual transition (BA 18/19), and with V1, whose activity did not vary with perceptual changes^[34]. Coactivation with the

extrastriate area revealed a broad network of regions including stimulus-specific areas in the fusiform gyrus, and regions of the parietal and frontal lobes. In contrast, the authors found almost no coactivation with V1. These results suggest that conscious perception during rivalry implies functional cooperation amongst a broad network of areas, whereas regions responding to the stable external stimulus independently of the conscious percept are less correlated.

Finally, in a Positron Emission Tomography (PET) imaging study, McIntosh et al. found that the left prefrontal cortex was activated by tones predicting a subsequent target presentation only when subjects became aware of the predictive character of the tone ^[39]. This was associated with increased correlation between temporal and frontal regions.

Because of its higher temporal resolution, the EEG technique allows to specify the temporal dynamics of this increased functional connectivity in the course of stimulus processing. EEG studies have revealed large-scale synchronization over certain frequency bands, mainly gamma (around 40 Hz) during conscious perception, arising around 250 ms after stimulus presentation ^[47,55].

Tallon-Baudry et al. recorded EEGs while subjects viewed a classical Dalmatian dog picture ^[55]. For naive subjects, the picture only appeared as a meaningless pattern of black blobs. However, when informed that a Dalmatian dog could be hidden in the picture, the image became obvious to the subjects, whether the dog was presented facing leftward or rightward. When subjects were naive to the presence of a dog, the unperceived dog induced a faint increase in gamma power around 250 ms after stimulus onset, which was not different from trials where a neutral random blobs pattern was presented. But, when subjects were informed, the perceived dog induced a much larger increase in gamma power around 250 ms, with a large spatial extent around two peaks at occipital and right parietal locations. This increase was much larger than in the neutral presentation.

Similarly, Rodriguez et al. showed a consistent pattern of synchrony in the gamma range between occipital, parietal and frontal areas, arising 230 ms after the presentation of high-contrast faces. This synchrony was absent when faces were presented upside-down and not easily recognized as faces ^[47].

The observed synchronization in the gamma band probably reflects dynamic synaptic links among distant brain areas ^[59]. This could underlie the increased functional connectivity revealed in fMRI during conscious perception. One might further speculate that increased long distance synaptic links between a fronto-parietal network and sensory areas supports the late sustained neural activity observed in sensory areas for consciously perceived stimulus. The sustained contextual modulation observed in monkeys' V1 neurons when a figure is perceived ^[54] is probably caused by recurrent connections from higher areas. However, it is not yet established whether this feed-back has a fronto-parietal origin. This could be determined by inactivating different areas and observing the ensuing effect on contextual modulation.

1.5. Evidence for all-or-none bifurcation between conscious and non-conscious processing.

The findings presented so far suggest that conscious and non-conscious processing diverge at some point in the underlying processing mode. Indeed, conscious perception seems to be specifically associated with a late and sustained increase in sensory processing, the involvement of a fronto-parietal network, and an increase in long-distance connectivity. An interesting issue is whether those divergences between conscious and unconscious processing are progressive, or reflect an all-or-none sudden change. Some authors consider that

conscious perception merely corresponds to a gradual activation increase in sensory areas and, consequently, a progressive involvement of higher order areas ^[4,43]. However, other models postulate that conscious processing relates to the selective entry of sensory information into a particular stage. Among these, the two-stage model ^[7] is one of the most favored theoretical accounts of the Attentional Blink (AB) at present. This model postulates that there are two different stages in the processing of a stimulus and that only stimuli that are processed through the second stage are consciously perceived. Contrary to the first stage, the second stage would be capacity-limited, giving rise to a bottleneck for access to conscious processing. The AB deficit would arise from the fact that, as long as the second stage is occupied by the first target (T1), access to this stage is denied to the second target (T2). This delay would increase the probability that T2 is replaced by a following mask before gaining access to the second stage, i.e. before gaining access to the stage of processing necessary for conscious report.

The two-stage model has received strong support from experimental findings. A recent study in our laboratory has shown an all-or-none bifurcation in subjective report during the AB ^[49]. We asked participants to evaluate the visibility of target words on a continuous scale during the AB. A model postulating a continuum of perception would predict that the AB deficit corresponds to a gradual degradation of the representation of the target words. This would result, on the continuous scale, in a gradual displacement of subjective ratings towards lower visibility degrees. On the contrary, we found that participants used the continuous scale in an all-or-none fashion: targets were either identified as well as targets presented outside the blink period or not detected at all (Figure 1). Variations in the strength of the AB deficit as a function of the temporal lag between the first and the second target were manifested by varied proportions of seen and not-seen responses at both ends of the continuous scale. Control

experiments allowed us to confirm that these bimodal patterns of response were not due to a response bias. These results suggest that a stochastic non-linear bifurcation in neural activity underlies the all-or-none perception observed during the AB.

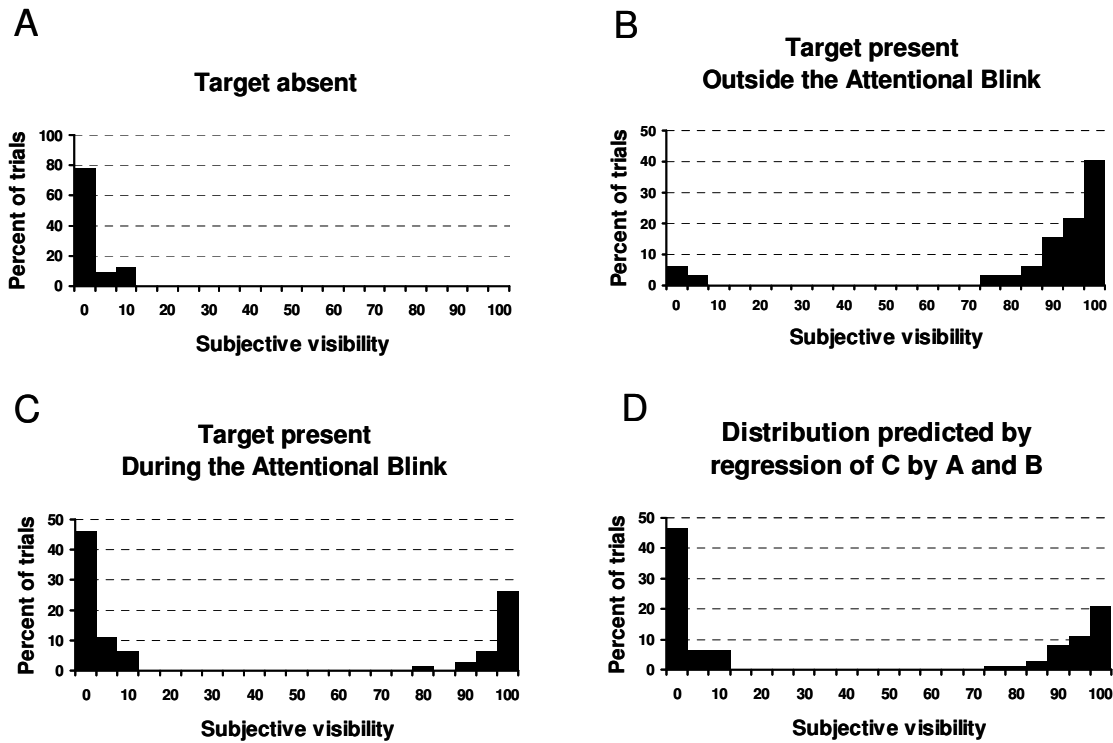


Figure 1. Distribution of responses on a continuous subjective visibility scale in an Attentional Blink experiment. Data from one subject. When the target was absent, the subject used the left extremity of the scale (around 0% visibility) (A). When the target was present and outside the Attentional Blink period, the subject used almost exclusively the highest visibility ratings (B). During the Attentional Blink period, the response distribution was all or none (C). It seemed to be a combination of responses A (not seen at all) and B (perfectly visible). This was confirmed by performing a multiple linear regression on the distribution C, using distributions A and B as predictors (D) : the model accounted for 98% of the variance with significant contributions of both predictors ($p < 0.001$).

A series of event related potential studies by Vogel, Luck and Shapiro ^[33,60] have shown that several levels of perceptual and semantic processing are unaffected by the AB. Indeed, the P1, N1 and N400 waves were found to be preserved during the AB. However, the P300 wave, which reflects the updating of information in working memory, was suppressed during the AB. This result was confirmed by a recent ERP study showing a P300 suppression for “blinked” targets as opposed to detected targets in the AB period ^[25]. These findings suggest a qualitative difference in the neural processing that takes place inside and outside the

AB, with a preservation of a first stage of processing and a complete disappearance of a second stage of processing for “blinked” targets. Preserved or suppressed subcomponents of the P300 wave might well be one correlate of the all-or-none subjective report that we observed using a continuous visibility scale (see ^[52] for a description of distinct subcomponents of the P300 wave). We are at present investigating this hypothesis using EEG.

In conclusion, conscious and non-conscious processing, although following similar routes at first, appear to diverge at some point, suddenly and in an all-or-none manner, leading to different dynamic states. We now turn to a short description of the “global neuronal workspace” model, which tries to give a theoretical account of these different states.

2. THEORETICAL FRAMEWORK :

THE GLOBAL NEURONAL WORKSPACE MODEL

2.1. Presentation of the model

During conscious processing, various pieces of information about the stimulus, computed automatically in various specialized and localized processors in the brain, become available for explicit report and flexible manipulation. For example, once conscious, various properties of a stimulus (color, shape, name, motion...) can be reported verbally, but also memorized, evaluated, compared with other past or present stimuli etc... Any theory of conscious processing has to explain how the modularity inherent to the distributed architecture of brain areas, can be “broken” to allow the globalization of information, and how information can be maintained over a period of time sufficient to allow conscious report and potentially complex manipulation of this information.

The global neuronal workspace theory ^[12,15,18,26,28] tries to account for these essential properties by emphasizing the role of long-distance reciprocal connections among brain areas. According to this theory, conscious processing crucially involves a set of neurons, the “workspace” neurons, which can work in synergy through long-distance reciprocal connections. Those neurons, which can access information, maintain it online, and make it available to virtually any other process, although particularly numerous in fronto-parietal areas, are distributed throughout the brain, thus constituting a “global workspace” ^[2,3]. This state of global availability is, according to the theory, just what it is to be conscious of a piece of information.

This theory provides a scenario of the neural events leading to conscious access. An external stimulus is first processed automatically by a series of sensory brain areas activated in a bottom-up manner. This first stage of processing would correspond to what has been called the “feed-forward sweep” of activity [28]. Then, processors receive feed-back from areas situated higher in the hierarchy through recurrent connections. This second phase in processing would allow for example contextual modulation in V1 as described by [54]. Importantly, this mechanism would give rise to a very rapid globalization of information concerning a particular stimulus. Workspace neurons in two processors can mutually reinforce their activity through reciprocal connections. This process of reciprocal amplification may be local at first. However, through long distance connections, reciprocal amplifications can propagate quickly to many different levels in the cortical hierarchy, in a process that we term “cascading amplification”. Ultimately, this would lead to the global ignition of a broad set of workspace neurons, from sensory areas to parietal, frontal areas, and areas implicated in verbal report or motor action. This mechanism would allow broadcasting of information among distant brain areas, as well as amplification and maintenance of this information.

Naturally, not all workspace neurons would ignite at the same time. Powerful inhibition is postulated to maintain most workspace neurons in a silent state, while only a subset of workspace neurons exhibits sustained activity. The particular set of workspace neurons involved in this mutual amplification process at a given time, would code for the current conscious content, and would delineate the possibilities of conscious manipulation, intentional actions and reports.

It should be noted that the theory does not postulate a “magic role” for reciprocal loops in creating conscious perception. It merely emphasizes that long distance reciprocal connections in the brain may support the described mechanism of global amplification, which,

in turn, may account for the central properties of conscious access. A detailed neuronal network simulation implementing part of the global neuronal workspace model has been published elsewhere^[16] (Figure 2).

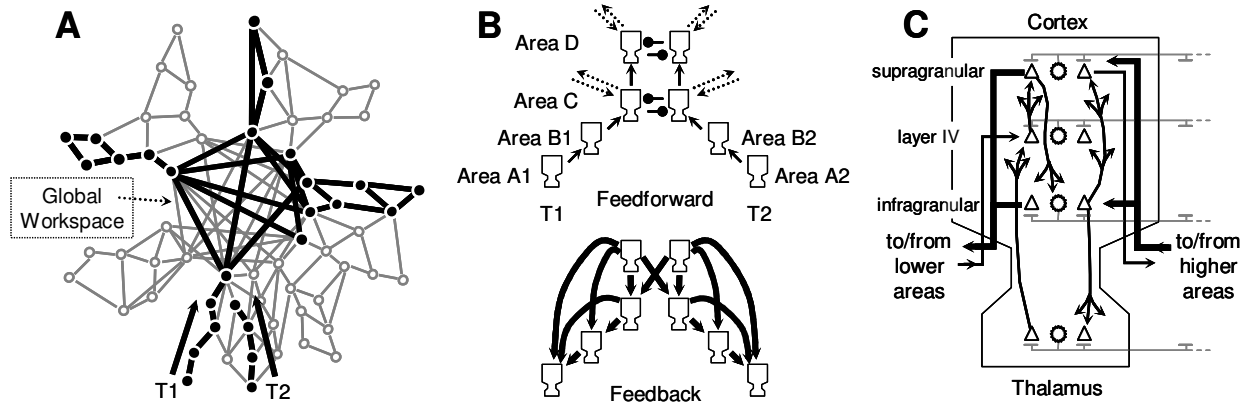


Figure 2. Neuronal workspace model of conscious access. (A) Schematic architecture of brain areas (redrawn from ref. 16) comprising multiple specialized processors and a central network of high-level areas temporarily interconnecting them. During the Attentional Blink, the first target (T1) invades the workspace, where areas lock into a single assembly supporting conscious reportability. This invasion by T1 blocks the processing of the second target (T2) at a similar depth. (B). Subset of thalamo-cortical columns included in the present simulation. (C) Structure of a single simulated thalamo-cortical column, reproducing the laminar distribution of projections between excitatory neurons (triangles) and inhibitory neurons. Figure reproduced from ref. 16, Copyright (2003) National Academy of Sciences, U.S.A.

2.2. Confrontation to empirical findings

In this section, we examine how the global neuronal workspace model may account for the aforementioned empirical findings on the differences between conscious and non-conscious processing.

2.2.1. Enhanced sensory processing

First, experimental studies have shown that conscious processing is associated with enhanced neural activity in sensory areas. Sensory enhancement could be achieved through cascading amplification in a global workspace, as described in the model. This process,

engaging a wide range of processors at different levels in the hierarchy, would allow enhancement and stabilization of sensory information, which might be crucial for conscious report of this information, for potentially complex operations on this information, or for long-term memorization. Moreover, the contours of the global workspace engaged in amplification at a given time, are determined by the particular stimulus that is currently consciously perceived. This is in accordance with empirical data showing stimulus-specific enhancement during conscious processing.

Some empirical data also suggest that the neural activity evoked by non-consciously perceived stimuli fades away as it proceeds through more integrated processors [4,14,21]. Such fading is expected in the model when the first feed-forward wave of activity evoked by a stimulus fails to initiate cascading amplification, necessary for conscious perception. Global amplification might be a way to prevent this “fading of information”. This would require a progressive increase in the proportion of workspace neurons from low levels of sensory processing (e.g. V1) to higher levels (e.g. fusiform gyrus), as suggested by electrophysiological studies on monkeys [30-32,51].

2.2.2. General involvement of a fronto-parietal network

Fronto-parietal regions play a crucial role in the global workspace theory as they are supposed to hold a large concentration of workspace neurons, that send and receive connections to and from many distant areas through long-range axons. This hypothesis comes from the observation that associative fronto-parietal cortices are characterized by thickened layers II / III, which house pyramidal neurons that send and receive long-distance axons, throughout the cortex, and particularly through the corpus callosum [61]. Contrary to processors specialized for specific input parameters (e.g. elementary line segment detector in V1), the fronto-parietal network seems to be involved in supervisory executive functions,

essential in working memory and planning ^[40,50]. From its potentially very rich long-distance connectivity, the fronto-parietal network naturally constitutes a central network in the global workspace in that it is likely to be necessarily involved in any global amplification episode. This view is in accordance with the very consistent finding that a fronto-parietal network is specifically activated during conscious processing, whatever the nature of the stimulus that is consciously perceived (see Section 1.3.).

Placing the fronto-parietal network as an obligatory node in conscious processing has an important implication : in this view, conscious perception is not entirely determined by the strength of the first feed-forward wave of activity triggered by a stimulus, it also depends on its pertinence for more general executive functions and on the availability of the executive system at that moment. This idea seems to be supported by the observation that, in the Attentional Blink for example, a stimulus can fail to be reported consciously although the first ERP waves evoked by the stimulus are unaffected ^[33,60]. Marois et al. ^[37] have shown that such failure is all the more likely to occur if the frontal-parietal system is currently being engaged strongly by another task. Conversely, a stimulus evoking feeble sensory processing at first might be later reinforced through top-down workspace inputs depending on its pertinence for a current task. This might be the case in Beck et al.'s ^[5] change detection task where small stimulus changes lead to detectable fMRI changes only when attended to.

Finally, perceptual transitions with no change in the external stimulus, during rivalry, also seem to be mediated by a fronto-parietal network ^[34]. This finding supports the view that the fronto-parietal network, from its central position, plays a key role in sculpting the contours of the global workspace and alternatively favor different interpretations of the same external presentation.

2.2.3. Long-distance connectivity, long-distance synchrony

Evidently, the workspace theory is in accordance with the finding of increased long-distance connectivity during conscious processing, as long-distance connectivity plays a central role in this theory in establishing and stabilizing a conscious content. The model further predicts that long-distance synchrony is established for a temporary period with a minimal duration of about 100 ms, sufficient for stable communication of multiple distributed areas. This order of magnitude corresponds to the time scale of phase synchrony episodes generally observed in empirical studies (see ^[58] for review). At longer time scales, a temporal series of successive metastable synchronous states is predicted. New tools of EEG and MEG analysis, such as microstate analysis ^[29] might be able to test this hypothesis.

2.2.4. Drastic bifurcation between conscious and non-conscious processing

Along with other theories on the neural correlates of conscious perception, the global workspace theory favors the hypothesis of a sharp difference between conscious and non-conscious processing.

This theory provides a possible neuronal account for the two-stage model of the Attentional Blink. A first stage of processing would correspond to automatic processing through the feed-forward sweep of activity, possibly with a small and local contribution of recurrent processing to refine this first wave of computation. The second, capacity-limited stage of processing described in the two-stage model, would correspond to the entry into the global workspace through cascading amplification. The model postulates that, according to the current configuration of the global workspace, only a single representation can be consciously processed at a time, thus leading to a perceptual bottleneck. During the Attentional Blink, the first target occupies the workspace while the second target triggers a first wave of activation. At some point, due to lateral inhibition from the representation of the

first target currently being amplified, activation from the second target can fail to reach the dynamic threshold for self-amplification. In that case, activation is confined to the first stage of processing and the second target cannot be consciously perceived and reported. This would explain the observed sudden suppression of the P300 wave for “blinked” targets.

Furthermore, contrary to theories assuming a continuum of perception, the global workspace model predicts an all-or-none bifurcation in perception : the information extracted from a stimulus is either available for conscious report through the global workspace or simply not reportable consciously. This strong prediction initiated the aforementioned behavioral studies of the Attentional Blink using a continuous measure of subjective visibility. Indeed, we observed an all-or-none bifurcation in conscious report during the “blink” period^[49]. A neuronal network simulation of the global workspace model was shown to be able to reproduce the results from this experiment^[16] (Figure 2). What determines whether a stimulus reaches the threshold for conscious access given identical external stimulation? It might be small stochastic differences in the first wave of activation or even in the baseline activity preceding the stimulus. During the “blink” period, stochastic differences in the time and effort spent to process the first target might determine the all-or-none perception of the second target^[37]. We suggest that, using a fine-grained subjective measure, bifurcation in subjective report should generalize to other experimental paradigms affecting conscious processing.

It should be noted, however, that the global workspace theory does not exclude the possibility of a gradual increase in the richness of the information available for conscious report, for instance as a progressively masked visual stimulus gains access to featural, shape and semantic levels of analysis^[49]. Such a progressive increase has been observed in some studies on object recognition^[4]. The global workspace amplifies the information that is available from sensory processing, allowing it to get access to explicit report, however detailed this information might be.

Finally, perceptual hysteresis could be accounted for by the dynamics of the global workspace. Indeed, recurrent amplification through a wide range of areas is supposed to give rise to a metastable activation pattern. Once established, this activation pattern is self-sustained and therefore is less easily destabilized. A lower value of the control parameter than necessary to stabilize this state would then be needed to destabilize it. Such non-linear dynamical phenomena can be described mathematically using catastrophe theory^[48,56] and non-linear dynamics theory^[1]. Indeed, one of the more exciting prospects of the workspace theory is to bring the physical concept of phase-transition to bear on psychological theories of consciousness.

2.3. Summary and predictions of the model

In summary, the neuronal workspace model proposes that the neural basis of conscious access is a sudden self-amplifying bifurcation leading to a global brain-scale pattern of activity. We end by underlining several critical predictions of this view. First, when a stimulus is presented above threshold, we predict that, following an initial period of feed-forward sensory processing lasting ~100-200 ms, there is a sudden non-linear transition towards a temporarily metastable state of globally increased brain activity lasting ~200-300 ms. This sudden increase should be particularly evident in prefrontal, cingulate, and parietal cortices. It should be accompanied by a synchronous amplification of activation in sensory areas and by brain-scale synchrony in the gamma range (20-100 Hz). Finer scale electrophysiological or optical recordings should demonstrate that this state is selective to a subset of neurons coding for the stimulus, and is accompanied, in higher areas, by broad inhibition of neurons coding for other stimuli. Even higher resolution experiments may reveal a layer-specific distribution of activation, with intense top-down activity originating from a

subpopulation of workspace neurons with long axons in supra- and infra-granular layers of prefrontal, cingulate and parietal cortices. The model also predicts that, when presented with a stimulus at threshold, workspace neurons respond in an all-or-none manner, either highly activated or totally inactivated. This all-or-none character should be detectable macroscopically as a bimodal distribution of parameters such as some subcomponents of the P300 wave in event-related potentials. Finally, pharmacological interventions or diseases that affect top-down connections or inhibitory interactions in higher cortical areas should alter the dynamics of workspace ignition, and should therefore modify subjective perception in a predictable manner, while possibly leaving subliminal feed-forward processing unaffected^[17].

References

- [1] Alligood K. T., Sauer T. D., Yorke J. A., Chaos: An introduction to dynamical systems., Springer-Verlag, New York, 1997.
- [2] Baars B. J., A cognitive theory of consciousness, Cambridge University Press, Cambridge, Mass., 1989.
- [3] Baars B. J., In the theater of consciousness, Oxford University Press, New York, 1997.
- [4] Bar M., Tootell R. B., Schacter D. L., Greve D. N., Fischl B., Mendola J. D., Rosen B. R., Dale A. M., Cortical mechanisms specific to explicit visual object recognition, *Neuron* 29 (2001) 529-535.
- [5] Beck D. M., Rees G., Frith C. D., Lavie N., Neural correlates of change detection and change blindness, *Nature Neuroscience* 4 (2001) 645-650.
- [6] Broadbent D. E., Broadbent M. H., From detection to identification: response to multiple targets in rapid serial visual presentation, *Percept Psychophys* 42 (1987) 105-113.
- [7] Chun M. M., Potter M. C., A two-stage model for multiple target detection in rapid serial visual presentation, *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 21 (1995) 109-127.
- [8] Cohen L., Dehaene S., Naccache L., Lehéryc S., Dehaene-Lambertz G., Hénaff M. A., Michel F., The visual word form area: Spatial and temporal characterization of an initial stage of reading in normal subjects and posterior split-brain patients, *Brain* 123 (2000) 291-307.
- [9] Corbetta M., Shulman G. L., Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain, *Nat Rev Neurosci* 3 (2002) 201-215.
- [10] Corbetta M., Kincade J. M., Shulman G. L., Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory, *J Cogn Neurosci* 14 (2002) 508-523.
- [11] Courtney S. M., Ungerleider L. G., Keil K., Haxby J. V., Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory, *Nature* 386 (1997) 608-611.
- [12] Dehaene S., Kerszberg M., Changeux J. P., A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks, *Proc Natl Acad Sci U S A* 95 (1998) 14529-14534.
- [13] Dehaene S., Naccache L., Le Clec H. G., Koechlin E., Mueller M., Dehaene-Lambertz G., van de Moortele P. F., Le Bihan D., Imaging unconscious semantic priming, *Nature* 395 (1998) 597-600.
- [14] Dehaene S., Naccache L., Cohen L., Bihan D. L., Mangin J. F., Poline J. B., Riviere D., Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming, *Nat Neurosci* 4 (2001) 752-758.
- [15] Dehaene S., Naccache L., Towards a cognitive neuroscience of consciousness: basic evidence and a workspace framework, *Cognition* 79 (2001) 1-37.
- [16] Dehaene S., Sergent C., Changeux J. P., A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception, *Proc Natl Acad Sci U S A* 100 (2003) 8520-8525.
- [17] Dehaene S., Artiges E., Naccache L., Martelli C., Viard A., Schurhoff F., Recasens C., Martinot M. L., Leboyer M., Martinot J. L., Conscious and subliminal conflicts in normal subjects and patients with schizophrenia: the role of the anterior cingulate, *Proc Natl Acad Sci U S A* 100 (2003) 13722-13727.
- [18] Di Lollo V., Enns J. T., Rensink R. A., Competition for consciousness among visual events: the psychophysics of reentrant visual processes, *J Exp Psychol Gen* 129 (2000) 481-507.
- [19] Fernandez-Duque D., Grossi G., Thornton I. M., Neville H. J., Representation of change: separate electrophysiological markers of attention, awareness, and implicit processing, *J Cogn Neurosci* 15 (2003) 491-507.
- [20] Friston K. J., Frith C. D., Fletcher P., Liddle P. F., Frackowiak R. S., Functional topography: multidimensional scaling and functional connectivity in the brain, *Cereb Cortex* 6 (1996) 156-164.
- [21] Grill-Spector K., Kushnir T., Hendler T., Malach R., The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans, *Nat Neurosci* 3 (2000) 837-843.
- [22] Kanwisher N., Wojciulik E., Visual attention: insights from brain imaging, *Nat Rev Neurosci* 1 (2000) 91-100.
- [23] Kleinschmidt A., Buchel C., Hutton C., Friston K. J., Frackowiak R. S., The neural structures expressing perceptual hysteresis in visual letter recognition, *Neuron* 34 (2002) 659-666.
- [24] Kovacs G., Vogels R., Orban G. A., Cortical correlate of pattern backward masking, *Proc Natl Acad Sci U S A* 92 (1995) 5587-5591.
- [25] Kranczioch C., Debener S., Engel A. K., Event-related potential correlates of the attentional blink phenomenon, *Brain Res Cogn Brain Res* 17 (2003) 177-187.
- [26] Lamme V. A., Roelfsema P. R., The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing, *Trends Neurosci* 23 (2000) 571-579.

- [27] Lamme V. A., Zipser K., Spekreijse H., Masking interrupts figure-ground signals in V1, *J Cogn Neurosci* 14 (2002) 1044-1053.
- [28] Lamme V. A., Why visual attention and awareness are different, *Trends Cogn Sci* 7 (2003) 12-18.
- [29] Lehmann D., Strik W. K., Henggeler B., Koenig T., Koukoku M., Brain electric microstates and momentary conscious mind states as building blocks of spontaneous thinking: I. Visual imagery and abstract thoughts, *Int J Psychophysiol* 29 (1998) 1-11.
- [30] Leopold D. A., Logothetis N. K., Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry, *Nature* 379 (1996) 549-553.
- [31] Leopold D. A., Logothetis N. K., Multistable phenomena: changing views in perception, *Trends Cogn Sci* 3 (1999) 254-264.
- [32] Logothetis N. K., Schall J. D., Neuronal correlates of subjective visual perception, *Science* 245 (1989) 761-763.
- [33] Luck S. J., Vogel E. K., Shapiro K. L., Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink, *Nature* 383 (1996) 616-618.
- [34] Lumer E. D., Friston K. J., Rees G., Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain, *Science* 280 (1998) 1930-1934.
- [35] Lumer E. D., Rees G., Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception, *Proc Natl Acad Sci U S A* 96 (1999) 1669-1673.
- [36] Macknik S. L., Livingstone M. S., Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system, *Nature Neuroscience* 1 (1998) 144-149.
- [37] Marois R., Chun M. M., Gore J. C., Neural correlates of the attentional blink, *Neuron* 28 (2000) 299-308.
- [38] Marois R., Yi D. J., Chun M. M., The neural fate of consciously perceived and missed events in the attentional blink, *Neuron* 41 (2004) 465-472.
- [39] McIntosh A. R., Rajah M. N., Lobaugh N. J., Interactions of prefrontal cortex in relation to awareness in sensory learning, *Science* 284 (1999) 1531-1533.
- [40] Mesulam M. M., A cortical network for directed attention and unilateral neglect, *Ann Neurol* 10 (1981) 309-325.
- [41] Moutoussis K., Zeki S., The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli, *Proc Natl Acad Sci U S A* 99 (2002) 9527-9532.
- [42] O'Regan J. K., Rensink R. A., Clark J. J., Change-blindness as a result of 'mudsplashes', *Nature* 398 (1999) 34.
- [43] Pins D., Ffytche D., The neural correlates of conscious vision, *Cereb Cortex* 13 (2003) 461-474.
- [44] Raymond J. E., Shapiro K. L., Arnell K. M., Temporary suppression of visual processing in an RSVP task: an attentional blink?, *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 18 (1992) 849-860.
- [45] Rees G., Russell C., Frith C. D., Driver J., Inattention blindness versus inattentional amnesia for fixated but ignored words, *Science* 286 (1999) 2504-2507.
- [46] Rensink R. A., O'Regan J. K., Clark J. J., To see or not to see: the need for attention to perceive changes in scenes, *Psychol Sci* 8 (1997) 368-373.
- [47] Rodriguez E., George N., Lachaux J. P., Martinerie J., Renault B., Varela F. J., Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity, *Nature* 397 (1999) 430-433.
- [48] Saunders P. T., An introduction to catastrophe theory, Cambridge University Press, Cambridge, Mass., 1980.
- [49] Sergent C., Dehaene S., Is consciousness a gradual phenomenon? Evidence for an all-or-none bifurcation during the Attentional Blink, *Psychol Sci* (in press).
- [50] Shallice T., Evans M. E., The involvement of the frontal lobes in cognitive estimation, *Cortex* 14 (1978) 294-303.
- [51] Sheinberg D. L., Logothetis N. K., The role of temporal cortical areas in perceptual organization, *Proc Natl Acad Sci U S A* 94 (1997) 3408-3413.
- [52] Spencer K. M., Dien J., Donchin E., Spatiotemporal analysis of the late ERP responses to deviant stimuli, *Psychophysiology* 38 (2001) 343-358.
- [53] Super H., Spekreijse H., Lamme V. A., A neural correlate of working memory in the monkey primary visual cortex, *Science* 293 (2001) 120-124.
- [54] Super H., Spekreijse H., Lamme V. A., Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1), *Nat Neurosci* 4 (2001) 304-310.
- [55] Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J., Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans, *J Neurosci* 17 (1997) 722-734.
- [56] Thom R., *Stabilité structurelle et Morphogénèse*, InterEditions, Paris, 1972.
- [57] Tong F., Nakayama K., Vaughan J. T., Kanwisher N., Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex, *Neuron* 21 (1998) 753-759.

- [58] Varela F., Lachaux J. P., Rodriguez E., Martinerie J., The brainweb: phase synchronization and large-scale integration, *Nat Rev Neurosci* 2 (2001) 229-239.
- [59] Varela F., Lachaux J. P., Rodriguez E., Martinerie J., The brainweb: phase synchronization and large-scale integration, *Nat. Rev. Neurosci.* 2 (2001) 229-239.
- [60] Vogel E. K., Luck S. J., Shapiro K. L., Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink, *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24 (1998) 1656-1674.
- [61] Von Economo C., *The cytoarchitectonics of the human cerebral cortex.*, Oxford University Press, London, 1929.
- [62] Vuilleumier P., Sagiv N., Hazeltine E., Poldrack R. A., Swick D., Rafal R. D., Gabrieli J. D., Neural fate of seen and unseen faces in visuospatial neglect: a combined event-related functional MRI and event-related potential study, *Proc Natl Acad Sci U S A* 98 (2001) 3495-3500.
- [63] Wojculik E., Kanwisher N., The generality of parietal involvement in visual attention, *Neuron* 23 (1999) 747-764.

3. Conclusion et motivation du choix de ce modèle

Le travail de thèse présenté ici est essentiellement expérimental, mais il s'appuie sur le modèle particulier de l'espace neuronal global de travail conscient et tente en retour de resserrer et préciser les hypothèses de ce modèle. Il est important de noter que ce modèle n'est pas le seul à pouvoir rendre compte des résultats empiriques actuels sur la perception consciente et qu'il existe des approches théoriques très diverses au problème de la conscience (voir Chapitre 2). Notre choix de placer nos travaux empiriques dans le cadre particulier de ce modèle est motivé par plusieurs aspects. Ce modèle repose sur des postulats clairs des propriétés comportementales caractéristiques de la perception consciente. Sur cette base, ce modèle propose des mécanismes neuronaux qui peuvent rendre compte des différentes possibilités de traitement offertes par la perception consciente, en intégrant les connaissances actuelles sur les corrélats neuronaux de la conscience dans un cadre cohérent. Enfin, ce cadre théorique propose un modèle computationnel biologiquement plausible qui peut faire l'objet de simulations par ordinateur, ce qui permet de préciser et tester les prédictions de ce modèle.

De manière générale, un modèle théorique fournit des prédictions particulières et permet ainsi d'orienter la recherche empirique vers des questions précises, et même de pousser cette recherche dans des directions qui n'auraient sans doute pas été explorées en l'absence de cadre théorique. C'est là un des intérêts essentiels de placer des recherches empiriques dans un cadre théorique particulier. Cependant il est important de garder à l'esprit la diversité des possibilités d'interprétation des résultats empiriques.

Chapitre 4

Le clignement attentionnel : analyse de la littérature et choix d'un protocole pour explorer la dynamique de l'accès à la conscience

1. Le clignement attentionnel : présentation générale du phénomène

1.1. Description

Lorsque deux cibles visuelles se succèdent rapidement, identifier la première cible peut empêcher d'identifier ou même de détecter la deuxième, si elle survient entre 200 et 500 ms après la première cible. Mais si, pour la même séquence visuelle, la tâche est d'ignorer la première cible et de ne rapporter que la deuxième, la détection ou l'identification de cette deuxième cible ne posent pas de problème, c'est-à-dire qu'aucun déficit n'est observé (Figure 1 ci-dessous). Ce qui est particulièrement remarquable dans ce phénomène, c'est que la capacité de rapporter la deuxième cible dépend non pas des paramètres physiques de la stimulation visuelle, mais simplement du fait de prêter ou non attention à une cible qui la précède. Jane Raymond et ses collaborateurs ont nommé ce phénomène « attentional blink » ou « clignement attentionnel » (Raymond, Shapiro et al. 1992) : l'attention portée à la première cible semble, à première vue, avoir des conséquences aussi radicales et temporaires sur la visibilité de la deuxième cible que si l'observateur avait effectivement cligné des yeux au moment de la présentation de cette cible ¹⁰.

¹⁰ Une démonstration d'un protocole de clignement attentionnel est disponible sur le site http://www.cs.kent.ac.uk/people/rpg/pc52/AB_Webscript/instr.html

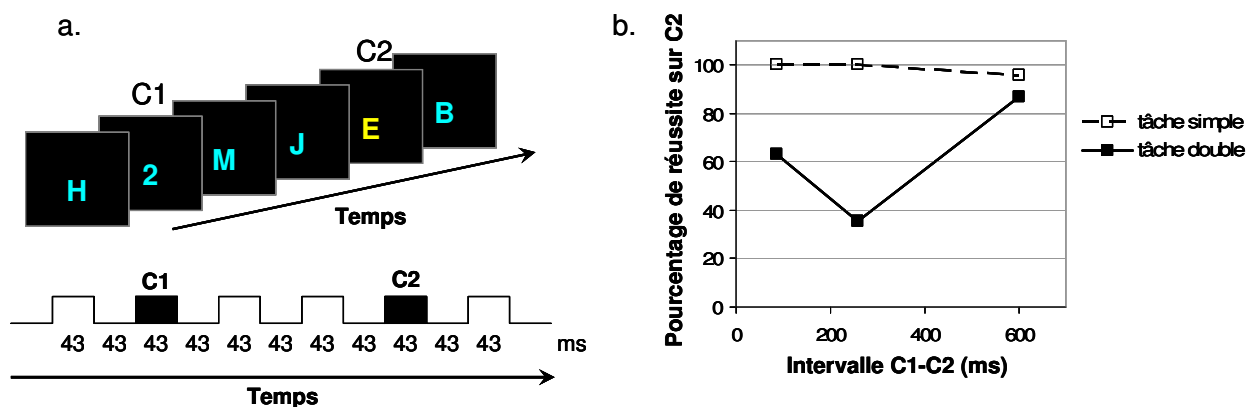


Figure 1. Exemple de protocole classique de clignement attentionnel et performance associée.

a. Protocole de clignement attentionnel utilisé dans une de nos études pilotes, reproduisant une expérience de Vogel et al., 1998. Chaque essai est constitué d'une succession de lettres bleues (distracteurs) parmi lesquels le sujet doit repérer deux cibles. La première cible (C1) est un chiffre, la deuxième cible (C2) est une lettre jaune. C2 est la lettre « E » dans 20% des essais. Les images sont présentées pendant 43 ms, séparée de « blancs » (écran vide) de 43 ms.

b. Résultats. Lorsque les sujets doivent simplement signaler si C2 est la lettre « E » (« tâche simple »), aucun déficit de performance n'est observé. Par contre, s'ils doivent également effectuer une tâche sur C1 (« tâche double »), la performance sur C2 chute pour un intervalle d'environ 260 ms entre les deux cibles. Ce déficit disparaît à intervalle long. On observe classiquement une préservation relative du traitement de C2 à intervalle très court (autour de 100 ms).

1.2. Caractéristiques et généralité du clignement attentionnel

Les premières observations de ce phénomène semblent dater des années 1980 (Broadbent and Broadbent 1987; Weichselgartner and Sperling 1987). Cette découverte est née d'un intérêt général pour l'étude de la rapidité du traitement visuel, utilisant des protocoles de présentation visuelle sérielle rapide : les deux cibles visuelles sont présentées au sein d'une séquence d'images flashées à une fréquence rapide, typiquement 10 Hz (10 images par seconde). Il a été montré que ce protocole pouvait être simplifié et qu'il suffisait de masquer chacune des deux cibles pour obtenir le phénomène de clignement attentionnel (Duncan, Ward et al. 1994; McLaughlin, Shore et al. 2001). La figure 2 et la liste ci-dessous résumant les paramètres cruciaux du clignement attentionnel :

1. le clignement attentionnel dépend crucialement du fait de devoir, ou non, effectuer une tâche sur la première cible (Raymond, Shapiro et al. 1992),
2. le clignement attentionnel dépend crucialement de l'intervalle temporel entre les deux cibles : en général, le déficit de performance sur la deuxième cible est maximal pour un intervalle d'environ 300 ms, puis il disparaît pour des intervalles supérieurs à 500 ms. A intervalle très court (autour de 100 ms), on observe généralement une préservation relative de la performance sur la deuxième cible (voir par exemple la Figure 1).

3. chacune des cibles doit être suivie d'un masque (Raymond, Shapiro et al. 1992; Giesbrecht and Di Lollo). Cependant, il s'agit d'un masquage « modéré », qui n'affecte pas, en lui-même, la perception des cibles. En effet, l'intervalle entre la présentation d'une cible et de son masque est d'environ 100 ms dans les études de clignement attentionnel.

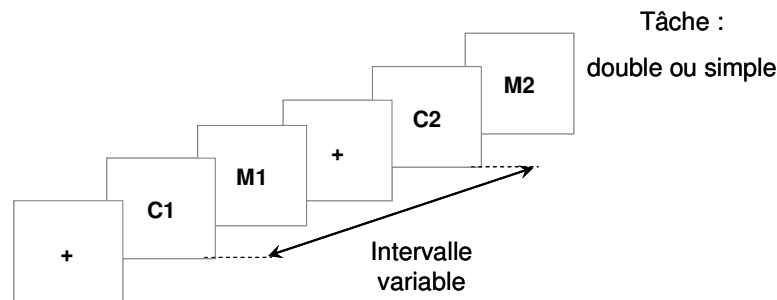


Figure 2. Les paramètres cruciaux du clignement attentionnel.

Pour que le phénomène de clignement attentionnel soit observé, la première cible (C1) et la deuxième cible (C2) doivent être chacune suivies d'un masque (M1 et M2). Par contre, la présence d'autres distracteurs n'est pas nécessaire. Le clignement attentionnel dépend cruciallement de l'intervalle entre les deux cibles, et de la tâche à effectuer (tâche simple : tâche sur C2 seulement ; tâche double : à la fois sur C1 et C2).

Ce sont essentiellement ces paramètres qui sont manipulés dans les études de clignement attentionnel, à la fois pour enquêter sur les causes de ce phénomène et pour utiliser ce phénomène dans l'exploration des différences entre traitement conscient et non-conscient.

Le phénomène de clignement attentionnel peut être observé pour une grande variété de stimuli : des lettres, des chiffres, des mots ou même des scènes visuelles (Marois, Yi et al. 2004). De plus, le clignement attentionnel semble affecter la possibilité de rapporter la deuxième cible quelque soit la tâche utilisée, que le sujet doive catégoriser la deuxième cible (par exemple dire si l'image présentée est une scène d'intérieur ou d'extérieur : Marois et al. 2004), rapporter son identité (par exemple nommer le mot, la lettre, le chiffre...), la reconnaître dans une liste de cibles potentielles (Maki, Couture et al. 1997) ou même simplement détecter sa présence (Vogel, Luck et al. 1998). Enfin, bien que la grande majorité des études utilise des cibles visuelles, certaines études suggèrent qu'un clignement attentionnel peut également se produire lorsque la première et la deuxième cible sont présentées dans des modalités sensorielles différentes (Arnell and Jolicoeur 1999).

1.3. Intérêt pour l'étude de l'accès à la conscience

Le phénomène de clignement attentionnel offre une situation particulièrement intéressante et riche pour l'exploration des mécanismes d'accès à la conscience. En effet, pour extraire les caractéristiques distinctives du traitement conscient, en particulier dans les études d'imagerie, on s'efforce de contraster des situations dans lesquelles un changement minimal de la stimulation extérieure conduit à une différence drastique dans la perception du stimulus. Dans le clignement attentionnel, un stimulus peut être soit perçu soit non perçu *pour des stimulations identiques*. De plus, ce stimulus est présenté dans d'excellentes conditions pour être traité par le système visuel : il est généralement présenté à la fovéa et pour des durées assez longues (50 ms ou plus, avec un intervalle entre la présentation de la cible et du masque d'environ 100 ms). Ainsi, l'incapacité de rapporter un stimulus lors du clignement attentionnel reflète-t-elle très probablement une limitation tardive dans le traitement cérébral de ce stimulus.

Enfin, cette limitation présente une dynamique temporelle très particulière, qui se retrouve pour une grande variété de stimuli et de tâches. Elle pourrait donc refléter une caractéristique très générale de la dynamique temporelle de l'accès à la conscience.

2. Profondeur et limites du traitement cérébral lors du clignement attentionnel

Lors du clignement attentionnel, nous sommes incapables de rapporter une cible qui est pourtant présentée au centre de notre champ visuel et suffisamment longtemps pour pouvoir être traitée efficacement par notre système visuel. Quelle est la profondeur du traitement cérébral que reçoit de cette cible ?

2.1. Les expériences centrales de Vogel, Luck et Shapiro

Vogel et collaborateurs se sont intéressés à cette question dans une série d'expériences en potentiels évoqués ¹¹ (Luck, Vogel et al. 1996; Vogel, Luck et al. 1998). Ces études ont montré que les ondes visuelles précoces, P1 et N1, évoquées par un flash lumineux

¹¹ **Potentiels évoqués** : en électroencéphalographie, il est possible d'extraire les ondes cérébrales évoquées spécifiquement par un stimulus d'intérêt en calant autour du temps de présentation de ce stimulus les enregistrements obtenus dans plusieurs essais et en les moyennant. Ceci moyenne tous les événements non reliés au traitement du stimulus et permet d'extraire les potentiels évoqués spécifiquement par ce stimulus.

concomitant à la deuxième cible (une lettre) étaient totalement préservées lors du clignement attentionnel (Figure 3), suggérant que les premières étapes du traitement visuel ne sont pas affectées par le clignement attentionnel.

Dans une deuxième expérience, Vogel et collaborateurs ont testé si un mot présenté pendant le clignement attentionnel pouvait néanmoins recevoir un traitement sémantique. Pour cela, ils ont utilisé l'onde N400, une onde négative qui est modulée par le degré d'incongruité d'un mot par rapport à un contexte sémantique. Par exemple, une N400 forte est évoquée par le dernier mot de la phrase « il est monté dans la voiture et a allumé la moutarde » mais pas par le dernier mot de la phrase « il est monté dans la voiture et a allumé la radio ». Dans cette expérience, la deuxième cible dans la séquence de clignement attentionnel était un mot qui pouvait être ou non incongru par rapport à un contexte sémantique défini au début de l'essai. Les expérimentateurs ont observé que l'onde N400 évoquée par les mots incongrus était totalement préservée au moment du clignement attentionnel (Figure 3), bien qu'un fort déficit soit observé en comportement (les sujets rapportaient correctement si le mot était incongru dans 66% des essais seulement, contre 90% en dehors de la période de « clignement »). Ce résultat suggère que le clignement attentionnel n'affecte pas l'étape de traitement sémantique des mots, puisque cette étape précède nécessairement la N400 (détection d'une incongruité par rapport à un contexte sémantique). Pourtant, l'accomplissement de ce traitement de haut niveau par le cerveau ne se reflète pas en comportement. Le clignement attentionnel affecte donc probablement une ou plusieurs autres étapes de traitement, nécessaires pour pouvoir *rapporter* l'information sémantique extraite par le cerveau.

Dans une troisième expérience, Vogel et collaborateurs ont en effet montré que l'onde P3 (évoquée par la présence d'une cible rare) était supprimée au moment du clignement attentionnel (Figure 3). Ce résultat suggère que le clignement attentionnel empêche la formation d'une représentation stable du stimulus en mémoire de travail, étape à laquelle l'onde P3 semble être associée (Donchin and Coles 1988). Une autre étude, dans laquelle la deuxième cible était détectée dans 40% des essais pendant le clignement attentionnel, a confirmé que seules les cibles consciemment perçues évoquaient une onde P3 (Kranzloch, Debener et al. 2003).

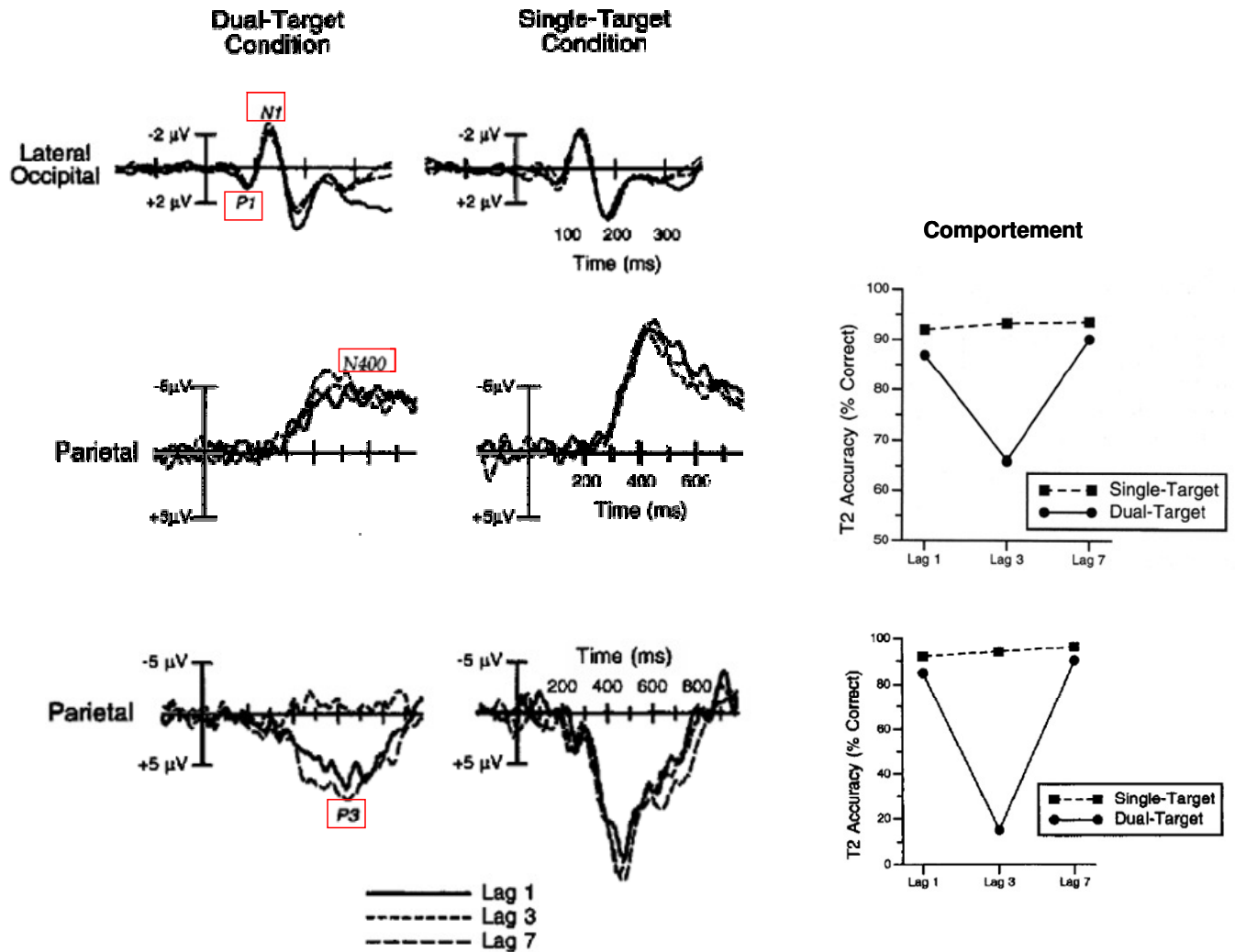


Figure 3. Le clignement attentionnel affecte une étape tardive de traitement (adapté de Vogel, Luck et al. 1998). **A gauche** : potentiels évoqués par la deuxième cible (notée ici T2 : target 2) dans trois expériences de clignement attentionnel isolant les ondes P1 et N1 (haut), l'onde N400 (milieu) et l'onde P3 (bas). Le « lag » désigne la position de présentation de la deuxième cible par rapport à la première dans la séquence visuelle, et donc l'intervalle temporel entre ces deux cibles (lag 1 : 83 ms ; lag 3 : 249 ms ; lag 7 : 581 ms). « Single target » et « Dual target » désignent les conditions de tâche simple ou double respectivement. Au moment du clignement attentionnel (dual target, lag3) les ondes P1, N1 et N400 sont totalement préservées alors que l'onde P3 est supprimée. **A droite** : performance sur la deuxième cible (T2) dans les deux dernières expériences. Dans les deux cas, un fort déficit est observé au moment du clignement attentionnel.

Ces différentes études montrent que, au moment du clignement attentionnel, les stimuli reçoivent un traitement perceptif et même cognitif très poussé. Pour autant, ce traitement reflète-t-il un processus non-conscient ? Dans l'étude isolant l'onde N400, la performance sur la deuxième cible est un peu au dessus du niveau du hasard au moment du « clignement », ce qui pourrait indiquer que les sujets ont vu le mot dans certains essais. Cependant, la présence de certains essais « vu » dans la condition de clignement ne pourrait à elle seule expliquer la préservation totale de la N400 malgré une chute de performance dans cette condition. Ce résultat reste donc un indice fort de l'existence d'un traitement sémantique

non-conscient lors du clignement attentionnel, et suggère que ce traitement est largement, sinon totalement, préservé par rapport à une situation de perception consciente en dehors de la période de clignement (lag 1 ou lag 8, cf. Figure 3).

Enfin, une autre étape tardive du traitement du stimulus semble être totalement éliminée lors du clignement attentionnel : la consolidation en mémoire de travail des représentations extraites aux étapes précédentes. Cette étape semble donc faire partie des mécanismes qui sous-tendent l'accès de ces représentations à la conscience.

2.2. Amorçage sémantique non-conscient lors du clignement attentionnel

Puisque le cerveau semble pouvoir extraire le sens d'un mot au moment du clignement attentionnel sans que pour autant les sujets soient capables de le rapporter explicitement, ce traitement peut-il avoir des effets implicites sur le comportement ? Cette question a été abordée dans des expériences d'amorçage sémantique, montrant qu'un mot non détecté lors du clignement pouvait néanmoins faciliter la reconnaissance ultérieure de mots sémantiquement reliés à ce mot (Shapiro, Driver et al. 1997; Martens, Wolters et al. 2002) : par exemple, la présentation du mot « café », même pendant le clignement, facilite la reconnaissance du mot « tasse » par rapport à la reconnaissance du mot « sourire ». Dans ces expériences, les auteurs ont séparés, dans la condition de clignement attentionnel, les essais dans lesquels les mots présentés comme deuxième cible étaient reconnus et les essais dans lesquels ils n'étaient pas reconnus. Les expériences de Shapiro et collaborateurs (1997) ont montré que même des mots non reconnus produisaient un effet d'amorçage sémantique sur des mots tests présentés après la période de clignement (270 ms après la deuxième cible). Cet effet d'amorçage se manifestait dans la performance de reconnaissance de ces mots tests, qui étaient légèrement masqués. De plus, cet effet d'amorçage, bien qu'un peu plus faible en apparence, ne montrait pas de différence significative avec l'effet d'amorçage produit par les mots reconnus. Plus récemment, Martens et collaborateurs (2002) ont obtenu un résultat similaire pour des mots tests présentés longtemps après la deuxième cible (environ 7 secondes) et après que les sujets aient effectué un test de reconnaissance sur la deuxième cible.

Cet effet d'amorçage sémantique est également observable en potentiels évoqués : un mot non identifié pendant le clignement attentionnel peut par la suite moduler l'amplitude de l'onde N400 évoquée par un mot test en fonction du degré d'association sémantique entre les deux mots (Rolke, Heil et al. 2001).

Ces observations suggèrent l'existence d'un amorçage sémantique par des mots qui n'ont pas pu être identifiés pendant le clignement attentionnel. Elles rejoignent une problématique plus large : le cerveau peut-il extraire le sens d'un mot qui n'est pas consciemment perçu ? Cette problématique a été abondamment abordée dans des expériences de masquage montrant un effet d'amorçage sémantique par des mots masqués non vus (Marcel 1983; Greenwald, Draine et al. 1996; Dehaene, Naccache et al. 1998; Draine and Greenwald 1998; Naccache and Dehaene 2001). Il serait intéressant de pouvoir comparer la force et la durée de l'effet d'amorçage dans les deux types de protocole (clignement attentionnel et masquage). En effet, ceci nous donnerait un indice de la force du traitement non-conscient dans ces deux paradigmes. Bien qu'à ma connaissance aucune étude n'ait procédé à une comparaison directe, un certain nombre d'éléments pourrait indiquer l'existence d'un traitement non-conscient plus important pour des mots présentés pendant le clignement attentionnel que pour des mots fortement masqués. La mise en évidence d'un amorçage sémantique dans les expériences de masquage se fonde généralement sur l'accélération des temps de réaction pour des mots sémantiquement reliés. Dans le clignement attentionnel, un effet d'amorçage a pu être mis en évidence directement sur la performance de reconnaissance des mots tests. Or les temps de réaction semblent constituer une mesure plus sensible que la performance. Cela pourrait signifier qu'une mesure plus sensible est nécessaire pour mettre en évidence un effet d'amorçage dans le cas du masquage. De plus, la durée de vie de l'effet d'amorçage pourrait être plus importante dans le cas du clignement attentionnel (jusqu'à 7 sec dans l'expérience de Martens, Wolters et al. 2002) que dans le cas du masquage où l'effet d'amorçage semble disparaître au-delà de quelques centaines de millisecondes (Greenwald, Draine et al. 1996).

Cependant, il est important de souligner que l'absence de perception consciente du stimulus amorce est extrêmement bien contrôlée dans la plupart des expériences d'amorçage masqué (par exemple, absence de détectabilité indexée par un d -prime nul), ce qui est peut-être moins le cas dans les quelques expériences de clignement attentionnel testant l'amorçage.

2.3. Des stimuli qui échappent au clignement attentionnel

Un autre indice de la profondeur et de la force du traitement de la deuxième cible lors du clignement attentionnel nous vient d'expériences montrant que des stimuli

particulièrement importants et pertinents pour l'observateur peuvent échapper au phénomène de clignement attentionnel.

Par exemple, lorsque les sujets doivent détecter la présence de leur propre prénom (deuxième cible) dans une séquence d'autres prénoms, leur prénom échappe au phénomène de clignement attentionnel (Shapiro, Caldwell et al. 1997). Par contre, un fort clignement attentionnel est observé pour des séquences similaires dans lesquelles la deuxième cible est un prénom différent de celui de l'observateur. Ceci indique que le protocole de clignement attentionnel n'affecte pas ou peu l'étape d'identification de son propre prénom, ce qui permet à ce stimulus saillant d'échapper au clignement. En effet, si le clignement attentionnel affectait des étapes visuelles précoces, aucune différence ne devrait être observée pour des mots de signification différente. Cependant, une interprétation alternative est possible. Il est possible que la saillance du propre prénom de l'observateur ne repose pas sur une étape d'extraction du sens de ce mot ou même d'une étape de « lecture » de ce mot. Il est très probable que, pour des stimuli aussi appris et répétés que le propre prénom, la saillance de ce stimulus repose simplement sur des indices visuels, peut-être complexes, mais pour la détection desquels le système visuel est devenu expert ¹².

D'autres études ont montré que le clignement attentionnel était fortement réduit pour des mots à connotation émotionnelle négative (par exemple : « horreur ») par rapport à des mots neutres (par exemple, « maison ») (Anderson and Phelps 2001; Anderson 2005). Dans ces expériences, il semble bien que le sens des mots ait dû être extrait pour que leur valence émotionnelle leur permette d'échapper au clignement attentionnel.

Ces expériences montrent que certains stimuli peuvent échapper au clignement attentionnel en vertu de leur caractère pertinent ou saillant. Ceci suggère encore une fois que le clignement attentionnel ne correspond pas à une limitation précoce dans le traitement des stimuli. C'est probablement aussi un indice de la remarquable profondeur du traitement perceptif et conceptuel que reçoivent les stimuli au moment du clignement attentionnel. En effet, des stimuli saillants, non pas sur la base de caractéristiques physiques mais sur la base

¹² Cette interprétation est d'autant plus probable que, dans cette étude, les sujets savent au début de l'expérience si la deuxième cible est leur propre prénom ou un autre prénom. Ces deux conditions sont testées pour des groupes de sujets différents. Dans la condition « propre prénom », les sujets ont pu mettre en œuvre une stratégie de détection d'indices visuels, basée sur une expertise déjà existante, qui les rend plus efficaces pour repérer la deuxième cible.

de leur sens, semblent pouvoir provoquer une attraction automatique (« bottom-up ») de l'attention qui permet leur détection malgré les contraintes attentionnelles imposées par le protocole. On pourrait en déduire que, même des stimuli non-conscient au moment du clignement, évoquent des activations proches d'un tel « seuil », au delà duquel l'accès à la conscience est possible.

2.4. Les régions et les mécanismes cérébraux impliqués

Quelques études par IRMf (imagerie par résonance magnétique fonctionnelle) ont tenté de préciser le cheminement cérébral des activations non-conscientes lors du clignement attentionnel. L'étude par IRMf du traitement de la deuxième cible dans le clignement attentionnel présente une difficulté majeure : comment dissocier les activations dues à la première et la deuxième cible, qui sont présentées à un intervalle de quelques centaines de millisecondes seulement (bien inférieur à la résolution temporelle de l'IRM) ? Pour résoudre ce problème, Marois et al. ont mis à profit notre connaissance d'aires spécialisées dans le traitement de certains types de stimuli (Marois, Yi et al. 2004). Dans leur expérience, la première cible était un visage, et la seconde une scène visuelle (Figure 4a). Les scènes visuelles activent spécifiquement une aire para-hippocampique (« parahippocampal place area » : PPA), bien distincte de la « fusiform face area », aire spécialisée dans le traitement des visages. Marois et al. ont séparé, au moment du clignement attentionnel, les essais où la scène visuelle était détectée et les essais où elle n'était pas détectée pour des conditions de stimulation similaires. Ils ont pu montrer que, même dans les essais où les sujets n'avaient pas réussi à détecter la présence d'une scène visuelle, la PPA était néanmoins plus activée que lorsqu'aucune scène visuelle n'était présentée (Figure 4b). Une activation similaire, mais plus forte, était observée pour les scènes détectées. Les limitations temporelles de l'IRMf ne permettent pas de savoir si cette différence d'intensité est due à une amplification tardive de l'activité dans la PPA par des aires de plus haut niveau, ou si cette différence est déjà présente dans la phase « montante » du traitement du stimulus. Cependant, cette expérience montre clairement qu'un traitement visuel de haut niveau (catégorisation d'une image comme « scène visuelle ») peut avoir lieu en l'absence de rapport conscient pendant le clignement.

Par contre, dans cette même expérience, aucune activation n'était observée dans le cortex frontal latéral et dans le cortex cingulaire antérieur pour les scènes non détectées, alors que, pour les scènes détectées, ces mêmes aires montraient une activation prolongée

(Figure 4c). L'implication de certaines aires frontales semble donc cruciale pour la perception consciente du stimulus.

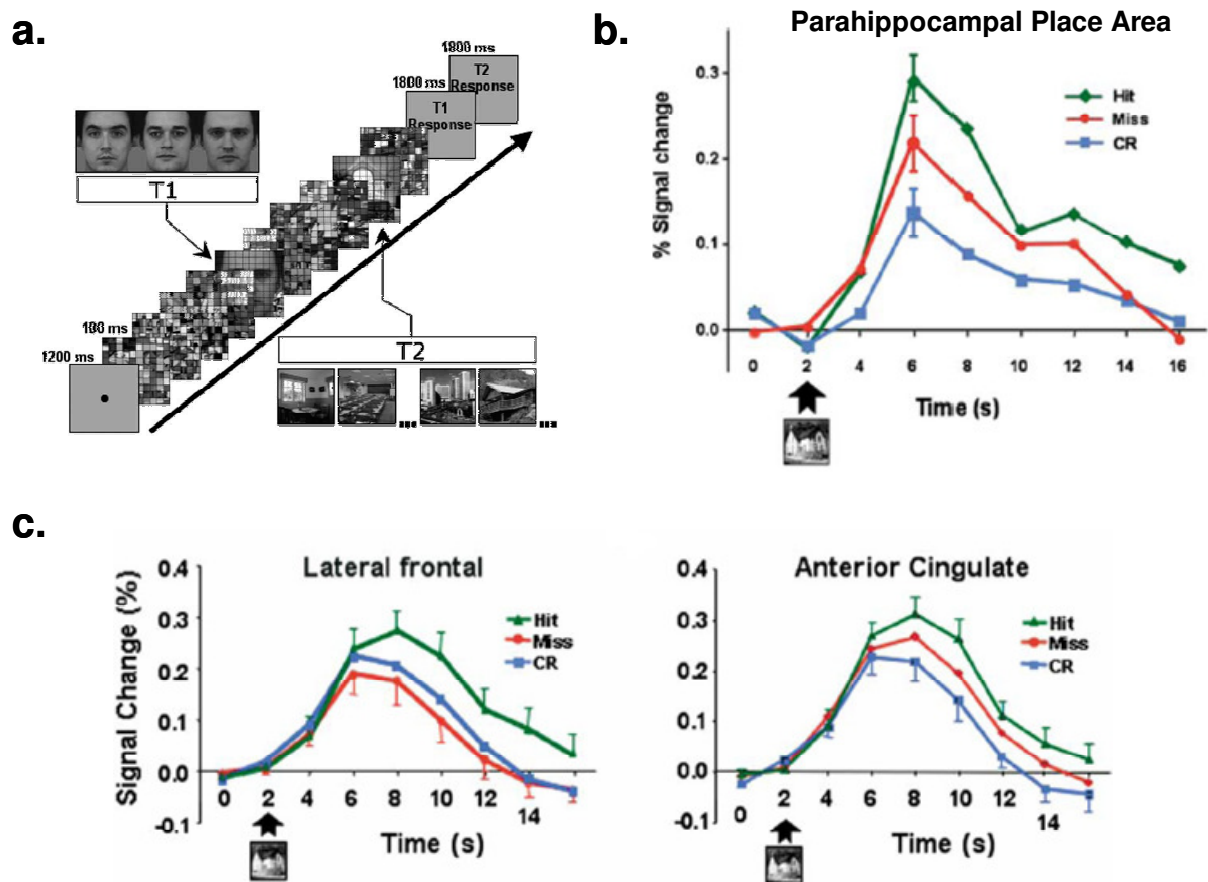


Figure 4. Activité de différentes aires cérébrales en fonction de la perception du stimulus lors du clignement attentionnel (adapté de Marois et al. 2004).

a. Protocole expérimental : la première cible (T1) est un visage, la deuxième cible (T2) est une scène visuelle. Les distracteurs sont des images mélangées construites à partir des photos de scènes visuelles. **b.** activité de la Parahippocampal Place Area, qui répond spécifiquement aux scènes visuelles. **c.** activité dans le cortex frontal latéral et dans le cingulaire antérieur. **Hit** : la scène visuelle présentée (T2) est détectée pendant le clignement attentionnel. **Miss** : la scène visuelle présentée n'est pas détectée pendant le clignement attentionnel. **CR** : « correct rejection », aucune scène visuelle n'est présentée et les sujets rapportent correctement son absence (condition contrôle).

Une autre étude par IRMf (Kranzioch, Debener et al. 2005) a confirmé que le cortex frontal latéral était activé exclusivement lorsque la deuxième cible (une lettre) était détectée au moment du clignement. Dans cette étude, les auteurs ont plus généralement observé des activations plus fortes pour les cibles détectées que pour les cibles non détectées dans tout un réseau d'aires fronto-pariétales : le gyrus frontal supérieur et le cortex cingulaire antérieur, le gyrus frontal inférieur et le lobe pariétal inférieur. Enfin, une étude IRMf, comparant des sujets montrant un déficit de rapport de la deuxième cible (un mot) pendant le clignement attentionnel et des sujets ne montrant pas de déficit pour des séquences identiques, a

également montré que l'absence de déficit était associée à des activations plus fortes dans le cortex cingulaire antérieur et le gyrus frontal supérieur (Feinstein, Stein et al. 2004).

Cependant, dans les protocoles d'imagerie par IRMf du clignement attentionnel, ces activations fronto-pariétales ne reflètent peut-être pas uniquement le traitement de la deuxième cible. Elles pourraient également refléter des différences dans l'efficacité du traitement de la *première cible* qui jouent certainement un rôle dans la possibilité de détecter ou non la deuxième cible par la suite. La technique de magnétoencéphalographie, bien que beaucoup moins précise que l'IRMf dans le domaine spatial, permet de distinguer l'activité évoquée par C2 (deuxième cible) de l'activité évoquée par C1 (première cible). Dans une étude récente en magnétoencéphalographie, Gross et al. ont observé que des cibles C2 détectées au moment du clignement évoquent une synchronisation de l'activité cérébrale dans la bande de fréquence beta (13-18 Hz) à travers un réseau distribué de régions frontales, pariétales, cingulaires et temporales (Gross, Schmitz et al. 2004). Cette synchronisation est considérablement réduite lorsque C2 n'est pas vue au moment du clignement attentionnel.

En résumé, une réponse relativement forte a pu être observée dans des aires sensorielles de haut niveau en réponse à des stimuli non-conscients pendant le clignement attentionnel. Par contre, les stimuli non-conscients n'activent pas ou peu un réseau d'aires fronto-pariétales. L'activation de ce réseau, et la mise en œuvre de communications longue distance au sein de ce réseau, que reflète probablement le phénomène de synchronisation dans la bande bêta, semblent essentielles pour que le stimulus puisse être rapporté consciemment.

2.5. Conclusion

Quel est la profondeur du traitement sensoriel et conceptuel que peuvent recevoir des stimuli sans pour autant être perçus consciemment ? Un des enjeux de l'étude des bases cérébrales du traitement conscient est de trouver des protocoles testant les limites du traitement cérébral qui peut être effectué en l'absence de perception consciente. Le clignement attentionnel semble constituer un outil privilégié pour tester la profondeur et les limites du traitement non-conscient. En effet, le traitement non-conscient de stimuli présentés pendant le clignement attentionnel semble être remarquablement riche et « intense ». Cependant, ce protocole présente encore une difficulté majeure en IRMf, qui est de distinguer les activations dues à la première et à la deuxième cible. Un autre point méthodologique intéressant est de développer une réflexion critique sur les critères sur lesquels nous nous

basons pour déterminer si le stimulus a été consciemment perçu ou non, comme ça a été le cas dans le domaine du masquage. Une telle approche a récemment été initiée dans le domaine du clignement attentionnel par Visser, Merikle et Di Lollo (Visser, Merikle et al. 2005).

3. Les causes du clignement attentionnel : une interférence « centrale » ?

3.1. Les différentes hypothèses

Quel est le « locus » du clignement attentionnel ? A quelle étape de traitement se produit l'interférence entre les deux cibles C1 et C2 ? Différentes hypothèses ont été avancées sur les causes du clignement attentionnel :

1. Une des premières hypothèses qui a été avancée postule que l'interférence responsable du clignement attentionnel se produirait **au moment du retrait de C2 en mémoire visuelle à court terme** (Shapiro, Raymond et al. 1994; Raymond, Shapiro et al. 1995). Au moment du clignement attentionnel, la mémoire visuelle à court terme serait occupée par C1 et C2, car toutes deux sont des cibles potentielles, mais aussi par les distracteurs succédant directement à C1 et à C2 en raison de leur proximité temporelle et de leur similarité physique avec les cibles. La mémoire visuelle à court terme ayant une capacité limitée, le poids attribué à chacun de ces éléments pourrait décroître en fonction de la séquence d'entrée de cet élément dans la mémoire. C1 étant le premier élément à entrer en mémoire, son poids serait important et elle serait toujours correctement rapportée. C2 recevrait un poids moins important et, au moment du retrait des informations contenue en mémoire, serait susceptible d'être confondue avec un des autres éléments, et en particulier le distracteur qui lui succède. Dans les expériences où C2 peut effectivement être confondue avec l'élément qui lui succède, on observe en effet qu'un nombre important d'erreurs sur C2 correspondent à des intrusions, c'est-à-dire que c'est le distracteur qui lui succède qui est rapporté (Chun 1997; Maki, Couture et al. 1997). Cependant, cette hypothèse a été invalidée par un certain nombre d'observations, et en particulier le fait qu'un clignement attentionnel peut être observé même lorsque les distracteurs suivant C1 et C2 sont très différents des cibles (Grandison, Ghirardelli et al. 1997). Les distracteurs semblent jouer principalement un rôle de « masque », et la confusion potentielle entre ces distracteurs et les cibles ne peut à elle seule expliquer le défaut de rapport correct de C2.

2. Selon une autre hypothèse, l'interférence se produirait **avant ou au moment de l'entrée de C2 en mémoire de travail** (Chun and Potter 1995). Cette hypothèse est connue sous le nom de « two-stage model » ou modèle en deux étapes. Dans cette hypothèse, une première étape d'analyse perceptive pourrait avoir lieu à la fois pour C1 et C2 pendant le clignement attentionnel. Suivrait une étape de consolidation de ces représentations en mémoire de travail. Cette étape ne pourrait traiter qu'une cible à la fois. Au moment du clignement attentionnel, la consolidation de C2 serait donc retardée par l'étape de consolidation de C1 en mémoire de travail. Pendant cet intervalle, la représentation de C2 extraite à l'étape 1 serait susceptible de décroître et d'être effacée par le masque qui suit C2, entraînant une impossibilité de rapporter C2. La grande majorité des études sur le clignement attentionnel semblent être en accord avec cette hypothèse.

3. Une autre hypothèse postule que le clignement attentionnel reflète le **temps de maintien de l'attention visuelle sur une cible**, ou « attentional dwell time » (Duncan, Ward et al. 1994; Ward, Duncan et al. 1996). L'attention sur un objet correspondrait à un état soutenu pendant quelques centaines de millisecondes et qui permettrait à cet objet d'avoir accès à la conscience et d'influencer le comportement. Lorsque C1 occupe cet état, l'attention ne peut être portée sur C2, qui n'a alors pas accès à la conscience. Ce modèle décrit un mécanisme attentionnel très général, mais il semble pouvoir être rapproché du modèle en deux étapes décrit ci-dessus dans le sens où les deux modèles semblent postuler une étape de maintien et de consolidation de l'information qui ne peut s'effectuer que sur une cible à la fois.

4. Enfin, un dernier modèle postule que la compétition entre C1 et C2 au moment du clignement attentionnel se joue à une étape très tardive, **au niveau de la sélection de la réponse** (Jolicoeur 1998). Ce modèle met explicitement en relation le clignement attentionnel et un autre phénomène d'interférence entre deux cibles : la « période psychologique réfractaire » (PPR). Dans les protocoles de PPR, on demande aux sujets de produire une réponse immédiate à la présentation de deux cibles non masquées qui se succèdent rapidement. L'interférence entre les deux cibles se manifeste alors par des temps de réaction augmentés à la deuxième cible pour des intervalles courts entre les deux cibles. Dans ces protocoles, il semble que

l'interférence entre le traitement de C1 et de C2 se joue essentiellement à l'étape de sélection de la réponse, juste avant l'exécution motrice. La sélection de la réponse pour C2 serait retardée par le fait que cette étape de traitement est occupée par C1.

En résumé, tous ces modèles semblent partager l'idée que l'interférence entre C1 et C2 au moment du clignement attentionnel est tardive, c'est-à-dire qu'elle ne se produit pas dans les premières étapes d'analyse perceptive. Les modèles 2 à 4 partagent également l'idée de deux grandes étapes de traitement : une étape non limitée (perceptive) et une étape centrale de capacité limitée, responsable de l'interférence. Cependant, ces modèles semblent diverger quant à la nature de cette seconde étape : consolidation en mémoire de travail, maintien de l'attention ou sélection de la réponse. En particulier, le dernier modèle postule une interférence très tardive et indépendante de la modalité sensorielle dans laquelle sont présentés les stimuli. Il faut noter cependant que toutes ces hypothèses ne s'excluent pas mutuellement : il est possible que toutes désignent des étapes de traitement qui sont généralement associées. Il est également possible qu'il existe en réalité plusieurs « loci » du clignement attentionnel et que la compétition entre C1 et C2 puisse avoir lieu à différentes étapes successives de traitement.

Dans cette section, nous examinerons les différentes expériences qui ont permis de préciser la nature de l'étape de traitement responsable de la compétition entre C1 et C2.

3.2. Clignement attentionnel entre deux modalités sensorielles

A quelle étape se produit la compétition entre le traitement de la première et de la deuxième cible ? Etudier l'interférence entre des cibles présentées dans deux modalités différentes peut fournir un élément de réponse : si le déficit de clignement attentionnel est présent indépendamment de la modalité de présentation de chacune des cibles, cela suggérerait que l'interférence se produit à une étape de traitement commune entre les modalités.

Les différentes études réalisées dans ce domaine ont produit des résultats contrastés, comme l'illustre le Tableau 1.

Première cible (C1)

	<i>Visuelle</i>	<i>Auditive</i>	<i>Tactile</i>
<i>Visuelle</i>	Oui (majorité des études de clignement attentionnel)	Non : (Duncan, Martens et al. 1997; Potter, Chun et al. 1998; Soto-Faraco and Spence 2002) Oui : (Arnell and Jolicoeur 1999; Jolicoeur 1999; Dell'Acqua, Jolicoeur et al. 2003)	Oui ... si l'ordre d'apparition des cibles n'est pas prédictible : (Soto-Faraco, Spence et al. 2002)
<i>Auditive</i>	Non : (Duncan, Martens et al. 1997; Potter, Chun et al. 1998; Soto-Faraco and Spence 2002) Oui : (Arnell and Jolicoeur 1999; Jolicoeur 1999; Dell'Acqua, Jolicoeur et al. 2003)	Non : (Potter, Chun et al. 1998) Oui : (Duncan, Martens et al. 1997; Potter, Chun et al. 1998; Arnell and Jolicoeur 1999; Soto-Faraco and Spence 2002)	
<i>Tactile</i>	Oui : (Dell'Acqua, Turatto et al. 2001; Soto-Faraco, Spence et al. 2002)	Oui : (Dell'Acqua, Turatto et al. 2001)	

Tableau 1. Clignement attentionnel dans différentes modalités sensorielles ? Résumé des études.

En colonnes : modalité de présentation de la première cible (C1). En lignes : modalité de présentation de la deuxième cible (C2). **Oui** désigne les études montrant l'existence d'un déficit assimilable au clignement attentionnel pour des cibles présentés dans ces différentes modalités. **Non** désigne les études qui n'ont pas trouvé de tel déficit, ou dans lesquelles le déficit observé était attribuable uniquement à un changement de tâche entre les deux cibles.

Plusieurs études mélangeant des cibles visuelles et auditives ont montré une absence de clignement attentionnel entre ces deux modalités (Duncan, Martens et al. 1997; Potter, Chun et al. 1998; Soto-Faraco and Spence 2002). Par exemple, Duncan et al. (1997) ont mis en évidence un clignement attentionnel intra-modalité en vision et en audition, mais lorsqu'une séquence visuelle était mise en concurrence avec une séquence auditive, aucun clignement n'était observé. La performance sur la deuxième cible (qu'elle soit visuelle ou auditive) était toujours élevée et indépendante de l'intervalle temporel entre les deux cibles. Soto-Faraco & Spence (2002) ont confirmé cette absence de clignement attentionnel entre vision et audition dans un protocole où les deux stimulations provenaient du même endroit spatial. Ces résultats semblent donc suggérer que l'interférence entre deux cibles qui produit le clignement attentionnel se joue à un niveau d'encodage spécifique à la modalité sensorielle (visuelle ou auditive).

Cependant, les études dans la modalité visuelle ont montré l'importance du masquage dans le clignement attentionnel. Or, les stimuli auditifs sont particulièrement difficiles à masquer. De plus, la mémoire auditive à court terme ou « tampon échoïque » semble particulièrement efficace, et peut maintenir une information auditive pour des périodes relativement longues, de l'ordre de 2 secondes (Crowder 1993). Il est donc possible que, dans les études présentées ci-dessus, les sujets aient pu mettre à profit cette bonne persistance du tampon échoïque pour retarder la tâche qu'ils devaient effectuer dans cette modalité et traiter immédiatement la cible visuelle, plus labile car plus efficacement masquée, évitant ainsi une interférence dans le traitement des deux cibles. Cette « stratégie » est probablement plus difficile à mettre en œuvre lorsque les deux cibles sont auditives et qu'elles occupent donc la même mémoire sensorielle, ce qui pourrait expliquer qu'un clignement attentionnel peut tout de même être observé dans ce cas.

Cette interprétation est d'autant plus probable qu'un déficit semblable au clignement attentionnel entre vision et audition a pu être mis en évidence dans plusieurs autres études (Arnell and Jolicoeur 1999; Jolicoeur 1999; Dell'Acqua, Jolicoeur et al. 2003). Il est intéressant de noter que deux de ces études obtiennent un clignement attentionnel inter-modalités en demandant aux sujets de répondre immédiatement à la cible auditive (qu'elle soit la première ou la deuxième cible) au lieu de donner leur réponse à la fin de l'essai. Il semble donc essentiel que le traitement de la première cible et de la deuxième cible soit effectué immédiatement après l'apparition des cibles pour qu'une interférence se produise. Arnell & Jolicoeur (1999) ont également mis en évidence un clignement attentionnel entre des cibles visuelles et auditives sans demander de réponse immédiate à la cible auditive. Il est possible que, dans cette étude, les cibles auditives aient été suffisamment bien masquées pour éviter que la tâche auditive puisse être retardée. En effet, l'intervalle entre deux stimuli dans la séquence auditive était un peu plus court dans cette étude que dans les études ne montrant pas de clignement attentionnel.

Finalement, les quelques expériences étudiant la modalité tactile ont montré l'existence d'interférences assimilables au clignement attentionnel entre des cibles visuelles et des cibles tactiles (Dell'Acqua, Turatto et al. 2001; Soto-Faraco, Spence et al. 2002), ou même auditives et tactiles (Dell'Acqua, Turatto et al. 2001). Pour observer ce phénomène, encore une fois, la cible visuelle et la cible tactile devaient être masquées.

En conclusion, l'existence d'un réel clignement attentionnel inter-modalités est encore assez débattue (Potter, Chun et al. 1998; Arnell and Jenkins 2004). Cependant, plusieurs

études semblent suggérer l'existence d'une interférence centrale, indépendante de la modalité sensorielle, et qui montre des caractéristiques temporelles très proches du clignement attentionnel classique. De plus, une étude récente en potentiels évoqués (Dell'Acqua, Jolicoeur et al. 2003) a montré que l'onde P300 évoqué par une cible C2 visuelle était diminuée aussi bien lors du clignement attentionnel intra-modalité (C1 visuelle) que lors du clignement attentionnel inter-modalités (C1 auditive). De manière plus générale, une étude IRMf a identifié des substrats neuronaux communs entre vision et audition à l'étape de sélection de la réponse motrice à ces différents types de stimuli (Jiang and Kanwisher 2003). Cependant, ceci n'exclut pas la possibilité que, lors du clignement attentionnel intra-modal, et en particulier en vision, l'interférence responsable du déficit se produise également à des étapes plus précoces, spécifiques de la modalité sensorielle étudiée. En effet, dans certaines expériences, on observe, pour des stimuli similaires, un clignement attentionnel intra-modalité qui ne se généralise pas lorsque les deux modalités sont mélangées (Duncan, Martens et al. 1997; Soto-Faraco and Spence 2002).

3.3. Les régions cérébrales impliquées dans la compétition entre les deux cibles

Assez peu d'études se sont intéressées directement aux causes neurales du clignement attentionnel (McArthur, Budd et al. 1999; Marois, Chun et al. 2000). Marois et al. (2000) ont augmenté la demande attentionnelle sur la première cible (C1) en augmentant l'interférence entre C1 et des distracteurs (proximité temporelle, spatiale ou perceptive). Dans tous les cas, cette manipulation augmentait l'effet de clignement attentionnel sur C2. En IRMf, une augmentation de la charge attentionnelle sur C1 se traduisait par une augmentation des activations évoquées par C1 dans le sulcus intra-pariétal, la région frontale latérale et le cortex cingulaire antérieur, avec une prédominance dans l'hémisphère droit. Dans une expérience contrôle, Marois et al. ont varié la difficulté du jugement à effectuer sur C1 (« ce mot peut-il être à la fois un nom et un verbe ? » ou bien simplement « ce mot est-il un nom ? »). Cette manipulation modulait la performance sur C1 mais n'avait pas d'effet sur l'amplitude du clignement attentionnel. En IRMf, cette manipulation ne montrait pas d'effet dans le sulcus intrapariétal droit ni dans les aires frontales droites. Une activation cingulaire antérieure était observée, mais dans une région différente de celle observée lors d'une augmentation de la charge attentionnelle sur C1. Ces études suggèrent donc qu'un réseau fronto-pariétal latéralisé à droite joue un rôle spécifique dans les causes du clignement attentionnel : l'occupation de ce

réseau par le traitement de C1 semble constituer un facteur limitant pour l'accès de C2 à la conscience.

Les études sur des patients cérébro-lésés apportent également des informations sur les régions cérébrales jouant un rôle important dans le phénomène de clignement attentionnel. Husain et al. ont observé que des patients hémis-négligents porteurs de lésions pariétales droites (lobe pariétal inférieur) ou frontales droites (lobe frontal inférieur) montraient un clignement attentionnel anormalement sévère, et persistant pour des intervalles de plus d'une seconde entre C1 et C2 (Husain, Shapiro et al. 1997). Un tel phénomène se retrouve également chez des patients ne montrant pas de négligence spatiale, mais porteurs de lésions conjointes dans le lobe pariétal inférieur et le gyrus temporal supérieur, tandis que des lésions du lobe pariétal supérieur seul ne semblent pas entraîner de déficit anormal en clignement attentionnel (Shapiro, Hillstrom et al. 2002). Le clignement attentionnel anormal observé chez ces patients pourrait révéler un problème de redirection de l'attention vers C2. En effet, dans des tâches spatiales, le lobe pariétal inférieur et le gyrus temporal supérieur semblent être impliqués dans la redirection de l'attention vers des stimuli apparaissant à des positions spatiales non attendues (Friedrich, Egly et al. 1998; Corbetta, Kincade et al. 2000).

En conclusion, le clignement attentionnel semble refléter essentiellement une compétition entre C1 et C2 pour l'accès à un réseau d'aires fronto-pariétales (sulcus intra-pariétal droit, région frontale latérale droite, cortex cingulaire antérieur). De plus, un mécanisme de réorientation de l'attention vers C2, impliquant particulièrement la jonction temporo-pariétale, pourrait limiter la durée du déficit de clignement attentionnel. La compétition entre C1 et C2 pour l'accès à la conscience lors du clignement attentionnel semble donc essentiellement impliquer des aires de haut niveau (mais voir ¹³ (Giesbrecht and Kingstone 2004)).

¹³ Une étude récente sur un patient ayant subi une transection du corps calleux a montré qu'un clignement attentionnel pouvait être observé chez ce patient lorsque C2 était présentée à l'hémisphère droit et ce, que C1 ait été présentée à l'hémisphère droit ou gauche (Giesbrecht et al. 2004). Ceci suggère que des structures sous corticales pourraient également être impliquées dans le phénomène de clignement attentionnel. Cependant, le clignement attentionnel était aboli dans tous les cas si C2 était présentée à l'hémisphère gauche...

3.4. Le rôle du masquage dans le clignement attentionnel

Pour obtenir un clignement attentionnel, il est nécessaire de masquer chacune des deux cibles. Pourtant, le masquage n'est pas suffisant : si les sujets ignorent la première cible, aucun déficit n'est observé sur la perception de la seconde. Quel est alors le rôle du masquage dans la compétition entre les deux cibles ? Le masquage de C1 et le masquage de C2 semblent jouer des rôles différents dans le clignement attentionnel. En effet, un clignement attentionnel sur C2 peut être observé que C1 soit masquée par un pattern visuel présenté simultanément (masquage par intégration) ou que C1 soit masquée par un pattern visuel qui lui succède (masquage par interruption) (Seiffert and Di Lollo 1997; Brehaut, Enns et al. 1999). Par contre, C2 doit être masquée par « interruption » pour qu'un clignement attentionnel soit observé (Giesbrecht and Di Lollo 1998; Brehaut, Enns et al. 1999).

La similarité entre C1 et le masque qui lui succède semble moduler la force du clignement attentionnel (Raymond, Shapiro et al. 1995). Cependant, une telle similarité n'est pas nécessaire, et un clignement attentionnel peut être observé même si C1 est une lettre et qu'elle est masquée par un simple flash lumineux (Grandison, Ghirardelli et al. 1997). Il suffit donc de masquer les caractéristiques de bas niveau de C1 pour obtenir un clignement attentionnel. Il a été proposé que le masque, en dégradant C1, augmente la durée de traitement nécessaire pour rapporter correctement cette cible (Seiffert and Di Lollo 1997). Cependant, une étude récente en magnétoencéphalographie (Kessler, Schmitz et al. 2005) suggère que le masque sur C1 a pour effet de diminuer la latence du pic de M300 (équivalent magnétique de la P300) évoqué par C1 (Figure 5). Masquer C1 semble donc paradoxalement accélérer le traitement de C1. Les auteurs de cette étude proposent que le masquage de C1 entraîne un mécanisme de « protection » du traitement de C1 qui accélère le traitement de cette cible mais inhibe le traitement des stimuli qui lui succèdent. Il est possible qu'un autre phénomène soit également en jeu. Le masque de C1 semble en effet diminuer la variabilité dans le démarrage de la M300 évoquée par C1 : la M300 moyenne à travers les essais est plus étroite lorsque C1 est masquée (voir Figure 5). On peut donc proposer que le fait de masquer C1 impose une contrainte temporelle forte sur le traitement de cette cible : pour être correctement rapportée, C1 doit être consolidée en mémoire de travail avant que le masque ne dégrade la représentation de C1 au niveau des aires sensorielles (au niveau de la mémoire iconique par exemple). Ceci augmenterait la probabilité que l'étape de consolidation de C1 soit déjà engagée 200 ou 300 ms après la présentation de C1, au moment du clignement attentionnel.

Cette hypothèse est renforcée par l'observation d'un pic de clignement attentionnel plus aigu (autour de 200 ms après C1) lorsqu'on demande aux sujets de répondre immédiatement à C1 que lorsque la réponse s'effectue à la fin de l'essai (Jolicoeur 1998).

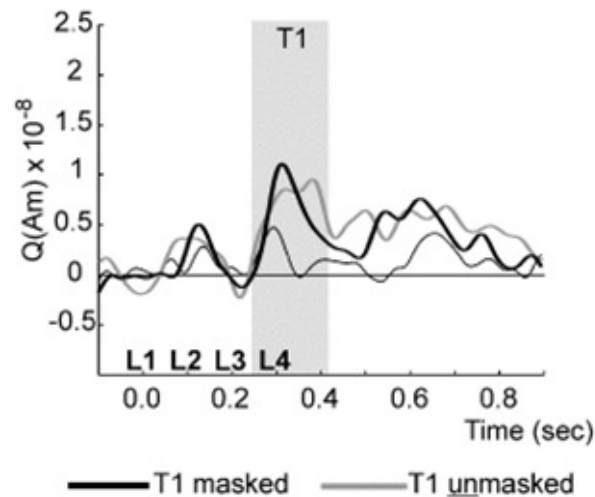


Figure 5. Effet du masque sur le traitement de C1 (adapté de Kessler et al. 2005).

Activité évoquée dans une région préfrontale (source reconstruite à partir du signal MEG), lorsque C1 est masquée (trait épais noir) et lorsque C1 n'est pas masquée mais simplement suivie d'un « blanc » (trait épais gris). Le temps est indiqué à partir de la présentation de C1. Le trait fin représente l'activité évoquée par des séquences visuelles ne contenant ni C1 ni C2 (seulement deux masques). L'activité M300 évoquée par la cible C1 (surlignée en gris) montre, en moyenne à travers les essais, un pic plus précoce et moins étalé lorsqu'elle est masquée que lorsqu'elle n'est pas masquée.

Quel est le rôle du masquage sur C2 ? Le masque sur C2 pourrait dégrader ou supprimer la représentation de cette cible avant ou au moment où C2 pourrait avoir accès à une étape de consolidation en mémoire de travail. Les avis divergent quant à l'étape à laquelle cette dégradation ou cette suppression se produit. La dégradation de C2 par un masque simultané n'est pas suffisante pour obtenir un clignement attentionnel (Giesbrecht and Di Lollo 1998; Brehaut, Enns et al. 1999), ce qui suggère que la dégradation de C2 lors d'une phase ascendante de traitement ne suffit pas à provoquer un clignement attentionnel. Di Lollo et al. ont mis en évidence un type de masquage de très haut niveau : le masquage par substitution d'objet (Di Lollo, Enns et al. 2000). Une cible visuelle peut être efficacement masquée si elle est simplement suivie de quatre points qui entourent mais ne recouvrent pas l'espace dans lequel la cible a été présentée. Ce phénomène ne peut être expliqué par des interactions inhibitrices de bas niveau entre la représentation des contours de la cible et du masque. De plus, ce type de masquage ne se produit que si l'attention spatiale n'a pas pu être dirigée vers la cible avant l'apparition du masque. Il semble donc que les quatre points agissent à une étape de traitement très tardive : au moment où l'attention s'oriente vers

l'endroit où la cible a été présentée. Peut-on observer un clignement attentionnel lorsque C2 est masquée à une étape aussi tardive ? Une expérience de Dell'Acqua et al. montre qu'un clignement attentionnel peut effectivement être observé lorsque C2 (un chiffre) est simplement masquée par quatre points (Dell'Acqua, Pascali et al. 2003) ¹⁴. Le clignement attentionnel produit est alors de même amplitude et de même durée que lorsque le masquage est plus conventionnel (une lettre). Ceci suggère que, au moment où les ressources utilisées par C1 deviennent disponibles, elles bénéficient au masque qui succède à C2 et non à C2 elle-même (Brehaut, Enns et al. 1999; Dell'Acqua, Pascali et al. 2003). Cette hypothèse est corroborée par le fait que, au moment du clignement attentionnel, les sujets rapportent fréquemment le distracteur qui succède à C2 au lieu de rapporter C2 elle-même ¹⁵ (Chun 1997; Maki, Couture et al. 1997). Cependant, cette hypothèse est encore débattue et certaines études favorisent un rôle plus précoce du masque sur C2 (Giesbrecht, Bischof et al. 2003; Giesbrecht, Bischof et al. 2004).

En résumé, le rôle du masquage dans le clignement attentionnel semble encore assez débattu et d'autres expériences semblent nécessaires pour éclaircir ce point. Cependant, on peut proposer le scénario suivant. Le masquage de C1 pourrait avoir pour effet de contraindre dans le temps la période pendant laquelle C1 occupe de manière exclusive les ressources nécessaires au rapport conscient et empêche l'accès de C2 à ces ressources. Un mécanisme de stabilisation renforcée, engendré par le caractère incongru du masque par rapport à la tâche sur C1, pourrait également contribuer à empêcher l'accès à ces ressources par d'autre stimuli tant qu'elles sont occupées par C1 (Kessler, Schmitz et al. 2005). Enfin, au moment où ces ressources seraient de nouveau disponibles, si C2 est suivie d'un masque, ce masque serait plus susceptible d'y accéder que la cible C2 elle-même. Il est possible qu'un processus plus « précoce » intervienne : le masque pourrait dégrader la représentation de C2 pendant la période d'attente.

¹⁴ Il faut noter que, dans l'expérience de Dell'Acqua et al., les cibles sont présentées à des endroits aléatoires sur l'écran. L'attention spatiale intervient donc également dans cette expérience, ce qui n'est pas le cas dans les expériences classiques de clignement attentionnel, où les deux cibles sont présentées à la fovéa.

¹⁵ Dans les expériences où l'identité du distracteur peut en effet constituer une réponse valide.

3.5. Conclusion

Il semble que le clignement attentionnel reflète une compétition entre deux cibles pour l'accès à une étape de traitement tardive, de capacité limitée, impliquant un réseau d'aires fronto-pariétales fonctionnant en synergie pour permettre la consolidation en mémoire de travail et, in fine, le rapport conscient de ces cibles. Le masquage de C1 et de C2 semble agir comme un révélateur de cette compétition : en l'absence de masquage, la souplesse du traitement cérébral semble permettre d'échapper à cette compétition.

Dans la section suivante, nous montrerons comment l'étude du clignement attentionnel peut permettre de préciser la dynamique temporelle de l'accès à la conscience.

4. Le clignement attentionnel : une fenêtre temporelle caractéristique du traitement conscient ?

4.1. Relation entre le clignement attentionnel et la « période psychologique réfractaire »

Une hypothèse sur l'origine du clignement attentionnel postule que, lors du clignement attentionnel, une étape centrale, de capacité limitée, est occupée par C1, retardant ainsi le traitement de C2 à cette étape (Chun and Potter 1995). Cette étape pourrait correspondre à la consolidation en mémoire de travail des représentations extraites aux étapes précédentes, indexée par l'onde P300 (Vogel, Luck et al. 1998). Tant que la consolidation de C2 en mémoire de travail est retardée, la représentation de C2 au niveau des aires sensorielles serait susceptible de se dégrader ou d'être remplacée par le masque qui suit C2.

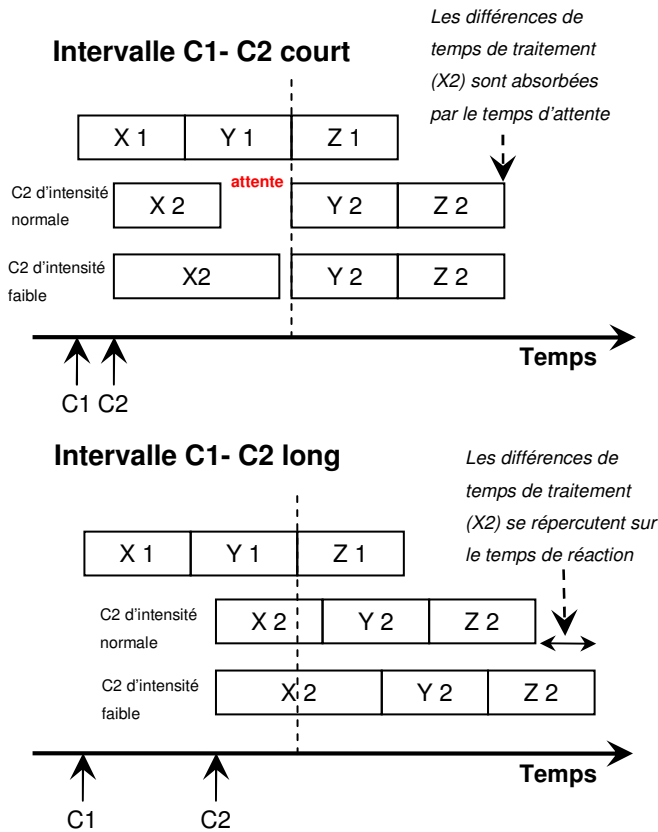
Cette hypothèse est renforcée par l'observation suivante : lorsque les sujets parviennent à détecter C2 pendant la période du clignement attentionnel, le temps de réaction à C2 est plus lent que lorsque C2 est détectée en dehors du clignement, c'est-à-dire pour des intervalles plus long entre C1 et C2 (Wong 2002). Cet effet de retard disparaît pour des intervalles de 500 ms ou plus entre C1 et C2. Ceci suggère que, même si les sujets sont parvenus à percevoir C2 au moment du clignement attentionnel, une étape de traitement a été retardée par le fait de devoir traiter C1.

Cet effet sur les temps de réaction est évocateur d'un autre phénomène bien connu d'interférence entre deux tâches : la période psychologique réfractaire ou PPR. Lorsqu'un sujet doit répondre immédiatement à deux cibles non masquées qui se succèdent rapidement,

le temps de réaction à la deuxième cible est augmenté pour des intervalles courts entre les deux cibles. Un modèle développé autour de ce phénomène offre un formalisme intéressant pour tenter de déterminer quelles étapes de traitement sont responsables du ralentissement des temps de réaction (Pashler 1984; Sigman and Dehaene 2005). Dans ce modèle, on distingue trois étapes successives de traitement (Figure 6a.) : une première étape « perceptive » (X), une étape centrale de capacité limitée (Y) et une étape d'exécution de la réponse (Z). On suppose que les étapes X et Z ne sont pas limitantes et peuvent se produire en parallèle pour les deux cibles (C1 et C2). Une étape plus centrale Y, ne peut traiter qu'une cible à la fois, ce qui produit un « goulot d'étranglement » : lorsque l'intervalle entre les deux cibles est court, le traitement de la deuxième cible doit attendre que le traitement central de la première cible (Y1) soit terminé pour que le traitement central de la deuxième cible (Y2) puisse commencer, ce qui produit un ralentissement du temps de réaction à la deuxième cible. Ce type de modèle produit une prédiction intéressante qui permet de distinguer les étapes centrales limitantes des étapes « périphériques » (Figure 6a.) : si on allonge la durée de l'étape X évoquée par la deuxième cible, puisque cet allongement se produit avant le goulot d'étranglement, il est absorbé par le temps d'attente pour des intervalles courts entre les deux cibles, tandis que pour des intervalles longs, il se répercute directement sur le temps de réaction à la deuxième cible.

Dans un protocole de clignement attentionnel, Wong (2002) a allongé l'étape de traitement perceptif de C2 en diminuant l'intensité lumineuse de cette cible. Elle a observé que les temps de réaction aux cibles C2 détectées n'étaient alors ralentis par cette manipulation que pour des intervalles longs entre C1 et C2 (Figure 6b.). D'après la logique du modèle de la PPR, ceci indique que l'étape limitante lors du clignement attentionnel se produit après l'analyse perceptive affectée par l'intensité de C2.

A.



B.

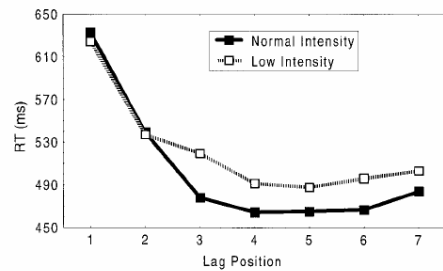


Figure 6. Les temps de réaction lors du clignement attentionnel suivent un modèle de PPR.

A. Modèle de la PPR : on distingue trois étapes successives de traitement : X (étape « perceptive »), Y (étape « centrale »), Z (exécution de la réponse). Le chiffre désigne s'il s'agit du traitement de la première cible (1) ou de la deuxième (2).

B. Temps de réaction lors du clignement attentionnel : le graphe montre les temps de réaction à la deuxième cible (lorsqu'elle est détectée) dans un protocole de clignement attentionnel, en fonction de l'intervalle entre les deux cibles (intervalle = lag*133 ms). Comme prédit par le modèle (A), les temps de réactions à la deuxième cible sont ralentis pour des intervalles courts (avec une pente de -1 environ). Diminuer l'intensité de la deuxième cible (ce qui allonge l'étape X2) ne ralentit les temps de réaction que pour les intervalles longs (> lag 2). **Adapté de Wong (2002).**

D'autres expériences ont montré que, lorsque le temps de réaction sur C1 était rapide, le clignement attentionnel observé pour C2 était plus court que lorsque les sujets répondaient plus lentement à C1 (Jolicoeur 1998), ce qui suggère encore une fois une relation entre la rapidité du traitement de C1 et la dynamique temporelle du clignement attentionnel.

Une relation entre le clignement attentionnel et la période psychologique réfractaire a également été suggérée dans des expériences où les deux cibles étaient présentées dans des modalités différentes (Dell'Acqua, Turatto et al. 2001). Dans ces expériences, la première cible était auditive (C1), la seconde tactile (C2). Lorsque C2 n'était pas masquée, le temps de réaction à cette cible était ralenti lorsque l'intervalle entre les deux cibles était diminué. Lorsque la seconde cible était « masquée » dans un protocole similaire, les auteurs ont

observé une diminution de la performance sur C2 pour des intervalles courts entre les deux cibles, c'est-à-dire un phénomène de clignement attentionnel.

Quelle est ou quelles sont ces étapes centrales de traitement occupées par C1 lors du clignement attentionnel et qui peuvent être, de ce fait, inaccessible à C2 ? Vogel & Luck ont étudié l'onde P300 évoquée par la cible C2 lorsqu'elle était suivie d'un masque, et qu'un clignement attentionnel se produisait, et lorsqu'elle n'était suivie d'aucun masque (Vogel and Luck 2002). Si C2 était masquée, la P300 était éliminée pour un intervalle court entre C1 et C2, ce qui se traduisait par une absence de perception consciente de C2. Lorsque C2 n'était pas masquée, C2 était toujours perçue, même pour un intervalle court (pas de « clignement »), cependant l'onde P300 évoquée par C2 était retardée à intervalle court (Figure 7). Ceci suggère que, pendant la période de clignement attentionnel, la consolidation de C2 en mémoire de travail est retardée par le traitement de C1. Si C2 est masquée, ce retard la rend susceptible d'être « effacée » avant d'avoir accédé à cette étape, et la consolidation n'a pas lieu.

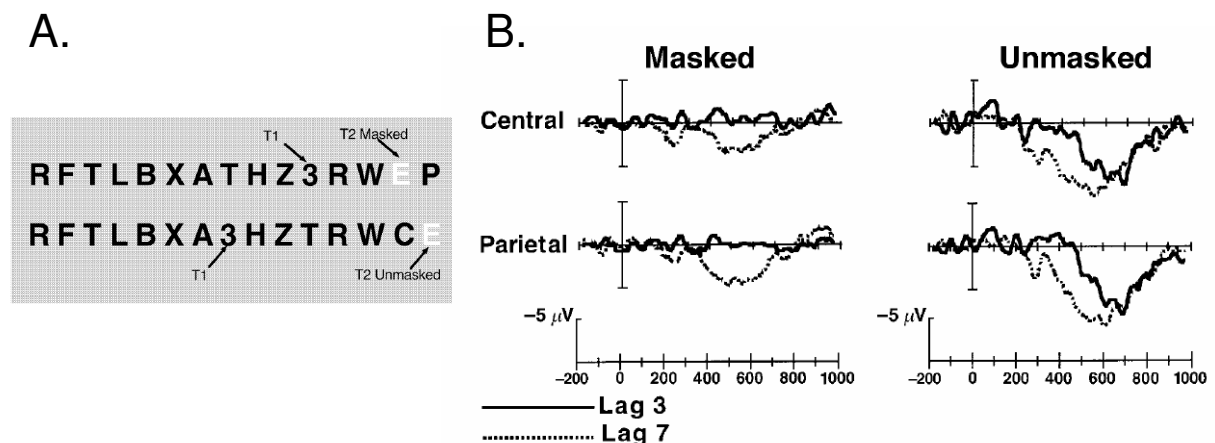


Figure 7. La P300 est retardée pour les cibles C2 non masquées durant la période de clignement (adapté de Vogel & Luck 2002).

A. Protocole expérimental : la cible C2 (un E blanc) peut être soit masquée, soit non masquée (dernière lettre de la séquence).
B. P300 évoquée par une cible C2 rare (la lettre « E » ; soustraction C2 rare – C2 fréquente) sur une électrode centrale et une électrode pariétale. Lorsque C2 est masquée (à gauche), la P300 évoquée par C2 en dehors de la période de clignement (intervalle C1-C2 long, lag8 = 664 ms) est éliminée à intervalle court (lag 3 = 249 ms). Lorsque C2 n'est pas masquée (à droite), une onde P300 est évoquée même à intervalle court, mais elle est retardée.

Les étapes affectées par la période psychologique réfractaire sont-elles identiques aux étapes affectées dans le clignement attentionnel ? Du point de vue des protocoles utilisés, on peut distinguer deux différences essentielles entre clignement attentionnel et PPR : dans un protocole de PPR, aucune des cibles n'est masquée, et l'on demande des réponses immédiates

à chacune des deux cibles, ce qui est rarement le cas dans les expériences de clignement attentionnel. Une expérience de Luck étudiant la PPR (Luck 1998) a montré que l'effet de l'intervalle entre les deux cibles sur le temps de réaction à C2 ne pouvait être entièrement attribué à un retard de la P300 évoquée par C2, ce qui suggère que le traitement de C2 est également retardé à des étapes ultérieures, comme la sélection de la réponse. Cependant, la proximité temporelle entre les deux cibles diminuait sensiblement l'amplitude de la P300 évoquée par C2. La différence entre le protocole utilisé par Luck (1998), montrant un effet faible sur la latence de la P300, et le protocole de Vogel et Luck (2002), montrant un fort retard de la P300 à intervalle court, semble résider essentiellement dans le fait que la cible C1 était masquée dans ce dernier protocole qui étudiait spécifiquement le clignement attentionnel.

En conclusion, dans le clignement attentionnel, le fait de masquer C1 semble faire peser l'interférence plus au niveau d'une étape de consolidation en mémoire de travail, tandis que dans les protocoles de PPR, le fait de devoir répondre rapidement à une cible C1 non masquée semble faire peser l'interférence plus au niveau de la sélection de réponse. Cependant, hormis les différences qui peuvent se révéler en fonction des protocoles utilisés, il semble qu'il existe une ou des étapes limitantes communes entre la PPR et le clignement attentionnel. En particulier, le cortex frontal latéral semble jouer un rôle important dans les deux types de phénomène (Figure 8) (Marois and Ivanoff 2005).

Enfin, lorsque C2 est masquée, le retard de traitement de cette cible dû au traitement de C1 semble interdire l'accès de C2 à la conscience dans les protocoles de clignement attentionnel, tandis que C2 est tout de même perçue si elle n'est pas masquée dans les protocoles de PPR.

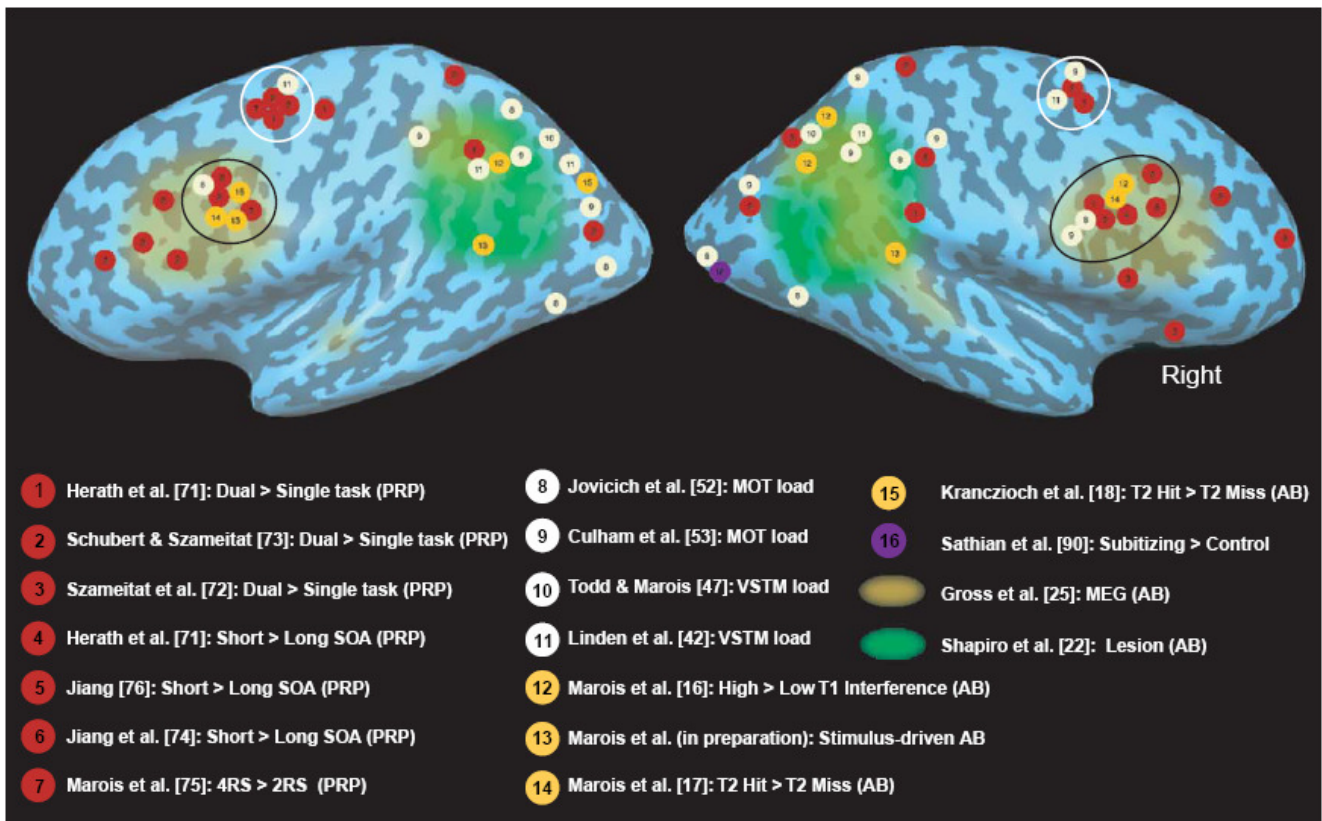


Figure 8. Localisation cérébrale des sites d'interférences entre plusieurs cibles (Marois and Ivanoff 2005). Sites d'activations observés dans des études en IRMf de la PPR (PRP ; disques rouges), du clignement attentionnel (AB ; disques jaunes), de la mémoire visuelle à court terme (visual short term memory VSTM ; disques blancs) et du suivi de cibles multiples (multiple object tracking MOT ; disques blancs). La tâche marron montre l'étendue approximative des activations trouvées en MEG pour le clignement attentionnel, et la tâche verte montre l'étendue de certaines lésions affectant l'intensité et la durée du clignement attentionnel. On observe que des activations du cortex frontal latéral (cercle et ellipse noirs) sont observées à la fois dans les études sur la PPR et dans les études sur le clignement attentionnel. En revanche, le cortex prémoteur dorsal (cercles blancs) semble préférentiellement impliqué dans le phénomène de PPR, mais pas dans le clignement attentionnel.

4.2. Préservation à intervalles très courts : « lag 1 sparing »

Pour des intervalles de 200 à 500 ms entre C1 et C2, le traitement de C1 semble retarder voire empêcher l'entrée de C2 dans une étape de traitement permettant de rapporter explicitement cette deuxième cible. Que se passe-t-il pour des intervalles plus courts entre les deux cibles ? De nombreuses expériences de clignement attentionnel montrent une préservation de la performance sur C2 pour des intervalles d'environ 100 ms. Cependant, dans ces expériences, un intervalle de 100 ms correspond souvent à une situation où C2 succède immédiatement à C1 (« lag 1 »), sans distracteur intermédiaire, ce qui constitue une différence supplémentaire entre la situation d'intervalle très court et la période de clignement attentionnel (200-500 ms) avec laquelle on souhaite la comparer. Ceci complique donc l'interprétation de ce phénomène de « lag 1 sparing ». Cependant la préservation de la

performance sur C2 pour des intervalles inférieurs ou égaux à 100 ms a pu être observée même lorsque C1 est masquée par un distracteur (Potter, Staub et al. 2002).

Ce phénomène est donc assez surprenant : n'y a-t-il aucun effet de compétition entre C1 et C2 pour des intervalles inférieurs à 200 ms ? Certains éléments indiquent qu'une compétition a lieu entre C1 et C2 à intervalles très courts, mais qu'elle se manifeste d'une autre manière et en particulier qu'elle n'est pas entièrement biaisée au détriment de C2. Cette compétition peut se manifester par une diminution de la performance sur C1 par rapport à des intervalles plus longs (pour lesquels la performance sur C1 est toujours très bonne) et, lorsque l'identité des deux cibles est correctement rapportée, par une imprécision des réponses des sujets sur l'ordre dans lequel les deux cibles ont été présentées (Chun and Potter 1995).

Dans une série d'expériences, Potter et al. ont étudié précisément la dynamique temporelle de la compétition entre C1 et C2 (deux mots) à intervalles très courts (Potter, Staub et al. 2002). Ces études ont montré que, pour des intervalles d'environ 50 ms entre les deux mots, la performance sur la deuxième cible était même meilleure que la performance sur la première. Autour de 100 ms, la performance était bonne sur les deux cibles. Enfin, au-delà de 100 ms, on observait le schéma classique de clignement attentionnel sur C2. Potter et collaborateurs proposent le scénario suivant, qui est une extension du modèle en deux étapes décrit ci-dessus : l'apparition de la première cible semble ouvrir une fenêtre attentionnelle, durant un peu plus de 100 ms, qui laisse entrer à la fois C1 et quelques stimuli qui lui succèdent dans la séquence, et qui pourront accéder ensemble dans la deuxième étape de traitement pour être rapportés. Pour des intervalles inférieurs à 100 ms, le temps d'établissement de ce mécanisme attentionnel, déclenché par C1, bénéficie à la cible qui survient en deuxième position, permettant ainsi que C2 soit plus efficacement traitée à l'étape 1 (perceptive) et soit mieux rapportée. A 100 ms, la compétition à l'étape 1 est moindre et les deux cibles peuvent être correctement identifiées à l'étape 1 avant d'entrer ensemble dans l'étape centrale (étape 2) de traitement. Au-delà de 100 ms, C1 est entrée à l'étape 2 avant que C2 ait fini d'être traitée à l'étape 1, ce qui interdit l'entrée de C2 dans cette deuxième étape de traitement. L'étude des intervalles courts suggère donc que, s'ils sont suffisamment proches dans le temps, plusieurs objets peuvent accéder ensemble à l'étape centrale de traitement qui permettra leur rapport conscient. Le coût de cette opération, par rapport au traitement conscient d'une seule cible, semble se refléter dans une certaine imprécision, en particulier sur l'ordre dans lequel ces objets ont été présentés.

Une étude récente en magnétoencéphalographie a comparé l'activité M300 (équivalent magnétique de la P300) évoquée par deux cibles présentée à 100 ou à 200 ms

d'intervalle, sans distracteur intermédiaire (Kessler, Schmitz et al. 2005). Dans les deux cas, C1 et C2 étaient correctement détectées. Dans un ensemble de sources temporelles, pariétales et frontales gauches (reconstruites à partir du signal MEG), les deux cibles évoquaient un seul et même large événement M300 lorsqu'elles étaient distantes de 100 ms, alors que, pour un intervalle de 200 ms entre les deux cibles, on pouvait distinguer deux événements associés à chacune des cibles. Par contre, pour d'autres sites (en particulier temporo-pariéto-frontal à droite, et cortex frontal ventral) les deux cibles évoquaient deux pics d'activité M300 distincts, même pour un intervalle de 100 ms. Ceci suggère que, à 100 ms d'intervalle, les deux cibles pourraient être intégrées dans une même vague de traitement, du moins au sein de certaines aires corticales.

Ce phénomène de traitement « concomitant » peut-il avoir lieu pour plus de deux objets ? Une étude récente (Di Lollo, Kawahara et al. 2005) montre une relative préservation de la capacité à rapporter trois cibles successives (des lettres), comparé à une situation où la deuxième cible est remplacée par un distracteur (un chiffre). Cette étude suggère que le phénomène « d'intégration » dans un même épisode de traitement peut s'établir pour plus de deux cibles, sur une période de plus de 100 ms (dans cette expérience, l'intervalle entre la première et la dernière cible était de 200 ms), mais peut être perturbé par l'apparition d'un distracteur. Enfin, une méta-analyse réalisée par Visser et collaborateurs suggère que, dans les expériences classiques où deux cibles seulement sont présentées, le phénomène de préservation à intervalle court ne peut avoir lieu que si les deux cibles sont semblables et requièrent des tâches similaires (Visser, Bischof et al. 1999). Le traitement concomitant semble donc pouvoir s'effectuer sur plusieurs cibles, mais semble limité à un seul type de tâche.

4.3. Conclusion

En conclusion, le décours temporel du clignement attentionnel nous informe sur les étapes et les lois qui régissent la compétition entre deux stimuli pour l'accès à la conscience. En particulier, ces différentes observations suggèrent l'existence « d'épisodes de conscience » (ou « épisodes de consolidation permettant le rapport conscient »), s'établissant vers 200 ms après la présentation d'un stimulus, qui peuvent englober plusieurs objets mais qui, une fois engagés, sont stables pendant environ 300 ms (de 200 ms à 500 ms après le stimulus) et interdisent l'entrée d'autres objets dans l'espace conscient pendant cette période.

5. Addendum : quand le clignement disparaît...

Le clignement attentionnel semble refléter un phénomène relativement robuste et général à travers différents types de stimuli et différentes tâches. Cependant, il existe des situations dans lesquelles ce phénomène disparaît, ou en tout cas est fortement réduit. Green et Bavelier ont montré que l'entraînement à des jeux vidéo d'action, qui requièrent une attention distribuée et/ou des changements rapides de l'attention, améliorait les capacités attentionnelles des joueurs même dans des tests classiques de psychologie expérimentale. En particulier, après entraînement sur jeux vidéo, la période durant laquelle un clignement attentionnel était observé était significativement raccourcie, et, pour des joueurs experts, le déficit de clignement attentionnel était considérablement réduit (Green and Bavelier 2003). On peut noter que cette amélioration des performances était observée aussi pour des tâches d'attention spatiale, ce qui pourrait suggérer que le clignement attentionnel met en jeu des ressources attentionnelles assez générales, qui sont également à l'œuvre dans des tâches spatiales.

Une expérience récente (Olivers and Nieuwenhuis 2005) montre également un phénomène surprenant : l'élimination du clignement attentionnel lorsque les sujets écoutent de la musique en passant l'expérience ! Cependant, certaines tentatives de réplique de cette étude, par Spalek et Di Lollo puis par les auteurs de l'étude originale, montrent un effet beaucoup moins important qui consiste non pas en une élimination mais en une légère diminution du clignement attentionnel (données non publiées). De plus, cet effet semble particulièrement sensible à de petites modifications dans le protocole. Il faut donc rester prudent sur l'interprétation de ces résultats. Cependant, ils soulèvent la possibilité intéressante que, lorsque les sujets sont légèrement distraits (par l'écoute d'une musique par exemple), ils parviennent à automatiser les tâches à effectuer sur C1 et C2, et que le traitement de C1 occupe moins longtemps les ressources cérébrales à l'origine du phénomène de clignement attentionnel.

En conclusion, il semble qu'il soit possible de « contourner » en partie la difficulté que représente le traitement de deux cibles proches dans le temps. Il reste à enquêter sur les conditions qui permettent de réaliser cela. En particulier, il serait intéressant d'étudier les aires cérébrales impliquées dans la réalisation de la double tâche dans les cas où on observe une diminution du clignement attentionnel.

6. Conclusion et motivation du choix de ce protocole

L'objectif général des travaux effectués durant cette thèse est de préciser la dynamique de l'accès à la conscience, en explorant la nature de la transition qui conduit à la possibilité de rapporter consciemment un stimulus. Dans cette optique, le choix du protocole de clignement attentionnel est motivé par deux aspects : la profondeur du traitement non-conscient lors du clignement attentionnel, et le fait que le clignement attentionnel semble un révélateur des contraintes temporelles inhérentes aux mécanismes d'accès à la conscience.

Dans les expériences de rivalité binoculaire, la compétition entre deux images pour l'accès à la conscience pourrait se jouer à des étapes précoces du traitement visuel, peut-être même au niveau de V1 (Lee, Blake et al. 2005). De même, dans certains protocoles de « cécité inattentionnelle » ou inattentional blindness, il semble que la sélection attentionnelle commence à opérer à des étapes précoces de traitement, en inhibant les représentations qui ne sont pas pertinentes pour la tâche que le sujet doit effectuer (Rees, Russell et al. 1999). Le clignement attentionnel semble présenter l'avantage d'intervenir de manière très tardive dans le déroulement du traitement cérébral de la deuxième cible, permettant de tester plus avant les limites des traitements qui peuvent s'effectuer en l'absence d'accès conscient. De plus, le traitement non-conscient lors du clignement attentionnel pourrait être plus « intense » que le traitement non-conscient observé dans des expériences de masquage. Finalement, s'il existe un seuil pour l'accès à la conscience, les stimuli qui ne sont pas perçus consciemment lors du clignement attentionnel semblent très proches d'un tel seuil. Contraster les effets comportementaux et cérébraux associés à la deuxième cible, selon que le sujet parvient ou non à la rapporter au moment du clignement, pourrait donc permettre d'explorer la dynamique de ce seuil.

Enfin, l'étude de la compétition entre deux cibles proches dans le temps semble un outil privilégié pour sonder la dynamique temporelle de l'accès à la conscience.

II. Deuxième partie : Contributions expérimentales

Chapitre 1.

Existe-t-il un saut discontinu pour l'accès à la conscience ? Etudes comportementales et modélisation

1. Article 2 : études comportementales

1.1. Motivation générale de ces études

Le questionnement initial et très général qui a motivé ces travaux de thèse est le suivant : au-delà de la richesse et de la diversité de notre perception, est-il possible d'établir une distinction entre deux modes de fonctionnement de la perception à l'état de veille, un mode conscient et un mode non-conscient ? Si de nombreux travaux suggèrent qu'une telle distinction existe, nous aimerions approfondir cette distinction en testant si le traitement non-conscient correspond à une *absence totale* d'accès aux informations perceptives extraites par le cerveau. Ce questionnement rejoint un débat théorique plus précis. Certains auteurs suggèrent qu'il existe un continuum de degrés de perception reliant perception consciente et non consciente (Farah 2000; Bar, Tootell et al. 2001). Ce continuum pourrait être basé par exemple sur la force de l'activité cérébrale évoquée par un stimulus au niveau des aires

sensorielles (Bar, Tootell et al. 2001). La perception non-consciente pourrait alors correspondre à une forme atténuée ou dégradée de perception. Inversement, certaines théories qui postulent que l'accès à la conscience reflète la mise en œuvre de mécanismes neuronaux spécifiques (Dehaene, Kerszberg et al. 1998; Baars 2002; Rees, Kreiman et al. 2002), notamment l'établissement d'une communication et d'un maintien de l'activité au sein d'un réseau d'aires cérébrales distantes à travers des boucles récurrentes, nous invitent à penser qu'il serait possible de mettre en évidence une frontière nette entre traitement conscient et non conscient.

Pour tester empiriquement l'existence d'un continuum ou d'une séparation entre perception consciente et non-consciente, il semble qu'il soit nécessaire d'offrir aux sujets la liberté d'exprimer différents degrés de perception, et donc de s'éloigner des mesures de perception en choix forcé (« vu ou pas vu »). Nous avons donc proposé aux sujets d'utiliser une échelle de visibilité continue ou « non catégorielle » pour évaluer leur perception d'une cible (un mot) dans un protocole de clignement attentionnel¹⁶. L'article qui suit présente les résultats que nous avons obtenus.

1.2. Article 2 : “Is consciousness a gradual phenomenon? Evidence for an all-or-none bifurcation during the Attentional Blink”(Sergent & Dehaene, Psychological Science, 2004)

¹⁶ Pourquoi penser que l'utilisation d'une échelle continue pouvait nous donner des résultats cohérents et reproductibles à travers les sujets ? Nous avons été encouragés dans notre démarche par le fait qu'une mesure similaire est couramment utilisée dans le milieu médical pour évaluer la douleur. Bien que la douleur apparaisse comme un phénomène complexe, multidimensionnel, l'évaluation de la douleur sur une échelle unidimensionnelle fournit déjà une bonne indication et permet d'orienter le traitement de cette douleur.

Research Article

Is Consciousness a Gradual Phenomenon?

Evidence for an All-or-None Bifurcation During the Attentional Blink

Claire Sergent and Stanislas Dehaene

Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale Unité 562, Service Hospitalier Frédéric Joliot, Commissariat à l'Énergie Atomique, Orsay, France

ABSTRACT—Several theories of the neural correlates of consciousness assume that there is a continuum of perception, associated with a gradual change in the intensity of brain activation. But some models, considering reverberation of neural activity as necessary for conscious perception, predict a sharp nonlinear transition between unconscious and conscious processing. We asked participants to evaluate the visibility of target words on a continuous scale during the attentional blink, which is known to impede explicit reports. Participants used this continuous scale in an all-or-none fashion: Targets presented during the blink were either identified as well as targets presented outside the blink period or not detected at all. We suggest that a stochastic nonlinear bifurcation in neural activity underlies the all-or-none perception observed during the attentional blink.

Whether there can be a strict dissociation between conscious and unconscious processing is a debated issue. Some imaging studies of visual perception show a gradual increase in the cortical activity evoked by a stimulus as participants report increased knowledge of the stimulus (Bar et al., 2001; Grill-Spector, Kushnir, Hendler, & Malach, 2000; Moutoussis & Zeki, 2002). For example, Bar et al. (2001), in a study on object recognition, observed a progressive increase in brain activation in several areas of the anterior fusiform gyrus as recognition level increased. According to Farah (2000), “consciousness may be associated only with the higher-quality end of the continuum of degrees of representation” (p. 295). As noted by

Kanwisher (2001), signal detection theory and connectionist models have contributed to promote the idea that mental representations are graded rather than discrete.

Other studies, however, challenge this view by showing large all-or-none changes in neural activity when a stimulus fails to be reported compared with when it is reported (Dehaene et al., 2001; Lamme, Super, Landman, Roelfsema, & Spekreijse, 2000; Super, Spekreijse, & Lamme, 2001). Indeed, a qualitative difference between unconscious and conscious processing is generally predicted by theories that view recurrent interactions between distant brain areas as a necessary condition for conscious perception (Dehaene, Kerszberg, & Changeux, 1998; Dehaene & Naccache, 2001; Di Lollo, Enns, & Rensink, 2000; Lamme, 2003; Lamme & Roelfsema, 2000). According to one of these theories (Dehaene et al., 1998), consciousness is associated with the interconnection of multiple areas processing a stimulus through a “neuronal workspace” (Baars, 1989, 1997) within which recurrent connections allow long-distance communication and auto-amplification of activation. Neuronal network simulations (Dehaene, Sergent, & Changeux, 2003) suggest the existence of a fluctuating dynamic threshold. If the primary activation evoked by a stimulus exceeds this threshold, reverberation takes place and stimulus information gains access, through the workspace, to a broad range of areas, allowing, among other processes, verbal report, voluntary manipulation, voluntary action, and long-term memorization. If the activation is below this threshold, however, stimulus information remains unavailable to these processes. Thus, this theory predicts an all-or-none transition between conscious and unconscious perception (see Fig. 1). More generally, many nonlinear dynamic systems with self-amplification are characterized by the presence of discontinuous transitions in internal state, so-called catastrophes (Thom, 1972).

Address correspondence to Claire Sergent, INSERM U 562, Service Hospitalier Frédéric Joliot, CEA/DRM/DSV 4, place du Général Leclerc, 91401 Orsay Cedex, France; e-mail: sergent@shfj.cea.fr.

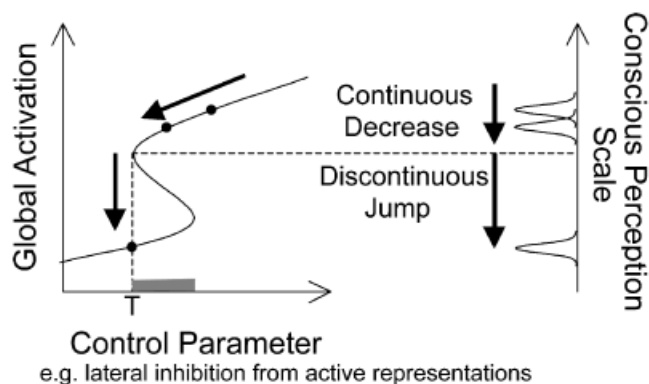


Fig. 1. Prediction of a discontinuous transition in nonlinear dynamic systems with self-amplification. The generic curve on the left describes activation in a nonlinear self-amplifying system (y-axis) as a function of a control parameter (x-axis) that represents the combined influences of intensity and duration of the current stimulus, as well as inhibitory influences from other concurrently processed stimuli. On the right, predicted response distributions on a subjective visibility scale are shown. Progressively decreasing the control parameter from an above-threshold value (T = threshold) initially leads to a gradual decrease in global activation and thus in subjective visibility. At threshold, however, there is a discontinuous jump to a lower level of activation, corresponding to lack of sustained activation and therefore, according to the global neuronal workspace model, an absence of conscious perception. There is a range of control-parameter values (thick gray segment) within which both high and low states of activation coexist.

In the present study, we tested the all-or-none character of conscious perception using an attentional blink (AB; Raymond, Shapiro, & Arnell, 1992) paradigm. The AB is observed when two targets are embedded in a rapid sequence of distractors: Correct identification of the first target (T1) hinders explicit report of the second target (T2) if they are separated by 200 to 500 ms (Broadbent & Broadbent, 1987). The AB affects a vast range of explicit tasks on T2, but the behavioral measures currently used to detect the AB (accuracy on a forced-choice task) do not allow one to determine whether participants are really unconscious of that target, especially given that accuracy is often slightly above chance level. We examined whether the AB merely degrades the available information on T2 or corresponds to an all-or-none loss of conscious perception of T2. To this end, we asked participants to rate the visibility of T2 on a continuous scale. Using a continuous measure instead of discrete response categories (Bar et al., 2001) allowed us to test the continuous or discontinuous character of perceptual transitions (Massaro & Cohen, 1983). To rule out the possibility that information on T2 had been forgotten by the time the question was asked, we required that the subjective response be made immediately after the presentation of T2.

EXPERIMENT 1: ALL-OR-NONE RESPONDING IN AN AB PARADIGM

We first studied the use of the continuous scale in a classical AB paradigm in which the stimulus-onset asynchrony (SOA), or lag,

between T1 and T2 was varied. If the AB merely degrades the available information on T2, the distribution of participants' responses would be expected to shift gradually from the low end of the visibility scale when the AB was strongest (SOA of around 300 ms, corresponding to lag 3 in our experiment) to a higher level of visibility as lag increased. However, if the AB reflects increased probability of an all-or-none loss of conscious perception, responses would be expected to distinguish two types of trials: *not-seen* trials, on which T2 completely failed to be consciously perceived, and *seen* trials, on which T2 was fully perceived. Thus, the distribution of perception ratings would be bimodal. Furthermore, T2 visibility in the seen trials would be unaffected by the T1-T2 lag. Instead, the lag would affect the relative proportions of seen and not-seen trials.

Method

Subjects

Ten right-handed native French speakers (5 women and 5 men; age ranging from 20 to 25) participated in Experiment 1. All had normal or corrected-to-normal vision.

Procedure

Participants were asked to evaluate the subjective visibility of a target (number word) very shortly after the target was presented. Responses were made on a continuous scale, represented by a horizontal bar ($26^\circ \times 2^\circ$) presented at the center of the screen 215 ms after target onset. The bar was labeled "not seen" at the left and "maximal visibility" at the right. Participants moved a cursor on the scale by pressing two designated keys on the computer keyboard, then validated their choice by pressing the space bar. The cursor, a vertical rectangle ($1.2^\circ \times 2^\circ$), could take 21 contiguous positions on the scale that divided the scale by steps of 5% visibility. Its initial position was random. At the beginning of the experiment, participants were instructed to use the scale to rate the visibility of the target as finely as possible and told that there was no time pressure.

Design and Stimuli

The stimuli were presented on a black background at the center of the computer screen (70-Hz refresh) using Expe6 software (Pallier, Dupoux, & Jeannin, 1997). The target for subjective visibility judgment was a four-letter number word, "DEUX," "CINQ," "SEPT," or "HUIT" ($4^\circ \times 1^\circ$), that could be present or absent. In the target-absent condition, an empty screen was presented instead of a number word.

T2 was embedded in a rapid serial visual presentation (RSVP) sequence of distractors (see Fig. 2a). The distractors were strings of four uppercase consonants randomly generated using all consonants except *Q*, *T*, and *X*. The distractors were presented in the same font and at the same spatial location as T2, with the same dimensions. All items in the RSVP sequence were presented for 43 ms and were separated by blanks lasting

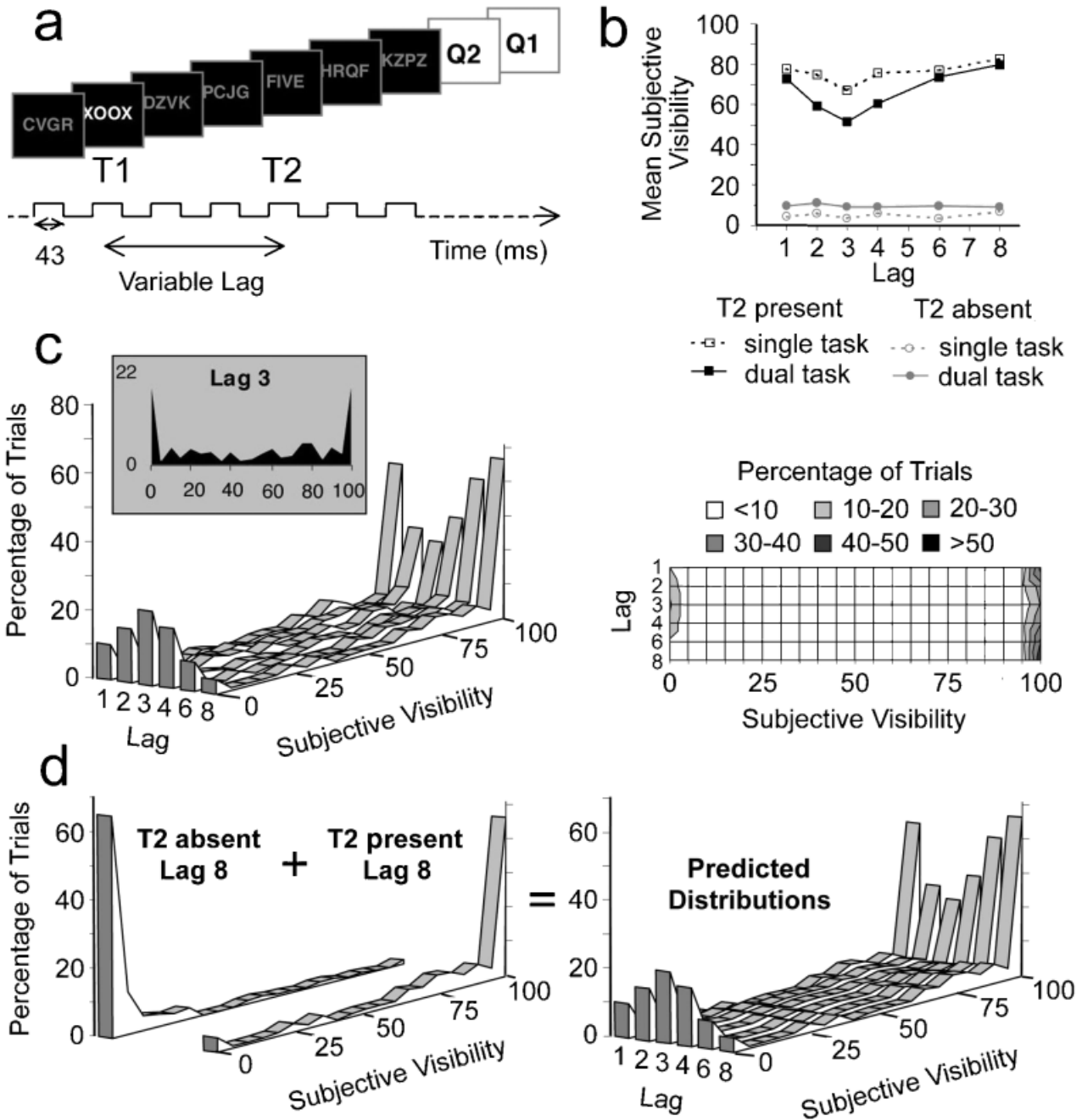


Fig. 2. Design and results of Experiment 1. Each trial (a) consisted of a rapid serial presentation of letter strings, including two targets (T1 and T2) separated by a variable lag, followed by a question on T2 (Q2: visibility scale) and, in the dual-task condition, a question on T1 (Q1). In the actual experiment, T2 was a French number word. The time line represents the succession of presentation and blank periods (downturns of the line). The graph in (b) shows the mean subjective visibility obtained at each tested lag. Results for the single-task and dual-task conditions, with T2 present and absent, are shown separately. The histogram (left) and contour plot (right) in (c) show response distributions in the T2-present, dual-task condition. The distribution for lag 3 is presented in the inset. The graphs in (d) illustrate the multiple linear regression performed on the distributions in (c). These graphs show the distributions for the two predictors (dual task, lag 8, T2 absent and T2 present) and the predicted distributions for all lags. The regression at each lag accounted for more than 91% of the variance in the observed distributions in (c).

43 ms. Except for T1, which was white, all items were presented in blue. T1 was either “XOOX” or “OXXO,” with equal probability, and was either the 7th or the 10th stimulus in the RSVP sequence. T2 was presented at lag 1, 2, 3, 4, 6, or 8 after T1 (corresponding to SOAs of 86, 172, 258, 344, 516, or 688 ms,

respectively). To prevent the saliency of T2-absent trials, we replaced some distractors with an empty screen. Specifically, except for the distractors surrounding T1 and T2 and the last distractor in the sequence, each distractor on every trial could be replaced by an empty screen with a 20% probability. The

subjective visibility scale was presented immediately after the offset of the second distractor following T2, hence 215 ms after T2 onset.

In the *single-task* condition, the participant simply evaluated T2 visibility. In the *dual-task* condition, once the participant had evaluated T2 visibility, he or she reported whether the central letters of T1 were “OO” (T1 = “XOOX”) or “XX” (T1 = “OXXO”). After a short training period, each participant performed 32 T2-present trials and 32 T2-absent trials for each lag in a dual-task session and 16 T2-present trials and 16 T2-absent trials for each lag in a single-task session. The order of the task conditions was counterbalanced across participants.

Results

Trials with an incorrect response to T1 (2% to 16% across participants) were discarded. Mean T2 visibility rating in the different conditions followed a classical AB pattern (see Fig. 2b). An analysis of variance (ANOVA) restricted to the T2-present condition revealed a significant main effect of task, $F(1, 9) = 21.33, p < .001, \eta^2 = .70$, and a significant Task \times Lag interaction, $F(5, 45) = 4.24, p < .005, \eta^2 = .32$. In the critical condition (T2-present, dual-task), mean T2 visibility decreased from lag 1 (73%) to lag 3 (51.5%) and then increased again to reach 80% at lag 8, resulting in a significant effect of lag, $F(5, 45) = 10.7, p < .0001, \eta^2 = .54$. However, at all lags, mean visibility was higher in the single-task condition than in the dual-task condition, and mean visibility in the single-task condition was little affected by lag, $F(5, 45) = 2.7, p = .03, \eta^2 = .23$. Finally, when T2 was absent, mean subjective visibility was very low (7%) and unaffected by lag, task, or their interaction ($F_s < 2$).

We then plotted response distributions in each condition and analyzed them with ANOVAs with factors of visibility (21 levels), lag (7 levels), and task (2 levels). When T2 was absent, distributions showed a single peak at 0% visibility (more than 60% of the responses). Conversely, when T2 was present and clearly visible (i.e., at lag 8), the distributions showed a single peak at 100% visibility (47% of the responses in the single-task condition, 49.3% in the dual-task condition). Crucially, during the AB in the T2-present condition, we observed a mixture of those two states (see Fig. 2c). The percentage of responses at 100% visibility dropped and then increased as lag increased, in synchrony with an opposite increase and decrease in the percentage of responses at 0% visibility. At lag 3, the percentage of responses for 0% and 100% visibility were almost equal (21.7% and 21.4%). The ANOVA restricted to the T2-present condition revealed significant Visibility \times Task, Visibility \times Lag, and Visibility \times Task \times Lag interactions ($p < .005, \eta^2 > .13$).

We tested the hypothesis that responses during the AB are a mixture of discrete seen and not-seen states by submitting the response distribution at each lag to a linear regression, using two predictors: the response distribution observed when T2 was

present (*present* predictor) and the distribution observed when T2 was absent (*absent* predictor) at lag 8 in the dual-task condition (see Fig. 2d). For all lags from 1 to 6 in the dual-task condition (i.e., the AB condition), this model accounted for more than 91% of the variance, with significant contributions of both predictors ($p < .005$). In particular, the significant contribution of the *absent* predictor indicated that some of the T2-present trials were subjectively indistinguishable from T2-absent trials. The same regressions in the single-task condition revealed no significant contribution of the *absent* predictor in explaining the response distributions, $t(18) < 2, p > .09$, except for a small but significant contribution at lag 3, $t(18) = 3, p = .007$. Thus, in the single-task condition, at each lag except lag 3, the *present* predictor was sufficient to give a satisfactory model of the distribution ($r^2 > 90\%$).

In summary, although the subjective visibility scale was designed to be sensitive to continuous changes in perception, participants used it in an all-or-none fashion. The AB did not result in a gradual reduction of T2 visibility, but rather resulted in an increase in the proportion of trials on which T2 was missed and had the same visibility as on target-absent trials. These results support the hypothesis that the AB consists of a stochastic all-or-none loss of conscious access to T2.

EXPERIMENT 2: GRADUAL RESPONDING IN A MASKING PARADIGM

The all-or-none response patterns observed in Experiment 1 could reflect a response bias toward both ends of the scale. Participants might have used a sharp decision criterion, implementing the instructions in such a way that the task became a forced choice between “T2 seen” and “T2 not seen.” Experiment 2 rules out this possibility by showing that with the same instructions, participants spontaneously used the scale in a continuous fashion when judging the visibility of masked words of variable durations.

Method

Subjects

Ten right-handed native French speakers (6 women and 4 men; age ranging from 21 to 25) took part in Experiment 2. All had normal or corrected-to-normal vision.

Procedure, Design, and Stimuli

The trial sequence in Experiment 2 is illustrated in Figure 3a. Each trial began with a fixation cross presented at the center of the screen for 301 or 473 ms with equal probability. The cross was followed by the target (number word or blank), a mask, and the same subjective visibility scale used in Experiment 1 (300 ms after target onset). The target number words were the same as in Experiment 1. The total duration of target plus mask was fixed (300 ms). We used six different target durations: 14, 29, 43, 57,

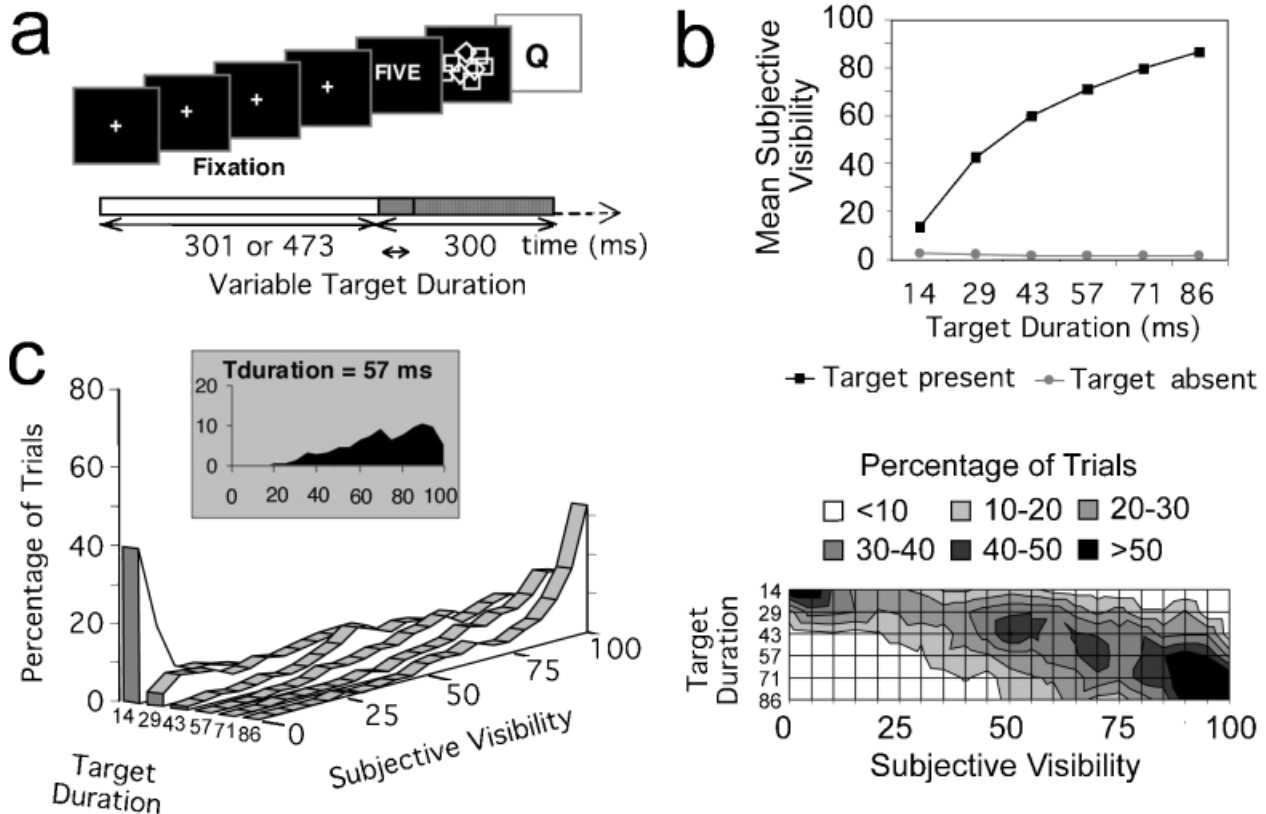


Fig. 3. Design and results of Experiment 2, a masking experiment in which the target duration was varied (a). There was a fixed 300-ms stimulus-onset asynchrony between the target and the question (Q: visibility scale). In the actual experiment, the target was a French number word. The graph in (b) shows the mean subjective visibility obtained at each tested target duration in the target-present and target-absent conditions of this experiment. The histogram (left) and contour plot (right) in (c) show response distributions in the target-present condition. The distribution for a target (T) duration of 57 ms is shown in the inset on the left.

71, and 86 ms. On each trial, the mask was created by semi-random arrangements of diamond and square shapes, covering up the central area of screen where the target appeared (approximately $4.5^\circ \times 1.5^\circ$). After a short training period, each participant performed 40 target-present trials and 40 target-absent trials in each duration condition.

Results

When the target was absent, duration had no effect on mean visibility ($F < 1$): The response distribution always showed a single peak at visibility 0%. When the target was present, mean subjective visibility increased significantly with duration, $F(5, 45) = 182.6, p < .0001, \eta^2 = .95$ (see Fig. 3b). Response distributions (Fig. 3c) showed a gradual displacement toward higher visibility with increasing target duration, yielding a significant Visibility \times Duration interaction, $F(100, 900) = 8.5, p < .0001, \eta^2 = .49$. At each target duration, the distribution was unimodal, with responses clustering around one visibility rating, unlike in Experiment 1.

We conducted a multiple linear regression on the various distributions using as predictors the distributions obtained in

the target-present and target-absent conditions at maximal target duration (86 ms). The *absent* predictor did not significantly contribute to these regressions ($ps > .16$), except in the case of the 14-ms duration, $t(18) = 10.43, p < .0001$. Thus, contrary to what was found in the AB experiment, participants did not use the subjective visibility scale in an all-or-none fashion. The scale was sensitive to gradual changes in perception. The contrasting response patterns obtained in the two experiments suggest that the mechanism underlying the AB may be different from a mere perceptual degradation, such as the degradation observed when the duration of a masked target is reduced.

EXPERIMENT 3: COMBINED ALL-OR-NONE AND GRADUAL RESPONDING IN A MIXED AB-MASKING PARADIGM

It could still be argued that responses were biased toward the left and right ends of the scale in Experiment 1, whereas with the simpler stimuli used in Experiment 2, participants succeeded in making the required subtle subjective visibility judgment. We therefore conducted another AB experiment in

which we forced participants to use the scale gradually by manipulating the duration of T2. In this experiment, which combined AB with variable T2 durations, we predicted participants would exhibit a mixture of discrete and continuous response patterns: At a long T1-T2 lag, responses would shift gradually toward higher visibility with increasing T2 duration, and at a short lag, the response distribution would split up and become bimodal, with one peak appearing at the “not seen” end of the scale.

Method

Subjects

Ten right-handed native French speakers (5 women and 5 men; age ranging from 21 to 25) took part in Experiment 3. All had normal or corrected-to-normal vision.

Procedure, Design, and Stimuli

Each trial consisted of an RSVP sequence identical to the one used in Experiment 1 except that it ended with a 129-ms blank followed by the target (T2) and mask of Experiment 2, and then the subjective scale (300 ms after T2 onset). (See Fig. 4a.) We used six different T2 durations (14, 29, 43, 57, 71, and 86 ms), two different lags (3 and 8, corresponding to SOAs of 258 ms and 688 ms, respectively), and only the dual-task condition of Experiment 1. After a short training period, each participant performed 32 T2-present trials for each combination of lag and T2 duration and 8 T2-absent trials for each combination of lag and T2 duration.

Results

Trials with an incorrect response to T1 (2% to 11% across participants) were discarded. When T2 was absent, duration had no effect on mean visibility, $F(5, 45) < 1$ (see Fig. 4b). Mean visibility was slightly higher at lag 3 than at lag 8, $F(1, 9) = 9.87, p = .012, \eta^2 = .52$. There was no significant Lag \times Duration interaction, $F(5, 45) < 1$. Response distributions showed a single peak at 0% visibility.

When T2 was present, mean visibility increased significantly with T2 duration, $F(5, 45) = 217.89, p < .0001, \eta^2 = .96$, and the interaction between duration and lag was significant, $F(5, 45) = 4.31, p = .003, \eta^2 = .32$, indicative of a significant AB effect. Figure 4c shows the corresponding response distributions: At the two shortest T2 durations (14 and 29 ms), the response distributions showed a peak at 0% visibility. At higher T2 durations, two groups of responses could be distinguished: a peak at 0% visibility that decreased with lag and a peak that gradually shifted toward higher visibility with increasing T2 duration and thus progressively dissociated from the peak at 0%. At T2 duration of 57 ms, the distribution was clearly bimodal for the short lag, with a peak of 15.1% of responses at 0% visibility and another peak around 65% visibility. At the long

lag and the same T2 duration, the peak at 0% was much reduced, resulting in a significant Visibility \times Lag interaction at this duration, $F(20, 180) = 1.93, p = .013, \eta^2 = .18$.

Thus, the AB seemed to increase the number of “not seen” responses without affecting the gradual increase in peak visibility with increasing T2 duration. In order to test this hypothesis, for each T2 duration we conducted a linear regression of the distribution obtained at the short lag using as the *present* predictor the corresponding response distribution at the long lag when T2 was present and as the *absent* predictor the distribution obtained at the long lag when T2 was absent and T2 duration was maximal (86 ms). For all T2 durations, r^2 was above 86%. At short (14 ms, 29 ms) and long (71 ms, 86 ms) T2 durations, the contribution of the *absent* predictor was not significant, the *present* predictor being sufficient to model the distribution, $t(18) > 4, p < .001$. At T2 durations of 43 ms and 57 ms, however, the contribution of the *absent* predictor was highly significant, $t(18) > 4, p < .001$, and the contribution of the *present* predictor remained significant, $t(18) > 3, p < .006$.

In summary, although participants used the scale gradually in response to changes in T2 duration, the AB phenomenon still yielded all-or-none response patterns. Because both effects were found within the same trials, the all-or-none response patterns cannot be attributed to response bias. We conclude that whereas reducing the duration of a masked target induces a gradual degradation of subjective perception, the AB deficit causes an all-or-none loss of conscious access.

GENERAL DISCUSSION

Asking participants to rate T2 visibility on a continuous scale allowed us to examine whether the AB results from a continuous degradation or from an all-or-none loss of conscious access. According to the first hypothesis, the AB should have yielded unimodal and gradually shifting response distributions on the visibility scale. Our results invalidate this hypothesis and demonstrate a bimodal distribution: On some trials T2 was entirely invisible, and on others it was as visible as when no T1 task was required.

Because we asked for a subjective visibility judgment on T2 very shortly after T2 was presented (the scale appeared less than 300 ms after T2 onset), our results are unlikely to have been affected by quick forgetting of having seen T2. Rather, among the various psychological accounts of the AB phenomenon, the two-stage model (Chun & Potter, 1995) seems to give the most satisfactory explanation of these results. According to this model, a stimulus must undergo two stages of processing in order to be correctly reported, and the second stage can process only one stimulus at a time. Thus, the AB deficit would reflect the fact that as long as the second stage is occupied by T1, T2 is denied access to this stage and is thus susceptible to being erased by a trailing mask. However, this psychological account

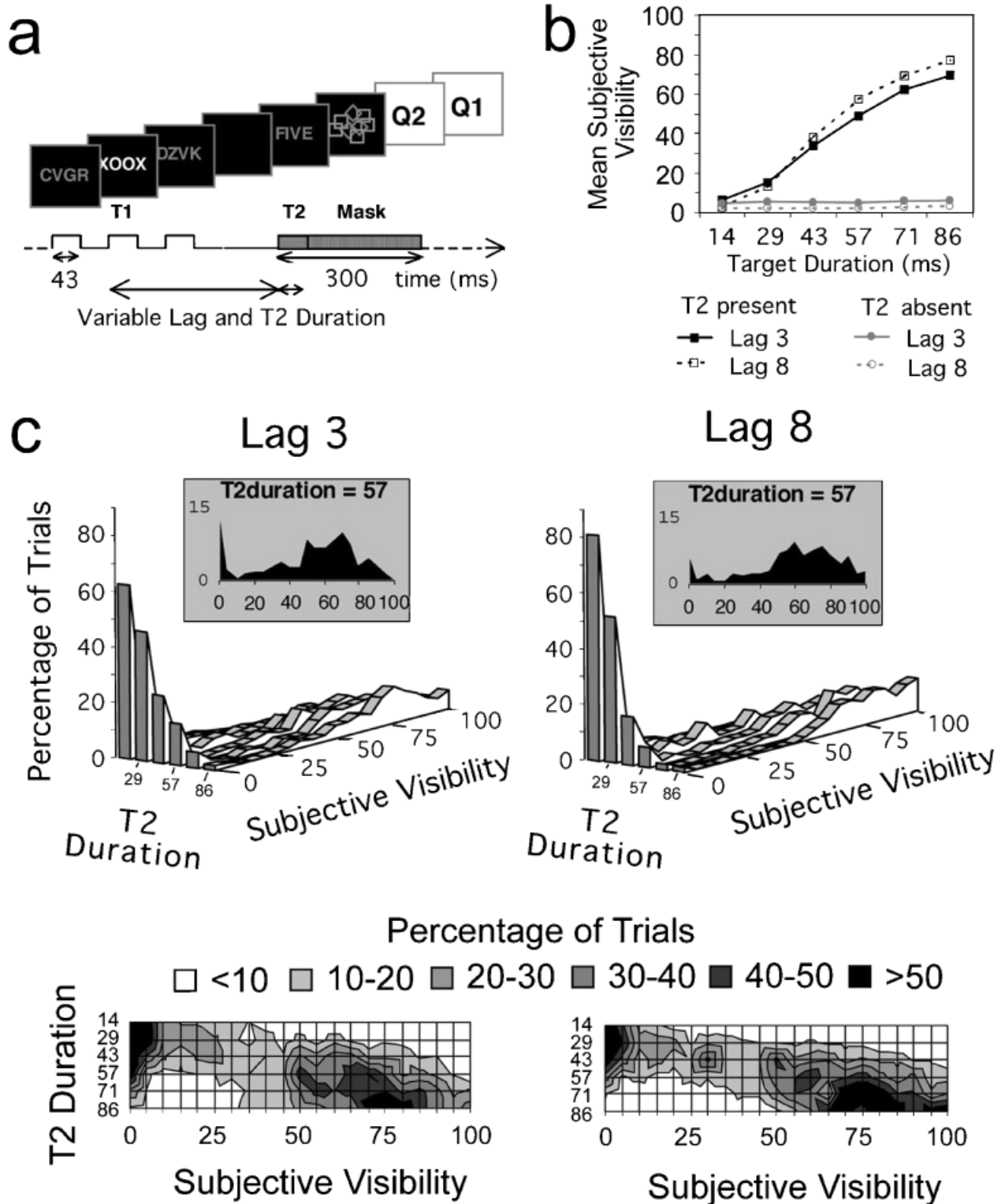


Fig. 4. Design and results of Experiment 3, which mixed the designs of Experiments 1 and 2, varying both the lag between the first target (T1) and the second target (T2) and T2 duration (a). Participants answered questions on both T2 (Q2: visibility scale) and T1 (Q1). In the actual experiment, T2 was a French number word. The time line represents the succession of presentation and blank periods (downturns of the line). The graph in (b) shows the mean subjective visibility obtained at each T2 duration, separately for each combination of lag (3, 8) and T2 presence/absence. The histograms (top) and contour plots (bottom) in (c) show response distributions in the T2-present condition at lag 3 (left) and lag 8 (right). The distributions for T2 duration of 57 ms are shown in the insets.

of the AB does not specify the neuronal mechanisms underlying the two stages, nor their dynamics.

A series of event-related potential studies by Vogel, Luck, and Shapiro (Luck, Vogel, & Shapiro, 1996; Vogel, Luck, & Shapiro, 1998) has shown that several stages of perceptual and semantic processing are unaffected by the AB. However, the P300 wave, which reflects the updating of information in working memory, is suppressed during the AB. These experiments further support the two-stage model of the AB by showing a qualitative difference in the neural processing that takes place inside and outside the AB, with preservation of a first stage of processing and complete disappearance of a second stage of processing during the blink period.

The *global neuronal workspace* model (Dehaene et al., 1998) provides a neural account of the two stages described in psychological models of the AB. According to this theory, the first stage of processing corresponds to what has been called the “feed-forward sweep” (Lamme, 2003), in which a stimulus is automatically processed by a series of brain areas activated sequentially in a bottom-up manner. The second stage corresponds to top-down amplification. On trials in which the stimulus is perceived consciously, bottom-up and top-down inputs reinforce each other until a broad network of cerebral areas becomes ignited via long-distance connections. The entry of the stimulus into this global workspace allows the maintenance of information and the flexibility of processing that characterize conscious perception. If, however, this first activation does not reach the dynamic threshold for self-amplification, activation is confined to a bottom-up transient, and the stimulus cannot be consciously perceived. In this interpretation, the blink acts by cutting the top-down support for T2, because workspace neurons are temporarily occupied coding T1. A neuronal network simulation of this model (Dehaene et al., 2003) was able to reproduce the results from Experiment 1, including the all-or-none response of workspace neurons and the influence of lag on the proportion of trials in which T2 is seen and not seen.

What determines whether a stimulus reaches the threshold for conscious access? It might be small stochastic differences in the first wave of activation or even in the baseline activity preceding the stimulus. Indeed, for threshold stimuli, the blood-oxygen-level-dependent (BOLD) signal in primary visual cortex and the P100 wave were shown to be larger on trials in which the stimulus was seen than on trials in which it was not seen (Pins & Ffytche, 2003). Furthermore, a multiunit recording study in monkeys demonstrated that 100 ms prior to stimulus onset, neural response in primary visual cortex was already stronger for a subsequently reported stimulus than for a not-reported stimulus (Super, van der Togt, Spekreijse, & Lamme, 2003). In the AB, stochastic differences in the time and effort spent to process T1 might determine the all-or-none perception of T2 (Marois, Chun, & Gore, 2000).

We used variable durations of a masked target as a control to demonstrate that subjects could use the visibility scale in a

graded manner. The findings suggest that the perception of a masked target increases gradually as a function of its duration. One possible explanation of the observed gradual increase in subjective visibility is that, as target duration increases, the bottom-up wave of activity gains strength and increasingly deeper processing stages are activated. Thus, the information that enters consciousness is increasingly richer. Indeed, subjects reported seeing increasingly more detailed aspects of the masked stimuli—from a few features to single letters, graphemes, and finally the whole word—and they translated this increasing detail by continuously varying the cursor on the visibility scale. These results do not mean that were we to test a single level of visual perception (e.g., Vernier acuity), we would not find a discontinuous threshold for perception as a function of exposure duration. Indeed, there is a suggestion of a nonlinear threshold effect in Figure 3c, which shows that cursor position seemed to jump as target duration changed from 29 ms to 43 ms. Further research is needed to explore this effect with a higher temporal resolution.

More generally, our work suggests that conscious access is characterized by nonlinear dynamic phenomena, which might ultimately be described mathematically using catastrophe theory (Saunders, 1980; Thom, 1972). The visibility-scale methodology may provide an important tool with which to trace the bifurcation diagrams of subjective perception.

Acknowledgments—We thank J.-P. Changeux, L. Naccache, V. Izard, and E. Spelke for useful comments. This study was supported by INSERM and a centennial fellowship from the McDonnell Foundation to S. Dehaene.

REFERENCES

- Baars, B.J. (1989). *A cognitive theory of consciousness*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Baars, B.J. (1997). *In the theater of consciousness*. New York: Oxford University Press.
- Bar, M., Tootell, R.B., Schacter, D.L., Greve, D.N., Fischl, B., Mendola, J.D., Rosen, B.R., & Dale, A.M. (2001). Cortical mechanisms specific to explicit visual object recognition. *Neuron*, *29*, 529–535.
- Broadbent, D.E., & Broadbent, M.H. (1987). From detection to identification: Response to multiple targets in rapid serial visual presentation. *Perception & Psychophysics*, *42*, 105–113.
- Chun, M.M., & Potter, M.C. (1995). A two-stage model for multiple target detection in rapid serial visual presentation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *21*, 109–127.
- Dehaene, S., Kerszberg, M., & Changeux, J.-P. (1998). A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, *95*, 14529–14534.
- Dehaene, S., & Naccache, L. (2001). Towards a cognitive neuroscience of consciousness: Basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, *79*(1–2), 1–37.
- Dehaene, S., Naccache, L., Cohen, L., Bihan, D.L., Mangin, J.F., Poline, J.B., & Riviere, D. (2001). Cerebral mechanisms of word

- masking and unconscious repetition priming. *Nature Neuroscience*, 4, 752–758.
- Dehaene, S., Sergent, C., & Changeux, J.-P. (2003). A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 8520–8525.
- Di Lollo, V., Enns, J.T., & Rensink, R.A. (2000). Competition for consciousness among visual events: The psychophysics of reentrant visual processes. *Journal of Experimental Psychology: General*, 129, 481–507.
- Farah, M.J. (2000). *The cognitive neuroscience of vision*. Oxford, England: Blackwell.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., & Malach, R. (2000). The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans. *Nature Neuroscience*, 3, 837–843.
- Kanwisher, N. (2001). Neural events and perceptual awareness. *Cognition*, 79(1–2), 89–113.
- Lamme, V.A. (2003). Why visual attention and awareness are different. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 12–18.
- Lamme, V.A., & Roelfsema, P.R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, 23, 571–579.
- Lamme, V.A., Super, H., Landman, R., Roelfsema, P.R., & Spekreijse, H. (2000). The role of primary visual cortex (V1) in visual awareness. *Vision Research*, 40, 1507–1521.
- Luck, S.J., Vogel, E.K., & Shapiro, K.L. (1996). Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink. *Nature*, 383, 616–618.
- Marois, R., Chun, M.M., & Gore, J.C. (2000). Neural correlates of the attentional blink. *Neuron*, 28(1), 299–308.
- Massaro, D.W., & Cohen, M.M. (1983). Categorical or continuous speech perception: A new test. *Speech Communication*, 2, 15–35.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (2002). The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 9527–9532.
- Pallier, C., Dupoux, E., & Jeannin, X. (1997). Expe: An expandable programming language for on-line psychological experiments. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 29, 322–327.
- Pins, D., & Ffytche, D. (2003). The neural correlates of conscious vision. *Cerebral Cortex*, 13, 461–474.
- Raymond, J.E., Shapiro, K.L., & Arnell, K.M. (1992). Temporary suppression of visual processing in an RSVP task: An attentional blink? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 849–860.
- Saunders, P.T. (1980). *An introduction to catastrophe theory*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Super, H., Spekreijse, H., & Lamme, V.A. (2001). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nature Neuroscience*, 4, 304–310.
- Super, H., van der Togt, C., Spekreijse, H., & Lamme, V.A. (2003). Internal state of monkey primary visual cortex (V1) predicts figure-ground perception. *Journal of Neuroscience*, 23, 3407–3414.
- Thom, R. (1972). *Stabilité structurelle et morphogénèse*. Paris: Inter-Éditions.
- Vogel, E.K., Luck, S.J., & Shapiro, K.L. (1998). Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24, 1656–1674.

(RECEIVED 7/24/03; REVISION ACCEPTED 9/4/03)

1.3. Conclusion

En résumé, l'utilisation d'une échelle continue ou non-catégorielle de visibilité subjective nous a permis de montrer que le déficit perceptif classiquement observé pour la deuxième cible au moment du clignement attentionnel n'est pas dû à une simple dégradation des informations perceptives relatives à cette cible. Le clignement attentionnel semble plutôt agir en augmentant la probabilité que les sujets n'aient aucun accès à ces informations perceptives. Ces expériences semblent mettre en évidence une distinction nette entre deux modes de perception possible pour des stimuli identiques, séparés par un « saut discontinu » : le traitement non-conscient semble correspondre à une absence totale d'accès explicite aux informations perceptives extraites par le cerveau, tandis que le traitement conscient semble caractérisé par la possibilité de rapporter ces informations, quel que soit leur niveau de détail (voir expérience 3).

Plusieurs arguments nous poussent à envisager que les observations que nous avons faites dans le cadre du clignement attentionnel pourraient refléter une dynamique générale de l'accès à la conscience. En effet, le protocole de clignement attentionnel semble refléter une limite très générale du traitement perceptif conscient, qui se manifeste pour de nombreux types de stimuli et pour différents types de tâche. De plus, il est d'autant plus « étonnant » d'observer une dissociation entre traitement conscient et non-conscient dans le cadre du clignement attentionnel que de nombreux indices suggèrent que le traitement non-conscient lors du clignement attentionnel est particulièrement riche et intense (voir Introduction Chapitre 4, Section 2). Enfin, lorsque l'on diminue progressivement l'information perceptive disponible sur un stimulus en raccourcissant la durée de présentation d'un stimulus masqué (expériences 2 et 3), ceci se traduit par un déplacement progressif des réponses vers des degrés de visibilité plus faibles. Cependant, même dans ce cas, il semble qu'il subsiste un saut dans la capacité à rapporter l'information perceptive disponible pour des durées de présentations entre 14 et 43 ms. Dans la discussion générale, nous verrons également qu'un saut discontinu pour l'accès à la conscience, mesuré sur l'échelle de visibilité, a pu être mis en évidence dans un protocole de masquage (Del Cul, Dehaene & Leboyer, article soumis).

2. Article 3 : Proposition d'un mécanisme pouvant rendre compte de la dynamique observée empiriquement : modélisation

2.1. Introduction générale

Quel type de mécanisme pourrait rendre compte de la dynamique particulière de l'accès à la conscience que nous avons observée ? Nos résultats empiriques nous invitent à penser que l'accès à la conscience pourrait être sous-tendu par un mécanisme d'auto-amplification tel que celui postulé dans le modèle d'espace neuronal global de travail conscient proposé par Dehaene Kerszberg et Changeux (Dehaene, Kerszberg et al. 1998). Pour préciser cette hypothèse, nous avons mis en œuvre une implémentation précise d'une partie de ce modèle et nous avons testé le fonctionnement de ce modèle lorsqu'il reçoit en entrée deux cibles séparées par un intervalle variable afin de reproduire des conditions de stimulations proches de celles du clignement attentionnel. La modélisation et les simulations ont été réalisées principalement par Stanislas Dehaene avec Jean-Pierre Changeux. L'article qui suit présente les résultats de cette étude qui permet de préciser si et comment un tel modèle peut rendre compte de la dynamique observée empiriquement.

2.2. Article 3 : "A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception" (Dehaene, Sergent & Changeux, PNAS 2003)

A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception

Stanislas Dehaene*[†], Claire Sergent*, and Jean-Pierre Changeux[‡]

*Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Unité 562, Cognitive Neuroimaging, Institut Fédératif de Recherche 49, Service Hospitalier Frédéric Joliot, Commissariat à l'Énergie Atomique/DSV, 4 Place du Général Leclerc, 91401 Orsay Cedex, France; and [‡]Centre National de la Recherche Scientifique Unité de Recherche Associée 2182, Récepteurs et Cognition, Institut Pasteur, 25 Rue du Dr Roux, 75015 Paris, France

Contributed by Jean-Pierre Changeux, April 30, 2003

The subjective experience of perceiving visual stimuli is accompanied by objective neuronal activity patterns such as sustained activity in primary visual area (V1), amplification of perceptual processing, correlation across distant regions, joint parietal, frontal, and cingulate activation, γ -band oscillations, and P300 waveform. We describe a neuronal network model that aims at explaining how those physiological parameters may cohere with conscious reports. The model proposes that the step of conscious perception, referred to as access awareness, is related to the entry of processed visual stimuli into a global brain state that links distant areas including the prefrontal cortex through reciprocal connections, and thus makes perceptual information reportable by multiple means. We use the model to simulate a classical psychological paradigm: the attentional blink. In addition to reproducing the main objective and subjective features of this paradigm, the model predicts a unique property of nonlinear transition from nonconscious processing to subjective perception. This all-or-none dynamics of conscious perception was verified behaviorally in human subjects.

Studies of consciousness yield two types of data: subjective reports of perceived stimuli and objective measurements of neural activity. In recent years, a diversity of putative objective correlates of consciousness have been described. Candidates include sustained activity in primary visual area V1 (1–3), amplification of perceptual processing (4, 5), correlation across distant regions (6, 7), joint parietal, frontal, and cingulate activation (4, 8, 9), cortico-cortical or thalamo-cortical γ -band oscillations (10, 11), and P300 waveform (12). Although these diverse measurements are often viewed as incompatible findings about the nature of conscious states, an increasingly attractive alternative is that they constitute different reflections of a single underlying phenomenon: the settling of brain activity into a temporary metastable state of global activity. This article introduces a simple neuronal model that illustrates how this view can account simultaneously for psychological and neurophysiological data on consciousness.

Our model focuses on the issue of conscious access: the fact that a piece of information, once conscious, becomes selectively available for multiple processes of attention, intention, memory, evaluation, and verbal report. In agreement with psychological models of a bottleneck stage in perception (13), we postulate that this availability results from the entry of sensory stimuli processed by the posterior visual areas into a global neuronal workspace (14–16), which mobilizes excitatory neurons with long-distance axons, capable of interconnecting sensory and high level areas into global brain-scale states of activity (Fig. 1A). The neurons that are temporarily mobilized inhibit other surrounding workspace neurons, which thus become unavailable for processing other stimuli. As a consequence of this selection process, when a piece of information such as the identity of a stimulus accesses a sufficient subset of workspace neurons, their activity becomes self-sustained and can be broadcasted via

long-distance connections to a vast set of defined areas, thus creating a global and exclusive availability for a given stimulus, which is then subjectively experienced as conscious.

In the present article, we use the model to simulate a classical perceptual phenomenon: the attentional blink (17). In a typical paradigm, participants are asked to process two successive targets, 1 (T1) and 2 (T2). When T2 is presented between 100 and 500 ms after T1, the ability to report it drops, as if the participants' attention had "blinked." Objective physiological data indicate that during this blink, T2 fails to evoke a P300 potential but still elicits event-related potentials associated with visual and semantic processing (P1, N1, and N400) (12). Our simulations aim at clarifying why some patterns of brain activity are selectively associated with subjective experience. In short, during the blink, bottom-up activity, presumably generating the P1, N1, and N400 waveforms, would propagate without necessarily creating a global reverberant state. However, a characteristic neural signature of long-lasting distributed activity and γ -band emission, presumably generating the P300 waveform, would be associated with global access.

The elementary components of our simulation are single-compartment spiking neurons that, when depolarized beyond a certain threshold by neuromodulatory inputs, exhibit spontaneous activity through intrinsic membrane oscillations in the γ range (18). They are organized in schematic cortical columns with distinct infragranular, granular, and supragranular layers, reciprocally connected to a thalamic network that receives external inputs (Fig. 1). In agreement with anatomical (19) and physiological (2) models of cortical organization, we distinguish a nearest-neighbor, bottom-up network that propagates sensory stimulation across the hierarchy of areas, and a long-distance, top-down network that sends amplification signals back to all levels below it. A possible implementation, amongst others (20), proposes that bottom-up propagation is supported by fast glutamatergic α -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazolepropionic acid (AMPA) receptors, whereas top-down amplification is supported by slower glutamatergic *N*-methyl-D-aspartate (NMDA) receptors (21, 22). This gives top-down projections a mainly modulatory role, because the efficacy of voltage-gated NMDA receptors is enhanced if there is a concomitant depolarization by sensory inputs. Thus, global activity is more likely to be achieved if there is "resonance" (10) between bottom-up sensory information and top-down signals.

It is currently out of reach to simulate the entire postulated architecture at the single-neuron level. We therefore present a minimal network, which models only the cell assemblies evoked by stimuli T1 and T2 through four hierarchical stages of processing (Fig. 1B). T1 and T2 are initially processed by separate

Abbreviations: T1, target 1; T2, target 2; V1, primary visual area; SRA, spike-rate adaptation; GABA, γ -aminobutyric acid; AMPA, α -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazolepropionic acid; NMDA, *N*-methyl-D-aspartate.

[†]To whom correspondence should be addressed. E-mail: dehaene@shfj.cea.fr.

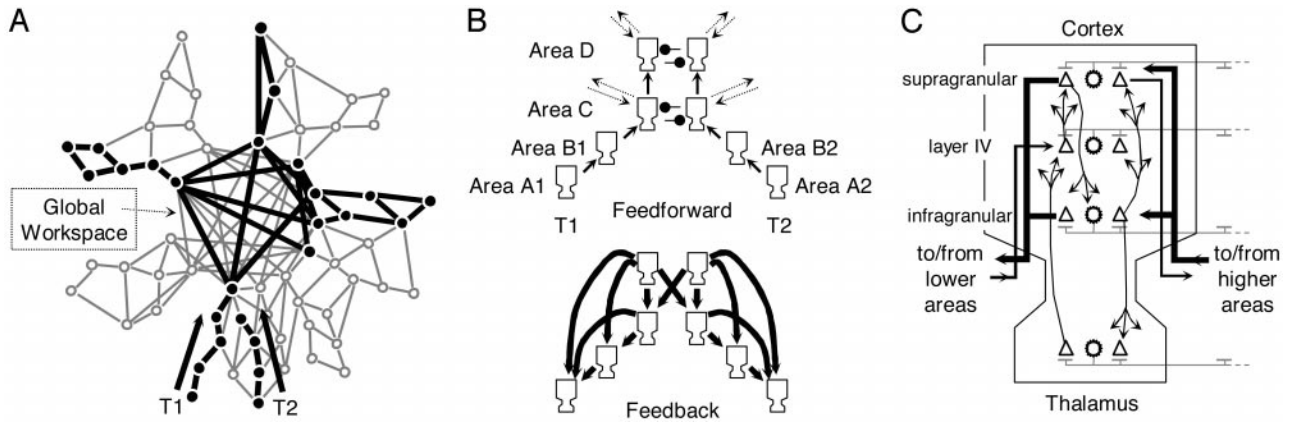


Fig. 1. Neuronal workspace model of conscious access. (A) Schematic architecture of brain areas (redrawn from ref. 14) comprising multiple specialized processors and a central network of high-level areas temporarily interconnecting them. During the attentional blink, T1 invades the workspace, where areas lock into a single assembly supporting conscious reportability. This invasion by T1 blocks the processing of T2 at a similar depth. (B) Subset of thalamo-cortical columns included in the present simulation. (C) Structure of a single simulated thalamo-cortical column, reproducing the laminar distribution of projections between excitatory neurons (triangles) and inhibitory neurons (stars; see *Materials and Methods* for details).

neuronal assemblies in two perceptual areas A and B (assemblies A1 and B1 for T1, and assemblies A2 and B2 for T2). Those assemblies do not inhibit each other because the attentional blink is known to occur between distinct visual stimuli, spatially separate visual streams, or even across the auditory and visual modalities (23). Further on, T1 and T2 reach higher association areas, also limited to two areas, C and D, where they compete for global access via reciprocal inhibitory interactions. In actual anatomy, areas A and B might correspond to a series of fast bottom-up cortical processors such as areas V1 or frontal eye field (2), whereas areas C and D would implement higher association areas of temporal, parietal, frontal, and cingulate cortex (14, 15).

Materials and Methods

Model Neurons. Neurons are modeled as single-compartment integrate-and-fire units with membrane potential V . When V exceeds a threshold of -48 mV, a spike is recorded and transmitted to other neurons with an appropriate delay, and V is reset to -80 mV for a refractory period of 4 ms. The temporal evolution of V , expressed in millivolts, is given by

$$C dV/dt = -g_{\text{Leak}}(V - V_{\text{rest}}) - I_{\text{NaP}} - I_{\text{KS}} - I_{\text{GABA}} - I_{\text{AMPA}} - I_{\text{NMDA}} - I_{\text{SRA}} - I_{\text{input}} - I_{\text{neuromodul}} \quad [1]$$

where $C = 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ and currents are expressed in $\mu\text{A}/\text{cm}^2$. The leak conductance is $g_{\text{leak}} = 0.1 \text{ mS}/\text{cm}^2$, so that the membrane time constant C/g_{leak} is 10 ms.

I_{NaP} and I_{KS} are persistent sodium and slowly inactivating potassium currents, the interplay of which can generate intrinsic γ -band oscillations (18). Their simplified expression is

$$I_{\text{NaP}} = g_{\text{NaP}} m_{\text{NaP}} (V - V_{\text{Na}}), \quad [2]$$

where $m_{\text{NaP}} = (1 + e^{-(V+51)/5})^{-1}$, and

$$I_{\text{KS}} = g_{\text{KS}} m_{\text{KS}} (V - V_{\text{K}}), \quad [3]$$

where $\tau_{\text{KS}} dm_{\text{KS}}/dt = (1 + e^{-(V+34)/6.5})^{-1} - m_{\text{KS}}$, with $\tau_{\text{KS}} = 6$ ms.

I_{GABA} , I_{AMPA} , and I_{NMDA} are the total synaptic currents respectively from fast gabaergic, AMPA, and NMDA glutamergic synapses (21),

$$I_{\text{GABA}}(t) = \sum_{j=1..n} g_{\text{GABA},i,j} h_{\text{GABA},j}(t - t_{\text{delay},i,j})(V_i(t) - V_{\text{GABA}}) \quad [4a]$$

$$I_{\text{AMPA}}(t) = \sum_{j=1..n} g_{\text{AMPA},i,j} h_{\text{AMPA},j}(t - t_{\text{delay},i,j})(V_i(t) - V_{\text{AMPA}}) \quad [4b]$$

$$I_{\text{NMDA}}(t) = \sum_{j=1..n} g_{\text{NMDA},i,j} m_{\text{NMDA}}(V_i(t)) h_{\text{NMDA},j}(t - t_{\text{delay},i,j}) \cdot (V_i(t) - V_{\text{NMDA}}), \quad [4c]$$

where the sum in each case is over all relevant neurons connected to postsynaptic neuron i (inhibitory interneurons for I_{GABA} , bottom-up and intracolumn excitatory neurons for I_{AMPA} , and top-down excitatory neurons for I_{NMDA}). The $g_{i,j}$ are the synaptic strengths and $t_{\text{delay},i,j}$ the transmission delays in milliseconds from neuron j to neuron i . The functions $h_j(t)$ characterize the synaptic inputs from neuron j and are given by the convolution of the spike train $s_j(t)$ with the synaptic activation profile $a(t)$,

$$h_j(t) = s_j(t) \otimes a(t), \quad [5]$$

where $a(t) = \alpha (e^{-t/\tau_1} - e^{-t/\tau_2}) / (e^{-t_{\text{peak}}/\tau_1} - e^{-t_{\text{peak}}/\tau_2})$, with $t_{\text{peak}} = \tau_1 \tau_2 / (\tau_1 - \tau_2)$, where τ_1 and τ_2 are rise and decay constants characteristic of each channel (21). In the NMDA case only, the effective conductance is scaled by $m_{\text{NMDA}}(V)$, a factor that characterizes the voltage dependence of NMDA channels (24).

$$m_{\text{NMDA}}(V) = (1 + 0.280 e^{-V/16.1})^{-1}. \quad [6]$$

I_{SRA} is an additional current used to model spike-rate adaptation (24).

$$I_{\text{SRA}} = g_{\text{SRA}}(V - V_{\text{SRA}}), \quad [7]$$

with $\tau_{\text{SRA}} dg_{\text{SRA}}/dt = -g_{\text{SRA}}$.

I_{input} is the current applied during stimulus presentation to thalamic neurons of the lowest hierarchical level to simulate a visual or auditory input.

$$I_{\text{input}}(t) = g_{\text{input}}(V(t) - V_{\text{AMPA}}) \quad [8]$$

Wakefulness and Spontaneous Activity. A final current, $I_{\text{neuromodul}}$, summarizes the known depolarizing effects of ascending activating systems such as those from cholinergic, noradrenergic, and serotonergic nuclei in the brainstem, basal forebrain, and hypothalamus (25). This parameter is used to control the level of wakefulness. When $I_{\text{neuromodul}}$ is low, membrane potentials converge to a stable asymptote in the absence of external stimulation. Beyond a threshold, individual neurons generate intrinsic γ -band membrane oscillations, first below the spiking threshold and then with an occasional occurrence of spikes (18). Because of those intrinsic properties, the network exhibits structured but semirandom patterns of spontaneous cortico-thalamic oscillatory activity, similar to empirical observations (10, 26), although our simulation, contrary to other similar work (21), is strictly deterministic. In the present work, we placed the network in a low spontaneous firing range ($I_{\text{neuromodul}} \approx -1 \mu\text{A}/\text{cm}^2$), presumably corresponding to wakefulness and attentive readiness. Work in preparation studies interactions between internal activity and stimulus processing at a higher spontaneous firing rate, which may provide a more realistic model for autonomous conscious states. We have observed that such states of elevated spontaneous activity can prevent the entry of external inputs into the workspace for a greater duration than during the blink. This effect may account for the empirical observation of long-lasting inattentive blindness in human subjects (27).

Parameter Values. The following parameter values were taken from references (18, 21, 24): $V_{\text{Rest}} = -67 \text{ mV}$, $V_{\text{Na}} = 55 \text{ mV}$, $V_{\text{K}} = -90 \text{ mV}$, $V_{\text{GABA}} = V_{\text{SRA}} = -70 \text{ mV}$, $V_{\text{AMPA}} = V_{\text{NMDA}} = 0 \text{ mV}$; $\alpha_{\text{GABA}} = 0.175$, $\alpha_{\text{AMPA}} = 0.05$, $\alpha_{\text{NMDA}} = 0.0075$; $\tau_{1\text{GABA}} = 1 \text{ ms}$, $\tau_{1\text{AMPA}} = 0.5 \text{ ms}$, $\tau_{1\text{NMDA}} = 4 \text{ ms}$, $\tau_{2\text{GABA}} = 7 \text{ ms}$, $\tau_{2\text{AMPA}} = 2.4 \text{ ms}$, $\tau_{2\text{NMDA}} = 40 \text{ ms}$, $\tau_{\text{SRA}} = 200 \text{ ms}$; $g_{\text{input}} = 0.06 \text{ mS}/\text{cm}^2$. The following parameters were generated randomly for each neuron, from a Gaussian distribution with a 5% SD and the following mean: $g_{\text{NaP}} = 0.2 \text{ mS}/\text{cm}^2$, $g_{\text{KS}} = 8 \text{ mS}/\text{cm}^2$; $I_{\text{neuromodul}} = -1 \mu\text{A}/\text{cm}^2$.

Columnar Organization and Connectivity. Each thalamo-cortical column comprised 80 excitatory and 40 inhibitory neurons organized in a three-layered structure, schematizing supragranular, infragranular, and layer IV cortical neurons, and a corresponding thalamic sector (see Fig. 1C). Within each layer, there were 20 excitatory and 10 inhibitory neurons.

Connections were established with a 60% probability. Connection parameters (synaptic strength γ , unit = mS/cm^2 , and transmission latency $t_{\text{delay } i,j}$, unit = ms) were drawn from a Gaussian distribution with 10% SD around a fixed mean. All neurons connecting to given area randomly contacted excitatory and inhibitory neurons with the same probability and strength.

Inhibition. Inhibitory neurons sent only intralaminar horizontal connections both within a column ($\gamma_{\text{GABA}} = 0.12$, $\tau_{\text{delay}} = 2$) and toward other competing columns within the same area ($\gamma_{\text{GABA}} = 0.60$, $\tau_{\text{delay}} = 2$).

Intracolumnar Connectivity. Thalamic excitatory neurons projected to layer IV ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.20$, $\tau_{\text{delay}} = 3$) and, with lesser strength, to infragranular neurons ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.10$, $\tau_{\text{delay}} = 3$). Layer IV excitatory neurons projected to supragranular neurons ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.15$, $\tau_{\text{delay}} = 2$). Supragranular excitatory neurons projected to infragranular neurons ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.10$, $\tau_{\text{delay}} = 2$). Finally, infragranular excitatory neurons projected to layer 4 ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.05$, $\tau_{\text{delay}} = 7$), to supragranular neurons ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.05$, $\tau_{\text{delay}} = 7$), and to the thalamus ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.075$, $\tau_{\text{delay}} = 8$). Those principles and parameter values, inspired by ref. 21, capture the major properties of translaminar connections, although they do not attempt to capture the possible functional roles of the different layers (20). Latencies were adjusted to

take into account the coarseness of the present three-layer model and the fact that, in reality, some of these pathways are disynaptic (21).

Cortico-Cortical Projections. Supragranular excitatory neurons of each area projected to layer IV of the next area ($\gamma_{\text{AMPA}} = 0.05$, $\tau_{\text{delay}} = 3$). In agreement with physiological observations (19, 22), top-down connections were slower, more numerous, and more diffuse. They connected the supra- and infra-granular excitatory neurons of a given column to the supra- and infra-granular layers of all areas of a lower hierarchical level (Fig. 1B). Strong top-down connections linked columns coding for the same stimulus ($\gamma_{\text{NMDA}} = 0.05$), whereas weaker top-down connections projected to all columns of a lower area ($\gamma_{\text{NMDA}} = 0.025$). Transmission delays increased with cortical distance ($\tau_{\text{delay}} = 5 + 3 \delta$, with $\delta = 1$ for consecutive areas, 2 for areas two levels apart in the hierarchy, etc.).

Attentional Blink Experiment. The goal of this experiment was to measure the subjective perception of targets presented during the attentional blink. Ten French students participated after giving informed consent. On each trial, participants saw a rapid serial visual presentation of distractors, amidst which two targets T1 and T2 could appear. They were asked to rate T2 visibility, then to report T1 identity. Each rapid serial visual presentation element was presented for 43 ms, followed by a 43-ms blank. Distractors were four-letter uppercase consonant strings ($4^\circ \times 1^\circ$). Except for critical items preceding and following T1 and T2, each distractor had a 20% chance of being replaced by a blank. T1, which appeared as the 7th or 10th element in the RVSP sequence, was the letter string XOOX or OXXO. T2, which could appear with a lag of 1, 2, 3, 4, 6, or 8 stimuli after T1, was a French uppercase number word (DEUX, CINQ, SEPT, or HUIT) on one-half of the trials, and a blank screen on the other one-half (384 trials total). After T2, two more distractor strings were presented, and then participants were immediately asked to rate their perception of T2 by placing a cursor on a continuous horizontal scale labeled with “not seen” at left and with “maximal visibility” at right. They then reported the identity of the middle letters of T1, by pressing a left-hand button for O and a right-hand button for X. This procedure minimized the latency between the visual presentation of T2 and the report of its subjective visibility (215 ms), thus reducing the possibility that participants forgot having seen T2.

Results

We placed the network in a parameter regime in which it exhibited spontaneous thalamo-cortical oscillations, plausibly corresponding to a state of wakefulness (10). We then exposed it to the conditions of the attentional blink: a brief (40 ms) stimulation of thalamic neurons coding for T1, followed at a variable lag (0–400 ms) by a similar stimulation of T2 neurons (Fig. 2). Consider first the activation evoked by T1. A short burst of phasic stimulus activity was first propagated across the cortico-thalamic hierarchy. The highest cortical levels generated top-down amplification signals that, $\approx 80 \text{ ms}$ later, caused sustained firing in T1 neurons, accompanied by hyperpolarization of T2 neurons in areas C and D. In a larger-scale simulation, this long-lasting dynamic state would permit the brain-scale propagation of stimulus information about T1. We hypothesize that this global broadcasting constitutes the physiological correlate of conscious reportability.

Compared to this dynamic state reliably evoked by T1 presentation, the activation evoked by T2 depended tightly on the timing of T2 presentation. T2 targets presented simultaneously with T1, or long after, elicited sustained firing supported by joint bottom-up activation and top-down amplification (Fig. 2 *Left*). However, T2 targets presented during T1-elicited global firing

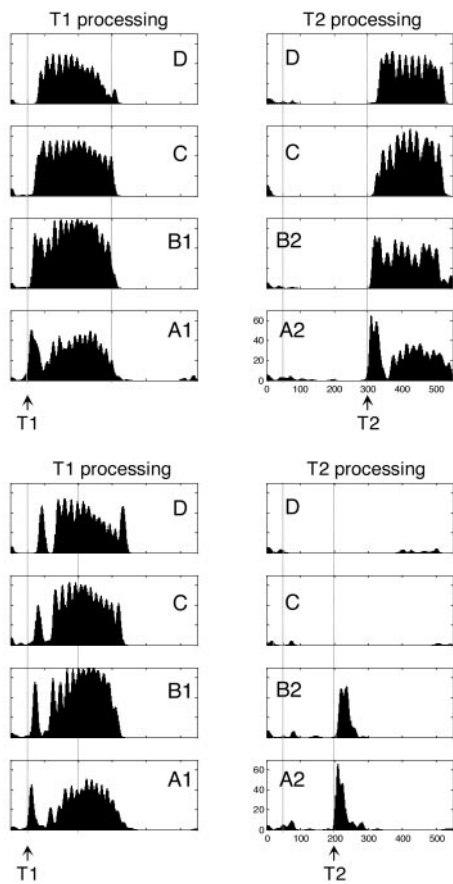


Fig. 2. Simulation of two trials of the attentional blink task. In each case, boxes show the temporal evolution of firing rate in excitatory cortical neurons within each of the eight columns of Fig. 1*B*. (*Upper*) “Seen” trial with long T1–T2 lag (250 ms). T2 is presented at a time when the sustained activity evoked by T1 has decayed. T2 is therefore able to invade all cortical levels and elicits long-lasting activity comparable to T1. (*Lower*) “Blinked” trial with short T1–T2 lag (150 ms). When T2 is presented during T1-evoked activity, it fails to evoke neural activity beyond an initial bottom-up activation in areas A and B.

elicited only bottom-up activation in assemblies A2 and B2 (Fig. 2 *Right*). T1-elicited inhibition prevented T2 activation from propagating to higher cortical levels. As a result, the second phase of top-down amplification did not occur.

By using as an index of T2 reportability the firing rate of pyramidal cells coding for T2 in areas C or D, our simulation reproduced the temporary drop in performance typical of the attentional blink (Fig. 3*A*). It also showed a global drop of power emitted in the γ -band (Fig. 3*C*) and of crosscorrelations between distant T2-coding neurons (data not shown). Thus, several indexes of firing and synchrony all pointed to a drop in global activity during the blink, particularly evident in the higher areas C and D.

As a test for the requirement of long-distance top-down connections, we ran simulations at a critical T1–T2 lag of 100 ms for which the blink normally occurs, but with the top-down connections eliminated, weakened by 50%, or reduced to nearest-neighbors. In all cases, T2 activation extended to areas C and D, and thus the blink did not occur (data not shown). This indicates that a key feature of the workspace model, the contribution of long-distance axons, is critical to the blink phenomenon.

An original property of the model is the prediction of a dynamic all-or-none bifurcation in neural activity. Across sim-

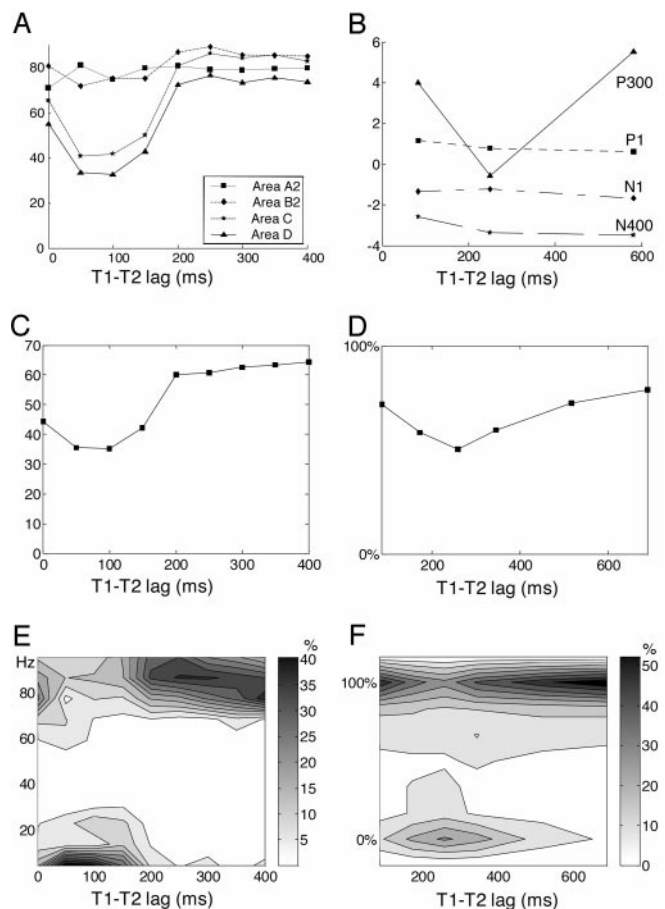


Fig. 3. Comparison of network simulations (*A*, *C*, and *E*) with experimental subjective and objective data on T2 processing (*B*, *D*, and *F*). (*A*) In the simulation, the peak firing rate of T2 neurons (shown in Hz) is unaffected by T1–T2 lag in low-level areas but shows a temporary drop at intermediate lags in higher areas C and D. (*B*) Likewise, experimentally recorded event-related potentials evoked by T2 (shown in μ V) exhibit a preservation of P1, N1, and N400 components but a drop of the P300 waveform during the attentional blink [redrawn from data by Vogel, *et al.* (12)]. (*C*) Mean power in the γ -band (20–100 Hz) emitted by simulated pyramidal neurons during a 200-ms window after T2 presentation. (*E*) Distribution of firing in area D. In the simulation, reverberant activation of workspace neurons is all-or-none such that parameters such as peak firing rate and γ -band power are distributed bimodally. Such a bimodal distribution was observed in an experiment in which we collected subjective ratings of T2 perception from 0% (not seen) to 100% (maximal visibility) (*D*, mean rating; *F*, distribution of ratings).

ulated trials, depending on random fluctuations in spontaneous activity before stimulus arrival, ascending activity could be sufficient to trigger self-amplifying recurrent activity, or it remained below threshold and only transient bottom-up activity was seen. Thus, for a fixed T1–T2 lag, simulated firing rates in higher areas and other indices of global activity (γ -band power and long-distance crosscorrelation) were found to be distributed bimodally across trials (Fig. 3*E*). The model therefore predicts that the apparent gradual drop in reportability observed during the attentional blink may be an artificial consequence of averaging across trials with full access awareness and others with no awareness.

To test this prediction experimentally, we used a modified attentional blink paradigm in which human subjects merely had to report to what extent they had seen a word (T2) within a rapid letter stream that contained another target letter string (T1). To obtain a continuous measure of subjective perception, we asked

subjects to move a cursor on a continuous scale, from “not seen” on the left to “maximal visibility” on the right. The results indicated that subjective perception during the blink is indeed all-or-none (Fig. 3*F*). At the peak of the blink, which occurred ≈ 260 ms after T1, T2 was fully perceived in approximately one-half of the trials, as indicated by a cursor position identical to “seen” trials with a long T1–T2 lag or without attention on T1. In the other one-half, T2 was totally unseen, as indicated by a cursor position identical to T2-absent trials. Participants almost never used intermediate cursor positions.

The same participants also took another set of trials with identical stimuli but with the instruction to ignore T1. We verified that the blink was much reduced in this condition, with T2 perception ratings clustering at the higher end of the scale. Two control experiments were also run to verify that participants could use the continuous rating scale (C.S. and S.D., unpublished data). In one, on each trial we presented a single T2 target for a variable duration (14, 29, 43, 57, 71, or 86 ms), followed by a single mask. In this situation, subjective ratings of T2 perception showed a unimodal distribution, the peak location of which varied continuously with T2 duration. This result indicated that subjects could use the response scale in a graded manner as a reliable indicator of subtle perceptual changes. We then combined the blink and masking experiments by presenting variable-duration T2 targets at lag 3 after T1 in the same sequence as above. The results showed a coexistence of two effects in the same trials: a continuous influence of T2 duration and an all-or-none effect of the blink. At each T2 duration, the response distribution was bimodal, with one peak at 0% visibility and the other peak at a location that increased progressively with T2 duration. Thus, even when participants show evidence of using the subjective rating scale as a graded measure of their perception, they still rate a significant fraction of blinked trials as totally unseen. These data suggest that the attentional blink in humans is associated with a stochastic all-or-none blocking of processing, which is accounted for in the model by an interaction between spontaneous activity and the nonlinear dynamics of bottom-up and top-down reverberation.

Discussion

Our model is coherent with previous proposals of a role of top-down recurrent (2), reentrant (28, 29), or resonant (10, 20) connections in the integrative processes underlying conscious perception. Nevertheless, it goes beyond those proposals by presenting a detailed simulation of a cognitive task, which tentatively links subjective reports with objective physiological correlates of consciousness on the basis of a neurally plausible architecture.

Despite the relative simplicity of the postulated neuronal architecture, simulation of the model captures the main physiological observations on the attentional blink. In the simulation, blinked T2 targets evoke unchanged bottom-up activity in areas A and B, but a much reduced activity in high-level areas C and D. This matches the empirically observed preservation of the P1, N1, and N400 components, but the drastic drop of the P300 component of event-related potentials evoked by T2 during the attentional blink (12). We hypothesize that the former components reflect the bottom-up progression of activation in a nested hierarchy of perceptual and semantic processors, whereas P300 reflects the sudden and global activation of workspace neurons.

Because the blink is attributed to competition for workspace access, the proportion of T2 targets that are blinked, as a function of time, roughly traces the inverse shape of the neural activity evoked by T1 in higher-level areas C and D. In actual experiments, similarly, there is an inverse relation between the P300 waveform evoked by T1 and the size of the blink (30). Furthermore, the functional MRI activation elicited by T1 in parietal, frontal, and cingulate areas predicts the size of the blink

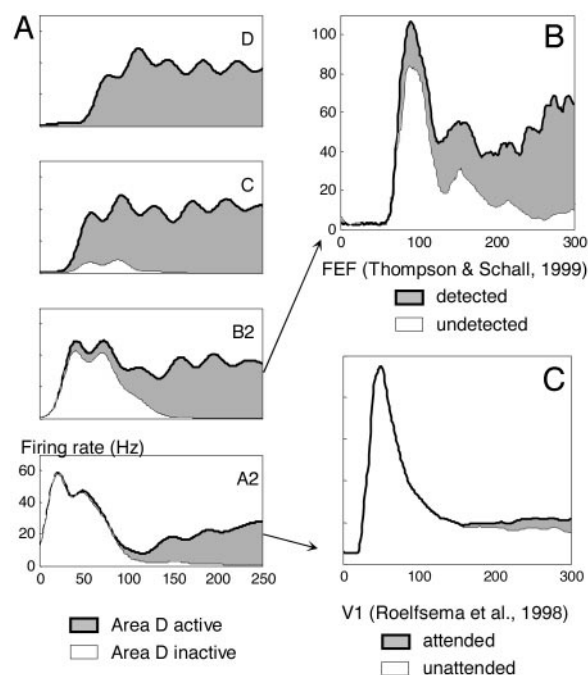


Fig. 4. Neural activity evoked by seen and unseen T2 targets in simulation (A) and actual experimental recordings (B and C). For lags between 0 and 200 ms, simulated trials were sorted as a function of the amount of pyramidal neuron activity that reached area D in a 250-ms window after T2 presentation. (A) Averages of firing rate as a function of time show that trials with area D activity are characterized by long-lasting amplification in lower areas C, B2, and A2. (B) The curves from assembly B2, showing earlier amplification and a small difference in the amplitude of the initial peak, are similar to activity evoked in monkey frontal eye field area during a masking paradigm [redrawn from data by Thompson and Schall (34)]. (C) The curves from assembly A2, with unchanged initial peak and small subsequent amplification, are similar to actual electrophysiological recordings from monkey area V1 during attention and conscious perception paradigms [redrawn from data by Roelfsema *et al.* (39)].

(31). Both observations are compatible with our hypothesis that the global neuronal workspace, formed by neurons distributed in higher areas including prefrontal cortex, operates functionally as a processing bottleneck that cannot simultaneously process two targets (13).

Although there have been no single-neuron recordings during the attentional blink, the simulated profiles of single-neuron activity to seen and blinked T2 targets can be compared to electrophysiological recordings obtained in other paradigms of conscious and unconscious processing. In perceptual areas A and B of the model, neurons fire phasically in tight synchrony with the stimulus, then show a broader period of late amplification only in seen trials, not in blinked trials. This parallels experimental recordings in areas V1 and IT under conditions of inattention, reduced contrast, masking, or anesthesia, where late amplification occurs only for reportable stimuli (1–3, 32) (Fig. 4C).

In the model, fluctuations in the state of the network before the stimulus, particularly in the spontaneous oscillations of membrane potential, create variability in the activity evoked by identical stimuli. When intrinsic fluctuations are in phase with stimulus presentation, bottom-up activation is enhanced. This coincidence has a cascading effect on subsequent areas and eventually affects the probability of the entire network falling into a global active state. Similarly, experimental recordings in V1 during the perception of ambiguous stimuli have shown that both late amplification and visibility vary in an all-or-none

manner (1) and can be partially predicted by the state of activity of V1 before stimulus arrival (33). This suggests that, as in our model, the resonance of incoming stimuli with spontaneous brain activity is essential for perception.

In our simulation, comparing seen and unseen trials also revealed a small difference in the amplitude of the first phasic peak in assembly B2 (Fig. 4). Likewise, experiments that sort trials based on the presence or absence of a subsequent conscious report occasionally show early differences in neural activity in V1 or frontal eye field (34, 35). In our interpretation, however, such early effects are only secondary correlates of consciousness because they are merely an indirect consequence of selective averaging over a fluctuating baseline. That those early differences are not associated with a conscious content is seen most clearly when they are found even before the stimulus is presented (33).

Obviously, our simulation is still simplified in many ways. First, in actual attentional blink experiments, backward masking of T2 is essential (36, 37). We suggest that masking is necessary for the blink to occur because it reduces T2-induced activation to a brief pulse (3, 32), which then acts as a “tracer” of the occupancy of the conscious workspace at a given moment. In our simulation, this could be achieved by directly stimulating T2-coding thalamic neurons with a temporally delimited pulse and thus no masking was necessary. Another difference is that, in actual experiments, the presence of the attentional blink depends on the T1 task, and disappears when subjects are instructed to ignore T1. For simplicity, our network had a fixed connectivity set to process both T1 and T2. Neural mechanisms of task switching have been proposed, however, and could be combined with the present work (14). Finally, although the present model reproduces the qualitative features of the attentional blink, there are quantitative differences in timing, particularly in the onset and duration of the blink (Fig. 2). This is due in part to the value of the propagation delays, which were extrapolated from monkey visual areas and should be slower for the more distant areas of the human brain. Blink duration, which corresponds to the duration of T1-induced activity, is jointly determined in our simulation by the strength of excitatory connections and by the amount of spike-rate adaptation. In a more realistic model, it should also

vary with the task, with additional circuits providing task-dependent reverberation, possibly associated with a subjective feeling of conscious effort (14).

According to the present model, the primary correlate of conscious access is a sudden self-amplifying bifurcation leading to a global brain-scale pattern of activity. This leads to several critical predictions for neuroimaging and pharmacological experiments. First, in experiments with a continuously varying and increasingly visible stimulus, we predict a sudden nonlinear transition toward a state of globally increased brain activity (“ignition”), particularly evident in prefrontal, cingulate, and parietal cortices, accompanied by a synchronous amplification of posterior perceptual activation and by thalamo-cortical brain-scale synchrony in the γ range (20–100 Hz). Finer scale electrophysiological or optical recordings should demonstrate that this state is selective to a subset of neurons coding for the stimulus and is accompanied in higher areas by broad inhibition of neurons coding for other stimuli. Even higher-resolution experiments should reveal a layer-specific distribution of active workspace neurons, with intense top-down activity originating from a subpopulation of cells with long axons in supra- and infra-granular layers of prefrontal, cingulate and parietal cortices. Second, we predict a bimodal distribution of activation during individual attentional blink trials, which could be demonstrated by single-event functional MRI or by distributional analysis of intracranial or even scalp measurements of the P300. Third, experimental interventions that affect top-down connections or inhibitory interactions in higher cortical areas should alter this dynamic transition, and therefore subjective perception, without necessarily affecting subliminal bottom-up processing. This prediction could be tested by using pharmacological agents such as for instance general anesthetics known to affect NMDA or GABA receptors, or effectors of cholinergic receptors that may globally gate the access to the global workspace (38).

We thank V. Lamme and Y. Rossetti for helpful comments. This work was supported by Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Commissariat à l’Energie Atomique, the McDonnell Foundation, Centre National de la Recherche Scientifique, Collège de France, the French Ministry of Research, the Association pour la Recherche sur le Cancer, the Association Française contre les Myopathies, and the Commission of the European Communities.

- Super, H., Spekreijse, H. & Lamme, V. A. (2001) *Nat. Neurosci.* **4**, 304–310.
- Lamme, V. A. & Roelfsema, P. R. (2000) *Trends Neurosci.* **23**, 571–579.
- Lamme, V. A., Zipser, K. & Spekreijse, H. (2002) *J. Cognit. Neurosci.* **14**, 1044–1053.
- Dehaene, S., Naccache, L., Cohen, L., Le Bihan, D., Mangin, J. F., Poline, J. B. & Rivière, D. (2001) *Nat. Neurosci.* **4**, 752–758.
- Moutoussis, K. & Zeki, S. (2002) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 9527–9532.
- Engel, A. K. & Singer, W. (2001) *Trends Cognit. Sci.* **5**, 16–25.
- Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B. & Varela, F. J. (1999) *Nature* **397**, 430–433.
- Lumer, E. D. & Rees, G. (1999) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**, 1669–1673.
- Kleinschmidt, A., Buchel, C., Hutton, C., Friston, K. J. & Frackowiak, R. S. (2002) *Neuron* **34**, 659–666.
- Llinas, R., Ribary, U., Contreras, D. & Pedroarena, C. (1998) *Philos. Trans. R. Soc. London B* **353**, 1841–1849.
- Tallon-Baudry, C. & Bertrand, O. (1999) *Trends Cognit. Sci.* **3**, 151–162.
- Vogel, E. K., Luck, S. J. & Shapiro, K. L. J. (1998) *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **24**, 1656–1674.
- Chun, M. M. & Potter, M. C. (1995) *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **21**, 109–127.
- Dehaene, S., Kerszberg, M. & Changeux, J. P. (1998) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**, 14529–14534.
- Dehaene, S. & Naccache, L. (2001) *Cognition* **79**, 1–37.
- Baars, B. J. (1989) *A Cognitive Theory of Consciousness* (Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.).
- Raymond, J. E., Shapiro, K. L. & Arnell, K. M. (1992) *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **18**, 849–860.
- Wang, X.-J. (1993) *NeuroReport* **5**, 221–224.
- Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. (1991) *Cereb. Cortex* **1**, 1–47.
- Raizada, R. D. & Grossberg, S. (2003) *Cereb. Cortex* **13**, 100–113.
- Lumer, E. D., Edelman, G. M. & Tononi, G. (1997) *Cereb. Cortex* **7**, 207–227.
- Salin, P. A. & Bullier, J. (1995) *Physiol. Rev.* **75**, 107–154.
- Arnell, K. M. & Jolicoeur, P. (1999) *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **25**, 630–648.
- Dayan, P. & Abbott, L. F. (2001) *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems* (MIT Press, Cambridge, MA).
- Steriade, M., McCormick, D. A. & Sejnowski, T. J. (1993) *Science* **262**, 679–685.
- Llinas, R. R. & Paré, D. (1991) *Neuroscience* **44**, 521–535.
- Mack, A. & Rock, I. (1998) *Inattentional Blindness* (MIT Press, Cambridge, MA).
- Di Lollo, V., Enns, J. T. & Rensink, R. A. (2000) *J. Exp. Psychol. Gen.* **129**, 481–507.
- Edelman, G. M. (1993) *Neuron* **10**, 115–125.
- McArthur, G., Budd, T. & Michie, P. (1999) *NeuroReport* **10**, 3691–3695.
- Marois, R., Chun, M. M. & Gore, J. C. (2000) *Neuron* **28**, 299–308.
- Kovacs, G., Vogels, R. & Orban, G. A. (1995) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**, 5587–5591.
- Super, H., van der Togt, C., Spekreijse, H. & Lamme, V. A. (2003) *J. Neurosci.* **23**, 3407–3414.
- Thompson, K. G. & Schall, J. D. (1999) *Nat. Neurosci.* **2**, 283–288.
- Pins, D. & Ffytche, D. (2003) *Cereb. Cortex* **13**, 461–474.
- Breuhaut, J. C., Enns, J. T. & Di Lollo, V. (1999) *Percept. Psychophys.* **61**, 1436–1448.
- McLaughlin, E. N., Shore, D. I. & Klein, R. M. (2001) *Q. J. Exp. Psychol. A* **54**, 169–196.
- Granon, S., Faure, P. & Changeux, J. P. (2003) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100**, in press.
- Roelfsema, P. R., Lamme, V. A. & Spekreijse, H. (1998) *Nature* **395**, 376–381.

2.3. Conclusion

En résumé, les simulations de ce modèle permettent de reproduire un certain nombre de caractéristiques du traitement conscient observées empiriquement. Elles permettent d'observer une amplification et un maintien tardif de l'activité de décharge au niveau des modules perceptifs lors du traitement conscient. Cet effet est en accord avec plusieurs observations effectuées dans différentes expériences d'enregistrement neuronal chez le singe (Roelfsema, Lamme et al. 1998; Thompson and Schall 1999). De plus, au moment du clignement attentionnel, l'activité de décharge évoquée par la deuxième cible au sein de l'espace de travail (et en particulier au niveau des processeurs « centraux » du modèle, aires C et D) suit une distribution bimodale : pour des conditions de stimulation identiques, cette activité est parfois élevée parfois très faible. Cet effet reproduit la bifurcation que nous avons observée empiriquement dans la possibilité de rapporter consciemment la deuxième cible au moment du clignement attentionnel. On peut donc proposer que l'accès à la conscience repose sur la mise en œuvre optionnelle d'une activité globale au sein d'un espace de travail tel que celui proposé dans ce modèle.

Un des intérêts fondamentaux de la modélisation est qu'elle permet de faire ressortir les paramètres qui semblent cruciaux dans la production d'un phénomène. En l'occurrence, la connectivité descendante ou « top-down » semble jouer un rôle important pour reproduire la limitation caractéristique de l'accès à la conscience qui se manifeste dans le clignement attentionnel. En effet, si les connexions descendantes à longue distance postulées dans le modèle sont éliminées ou simplement rendues moins fortes, le phénomène de clignement attentionnel n'est plus observé.

On pourrait proposer d'intégrer certaines améliorations à ce modèle afin d'en affiner les prédictions :

- Dans cette étude, le rôle du masquage sur la première et la deuxième cible lors du clignement attentionnel se manifeste simplement dans le fait que l'entrée sensorielle correspondant à chacune des cibles est précisément limitée dans le temps. Il est probable que ce paramètre reproduise un des effets essentiels du masquage, mais il semble que le masque sur la deuxième cible puisse agir également à des niveaux plus élevés dans la hiérarchie du traitement perceptif (Dell'Acqua, Pascali et al. 2003). Modéliser explicitement le rôle du masquage pourrait permettre de préciser l'interaction entre masquage et phénomène attentionnel qui se joue dans le clignement attentionnel.

- Dans le modèle présenté, la durée de l'épisode d'activité globale évoquée par la première cible (et qui détermine le décours temporel du clignement attentionnel) est essentiellement limitée par un phénomène d'adaptation au taux de décharge pour chaque neurone (qui se traduit dans le terme I_{SRA} de la formule [1]). Un tel phénomène d'adaptation joue très certainement un rôle dans la transition d'un « épisode conscient » à un autre. Cependant, certaines expériences sur des patients cérébro-lésés suggèrent également qu'un mécanisme de réorientation de l'attention vers la deuxième cible, impliquant particulièrement la jonction temporo-pariétale, pourrait jouer un rôle important en limitant la durée du déficit de clignement attentionnel. Il pourrait être intéressant d'inclure un mécanisme analogue dans le modèle et d'étudier comment il influence la dynamique du système.
- Enfin, ce modèle nous invite à nous interroger plus avant sur le rôle de l'identité des deux cibles dans la compétition pour l'accès à la conscience. Dans le modèle présenté ici, les voies sensorielles empruntées par la première et la deuxième cible sont distinctes au niveau des premières étapes de traitement (aires A et B). La compétition se manifeste par des inhibitions réciproques à plus haut niveau (aires C et D). On pourrait enrichir ce modèle en y intégrant un mécanisme permettant de rendre compte d'effets tels que la cécité à la répétition (Kanwisher, Kim et al. 1996) qui se manifeste lorsque l'identité des deux cibles est proche. Certaines études suggèrent en effet que le clignement attentionnel et la cécité à la répétition pourraient refléter des mécanismes distincts (Chun 1997; Soto-Faraco and Spence 2002).

Chapitre 2.

Dynamique neuronale de l'accès à la conscience : étude en potentiels évoqués

1. Introduction générale

Les études que nous avons réalisées en comportement suggèrent l'existence d'un saut discontinu entre traitement conscient et non-conscient du point de vue de la capacité à rapporter les informations perceptives extraites par le cerveau. Le clignement attentionnel, qui met à l'épreuve les limites temporelles de l'accès à la conscience, semble un outil particulièrement intéressant pour révéler l'existence d'une telle discontinuité.

Ces observations comportementales nous invitent à explorer les mécanismes neuronaux qui sous-tendent cette dynamique particulière de l'accès à la conscience. Peut-on identifier certains événements neuronaux qui suivent la discontinuité observée en comportement et qui sont spécifiques de l'accès à la conscience ? Peut-on préciser au niveau neuronal la dynamique de la transition vers l'accès à la conscience : à quelle étape de traitement se produit-elle, est-elle rapide ou progressive ? Enfin, peut-on préciser le scénario neuronal de la compétition entre la première et la deuxième cible au moment du clignement attentionnel, qui conduit la deuxième cible à être parfois vue parfois non rapportable ? L'étude présentée dans l'article 4 tente de répondre à ces questions en comparant le déroulement temporel des potentiels évoqués par la deuxième cible au moment du clignement attentionnel en fonction de sa visibilité subjective mesurée sur l'échelle. Le protocole de clignement attentionnel utilisé dans cette étude est une version simplifiée du protocole que nous avons utilisé dans nos études en comportement.

2. Article 4 : “Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink” (Sergent, Baillet & Dehaene, Nature Neuroscience, 2005)

3. Conclusion

Cette étude nous a permis de préciser le lien entre la dynamique particulière qui semble associée à la possibilité de rapport conscient et la dynamique neuronale mise en œuvre lors du traitement conscient. De manière générale, l'étude de la dynamique de l'accès à la conscience nous apparaît comme un aspect essentiel à développer pour comprendre comment fonctionne la perception consciente. On observe un développement rapide de certaines techniques d'imagerie alliant une bonne résolution spatiale et temporelle, comme l'enregistrement conjoint EEG-IRMf, ou la MEG (magnétoencéphalographie) qui pourrait offrir une meilleure résolution spatiale que l'EEG avec une aussi bonne résolution temporelle. Si l'utilisation de l'EEG nous a permis d'obtenir un aperçu du scénario neuronal de l'accès à la conscience lors du clignement attentionnel, le développement de ces nouvelles techniques devrait nous permettre dans un avenir proche de préciser encore sa mise en œuvre dans l'espace et dans le temps.

III. Discussion générale

1. Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse

Les résultats obtenus au cours de cette thèse semblent permettre de préciser la dynamique de l'accès à la conscience. Ils suggèrent en effet l'existence d'un saut discontinu pour l'accès à la conscience en montrant que, au moment du clignement attentionnel, des stimuli identiques sont parfois bien visibles parfois non rapportables. Des observations très similaires ont été obtenues par simulation du modèle d'espace neuronal de travail conscient, ce qui nous a permis de proposer des mécanismes neuronaux qui pourraient être à l'origine de la dynamique observée empiriquement. L'électroencéphalographie nous a permis de préciser, au niveau neuronal, la dynamique temporelle de l'accès à la conscience lors du clignement attentionnel. Alors que les premières étapes du traitement visuel semblent préservées lorsque les sujets ne sont pas capables de rapporter le stimulus, une série d'événements neuronaux plus tardifs suivent le saut observé en comportement et semblent correspondre à des traitements spécifiques de l'accès à la conscience. Ces traitements spécifiques apparaissent suite à une transition rapide qui démarre autour de 180 à 270 ms après la présentation du stimulus. Au moment du clignement attentionnel, la possibilité que la deuxième cible s'engage dans cette deuxième étape de traitement, permettant le rapport conscient de cette cible, semble dépendre de la durée pendant laquelle cette deuxième étape est encore occupée pour le traitement de la première cible.

Nous avons proposé que la dynamique discontinue de l'accès à la conscience observée dans ces études reflète la mise en œuvre optionnelle d'un mécanisme d'auto-amplification permettant la mise à disposition des informations extraites au niveau des modules sensoriels à un ensemble d'aires corticales distantes. Ce mécanisme de maintien et de mise à disposition « global » pourrait rendre compte notamment de la capacité à rapporter les informations sensorielles lors du traitement conscient. Ce mécanisme semble présenter une limitation dans le nombre d'objets qui peuvent être traités au sein d'un même « épisode », ce qui pourrait expliquer la limitation observée dans le clignement attentionnel.

Dans cette discussion, nous tenterons d'évaluer plus largement dans quelle mesure nos travaux peuvent contribuer à une meilleure compréhension de la dynamique de l'accès à la conscience et quels aspects restent encore à explorer. Nous proposerons également des pistes pour des recherches futures.

2. L'échelle de visibilité : un outil intéressant pour caractériser l'accès à la conscience ?

Lors de ce travail de thèse, nous avons été amenés à proposer une nouvelle méthodologie qui s'appuie sur l'utilisation d'une échelle continue ou « non catégorielle » de visibilité subjective. Nous allons tenter d'évaluer plus généralement la validité, les limites et les intérêts de cette méthodologie pour caractériser l'accès à la conscience.

2.1. Validité de cette mesure de perception consciente

Un certain nombre d'éléments nous ont permis de nous assurer de la validité de cette méthode comme mesure de perception consciente. En effet, bien que nous ayons laissé une grande liberté aux participants dans l'utilisation de l'échelle subjective (seules les extrémités de l'échelle sont clairement définies), l'examen des distributions de réponse nous a permis de dégager des caractéristiques générales reproductibles à travers les sujets, notamment une dissociation entre deux groupes de réponses au moment du clignement attentionnel (voir Figure 1 ci-dessous). De plus, cette mesure paraît relativement sensible puisqu'elle permet de capturer de fines variations de visibilité subjective associées à des variations subtiles dans la durée de stimuli masqués (Article 2 Fig. 3). Enfin, la visibilité subjective moyenne calculée sur l'échelle reproduit les résultats classiques obtenus avec des mesures de performance dans une tâche de choix forcé, à la fois dans le protocole de clignement attentionnel (Article 2 Fig. 2b ; Article 4 Fig. 1b) et dans une expérience faisant varier la durée de stimuli masqués (Article 2 Fig. 3b).

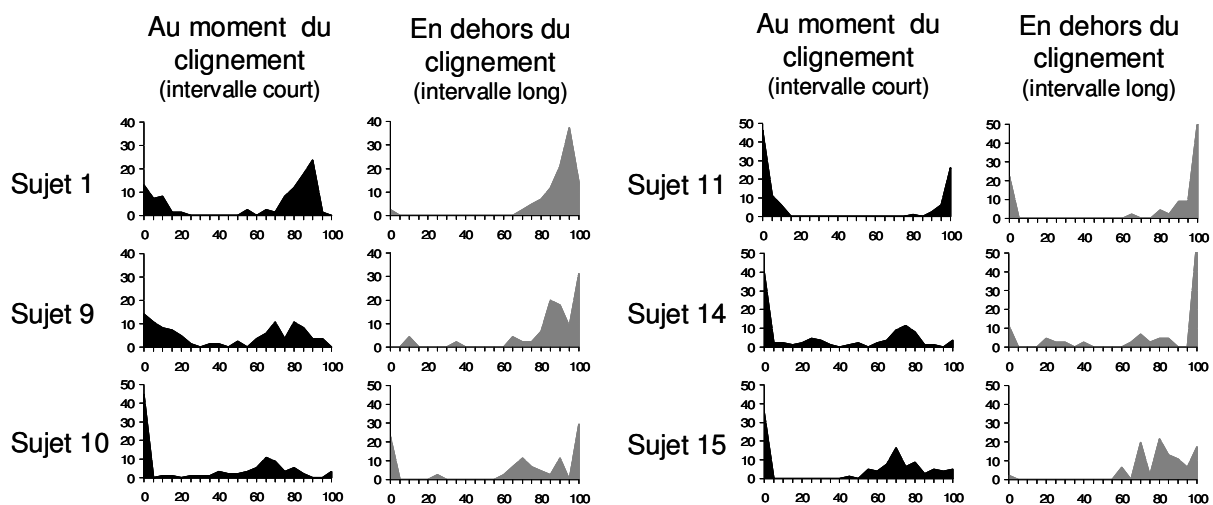


Figure 1. Cohérence des résultats obtenus sur l'échelle de visibilité à travers différents sujets.

(données non publiées de l'étude présentée dans l'Article 4)

Ces graphes présentent les distributions de réponse obtenues sur l'échelle de visibilité pour six sujets de l'expérience de clignement attentionnel présentée dans l'article 4 (en abscisse : degré de visibilité sur l'échelle, en ordonnées : pourcentage de réponses obtenues). En noir : réponses à la deuxième cible lorsqu'elle est présentée au moment du clignement attentionnel (double tâche, intervalle court entre la première et la deuxième cible). En gris : réponses à la deuxième cible lorsqu'elle est présentée en dehors de la période de clignement (double tâche, intervalle long). A travers les sujets, on observe des caractéristiques communes dans l'utilisation de l'échelle. En dehors de la période de clignement les réponses des différents sujets se regroupent majoritairement autour de degrés de visibilité élevés (> 50% de visibilité). Au moment du clignement on observe une dissociation entre deux groupes de réponses qui se retrouve à travers différents sujets : dans certains essais, la visibilité de la cible est aussi bonne que lorsqu'elle est présentée en dehors de la période de clignement, alors que dans les autres essais, les réponses se regroupent autour de 0% de visibilité.

D'autres expériences menées dans le laboratoire ont permis de conforter la validité et la sensibilité de cette mesure et d'élargir l'observation d'une dissociation entre perception consciente et non-consciente à d'autres populations de sujets et d'autres protocoles que le clignement attentionnel. L'échelle de visibilité subjective a notamment été utilisée dans une expérience de masquage pour comparer le seuil d'accès à la conscience chez des patients schizophrènes et chez des sujets contrôles (Del Cul, Dehaene & Leboyer, article soumis). Dans cette expérience, un chiffre arabe cible (1, 4, 6 ou 9) était suivi d'un masque après un délai variable (Figure 2.a. ci-dessous). A chaque essai, les sujets devaient à la fois évaluer la visibilité du chiffre cible sur l'échelle (test subjectif), et juger si ce chiffre était plus grand ou plus petit que 5 (test objectif). Ces expériences ont montré que, dans ce type de masquage (qui est une mixture de masquage par métacontraste et de masquage par substitution d'objet), on retrouvait une dissociation sur l'échelle subjective entre des essais où la cible était bien visible

et des essais où elle n'était simplement pas détectée (Figure 2.b.). Cette dissociation était observée aussi bien chez les sujets contrôles que chez les patients schizophrènes. A la fois la mesure subjective (pourcentage de réponses « vu », clairement identifiables sur l'échelle) et la mesure objective (performance dans la tâche de choix forcé) ont permis de montrer que les patients schizophrènes ont un seuil d'accès à la conscience plus élevé que les sujets contrôles. En effet, lorsque le délai entre la cible et le masque augmente, la perception de la cible commence à s'améliorer considérablement chez les sujets contrôles à partir d'un délai de 60 ms en moyenne, alors que cette amélioration rapide ne s'observe, chez les patients schizophrènes, qu'à partir d'un délai de 90 ms en moyenne (dans le détail, ce seuil correspond au point d'inflexion de sigmoïdes corrélant avec les courbes comportementales obtenues). A travers tous les sujets, les mesures « subjectives » et « objectives » de ce seuil montrent une excellente corrélation (Figure 2.c. ci-dessous).

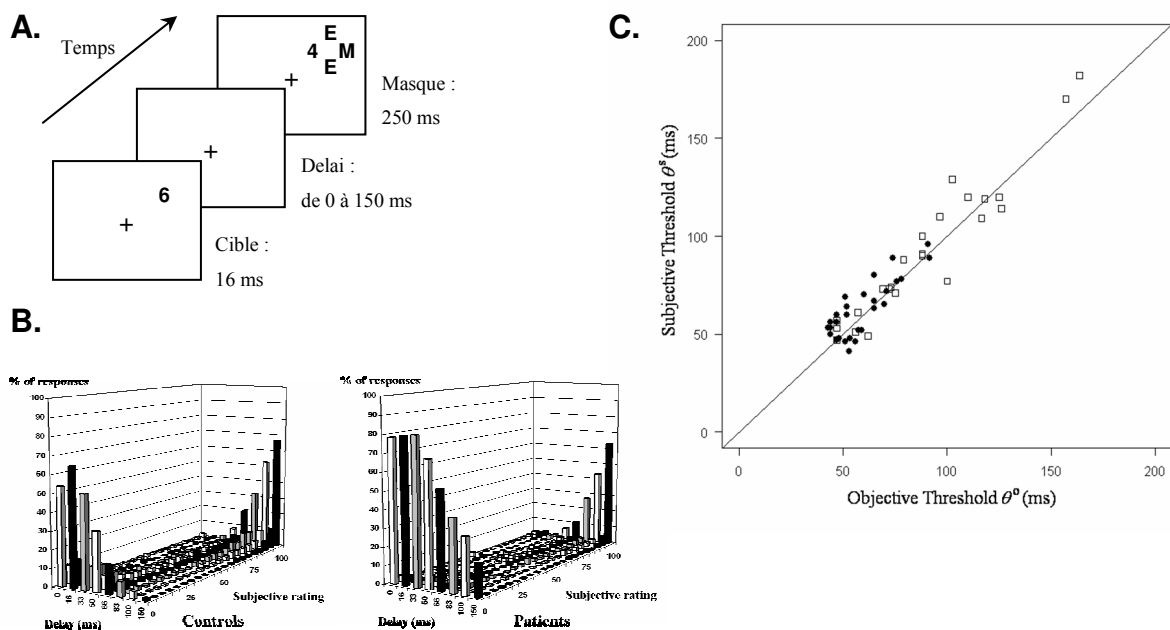


Figure 2. Corrélation entre mesure subjective et mesure objective d'un seuil perceptif en condition de masquage. (adapté de Del Cul, Dehaene et Leboyer, article soumis)

A. Résumé du protocole utilisé par Del Cul et collaborateurs. **B.** Distribution des réponses sur l'échelle de visibilité (subjective rating) en fonction du délai entre la cible et le masque chez les sujets contrôles (à gauche) et chez les patients schizophrènes (à droite). Pour ces deux populations de sujets, on observe une dissociation entre deux groupes de réponses (« vu », proche de 100% de visibilité, et « pas vu », proche de 0% de visibilité). Le masquage semble agir sur la probabilité que la cible ne soit simplement pas détectée. **C.** Ce graphe montre, pour chaque individu, le seuil de conscience estimé à l'aide de l'échelle de visibilité subjective (pourcentage de réponses « vu ») en fonction du seuil estimé à l'aide d'une mesure objective (performance dans une tâche de comparaison du chiffre cible à 5). Une analyse par régression linéaire montre une forte corrélation entre ces deux estimations du seuil de conscience ($r^2 = 0.951$, $p < 0.001$), avec une pente de 1 et un intercept à 0. Les points blancs correspondent aux patients schizophrènes, les points noirs correspondent aux sujets contrôles.

De manière similaire, Gaillard et collaborateurs ont montré une forte corrélation entre la visibilité subjective d'un mot masqué, mesurée à l'aide de notre échelle continue, et la capacité objective à nommer ce mot (Gaillard, Del Cul, Naccache et Dehaene, article en cours de soumission).

En résumé, un faisceau d'arguments nous ont permis de nous assurer de la validité de cette méthodologie comme mesure de perception consciente. D'autres expériences menées dans notre laboratoire ont apporté des indications sur la sensibilité de cette méthodologie en montrant que l'échelle de visibilité permet d'évaluer le seuil psychophysique de perceptibilité d'une cible masquée avec la même précision qu'un test objectif.

2.2. Un révélateur de la dynamique de l'accès à la conscience

S'il existe une bonne corrélation entre les mesures objectives classiques et les mesures obtenues sur l'échelle, quelles informations supplémentaires apportent l'utilisation d'une échelle subjective ? En premier lieu, l'examen des distributions de réponses sur cette échelle permet d'explorer la dynamique de l'accès à la conscience et de préciser la nature d'un déficit perceptif. Par exemple, l'utilisation de cette échelle a permis de montrer que le type de masquage utilisé par Del Cul et collaborateurs semble agir non pas en dégradant la visibilité de la cible mais en augmentant la probabilité qu'elle ne soit pas accessible pour le rapport conscient (Figure 2.b. ci-dessus). Ce résultat correspond à ce que nous avons observé pour le clignement attentionnel. Par contre, de manière intéressante, ce résultat contraste avec les distributions de réponse que nous avons obtenues en faisant varier la durée d'un mot masqué (Article 2, Figures 3 et 4). Nous avons en effet observé que lorsque la durée de présentation de ce mot diminuait, les réponses sur l'échelle se déplaçaient progressivement vers des degrés de visibilité plus faibles (à noter qu'une petite discontinuité semble présente entre 14 et 43 ms de présentation). Ceci suggère que la durée de présentation d'une cible masquée détermine la quantité d'information, le niveau de détail avec lequel cette cible pourra être perçue et rapportée, tandis que, à durée de présentation égale, la force du masquage (déterminée essentiellement par le délai entre la cible et le masque) détermine la possibilité que ces informations soient accessibles pour le rapport conscient.

En conclusion, les expériences menées par Del Cul et collaborateurs ont permis de généraliser à des expériences de masquage l'observation d'un saut discontinu entre absence

d'accès conscient et possibilité de rapport conscient pour des stimulations identiques. De plus, il semble que l'échelle de visibilité puisse permettre de mieux caractériser la manière dont la perception est affectée par différentes manipulations expérimentales. En effet, elle permet d'évaluer si ces manipulations agissent principalement en dégradant la qualité de l'information disponible ou en affectant la possibilité d'accès à la conscience.

2.3. Un bon indice de perception consciente « essai par essai » ?

Cette échelle peut donc être utilisée comme un révélateur de la dynamique de l'accès à la conscience. Il semble qu'elle présente un autre avantage : elle permet d'obtenir essai par essai, et pour des conditions de stimulation identiques, un bon indice de la perception consciente du stimulus. Dans des situations de choix forcé, si un sujet dit qu'il n'a pas vu le stimulus, on ne peut pas exclure la possibilité qu'il ait en réalité eu conscience de certaines informations sur ce stimulus, mais qu'elles n'étaient pas suffisantes pour qu'il juge avoir vu le stimulus. En utilisant une échelle continue ou non catégorielle, on laisse au sujet la possibilité d'exprimer de subtiles variations dans sa perception et en particulier, on l'incite à ne pas utiliser le degré le plus bas de l'échelle s'il a eu la moindre impression d'avoir vu quelque chose. Malgré ces précautions méthodologiques, dans nos expériences de clignement attentionnel et dans l'expérience de masquage décrite ci-dessus, les sujets utilisaient fréquemment le score de visibilité 0%, comme si aucun stimulus n'avait été présenté. Ceci fournit un bon argument pour catégoriser ces essais comme réellement « non conscients ». De manière plus générale, la séparation nette entre deux groupes de réponses lors du clignement attentionnel et pour certains types de masquage permet d'avoir un bon argument pour séparer deux types de traitement, conscient et non-conscient, et pour explorer les possibilités comportementales et les bases neurales de ces deux types de traitement. Dans notre étude d'électroencéphalographie, nous avons tenté d'aller plus loin en distinguant quatre catégories d'essais sur l'échelle. Ceci nous a permis d'identifier plus précisément les potentiels montrant une dynamique discontinue correspondant au saut observé sur l'échelle (Article 4, Figure 7.).

Dans le détail cependant, on ne peut pas associer à chaque point de l'échelle une interprétation précise sur la perception du sujet. Cette échelle unidimensionnelle mêle certainement plusieurs dimensions de la perception, comme par exemple la « clarté perceptive », le niveau de détail du contenu perçu, le degré de certitude sur les informations auxquelles le sujet a accès... D'autres expériences, associant cette mesure subjective à des mesures objectives, seront nécessaires pour préciser le *contenu* de l'expérience consciente

mesurée sur l'échelle et les différentes possibilités de traitement associées à l'accès conscient (voir notamment l'étude de Del Cul et collègues décrite ci-dessus).

En conclusion, si l'échelle présente des limites évidentes dans l'interprétation précise des différents degrés de visibilité utilisés par le sujet, elle semble offrir une certaine richesse d'analyse, en initiant une réflexion approfondie sur la capacité de rapport explicite associée à la perception consciente.

2.4. D'autres mesures de conscience

Jacoby et collaborateurs (Jacoby 1991; Debnier and Jacoby 1994), ainsi que Merikle et collaborateurs (Merikle, Joordens et al. 1995) ont proposé une méthode qui permet de dissocier l'influence des processus conscients et non conscients dans les réponses des sujets : la procédure de dissociation des processus. Cette méthode se base sur la possibilité d'exclusion et plus généralement de contrôle cognitif qui semble associée au traitement conscient. Lorsqu'on présente un mot à un sujet et qu'on lui demande ensuite de compléter un trigramme (les trois premières lettres de ce mot) avec un mot différent de celui qui lui a déjà été présenté, il semble que le sujet soit incapable d'effectuer cette tâche, c'est-à-dire d'exclure cette solution, si le mot était fortement masqué. Cette procédure est un outil particulièrement intéressant pour dissocier les influences conscientes et non-conscientes sur la réponse du sujet, car les deux types d'influence produisent des effets *opposés* : l'influence non-consciente se caractérise par une tendance à *inclure* la réponse que le sujet devrait exclure (compléter le trigramme avec le mot amorce), alors que l'influence consciente se caractérise par la capacité à *exclure* le mot amorce des réponses possibles. Récemment, cette procédure a été utilisée pour s'assurer de l'absence d'accès conscient à des mots présentés lors du clignement attentionnel et pour s'assurer que l'amorçage sémantique produit par ces mots pouvait bien être qualifié de « non-conscient » (Visser, Merikle et al. 2005). L'utilisation de cette procédure peut donc permettre d'évaluer l'accès conscient à un stimulus en moyenne dans une condition expérimentale donnée. Cependant, il ne semble pas qu'elle puisse être utilisée au sein d'une même condition expérimentale pour donner un indice de la perception consciente essai par essai.

Une autre mesure très fréquemment utilisée pour s'assurer de l'absence de perception consciente d'un stimulus est la mesure du paramètre de discriminabilité objective ou *d-prime*

(« d' »), dérivée de la théorie de détection du signal. Cette mesure se base sur les performances des sujets dans une tâche objective en choix forcé et permet d'évaluer la discriminabilité du stimulus en s'affranchissant du critère de réponse utilisé par le sujet (par exemple, si un sujet adopte un critère de réponse « conservateur », il aura tendance à répondre plus souvent que le stimulus était absent qu'un sujet adoptant un critère plus « libéral »). L'obtention d'un d-prime nul dans une condition expérimentale donnée est un argument fort pour affirmer que, dans cette situation, les stimuli ne sont pas perçus consciemment. Cette mesure a souvent été utilisée dans les expériences d'amorçage sémantique masqué pour garantir le caractère non-conscient de l'amorce. Cependant, l'utilisation de cette mesure pourrait poser des problèmes dans les cas où le stimulus n'est pas perçu consciemment mais où le traitement non-conscient de ce stimulus est suffisamment fort pour permettre au sujet de « deviner » mieux que le hasard. Ce pourrait être le cas dans des situations de masquage modéré ou dans le clignement attentionnel.

Finalement, différentes mesures de perception présentent chacune des avantages et des inconvénients méthodologiques. Mais cette diversité nous apparaît comme un atout pour la recherche scientifique sur la perception consciente. Comparer les résultats obtenus avec différentes méthodes d'évaluation de la perception consciente ou même combiner différentes méthodes au sein d'une même expérience pourrait nous permettre de mieux caractériser la perception consciente et de disséquer différents niveaux de profondeur de la perception en l'absence d'accès conscient, à la fois au niveau du comportement et au niveau des processus neuraux associés.

2.5. Conclusion

La perception consciente est avant tout un phénomène subjectif. La recherche scientifique dans ce domaine nous amène à développer des outils particuliers pour caractériser et quantifier ce phénomène subjectif et pour sonder les mécanismes neuronaux qui lui sont associés. Notre démarche s'inscrit dans ce projet scientifique qui consiste à collecter des données subjectives pour en faire une analyse objective (Dennett 1992). L'échelle de visibilité que nous avons développée tente d'interroger en détail la capacité de rapportabilité qui semble étroitement liée à la perception consciente. Cet outil semble particulièrement intéressant pour sonder la dynamique de l'accès à la conscience et pour caractériser la manière dont la

perception est affectée par différentes manipulations expérimentales. Enfin, cette échelle semble offrir un bon indice essai par essai de la perception consciente d'un stimulus.

De manière générale, l'utilisation de plusieurs outils de mesure de la perception consciente devrait nous permettre de progresser dans la caractérisation et la compréhension de ce phénomène.

3. Bifurcation entre perception consciente et non-consciente

Nos travaux de thèse suggèrent l'existence d'une dynamique discontinue pour l'accès à la conscience. D'autres études dans le laboratoire ont montré que cette dynamique n'est pas spécifique au protocole de clignement attentionnel mais qu'elle se généralise à des expériences de masquage (Del Cul et collaborateurs, article en cours de soumission). Mais il est important de souligner que cette observation n'est pas contradictoire avec l'existence de différents degrés au sein de la perception consciente. En effet, au moment du clignement attentionnel, on observe un étalement des réponses au sein du groupe des réponses « vu », qui contraste avec un très faible étalement des réponses « pas vu », caractérisées par un pic marqué à 0% de visibilité (voir Article 4, Figure 1.b.)¹⁷. Ce contraste semble témoigner du fait que, lorsque les sujets prennent conscience du stimulus, ils sont capables de rapporter de subtiles variations de leur perception, alors que les réponses « pas vu » semblent correspondre à une absence totale d'accès aux informations relatives au stimulus. La dissociation observée entre deux groupes de réponses sur l'échelle de visibilité semble donc porter non pas sur la qualité des informations extraites du stimulus, mais sur la possibilité d'accès à ces informations.

Nos observations nous invitent à nous interroger plus largement sur le contenu et les propriétés fonctionnelles de la perception consciente. Peut-on préciser quelles informations accèdent à la conscience lorsque les sujets parviennent à rapporter le stimulus ? D'autre part,

¹⁷ On remarque que cet étalement des réponses « vu » était beaucoup moins marqué dans notre toute première expérience de clignement attentionnel (Article 2, expérience 1). Pour l'étude EEG, nous avons simplifié le protocole en réduisant au minimum le nombre de distracteurs. De plus, dans cette étude, quatre carrés noirs signalaient le moment de présentation de la deuxième cible. Il est possible que ces améliorations de notre protocole aient permis aux sujets d'exprimer un répertoire plus large de degrés de visibilité lors de la perception consciente du stimulus.

l'accès à la conscience correspond-t-il simplement à la possibilité de rapporter explicitement ces informations ou plus largement à un ensemble cohérent de différentes possibilités de traitement qui ne sont pas disponibles lors du traitement non-conscient ?

3.1. Quelles informations accèdent à la conscience ?

Dans les expériences que nous avons menées, l'échelle de visibilité nous informe sur la rapportabilité du mot cible, mais d'autres expériences seront nécessaires pour préciser la nature des informations disponibles sur cette cible pour différents degrés de visibilité. Pour ce faire, on pourrait associer, essai par essai, la mesure de visibilité sur l'échelle et différents tests sur le contenu de la perception, par exemple la capacité à catégoriser la cible (« est-ce un mot ou un non-mot ? ») ou à nommer le mot cible.

Cependant, l'analyse des distributions de réponse sur l'échelle nous donne déjà quelques indications sur la richesse du contenu qui accède à la conscience au moment du clignement attentionnel. Le fait que toute une gamme de réponses, entre 10% et 50% de visibilité, soit très peu utilisée par les sujets et que les réponses « vu » se regroupent au-delà de 50% de visibilité dans nos différentes expériences suggère en effet que le contenu qui accède à la conscience est relativement élaboré. Plus précisément, il est possible que lorsque les sujets parviennent à détecter la présence d'un stimulus lors du clignement attentionnel, ils aient également accès à une information sur la nature de ce stimulus, en l'occurrence, le fait que ce stimulus soit un mot.

Des expériences récentes de masquage semblent venir à l'appui de cette hypothèse en montrant que dès que les sujets détectent la présence d'un objet, ils sont également capables de rapporter à quelle catégorie d'objet il appartient (voiture, visage, oiseau, maison...) (Grill-Spector and Kanwisher 2005). Dans cette étude, les mêmes performances étaient observées dans une tâche de détection et dans une tâche de catégorisation à travers toute une gamme de durées de présentation de l'objet masqué, alors que des performances moins bonnes étaient observées dans l'identification précise de cet objet pour des durées de présentation courtes. De plus, lorsque la tâche de détection et la tâche de catégorisation étaient combinées au sein des mêmes essais, les auteurs ont observé que la détection de la présence d'un objet était systématiquement associée à la capacité de rapporter à quelle catégorie il appartient. Lorsque les sujets échouaient à une des deux tâches, leur performance dans l'autre

tâche était au niveau du hasard. Il semble donc exister, pour des stimuli aussi complexes que des objets, une association forte entre la simple détection et la catégorisation.

Cependant, le contenu conscient est-il toujours très élaboré ? L'accès à la conscience porte-t-il nécessairement sur *toutes* les informations perceptives disponibles sur un stimulus ? L'étalement des réponses « vu » dans nos expériences suggère déjà que ce n'est pas le cas et qu'il peut exister, à stimulus constant, une certaine variabilité dans la quantité et/ou la qualité des informations perceptives qui accèdent à la conscience. De plus, Vorberg et collaborateurs ont montré que, lorsqu'une flèche est suivie d'un masque par métacontraste, pour certains intervalles entre la flèche et le masque, les sujets sont capables de détecter la présence de ce stimulus mais sont incapables de juger dans quelle direction pointe cette flèche. Pourtant, l'information de direction de la flèche a bien été extraite puisqu'elle produit un effet d'amorçage sur la réponse des sujets à une flèche « cible ». Il peut donc exister des cas dans lesquels l'accès à la conscience ne porte que sur une partie de l'information perceptive potentiellement disponible, en l'occurrence des indices visuels de bas niveau permettant la détection en l'absence d'accès conscient à des informations de plus haut niveau. Inversement, de nombreuses expériences montrent que le cerveau peut extraire des représentations très élaborées en l'absence d'accès conscient à ces représentations (Dehaene, Naccache et al. 2001; Moutoussis and Zeki 2002; Marois, Yi et al. 2004).

En conclusion, il ne semble pas exister de contrainte forte sur la nature des représentations qui peuvent constituer le contenu conscient. La qualité ou la nature du contenu de la perception, consciente ou non-consciente, ne semble pas être le premier critère discriminant entre ces deux modes de perception. Néanmoins, certains indices suggèrent qu'il est rare que l'accès à la conscience porte uniquement sur quelques propriétés bas-niveau du stimulus. L'accès à la conscience semble porter généralement sur un objet assez élaboré intégrant plusieurs informations sur le stimulus (Hochstein and Ahissar 2002). De plus, de nombreuses expériences indiquent que l'accès à la conscience influence le traitement sensoriel en permettant l'amplification et le maintien des représentations extraites à différents niveaux du traitement sensoriel (Tong, Nakayama et al. 1998; Grill-Spector, Kushnir et al. 2000; Bar, Tootell et al. 2001). Enfin, il est possible que le traitement conscient d'un stimulus s'accompagne d'une meilleure intégration des informations perceptives relatives à ce stimulus en établissant une meilleure communication entre différents modules, notamment des modules sensoriels (Engel and Singer 2001; Tallon-Baudry, Bertrand et al. 2001).

3.2. L'accès à la conscience : un ensemble cohérent de différentes possibilités de traitement ?

Les travaux réalisés au cours de cette thèse suggèrent que le traitement conscient et le traitement non-conscient correspondent à deux modes de traitement bien distincts, tant au niveau de la possibilité de rapport explicite qu'au niveau de l'activité neuronale associée. Mais l'accès à la conscience lui-même peut-il être considéré comme un seul phénomène ou existe-t-il des dissociations au sein même de la perception consciente ? Quelques observations nous donnent des éléments de réflexion sur ce thème.

Existe-t-il une dissociation entre différentes modalités de rapport conscient ?

Peu d'études ont tenté de tester essai par essai la cohérence de différentes modalités de rapport conscient. Une expérience de Tony Marcel semble contredire l'idée qu'il existe une « unité de la conscience » en montrant des dissociations entre différentes modalités de rapport d'un stimulus (Marcel 1993). Dans cette expérience, il était demandé aux sujets de rapporter s'ils avaient eu « l'impression d'avoir vu » un stimulus lumineux présenté au seuil, en clignant des yeux, en appuyant sur une touche et en produisant une réponse verbale, et ce au sein de chaque essai. Cette expérience était réitérée en demandant cette fois aux sujets de *deviner* à chaque essai si le stimulus lumineux avait été effectivement présenté. Dans les deux cas, il était demandé aux sujets d'effectuer la tâche rapidement. Les performances obtenues en moyenne sur les 10 sujets testés dans cette étude sont reproduites dans le tableau ci-dessous (reproduit de (Marcel 1993)):

	Rapport subjectif (début d'expérience)	Rapport subjectif (fin d'expérience)	Deviner la présence du stimulus
Pourcentage de détections correctes : Pourcentage de fausses alarmes			
Clignement des yeux	65 : 37,5	77,5 : 30	87,5 : 20
Appui sur une touche	62,5 : 42,5	67,5 : 32,5	82,5 : 20
Réponse verbale	55 : 42,5	57,5 : 40	80 : 25

Ce tableau indique que, dans la tâche de rapport subjectif (« impression d'avoir vu le stimulus »), les sujets rapportent plus souvent avoir vu le stimulus en clignant des yeux qu'en

appuyant sur une touche et que la réponse verbale est la moins sensible ¹⁸. Ce résultat est surprenant car il suggère notamment que dans certains essais, les sujets ont répondu avoir vu le stimulus en clignant des yeux ou en appuyant sur une touche mais pas verbalement, alors qu'à chaque essai les trois réponses étaient requises. Dans la tâche qui consiste à deviner la présence du stimulus, les performances sont bien meilleures dans les trois modalités de réponse et les différences entre modalités s'estompent, ce qui amène Tony Marcel à considérer, par contraste, que les réponses observées dans la tâche subjective reflètent toutes des rapports conscients du stimulus.

Sur la base de ces observations, Tony Marcel propose donc que, dans certains cas, il peut exister différentes formes de perception consciente pour un même stimulus et au sein d'un même essai. En ce sens, soit l'expérience consciente elle-même, soit l'accès à la conscience de cette expérience par différentes modalités de rapport, ne serait pas un phénomène unitaire.

Ce travail est souvent cité dans les articles qui débattent de la notion « d'unité de la conscience » (Cleeremans 2003). Cependant, ces résultats, présentés brièvement à l'occasion d'un symposium, posent un certain nombre de problèmes d'interprétation qui ne sont pas totalement résolus. Il nous manque certaines d'informations importantes qui seraient utiles pour se forger une opinion plus précise sur ces résultats : par exemple la variabilité et la significativité des effets observés, la méthode utilisée pour détecter le clignement des yeux, le pourcentage de réponses verbales « pas vu » lorsque le sujet a répondu « vu » en appuyant sur une touche et inversement... Au-delà de ces détails méthodologiques, on pourrait proposer une interprétation alternative à celle que propose Tony Marcel : il est possible que l'influence relative du traitement conscient et du traitement non-conscient du stimulus soit différente en fonction de la modalité de réponse étudiée. Notamment, il est probable qu'il soit plus difficile d'effectuer un contrôle conscient sur le clignement des yeux que sur une réponse motrice telle que l'appui sur une touche, et la réponse motrice est probablement plus influencée par le traitement non-conscient du stimulus que la réponse verbale. Dans cette optique, un certain nombre de réponses « vu » par clignement des yeux ou par appui sur une touche pourraient refléter en réalité une détection correcte du stimulus en l'absence d'accès conscient (analogue à celle qui se manifeste lorsqu'on demande au sujet de deviner la présence du stimulus). Cette interprétation est d'autant plus plausible que cette dissociation entre différentes modalités de

¹⁸ On observe une amélioration globale de la performance pour les trois types de réponses entre le début et la fin de l'expérience, mais les différences entre les modalités de rapport semblent se maintenir voire augmenter.

réponse au sein d'un même essai a été observée dans une condition où on demande aux sujets de répondre le plus rapidement possible, alors que cette dissociation semble disparaître lorsque cette contrainte temporelle est levée (Marcel 1993).

En conclusion, les résultats surprenant décrits dans ces expériences nous amènent à nous interroger sur l'existence de dissociations au sein même de ce que nous appelons perception consciente. Cependant, il serait intéressant de tester cette hypothèse de manière plus contrôlée pour déterminer si les dissociations observables dans certains cas ne correspondent pas à différents degrés d'influence du traitement non-conscient selon la modalité de réponse étudiée.

Association entre différentes possibilités de traitement au sein du traitement conscient ?

Un certain nombre d'observations suggèrent l'existence d'une association entre différentes possibilités de traitement au sein de la perception consciente. Par exemple, une étude de Merikle et collaborateurs montre que, lorsqu'un mot est fortement masqué, les sujets échouent dans la tâche d'exclusion (qui consiste à compléter un trigramme par un mot différent de celui qui a été présenté) mais sont également incapables d'autres manipulations stratégiques de ce stimulus comme dépasser l'association automatique qui se manifeste dans l'effet Stroop. En revanche, ces deux tâches sont réalisées avec beaucoup plus de facilité lorsque le stimulus est bien visible (Merikle, Joordens et al. 1995). Cette étude suggère que l'accès à la conscience permet à la fois de réussir la tâche d'exclusion et de dépasser l'association automatique du « Stroop ».

Cependant, afin de préciser si l'accès à la conscience s'accompagne *systématiquement* d'un certain nombre de possibilités de traitement, il serait intéressant de tester essai par essai quels types de traitement sont possibles selon que le stimulus a été consciemment perçu ou non. C'est une des pistes que nous nous proposons d'explorer dans le prolongement de ces travaux de thèse, en utilisant l'échelle de visibilité comme une sonde essai par essai de la capacité à rapporter explicitement un stimulus et en associant ce test à d'autres types de tâches : mouvement des yeux (saccade et anti-saccade), capacité à nommer, catégoriser ou mémoriser un stimulus, tâche d'exclusion...

3.3. Conclusion

Nos travaux empiriques suggèrent l'existence d'une séparation nette entre traitement conscient et non conscient. Nous avons proposé que l'accès à la conscience correspond à la mise à disposition des informations extraites du stimulus, quelles qu'elles soient, pour un ensemble de capacités de traitement, d'opérations mentales, de possibilités de rapport. Dans cette idée, lorsqu'un stimulus accède à la conscience, les différentes formes de rapport possibles de ce stimulus devraient être cohérentes. De plus, on devrait pouvoir observer une association systématique entre différentes possibilités de traitement au moment de l'accès à la conscience. Dans le prolongement de nos travaux de thèse, nous nous proposons de tester spécifiquement ces hypothèses, afin de mieux appréhender les propriétés psychologiques qui définissent les contours de la perception consciente. Au niveau neuronal, il semble également intéressant de tester quels mécanismes sont systématiquement mis en œuvre lors du traitement conscient, quelle que soit la tâche utilisée pour sonder la perception consciente du stimulus. A travers la grande diversité des études testant les bases neurales de la perception consciente, on peut déjà remarquer une certaine convergence des résultats obtenus pour différents protocoles, différents stimuli et différents types de tâches (voir notamment l'Article 1(Sergent and Dehaene In Press)).

4. Décours temporel de la perception consciente et non-consciente

Dans notre étude d'électroencéphalographie nous avons extrait toute la séquence des potentiels évoqués par des cibles conscientes et non-conscientes. Ceci nous a permis de préciser la dynamique temporelle de l'accès à la conscience mais aussi de sonder les limites temporelles du traitement non-conscient. Peu d'études se sont intéressées directement à la caractérisation temporelle de l'accès à la conscience. Cependant, certaines observations nous permettent d'évaluer la généralité des paramètres temporels que nous avons observés dans le cadre du clignement attentionnel.

4.1. L'accès à la conscience : un mécanisme « tardif » ?

Nos observations suggèrent que les mécanismes cérébraux spécifiques de l'accès à la conscience ne se produisent pas dans les premières étapes du traitement visuel mais se mettent en œuvre dans un deuxième temps. En ce sens, ce sont des mécanismes tardifs (et optionnels)

du traitement perceptif. Dans la situation de clignement attentionnel, ces mécanismes semblent démarrer particulièrement tard, puisque la première divergence majeure entre traitement conscient et non-conscient survient autour de 270 ms après la présentation du mot cible (Article 4). Mais il est probable que, dans d'autres situations, les étapes spécifiques du traitement conscient démarrent un peu plus tôt. En effet, au moment du clignement attentionnel, même lorsque les sujets parviennent à détecter consciemment la deuxième cible, le fait de devoir traiter la première cible semble retarder l'entrée de la deuxième cible dans une étape de traitement permettant l'accès conscient à cette cible (voir notamment Partie I, Chapitre 4, section 4). Dans notre expérience, nous avons effectivement observé que l'onde P3b évoquée par la deuxième cible lorsqu'elle est vue au moment du clignement attentionnel était retardée par rapport à l'onde P3b évoquée par la deuxième cible dans la condition où on demande aux sujets d'ignorer la première cible (Figure 3 ci-dessous).

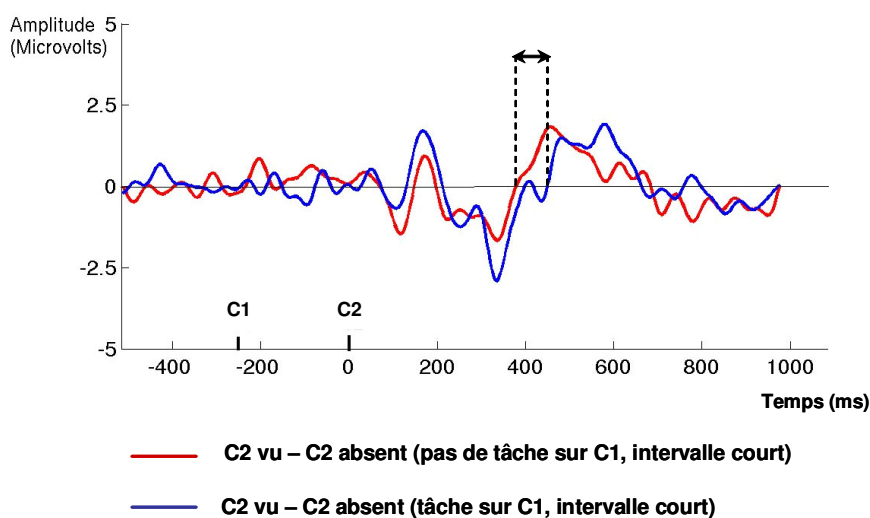


Figure 3. Décalage temporel du traitement conscient en condition de clignement attentionnel (données non publiées de l'étude présentée dans l'Article 4)

Les courbes montrent l'évolution du voltage enregistré sur une électrode pariéto-centrale capturant l'onde P3b, onde tardive spécifique du traitement conscient de la deuxième cible (positivité prolongée démarrant autour de 400 ms). Lorsque la deuxième cible (C2) est vue au moment du clignement attentionnel (intervalle court entre les deux cibles, tâche double, courbe bleue), l'onde P3b évoquée par C2 semble démarrer plus tardivement que lorsqu'aucune tâche n'est requise sur la première cible (intervalle court, tâche simple, courbe rouge). Lorsqu'il n'empêche pas le traitement conscient de la deuxième cible, le traitement de la première cible (C1) semble tout de même retarder le traitement conscient de la deuxième cible.

En conséquence, si nos observations nous permettent d'avoir une estimation directe du moment de démarrage des processus permettant la perception consciente lors du clignement attentionnel, le temps de démarrage de ces processus varie probablement selon les situations, notamment en fonction de l'interférence avec le traitement des stimuli précédents. En

l'absence d'une telle interférence, certains mécanismes associés au traitement conscient (augmentation de la synchronie longue distance, augmentation de la puissance dans la bande de fréquence gamma) semblent pouvoir démarrer autour de 200-250 ms après la présentation du stimulus (Tallon-Baudry, Bertrand et al. 1997; Rodriguez, George et al. 1999) ¹⁹. Une analyse fine des temps de réaction obtenus dans des expériences de double tâche permet également d'estimer que l'étape centrale de traitement, limitée au traitement d'un cible à la fois et qui semble spécifiquement associée à la perception consciente, démarre en moyenne autour de 200 ms après la présentation du stimulus (Sigman and Dehaene 2005). Donc, en dépit d'une certaine variabilité, le caractère relativement tardif de l'accès à la conscience semble pouvoir être confirmé dans d'autres protocoles que le clignement attentionnel.

On peut comparer cette observation avec les résultats obtenus dans les études testant la rapidité des premières étapes du traitement perceptif. Thorpe et collaborateurs ont entraîné des sujets à détecter rapidement la présence d'un animal dans une scène visuelle complexe présentée très brièvement (20 ms). En comparant les potentiels évoqués par des scènes visuelles « cibles » contenant un animal et des scènes visuelles contenant d'autres objets, les auteurs ont observé une différence qui se manifestait dès 150 ms post-stimulus (Thorpe, Fize et al. 1996). Ce résultat suggère que le cerveau est capable d'analyser très rapidement une scène visuelle complexe et d'en extraire les caractéristiques pertinentes (en l'occurrence, présence ou absence d'un animal). De plus, une expérience en magnétoencéphalographie suggère que, pour des mots présentés dans la modalité auditive, on peut observer une première implication du cortex préfrontal vers 170 ms post-stimulus (Marinkovic, Dhond et al. 2003). Dans notre expérience, la toute première différence entre les ondes évoquées par les mots cibles rapportés et non rapportés était observable vers 170 ms post-stimulus et semblait correspondre notamment à une activation frontale (Article 4, Figure 2). On peut donc proposer qu'une analyse perceptive relativement complexe d'un stimulus est effectuée lors de la première vague ascendante du traitement (en 150 ms environ) et que le premier contact avec les aires frontales, qui semblent essentielles dans le déclenchement d'un mécanisme d'amplification consciente, peut se produire autour de 150-170 ms post-stimulus. La force de ce premier contact pourrait introduire un biais dans la destinée consciente du stimulus.

¹⁹ Il faut noter que ces études ne contrastent pas directement la perception consciente ou non-consciente d'un stimulus mais plutôt la présence ou l'absence d'un percept cohérent ou pertinent (perception d'un visage ou perception d'un animal –dalmatien- dans un contexte de tâches blanches et noires).

Cependant, dans le cas du clignement attentionnel, il semble que ce soit surtout l'interférence avec le traitement conscient de la première cible qui joue un rôle critique dans le déclenchement des mécanismes d'accès à la conscience pour la deuxième cible (Article 4, Figure 8).

En résumé, ces différentes observations nous permettent de proposer un scénario pour le déclenchement des mécanismes d'accès à la conscience : la première vague de traitement visuel semble contacter les aires frontales vers 150-170 ms post-stimulus. Les mécanismes décisifs pour la destinée consciente du stimulus semblent démarrer un peu plus tard, autour de 200-250 ms post-stimulus et ce démarrage semble pouvoir être retardé jusqu'à 276 ms post-stimulus lors du clignement attentionnel.

4.2. Rapidité de la transition vers l'accès à la conscience

L'étude de la rapidité de la transition vers l'accès à la conscience apporte également des indications précieuses sur les mécanismes neuronaux associés à ce phénomène. Nos données d'électroencéphalographie suggèrent que les mécanismes qui permettent le rapport conscient se mettent en œuvre à la suite d'une transition tardive mais rapide : ils semblent démarrer essentiellement autour de 270 ms après la présentation de la cible et, dès 300 ms, on observe une onde qui n'est présente que lors du traitement conscient. Nous avons proposé que le caractère abrupt de cette transition reflète une cascade d'auto-amplifications au sein d'un réseau d'aires cérébrales distantes impliquant en particulier des aires fronto-pariétales (voir notamment l'Article 3). En effet, dans de nombreux systèmes d'auto-amplification, on peut observer une transition abrupte entre deux types d'états, « amplifié » versus « non amplifié » (Thom 1972; Saunders 1980).

Afin de tester plus en détail cette hypothèse, nous comptons notamment analyser si cette période critique (270-300 ms) correspond à une période d'augmentation de la synchronie de phase dans certaines bandes de fréquence entre des aires cérébrales éloignées. Dans un protocole similaire au nôtre, Gross et collaborateurs ont déjà montré que la détection de la seconde cible lors du clignement attentionnel s'accompagne d'une augmentation de la synchronie dans la bande de fréquence bêta au sein d'un réseau fronto-pariéto-temporal, 260 ms après la présentation de cette cible (Gross, Schmitz et al. 2004). Mises ensembles, ces observations suggèrent déjà que la transition rapide vers des processus spécifiquement

« conscients » est associée à l'établissement de boucles récurrentes au sein d'un réseau d'aires distantes.

4.3. Persistance temporelle du traitement non-conscient : le traitement non-conscient n'est pas nécessairement « fugace »

Notre expérience d'électroencéphalographie nous a également permis de sonder les limites temporelles du traitement non-conscient lors du clignement attentionnel. Comme le suggéraient déjà certaines observations de Luck, Vogel et Shapiro (Luck, Vogel et al. 1996), le traitement non-conscient semble pouvoir se poursuivre longtemps après la présentation (et la disparition) du stimulus. En effet, nous avons observé que, même en l'absence de rapport conscient du mot cible, une onde négative relativement forte se développe autour de 350 ms post-stimulus (Article 4, Figure 4), c'est-à-dire longtemps après la divergence observée entre traitement conscient et non-conscient. Cette onde semble correspondre à une activité importante dans le lobe temporal gauche et pourrait être associée notamment à un traitement sémantique du mot cible (Luck, Vogel et al. 1996). Cette observation surprenante nous invite à réévaluer l'hypothèse selon laquelle le traitement non-conscient pourrait être essentiellement basé sur la première vague ascendante du traitement perceptif. Puisqu'une activité non-consciente semble pouvoir se prolonger dans le cortex temporal en l'absence d'activité frontale ou pariétale (Article 4, Figure 4), on peut supposer que des boucles d'amplification locales (au sein d'une même aire corticale ou entre plusieurs aires proches) s'établissent dans le lobe temporal et assurent une certaine pérennité au traitement en l'absence d'amplification globale. En comportement, ce phénomène pourrait expliquer la force et surtout l'étonnante longévité des effets d'amorçage sémantique non-conscient observés pour des mots présentés lors du clignement attentionnel (Shapiro, Driver et al. 1997; Visser, Merikle et al. 2005).

Ces observations nous invitent à explorer empiriquement si des boucles récurrentes « locales » peuvent effectivement s'établir lors du traitement non-conscient et comment elles sont mises en œuvre. On pourrait notamment tester si, dans des protocoles comme le clignement attentionnel où le traitement non-conscient semble particulièrement prolongé, on peut voir apparaître une augmentation locale de la synchronie de phase dans certaines bandes de fréquences. Les données récentes suggèrent que la bande de fréquence gamma pourrait être particulièrement impliquée dans les communications locales (Fries 2005).

Il faut noter cependant que, dans notre expérience, le traitement non-conscient du mot cible ne se poursuit pas au-delà de 380 ms, alors que, lors du traitement conscient, une activité soutenue (impliquant notamment le cortex préfrontal) est observée au-delà de 600 ms post-stimulus. Le traitement conscient semble donc bien caractérisé par une activité plus soutenue et plus durable que le traitement non-conscient, mais les données récentes nous invitent à rechercher plus loin les limites temporelles du traitement non-conscient.

Combien de temps après la présentation d'un stimulus subliminal peut-on encore observer des traces du traitement non-conscient de ce stimulus ? Dans notre laboratoire, une étude récente d'enregistrement intracrânien chez l'Homme ²⁰ a montré que des mots émotionnels masqués (par exemple « poison » ou « danger ») évoquaient, dans l'amygdale, une activité plus importante que des mots neutres (par exemple « cousin » ou « sonate ») (Naccache, Gaillard et al. 2005). Cette étude montre l'existence d'un traitement sémantique en l'absence totale de perception consciente des mots présentés. De manière surprenante, l'effet observé dans l'amygdale se manifestait très tardivement, autour de 800 ms après la présentation des mots. Les auteurs de cette étude suggèrent que cet effet tardif pourrait être dû à une influence « descendante » ou « top-down » du système attentionnel (aires frontales et pariétales) sur l'activité de l'amygdale. En effet, les sujets de cette étude étaient engagés dans une tâche d'évaluation du caractère émotionnel des mots qui leur étaient présentés, tâche qu'ils accomplissaient sans difficulté pour les mots non masqués. La vie mentale consciente, par exemple le fait d'être engagé dans une tâche particulière, semble pouvoir orienter le traitement non-conscient et potentialiser, même tardivement, certaines traces non-conscientes. Par ailleurs, des études en comportement ont montré que l'attention spatiale (Kentridge, Heywood et al. 1999) ou temporelle (Naccache, Blandin et al. 2002) pouvait influencer l'efficacité du traitement non-conscient.

En conclusion, toutes ces observations nous conduisent à envisager que le traitement non-conscient n'est pas nécessairement limité à la première vague de traitement sensoriel et qu'il peut être modulé par la vie mentale consciente. La force et la longévité du traitement non-conscient pourrait dépendre essentiellement de l'influence des paramètres attentionnels, de la pertinence du stimulus et de la qualité de la stimulation sensorielle (dans le cas du

²⁰ Electrodes implantées pour raisons médicales chez des patients atteints d'épilepsie réfractaire au traitement pharmacologique et devant subir une opération de neurochirurgie.

clignement attentionnel, le temps d'exposition de la deuxième cible est relativement long et le masque survient tardivement). Cependant, même dans des situations telles que le clignement attentionnel où on peut observer un traitement non-conscient particulièrement intense et prolongé du stimulus cible, l'accès à la conscience de ce stimulus semble s'accompagner de mécanismes neuronaux spécifiques permettant notamment un maintien plus durable de l'activité cérébrale évoquée par ce stimulus.

IV. Conclusion générale

L'exploration scientifique de la perception consciente emprunte deux voies complémentaires : elle nous invite à sonder la profondeur et la flexibilité du traitement non-conscient, et à identifier les propriétés psychologiques et neuronales distinctives de la perception consciente. Puisque la perception consciente est avant tout un phénomène « privé », nous sommes amenés à développer des méthodologies particulières qui rendent possible une analyse objective et fine du rapport introspectif des sujets. Dans cette optique nous avons mis au point une mesure de visibilité subjective qui nous a permis de préciser l'existence d'une frontière nette entre perception consciente et non-consciente : l'accès à la conscience semble correspondre au franchissement d'un seuil au-delà duquel il devient possible de rapporter explicitement sa perception. Le franchissement de ce seuil semble correspondre à une transition tardive et rapide dans l'activité neuronale évoquée par le stimulus, qui engage une série de processus neuronaux spécifiques du traitement conscient.

Une meilleure connaissance de la dynamique de l'accès à la conscience nous paraît essentielle pour initier une réflexion approfondie sur les *mécanismes* neuronaux à l'origine du traitement conscient. En nous basant sur un modèle neuronal précis, nous avons proposé que la dynamique discontinue observée empiriquement repose sur la mise en œuvre de mécanismes d'auto-amplification et de maintien de l'activité au sein d'un réseau d'aires cérébrales distantes. Cet état relativement stable de communication globale permettrait de rendre les informations perceptives accessibles pour un ensemble de traitements, notamment pour le rapport explicite.

A travers cette triple approche intégrant psychologie expérimentale, mesure de l'activité cérébrale et modélisation, nous avons tenté d'esquisser un lien entre l'activité du cerveau et le phénomène subjectif de perception consciente. Mais le débat reste ouvert et de nombreuses pistes restent à explorer. Dans le prolongement de ce travail de thèse, nous aimerions approfondir la caractérisation de la perception consciente en testant s'il est possible d'identifier un ensemble de capacités de traitement qui sont systématiquement et spécifiquement associées à la possibilité de rapport conscient. Nous souhaiterions également tester, par des techniques d'imagerie, quels mécanismes neuronaux sont communs à ces

différentes capacités. Enfin, le caractère apparemment tardif des mécanismes d'accès à la conscience et la surprenante longévité de certaines activations non conscientes nous pousse à nous demander jusqu'à quelle étape du traitement perceptif d'un stimulus une transition vers l'accès à la conscience reste possible. L'utilisation de protocoles dans lesquels le devenir conscient d'un stimulus est déterminé par un indice qui peut arriver longtemps après la présentation de ce stimulus, tels que celui proposé par George Sperling pour tester la durée de la mémoire iconique (Sperling 1960), pourrait constituer un point de départ pour initier cette recherche.

A plus long terme, mieux cerner la dynamique temporelle et les mécanismes spécifiques de l'accès à la conscience pourrait avoir une importance capitale dans la compréhension de certaines pathologies neurologiques affectant la perception consciente. Ceci pourrait également nous permettre de mieux interpréter l'activité spontanée du cerveau et, peut-être, d'explorer un jour ce que William James a appelé le « flux de la pensée ».

Bibliographie

- Adolphs, R., F. Gosselin, et al. (2005). "A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage." *Nature* **433**(7021): 68-72.
- Adolphs, R., D. Tranel, et al. (1994). "Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala." *Nature* **372**(6507): 669-72.
- Anderson, A. K. (2005). "Affective influences on the attentional dynamics supporting awareness." *J Exp Psychol Gen* **134**(2): 258-81.
- Anderson, A. K. and E. A. Phelps (2001). "Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events." *Nature* **411**(6835): 305-9.
- Arnell, K. M. and R. Jenkins (2004). "Revisiting within-modality and cross-modality attentional blinks: effects of target-distractor similarity." *Percept Psychophys* **66**(7): 1147-61.
- Arnell, K. M. and P. Jolicoeur (1999). "The attentional blink across stimulus modalities: Evidence for central processing limitations." *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance* **25**(3): 630-648.
- Arnold, D. H., C. W. Clifford, et al. (2001). "Asynchronous processing in vision: color leads motion." *Curr Biol* **11**(8): 596-600.
- Baars, B. J. (1989). *A cognitive theory of consciousness*. Cambridge, Mass., Cambridge University Press.
- Baars, B. J. (1993). "How does a serial, integrated and very limited stream of consciousness emerge from a nervous system that is mostly unconscious, distributed, parallel and of enormous capacity?" *Ciba Found Symp* **174**: 282-90; discussion 291-303.
- Baars, B. J. (2002). "The conscious access hypothesis: origins and recent evidence." *Trends Cogn Sci* **6**(1): 47-52.
- Bar, M., R. B. Tootell, et al. (2001). "Cortical mechanisms specific to explicit visual object recognition." *Neuron* **29**(2): 529-35.
- Beck, D. M., G. Rees, et al. (2001). "Neural correlates of change detection and change blindness." *Nat Neurosci* **4**(6): 645-50.
- Block, N. (1995). "On a confusion about a function of consciousness." *Behavioral and Brain Sciences* **18**(2): 227-287.
- Brehaut, J. C., J. T. Enns, et al. (1999). "Visual masking plays two roles in the attentional blink." *Percept Psychophys* **61**(7): 1436-48.
- Bridgeman, B., S. Lewis, et al. (1979). "Relation between cognitive and motor-oriented systems of visual position perception." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **5**(4): 692-700.
- Broadbent, D. E. and M. H. Broadbent (1987). "From detection to identification: response to multiple targets in rapid serial visual presentation." *Percept Psychophys* **42**(2): 105-13.
- Chun, M. M. (1997). "Temporal binding errors are redistributed by the attentional blink." *Percept Psychophys* **59**(8): 1191-9.
- Chun, M. M. (1997). "Types and tokens in visual processing: a double dissociation between the attentional blink and repetition blindness." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **23**(3): 738-55.
- Chun, M. M. and M. C. Potter (1995). "A two-stage model for multiple target detection in rapid serial visual presentation." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **21**(1): 109-27.

- Cleeremans, A. (2003). The Unity of Consciousness: Binding, Integration, and Dissociation. Oxford, Oxford University Press.
- Corbetta, M., J. M. Kincade, et al. (2000). "Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex." Nat Neurosci **3**(3): 292-7.
- Corbetta, M. and G. L. Shulman (2002). "Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain." Nat Rev Neurosci **3**(3): 201-15.
- Cowey, A. and P. Stoerig (1995). "Blindsight in monkeys." Nature **373**(6511): 247-9.
- Crick, F. and C. Koch (1995). "Are we aware of neural activity in primary visual cortex?" Nature **375**(6527): 121-3.
- Crick, F. and C. Koch (2003). "A framework for consciousness." Nat Neurosci **6**(2): 119-26.
- Crowder, R. G. (1993). Auditory memory. Thinking in sound: the cognitive psychology of human audition. B. E. McAdams S. Oxford, Oxford University Press: 133-145.
- Debner, J. A. and L. L. Jacoby (1994). "Unconscious perception: attention, awareness, and control." J Exp Psychol Learn Mem Cogn **20**(2): 304-17.
- Dehaene, S. and J. P. Changeux (2004). Neural mechanisms for access to consciousness. The Cognitive Neurosciences. M. Gazzaniga.
- Dehaene, S. and J. P. Changeux (2005). "Ongoing spontaneous activity controls access to consciousness: a neuronal model for inattentive blindness." PLoS Biol **3**(5): e141.
- Dehaene, S., M. Kerszberg, et al. (1998). "A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks." Proc Natl Acad Sci U S A **95**(24): 14529-34.
- Dehaene, S. and L. Naccache (2001). "Towards a cognitive neuroscience of consciousness: basic evidence and a workspace framework." Cognition **79**(1-2): 1-37.
- Dehaene, S., L. Naccache, et al. (2001). "Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming." Nat Neurosci **4**(7): 752-8.
- Dehaene, S., L. Naccache, et al. (1998). "Imaging unconscious semantic priming." Nature **395**(6702): 597-600.
- Dehaene, S., C. Sergent, et al. (2003). "A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception." Proc Natl Acad Sci U S A **100**: 8520-8525.
- Dell'Acqua, R., P. Jolicoeur, et al. (2003). "Electrophysiological evidence of visual encoding deficits in a cross-modal attentional blink paradigm." Psychophysiology **40**(4): 629-39.
- Dell'Acqua, R., A. Pascali, et al. (2003). "Four-dot masking produces the attentional blink." Vision Res **43**(18): 1907-13.
- Dell'Acqua, R., M. Turatto, et al. (2001). "Cross-modal attentional deficits in processing tactile stimulation." Percept Psychophys **63**(5): 777-89.
- Dennett, D. (2001). "Are we explaining consciousness yet?" Cognition **79**(1-2): 221-37.
- Dennett, D. C. (1992). Consciousness explained. London, Penguin.
- Di Lollo, V., J. T. Enns, et al. (2000). "Competition for consciousness among visual events: the psychophysics of reentrant visual processes." J Exp Psychol Gen **129**(4): 481-507.
- Di Lollo, V., J. Kawahara, et al. (2005). "The attentional blink: resource depletion or temporary loss of control?" Psychol Res **69**(3): 191-200.
- Donchin, E. and M. G. H. Coles (1988). "Is the P300 component a manifestation of context updating?" Behavioral and Brain Sciences **11**: 357-374.
- Draine, S. C. and A. G. Greenwald (1998). "Replicable unconscious semantic priming." J Exp Psychol Gen **127**(3): 286-303.
- Duncan, J., S. Martens, et al. (1997). "Restricted attentional capacity within but not between sensory modalities." Nature **387**(6635): 808-10.
- Duncan, J., R. Ward, et al. (1994). "Direct measurement of attentional dwell time in human vision." Nature **369**(6478): 313-5.

- Engel, A. K. and W. Singer (2001). "Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness." Trends Cogn Sci **5**(1): 16-25.
- Farah, M. J. (2000). The cognitive neuroscience of vision. Oxford, Blackwell.
- Feinstein, J. S., M. B. Stein, et al. (2004). "From sensory processes to conscious perception." Conscious Cogn **13**(2): 323-35.
- ffytche, D. H. (2002). "Neural codes for conscious vision." Trends Cogn Sci **6**(12): 493-495.
- Friedrich, F. J., R. Egly, et al. (1998). "Spatial attention deficits in humans: a comparison of superior parietal and temporal-parietal junction lesions." Neuropsychology **12**(2): 193-207.
- Fries, P. (2005). "A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence." Trends Cogn Sci **9**(10): 474-80.
- Fuhrer, M. J. and C. W. Eriksen (1960). "The unconscious perception of the meaning of verbal stimuli." J Abnorm Soc Psychol **61**: 432-9.
- Giesbrecht, B., W. F. Bischof, et al. (2003). "Visual masking during the attentional blink: tests of the object substitution hypothesis." J Exp Psychol Hum Percept Perform **29**(1): 238-58.
- Giesbrecht, B., W. F. Bischof, et al. (2004). "Seeing the light: Adapting luminance reveals low-level visual processes in the attentional blink." Brain Cogn **55**(2): 307-9.
- Giesbrecht, B. and V. Di Lollo (1998). "Beyond the attentional blink: visual masking by object substitution." J Exp Psychol Hum Percept Perform **24**(5): 1454-66.
- Giesbrecht, B. and A. Kingstone (2004). "Right hemisphere involvement in the attentional blink: evidence from a split-brain patient." Brain Cogn **55**(2): 303-6.
- Goodale, M. A., A. D. Milner, et al. (1991). "A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them." Nature **349**(6305): 154-156.
- Goodale, M. A., D. Pelisson, et al. (1986). "Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement." Nature **320**(6064): 748-50.
- Grandison, T. D., T. G. Ghirardelli, et al. (1997). "Beyond similarity: masking of the target is sufficient to cause the attentional blink." Percept Psychophys **59**(2): 266-74.
- Green, C. S. and D. Bavelier (2003). "Action video game modifies visual selective attention." Nature **423**(6939): 534-7.
- Greenwald, A. G., R. L. Abrams, et al. (2003). "Long-term semantic memory versus contextual memory in unconscious number processing." J Exp Psychol Learn Mem Cogn **29**(2): 235-47.
- Greenwald, A. G., S. C. Draine, et al. (1996). "Three cognitive markers of unconscious semantic activation." Science **273**(5282): 1699-702.
- Grill-Spector, K. and N. Kanwisher (2005). "Visual recognition: as soon as you know it is there, you know what it is." Psychol Sci **16**(2): 152-60.
- Grill-Spector, K., T. Kushnir, et al. (2000). "The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans." Nat Neurosci **3**(8): 837-43.
- Gross, J., F. Schmitz, et al. (2004). "Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans." Proc Natl Acad Sci U S A **101**(35): 13050-5.
- Hebb, D. O. (1949). The organization of behavior. New York, Wiley.
- Hochstein, S. and M. Ahissar (2002). "View from the top: hierarchies and reverse hierarchies in the visual system." Neuron **36**(5): 791-804.
- Husain, M., K. Shapiro, et al. (1997). "Abnormal temporal dynamics of visual attention in spatial neglect patients." Nature **385**(6612): 154-6.
- Jacoby, L. L. (1991). "A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory." Journal of Memory and Language **30**: 513-541.

- James, W. (1890). The Principles of Psychology. New York.
- Jasper, H. H. (1998). "Sensory information and conscious experience." Adv Neurol **77**: 33-48.
- Jiang, Y. and N. Kanwisher (2003). "Common neural substrates for response selection across modalities and mapping paradigms." J Cogn Neurosci **15**(8): 1080-94.
- Jolicoeur, P. (1998). "Modulation of the attentional blink by on-line response selection: evidence from speeded and unspeeded task1 decisions." Mem Cognit **26**(5): 1014-32.
- Jolicoeur, P. (1999). "Restricted attentional capacity between sensory modalities." Psychon Bull Rev **6**(1): 87-92.
- Kanwisher, N. G., J. W. Kim, et al. (1996). "Signal detection analyses of repetition blindness." J Exp Psychol Hum Percept Perform **22**(5): 1249-60.
- Kentridge, R. W., C. A. Heywood, et al. (1999). "Attention without awareness in blindsight." Proc R Soc Lond B Biol Sci **266**(1430): 1805-11.
- Kessler, K., F. Schmitz, et al. (2005). "Cortical mechanisms of attention in time: neural correlates of the Lag-1-sparing phenomenon." Eur J Neurosci **21**(9): 2563-74.
- Kessler, K., F. Schmitz, et al. (2005). "Target consolidation under high temporal processing demands as revealed by MEG." Neuroimage **26**(4): 1030-41.
- Koechlin, E., C. Ody, et al. (2003). "The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex." Science **302**(5648): 1181-5.
- Kovacs, G., R. Vogels, et al. (1995). "Cortical correlate of pattern backward masking." Proc Natl Acad Sci U S A **92**: 5587-5591.
- Kranczioch, C., S. Debener, et al. (2003). "Event-related potential correlates of the attentional blink phenomenon." Brain Res Cogn Brain Res **17**(1): 177-87.
- Kranczioch, C., S. Debener, et al. (2005). "Neural correlates of conscious perception in the attentional blink." Neuroimage **24**(3): 704-14.
- Lamme, V. A. (2004). "Separate neural definitions of visual consciousness and visual attention; a case for phenomenal awareness." Neural Netw **17**(5-6): 861-72.
- Lamme, V. A. and P. R. Roelfsema (2000). "The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing." Trends Neurosci **23**(11): 571-9.
- Lamme, V. A., K. Zipser, et al. (2002). "Masking interrupts figure-ground signals in V1." J Cogn Neurosci **14**(7): 1044-53.
- Lee, S. H., R. Blake, et al. (2005). "Traveling waves of activity in primary visual cortex during binocular rivalry." Nat Neurosci **8**(1): 22-3.
- Lehmann, D., W. K. Strik, et al. (1998). "Brain electric microstates and momentary conscious mind states as building blocks of spontaneous thinking: I. Visual imagery and abstract thoughts." Int J Psychophysiol **29**(1): 1-11.
- Leopold, D. A. and N. K. Logothetis (1996). "Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry." Nature **379**(6565): 549-53.
- Livingstone, M. and D. Hubel (1988). "Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception." Science **240**(4853): 740-9.
- Luck, S. J. (1998). "Sources of dual-task interference: evidence from human electrophysiology." Psychological Science **9**(3): 223-7.
- Luck, S. J., E. K. Vogel, et al. (1996). "Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink." Nature **383**(6601): 616-8.
- Lumer, E. D. and G. Rees (1999). "Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception." Proc Natl Acad Sci U S A **96**(4): 1669-73.
- Maki, W. S., T. Couture, et al. (1997). "Sources of the attentional blink during rapid serial visual presentation: perceptual interference and retrieval competition." J Exp Psychol Hum Percept Perform **23**(5): 1393-411.

- Marcel, A. J. (1983). "Conscious and unconscious perception: experiments on visual masking and word recognition." Cognit Psychol **15**(2): 197-237.
- Marcel, A. J. (1993). "Slippage in the unity of consciousness." Ciba Found Symp **174**: 168-80; discussion 180-6.
- Marinkovic, K., R. P. Dhond, et al. (2003). "Spatiotemporal dynamics of modality-specific and supramodal word processing." Neuron **38**(3): 487-97.
- Marois, R., M. M. Chun, et al. (2000). "Neural correlates of the attentional blink." Neuron **28**(1): 299-308.
- Marois, R. and J. Ivanoff (2005). "Capacity limits of information processing in the brain." Trends Cogn Sci **9**(6): 296-305.
- Marois, R., D. J. Yi, et al. (2004). "The neural fate of consciously perceived and missed events in the attentional blink." Neuron **41**(3): 465-72.
- Martens, S., G. Wolters, et al. (2002). "Blinks of the mind: memory effects of attentional processes." J Exp Psychol Hum Percept Perform **28**(6): 1275-87.
- McArthur, G., T. Budd, et al. (1999). "The attentional blink and P300." Neuroreport **10**(17): 3691-5.
- McLaughlin, E. N., D. I. Shore, et al. (2001). "The attentional blink is immune to masking-induced data limits." Q J Exp Psychol A **54**(1): 169-96.
- Merikle, P. M., S. Joordens, et al. (1995). "Measuring the relative magnitude of unconscious influences." Consciousness and Cognition **4**: 422-439.
- Milner, A. D. (1998). "Streams and consciousness: visual awareness and the brain." Trends Cogn Sci **2**(1): 25-30.
- Milner, A. D. and M. A. Goodale (1995). The visual brain in action. New York, Oxford University Press.
- Moutoussis, K. and S. Zeki (2002). "The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli." Proc Natl Acad Sci U S A **99**(14): 9527-32.
- Naccache, L., E. Blandin, et al. (2002). "Unconscious masked priming depends on temporal attention." Psychol Sci **13**(5): 416-24.
- Naccache, L. and S. Dehaene (2001). "Unconscious semantic priming extends to novel unseen stimuli." Cognition **80**(3): 215-29.
- Naccache, L., R. Gaillard, et al. (2005). "A direct intracranial record of emotions evoked by subliminal words." Proc Natl Acad Sci U S A **102**(21): 7713-7.
- O'Regan, J. K. and A. Noe (2001). "A sensorimotor account of vision and visual consciousness." Behav Brain Sci **24**(5): 939-73; discussion 973-1031.
- Olivers, C. N. and S. Nieuwenhuis (2005). "The beneficial effect of concurrent task-irrelevant mental activity on temporal attention." Psychol Sci **16**(4): 265-9.
- Pashler, H. (1984). "Processing stages in overlapping tasks: evidence for a central bottleneck." J Exp Psychol Hum Percept Perform **10**(3): 358-77.
- Pöppel, E., R. Held, et al. (1973). "Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man." Nature **243**(405): 295-6.
- Potter, M. C., M. M. Chun, et al. (1998). "Two attentional deficits in serial target search: the visual attentional blink and an amodal task-switch deficit." J Exp Psychol Learn Mem Cogn **24**(4): 979-92.
- Potter, M. C., A. Staub, et al. (2002). "The time course of competition for attention: attention is initially labile." J Exp Psychol Hum Percept Perform **28**(5): 1149-62.
- Raymond, J. E., K. L. Shapiro, et al. (1992). "Temporary suppression of visual processing in an RSVP task: an attentional blink?" J Exp Psychol Hum Percept Perform **18**(3): 849-60.

- Raymond, J. E., K. L. Shapiro, et al. (1995). "Similarity determines the attentional blink." J Exp Psychol Hum Percept Perform **21**(3): 653-62.
- Rees, G., G. Kreiman, et al. (2002). "Neural correlates of consciousness in humans." Nat Rev Neurosci **3**(4): 261-70.
- Rees, G., C. Russell, et al. (1999). "Inattention blindness versus inattention amnesia for fixated but ignored words." Science **286**(5449): 2504-7.
- Rode, G., L. Pisella, et al. (2003). "Bottom-up transfer of sensory-motor plasticity to recovery of spatial cognition: visuomotor adaptation and spatial neglect." Prog Brain Res **142**: 273-87.
- Rodriguez, E., N. George, et al. (1999). "Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity." Nature **397**(6718): 430-3.
- Roelfsema, P. R., V. A. Lamme, et al. (1998). "Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey." Nature **395**(6700): 376-81.
- Rolke, B., M. Heil, et al. (2001). "Missed prime words within the attentional blink evoke an N400 semantic priming effect." Psychophysiology **38**(2): 165-74.
- Rossetti, Y. and L. Pisella (2002). Several vision for action systems: a guide to dissociating and integrating dorsal and ventral functions. Attention and performance XIX: common mechanisms in perception and action. W. Prinz and B. Hommel. Oxford, Oxford University Press: 62-119.
- Rossetti, Y., G. Rode, et al. (1998). "Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect." Nature **395**(6698): 166-9.
- Saunders, P. T. (1980). An introduction to catastrophe theory. Cambridge, Mass., Cambridge University Press.
- Seiffert, A. E. and V. Di Lollo (1997). "Low-level masking in the attentional blink." Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance **23**(4): 1061-1073.
- Sergent, C. and S. Dehaene (In Press). "Neural processes underlying conscious perception: experimental findings and a global neuronal workspace framework." Journal of Physiology, Paris.
- Shapiro, K., J. Driver, et al. (1997). "Priming from the attentional blink: a failure to extract visual tokens but not visual types." Psychol Sci **8**(2): 95-100.
- Shapiro, K., A. P. Hillstrom, et al. (2002). "Control of visuotemporal attention by inferior parietal and superior temporal cortex." Curr Biol **12**(15): 1320-5.
- Shapiro, K. L., J. Caldwell, et al. (1997). "Personal names and the attentional blink: a visual "cocktail party" effect." J Exp Psychol Hum Percept Perform **23**(2): 504-14.
- Shapiro, K. L., J. E. Raymond, et al. (1994). "Attention to visual pattern information produces the attentional blink in rapid serial visual presentation." J Exp Psychol Hum Percept Perform **20**(2): 357-71.
- Sigman, M. and S. Dehaene (2005). "Parsing a cognitive task: a characterization of the mind's bottleneck." PLoS Biol **3**(2): e37.
- Smith, P. H., P. X. Joris, et al. (1993). "Projections of physiologically characterized spherical bushy cell axons from the cochlear nucleus of the cat: evidence for delay lines to the medial superior olive." J Comp Neurol **331**(2): 245-60.
- Soto-Faraco, S. and C. Spence (2002). "Modality-specific auditory and visual temporal processing deficits." Q J Exp Psychol A **55**(1): 23-40.
- Soto-Faraco, S., C. Spence, et al. (2002). "A crossmodal attentional blink between vision and touch." Psychon Bull Rev **9**(4): 731-8.
- Sperling, G. (1960). "The information available in brief visual presentation." Psychological Monographs(74): entire issue.

- Stottinger, E. and J. Perner (2005). "Dissociating size representation for action and for conscious judgment: Grasping visual illusions without apparent obstacles." Conscious Cogn.
- Super, H., C. van der Togt, et al. (2003). "Internal state of monkey primary visual cortex (V1) predicts figure-ground perception." J Neurosci **23**(8): 3407-14.
- Tallon-Baudry, C., O. Bertrand, et al. (1997). "Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans." J Neurosci **17**(2): 722-34.
- Tallon-Baudry, C., O. Bertrand, et al. (2001). "Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance." J Neurosci **21**(20): RC177.
- Thom, R. (1972). Stabilité structurelle et Morphogénèse. Paris, InterEditions.
- Thompson, K. G. and J. D. Schall (1999). "The detection of visual signals by macaque frontal eye field during masking." Nature Neuroscience **2**: 283-288.
- Thorpe, S., D. Fize, et al. (1996). "Speed of processing in the human visual system." Nature **381**(6582): 520-2.
- Tong, F., K. Nakayama, et al. (1998). "Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex." Neuron **21**(4): 753-9.
- Tononi, G. and G. M. Edelman (1998). "Consciousness and complexity." Science **282**(5395): 1846-51.
- VanRullen, R. and C. Koch (2003). "Is perception discrete or continuous?" Trends Cogn Sci **7**(5): 207-213.
- Varela, F., J. P. Lachaux, et al. (2001). "The brainweb: phase synchronization and large-scale integration." Nat Rev Neurosci **2**(4): 229-39.
- Visser, T. A. W., W. F. Bischof, et al. (1999). "Attentional switching in spatial and nonspatial domains: Evidence from the attentional blink." Psychological Bulletin **125**: 458-469.
- Visser, T. A. W., P. M. Merikle, et al. (2005). "Priming in the attentional blink: perception without awareness?" Visual Cognition **12**(7): 1362-1372.
- Vogel, E. K. and S. J. Luck (2002). "Delayed working memory consolidation during the attentional blink." Psychon Bull Rev **9**(4): 739-43.
- Vogel, E. K., S. J. Luck, et al. (1998). "Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink." J Exp Psychol Hum Percept Perform **24**(6): 1656-74.
- Vuilleumier, P., N. Sagiv, et al. (2001). "Neural fate of seen and unseen faces in visuospatial neglect: a combined event-related functional MRI and event-related potential study." Proc Natl Acad Sci U S A **98**(6): 3495-500.
- Ward, R., J. Duncan, et al. (1996). "The Slow Time-Course of Visual Attention." Cognit Psychol **30**(1): 79-109.
- Weichselgartner, E. and G. Sperling (1987). "Dynamics of automatic and controlled visual attention." Science **238**(4828): 778-80.
- Weiskrantz, L. (1997). Consciousness lost and found: A neuropsychological exploration. New York, Oxford University Press.
- Wong, K. F. E. (2002). "The relationship between attentional blink and psychological refractory period." Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance **28**(1): 54-71.
- Zeki, S. (1990). "A century of cerebral achromatopsia." Brain **113** (Pt 6): 1721-77.
- Zeki, S. (2003). "The disunity of consciousness." Trends Cogn Sci **7**(5): 214-218.
- Zeki, S. and A. Bartels (1999). "Toward a theory of visual consciousness." Conscious Cogn **8**(2): 225-59.
- Zeki, S., J. D. Watson, et al. (1991). "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex." J Neurosci **11**(3): 641-9.

Résumé

Quels sont les mécanismes cérébraux qui permettent l'accès à la conscience ? Cette interrogation naît d'une découverte étonnante : notre cerveau est capable d'extraire une grande quantité d'information sur des stimuli extérieurs, même lorsque nous sommes incapables de rapporter explicitement leur présence. La perception pourrait donc fonctionner selon deux modes : conscient et non-conscient. Dans ce travail de thèse, nous avons tenté de préciser les relations entre ces deux modes de traitement perceptif en utilisant le protocole de « clignement attentionnel » (attentional blink), dans lequel on observe classiquement un déficit d'identification ou même de détection d'une cible visuelle qui est pourtant présentée au centre de notre champ visuel et pour des durées relativement longues.

Dans une série d'expériences comportementales, nous avons demandé à des observateurs d'évaluer la visibilité d'une cible visuelle (un mot) sur une échelle continue. Bien que cette échelle offre la possibilité de rapporter des changements fins et graduels dans la perception de la cible, nous avons observé, dans la condition de clignement attentionnel, une dissociation entre deux types d'essais : pour des stimulations identiques, dans certains essais la cible était aussi bien perçue que lorsqu'elle était présentée en dehors du clignement attentionnel, tandis que dans les autres essais, les sujets utilisaient l'échelle comme si aucune cible n'avait été présentée. Ceci suggère que le traitement non-conscient ne correspond pas à une simple dégradation des mêmes processus qui sont impliqués dans le traitement conscient. Ces résultats semblent plutôt indiquer l'existence d'une dynamique discontinue conduisant à l'accès à la conscience.

Une étude d'électro-encéphalographie utilisant le même protocole nous a permis de préciser la dynamique temporelle des processus cérébraux sous-tendant la dissociation perceptive observée en comportement. Nous avons comparé, à stimulation identique, toute la séquence de potentiels cérébraux évoqués par le mot cible, selon qu'il était consciemment perçu ou non. Le traitement visuel précoce (P1, N1) était totalement préservé pour les cibles non-conscientes. Cependant, à la suite d'une période de transition rapide (entre 200 et 300 ms après la présentation de la cible), les cibles conscientes évoquaient une série de potentiels tardifs (N3, P3a, P3b), totalement absents pour des cibles non-conscientes.

Nous proposons que l'accès à la conscience repose sur la mise en jeu optionnelle d'un réseau d'aires pariéto-fronto-cingulaires permettant d'amplifier et de maintenir les représentations sensorielles et conceptuelles extraites du stimulus, et de mettre en communication des aires cérébrales éloignées. Ces mécanismes neurophysiologiques pourraient rendre compte des possibilités offertes par le traitement conscient qui se manifestent en comportement, depuis la possibilité de rapporter le stimulus jusqu'à l'utilisation stratégique des informations extraites de ce stimulus.

Mots clés : vision, conscience, accès à la conscience, attention, dynamique, clignement attentionnel, psychologie expérimentale, électro-encéphalographie.