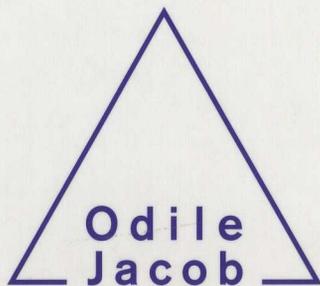
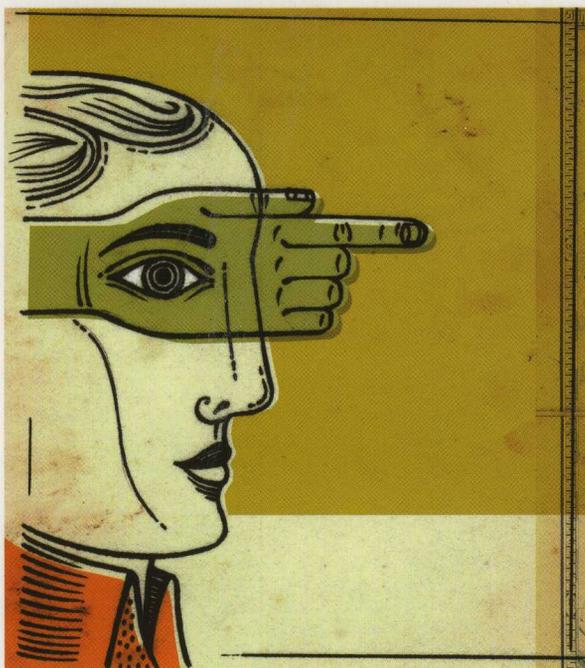


MARC JEANNEROD

LE CERVEAU VOLONTAIRE



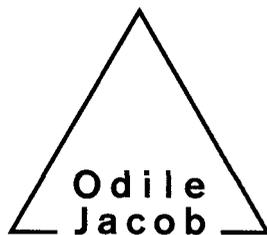
sciences

Facebook : La culture ne s'hérite pas elle se conquiert

Le Cerveau volontaire

Marc Jeannerod

Le Cerveau volontaire



© ODILE JACOB, OCTOBRE 2009
15, RUE SOUFFLOT, 75005 PARIS

www.odilejacob.fr

ISBN : 978-2-7381-2357-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Avant-propos

Je suis là, je me repose assis sur un banc dans le jardin. Soudain, je regarde ma montre, je me lève, je marche vers la maison. Une action s'est enclenchée, qui se déroule selon un plan qui semble déterminer chacune de ses composantes : entrer dans le bureau, décrocher le téléphone, composer un numéro, etc. Je n'ai pas besoin de surveiller mes mouvements, ni de compter mes pas, je marche sans m'en apercevoir. Vue de l'extérieur, cette action se décompose effectivement en une séquence de mouvements qui s'enchaînent selon une certaine logique et qui s'exécutent de manière automatique, mais dont le but final échappe encore à l'observateur. Vue de l'intérieur, au contraire, la séquence n'est que la mise en œuvre d'un but qui, bien qu'invisible, habite mon esprit et me guide sûrement vers la solution finale.

L'examen de mon cerveau pendant cette série de mouvements montrerait – c'est là un élément nouveau par rapport aux descriptions purement phénoménologiques – des fluctuations très rapides de l'activité de mon cortex cérébral se propageant d'une région à l'autre en fonction des opérations nécessaires au déroulement de l'action : garder le but en mémoire, focaliser l'attention sur la tâche, passer d'une étape à l'autre, commander les mouvements. Surtout, on constaterait que ces modifications ont débuté longtemps avant que se manifestent les premiers signes visibles de mon action. En fait, lorsque je me suis levé de mon banc pour aller téléphoner, je n'étais pas inactif, j'attendais l'heure du rendez-vous

avec la personne chargée de la publication de ce livre, j'étais déjà engagé dans une action dont l'acte de me lever et de marcher n'a été qu'un des épisodes. En d'autres termes, on constaterait que mon cerveau, en grande partie à mon insu, était en train de planifier et de préparer l'action en devenir. Mais depuis quand ? Depuis quelques minutes, si le début réel était effectivement cette affaire de rendez-vous ? Ou depuis plusieurs mois, s'il s'agissait du projet un peu vague que sont la rédaction puis la publication d'un livre ?

Tel est en réalité le nœud du problème auquel nous serons confrontés : l'action volontaire est un phénomène asymétrique. On sait précisément quand elle se termine, mais on ignore quand, où et comment elle débute. Cette ignorance du véritable début, si tant est qu'on puisse le définir, n'est que partiellement due à la limitation de nos connaissances et de nos techniques ; c'est plutôt dans la nature même de l'action volontaire que de procéder d'une origine incertaine. On en comprend la raison : déterminer les raisons d'agir, évaluer les avantages et les inconvénients, peser le pour et le contre, former l'intention, prendre la décision constituent des processus cognitifs conscients qui ne sont connectés à l'exécution que de façon lointaine et qui s'étalent largement dans le temps qui la précède. Une action volontaire ne prend tout son sens qu'après avoir été exécutée, et sa forme finale ne correspond souvent pas à l'idée que l'on s'en faisait lorsqu'on en a eu l'intention.

Au cours de l'action à long terme qui consiste à écrire un livre, mon parcours a rencontré de multiples embranchements : continuer ou abandonner, modifier ou non le plan, supprimer ou ajouter un chapitre, etc. Chaque fois, j'ai eu le sentiment – la conviction – que ma décision procédait d'une réflexion consciente et rationnelle. La conscience est classiquement considérée comme l'apanage de l'action volontaire, au sens où une action, pour être volontaire, devrait nécessairement relever d'un processus conscient. Dans le même temps, la mise en forme détaillée des connaissances et des

données qui constituait la matière de cette réflexion semblait prendre en défaut mon introspection. Force m'était de reconnaître en effet que la thèse traditionnelle de l'action volontaire ne me permettait pas de comprendre comment opérait ma volonté consciente pour modifier le cours des choses, et encore moins de comprendre où et comment elle pouvait exercer une influence sur mes circuits nerveux chargés de produire les comportements nécessaires à la mise en œuvre de ces décisions.

Pour tenter de venir à bout de cette contradiction, j'emprunterai successivement deux trajets. Le premier (des chapitres 1 à 5) nous emmènera dans le cerveau de l'action, à travers une description détaillée, à la seconde près, des phénomènes qui se succèdent lors d'une action dirigée vers un but. Je suivrai la méthode de reconstruction inverse des ingénieurs, qui consiste à remonter vers l'origine d'un phénomène à partir de sa manifestation visible, du mouvement lui-même jusqu'aux commandes motrices émises par le cortex cérébral, en essayant de pénétrer le plus loin possible à l'intérieur des processus qui élaborent ces commandes, les organisent sous la forme de représentations, de modèles internes, de plans. Le second trajet (des chapitres 6 à 10) consistera à redescendre dans la direction inverse, du point le plus élevé de la représentation de l'action vers son accomplissement, c'est-à-dire, non seulement vers son exécution, mais, bien au-delà, vers son résultat et ses conséquences. Une étude de l'action volontaire ne peut en effet s'arrêter aux moyens mis en œuvre pour l'exécuter : elle doit aussi tenir compte du caractère intentionnel de cette action, c'est-à-dire des effets anticipés qu'elle est censée produire sur l'environnement physique et social.

La genèse et le déroulement de l'action volontaire font en principe intervenir un contrôle conscient de la part de son auteur. Mais quand la conscience se manifeste-t-elle ? L'expérience commune que nous avons de nos actions n'est-elle pas celle d'un enchaînement automatique ? Les étapes

qui font l'objet d'une délibération consciente semblent surtout être celles qui ne sont pas directement reliées à l'action en cours, si bien que, lorsque le dénouement approche et que le passage à l'acte se précise, c'est invariablement le mode de fonctionnement non conscient qui prend le relais. À première vue, donc, la conscience de l'action serait un phénomène à éclipse, voire un épiphénomène dépourvu d'influence sur le déclenchement et le déroulement des événements. En réalité, le rôle opérationnel de la conscience dans le cycle de l'action se situe ailleurs : il consiste à assurer le lien entre le début incertain de l'action et sa réalisation visible. C'est par ce lien que l'auteur de l'action peut s'identifier lui-même ; en d'autres termes, c'est le fait d'être conscient qui permet à celui qui a voulu atteindre un but de se reconnaître comme étant le même que celui qui l'a effectivement atteint. Ce rôle va donc bien au-delà du faux problème de la genèse de l'action proprement dite : il fait de la conscience de l'action la condition de la conscience de soi. Nos actions volontaires sont en quelque sorte la preuve de notre existence, d'abord pour nous-mêmes, qui les éprouvons, mais aussi pour les autres, qui nous regardent. « J'agis, donc je suis » : tel pourrait être la formule qui constituera le fil directeur de ma réflexion tout au long de ce livre.

La volonté est au cœur de la réalité humaine, elle intervient dans la mise en œuvre de nos intentions, de nos désirs et de nos projets, elle est la manifestation de notre être intérieur. Les questions que je me poserai ici seront donc avant tout des questions auxquelles la réponse ne peut être apportée que par des données obtenues dans des expériences et des observations mettant à contribution des sujets humains possédant pleinement les attributs de conscience de soi, de jugement, d'*insight* requis pour construire et manipuler des représentations de leurs actions, pour s'en reconnaître les auteurs ; ou, en contrepartie, des sujets ayant malheureusement été dépossédés de ces attributs par des processus pathologiques.

Ce livre a une histoire. Il s'insère dans un itinéraire scientifique commencé il y a plusieurs dizaines d'années, au cours desquelles j'ai tenté d'apporter des réponses à la question de la genèse de l'action. Entre-temps, les actions volontaires, longtemps tenues à l'écart du questionnement scientifique, sont devenues une catégorie physiologique à part entière. C'est le fait qu'elles puissent maintenant être étudiées au moyen d'une méthodologie spécifique, comme ce fut naguère le cas pour les mouvements réflexes, qui a motivé la mise en œuvre de ce travail. Dans *Le Cerveau-Machine*, le livre qui constituait le premier jalon de cet itinéraire et qu'Odile Jacob, déjà, avait accepté de publier dans une collection qu'elle dirigeait, j'avais recherché l'origine des idées et des concepts qui avaient permis à des physiologistes, et non plus seulement à des philosophes, de se poser la question d'une science de la volonté¹. Le titre même du livre laissait alors entrevoir l'émergence de nouveaux modèles de fonctionnement du système nerveux, fondés non plus sur des réponses machinales à des modifications du milieu, mais sur l'activité de systèmes endogènes capables de stocker, d'organiser, de transformer de l'information, et donc capables d'autonomie. La remise en cause de la méthodologie béhavioriste et le développement des sciences cognitives, avec l'avènement des notions de représentation en psychologie et de modèle interne dans les neurosciences, ont permis d'opérer ce changement de paradigme. Du coup, les méthodes physiologiques, qui, du fait de leur caractère invasif, étaient le plus souvent réservées aux préparations animales, ont pu être adaptées à la recherche humaine grâce aux efforts combinés des biologistes, des physiciens et des informaticiens, qui les ont rendues à la fois inoffensives et suffisamment précises. Les situations expérimentales mises au point chez l'homme par la psychologie cognitive pour l'étude des états mentaux se sont enrichies de mesures directes portant sur des variables physiologiques. Cette avancée prend toute sa pertinence en psy-

chiatrie : qui dit en effet nouvelle physiologie dit nouvelle clinique. De nouveaux modèles permettent de rendre compte des troubles de l'image du corps et de la reconnaissance de ses propres actions, ou de la compréhension des intentions des autres.

La nouvelle donne gagne aussi la philosophie qui détenait jusque-là le monopole de la volonté comme attribut du sujet conscient. Les philosophes rejoignent les physiologistes dans une interrogation commune sur la frontière qui sépare l'espace d'autonomie que nous laisse notre fonctionnement biologique de l'espace de croyance à l'intérieur duquel se construisent notre liberté et notre responsabilité². Comment ces deux espaces communiquent-ils ? Faut-il rechercher l'unité à tout prix ? Ou bien peut-on accepter l'idée de deux modalités distinctes de notre « être soi » qui n'auraient de commun que leur déterminisme cérébral ? À ces questions sérieuses mais encore irrésolues, le philosophe John Searle répond par une boutade qui exprime bien la séparation entre ces deux modalités : « Si l'on montrait que la prise de décision libre et rationnelle n'existait pas, est-ce que, rationnellement et librement, vous prendriez la décision d'accepter le fait que de telles décisions n'existent pas³ ? » Et, peut-on ajouter, si vous preniez cette décision, vous sentiriez-vous moins libres pour autant ?

Le chapitre 1 est d'une lecture un peu difficile, du fait de la complexité de l'organisation anatomique du cerveau de l'action. Le lecteur qui ne souhaite pas entrer dans le détail de cette organisation pourra se contenter d'examiner les figures et de lire leur légende, quitte à revenir sur le texte au fil de sa lecture des autres chapitres.

Le cerveau de l'action

L'existence d'une zone du cerveau contribuant à l'action et aux mouvements a longtemps posé un problème aux anatomistes et aux neurologues. De nombreux obstacles ont dû être franchis avant que l'idée même d'un contrôle des mouvements par le cerveau puisse être acceptée.

Le premier obstacle, qui nous paraît banal aujourd'hui, était celui de l'« effet à distance ». Imaginez un chirurgien du début du XVIII^e siècle sur un champ de bataille, face à un blessé dont le bras gauche est paralysé ou animé de convulsions et qui présente pour toute lésion une plaie sur le côté droit du crâne. La première réaction du chirurgien n'est-elle pas d'examiner le bras et d'y rechercher la cause de ce signe pathologique ? Certaines des théories de l'époque plaçaient l'origine des mouvements dans les muscles eux-mêmes. Ceux-ci étaient réputés dotés d'une propriété d'« irritabilité » facile à mettre en évidence par des expériences chez la grenouille : on déposait une goutte d'acide sur la peau d'une extrémité et on voyait les muscles du membre se contracter. La notion même de centre des mouvements situé dans la tête, à distance des muscles, ne coulait donc pas de source : elle s'opposait à d'autres expériences célèbres, toujours chez la grenouille, montrant que l'on pouvait encore provoquer la contraction des muscles d'une patte après décapitation de l'animal.

Un autre obstacle rendait encore plus problématique la notion d'effet à distance d'une lésion : le fait que cette lésion

siégeait du côté opposé au bras atteint. C'est le chirurgien François Pourfour du Petit¹ qui semble avoir été l'un des premiers à résoudre cette contradiction. Après avoir examiné des soldats blessés de la tête, disséqué plusieurs cadavres et reproduit des lésions d'un hémisphère cérébral chez des chiens, il avait émis l'hypothèse que les mouvements des membres d'un côté du corps étaient dus à l'action des esprits animaux provenant d'une région du cerveau située du côté opposé. Ces esprits animaux, pensait-il, avaient leur origine dans la partie superficielle du cerveau (l'écorce, ou cortex), traversaient les corps striés et suivaient ensuite des fibres dont on apercevait la décussation (le croisement) au niveau des pyramides, dans la partie inférieure du tronc cérébral. Cette décussation figurait déjà dans les livres de médecine vers 1710, mais ce n'est qu'autour de 1850 que Ludwig Türck donnera la description complète du faisceau pyramidal croisé, avec son trajet ininterrompu du cortex cérébral jusqu'à la moelle épinière.

Du cortex cérébral vers la moelle, puis de la moelle vers les muscles : tel était le cheminement des esprits animaux aboutissant au mouvement. La distinction entre les nerfs moteurs (centrifuges) et les nerfs sensitifs (centripètes) deviendra un fait acquis autour de 1810 – ou de 1820, selon qu'on attribue cette découverte à Charles Bell ou à François Magendie. Par la suite, il faudra attendre encore longtemps pour que soient clarifiés les aspects « intermédiaires » du problème physiologique lié à l'exécution d'un mouvement : la transmission de l'excitation nerveuse, d'abord par les esprits animaux au temps de Descartes, puis par l'influx nerveux à partir du début du XIX^e siècle, le long des faisceaux et des nerfs depuis le centre jusqu'aux muscles, ne sera comprise qu'au milieu de XX^e siècle ; de même pour le rôle de la moelle épinière dans la coordination entre les excitations sensorielles et les réponses motrices, problème dont je reparlerai plus tard à propos des réflexes. Mais ce qui m'intéresse ici, on l'a vu dans l'introduction, ce sont les aspects les plus centraux

du processus moteur, ceux qui concernent sa naissance même à l'intérieur du cortex, avant qu'il ne s'exprime sous la forme de mouvements : l'élaboration des commandes motrices, leur organisation en séquences en fonction d'un but à atteindre ; plus haut encore, leur articulation avec les intentions, les projets, les choix du sujet en action.

La découverte du cortex moteur

Pour tenter d'atteindre ce but, je prendrai comme référence et comme point de départ l'année 1870, celle de la découverte du cortex moteur par deux chercheurs allemands. La scène se passe à Berlin. Gustav Theodor Fritsch et Eduard Hitzig décident de stimuler le cortex cérébral d'un chien à l'aide d'un courant électrique fourni par une bobine d'induction. Ils déplacent la pointe de leur électrode sur les diverses circonvolutions de la surface du cortex et découvrent qu'une zone située dans la région frontale autour du sillon central est « excitable » : la stimulation y déclenche de brusques contractions musculaires dans les muscles du côté opposé du corps de l'animal. Double surprise : d'une part, le cortex cérébral répond à la stimulation, alors qu'il était réputé inexcitable, ce qui signifiait aux yeux de ceux qui défendaient cette idée qu'aucune fibre motrice n'y prenait son origine ; d'autre part, les réponses musculaires obéissent à une organisation topographique. Sur des dessins représentant le cerveau du chien, Fritsch et Hitzig ont reporté des symboles représentant les effets de la stimulation en différents points du cortex : contraction des muscles du cou, extension de la patte antérieure, déplacement de la patte postérieure, mouvements de la queue, etc. Le cortex moteur était né².

La découverte de Fritsch et Hitzig marque un tournant décisif dans l'étude des fonctions cérébrales pour plusieurs raisons : sur le plan méthodologique, c'est l'introduction

d'une nouvelle façon d'établir un rapport entre une structure donnée du cerveau et sa fonction ; sur le plan physiologique, c'est la première démonstration univoque de l'existence d'une zone corticale possédant une organisation topographique précise ; sur le plan conceptuel enfin, c'est l'origine d'un débat qui se prolonge encore sur ce qui fait l'objet même de notre étude, le place du processus nerveux dans la genèse de l'action ; au-delà, c'est la possibilité de localiser un phénomène mental dans une zone définie du cortex cérébral.

Des expériences semblables à celles de Fritsch et Hitzig seront reprises dès 1873 par le Londonien David Ferrier qui utilisait le singe, et non plus le chien, comme préparation expérimentale. Ferrier obtenait des résultats superposables à ceux des auteurs allemands, même si la carte somatotopique du cortex qu'il avait établie était moins précise, du fait d'une méthode de stimulation différente. Le but qu'il s'était fixé en stimulant le cortex moteur était de poursuivre l'œuvre de son compatriote, le neurologue John Hughlings Jackson, qu'il admirait et en qui il reconnaissait le véritable découvreur de la fonction motrice du cortex cérébral. De fait, Jackson avait énoncé dès le milieu des années 1860, à partir de l'observation clinique de crises d'épilepsie localisées, les fondements d'une théorie des localisations motrices. Il pensait que le point de départ des convulsions au niveau de tel ou tel groupe de muscles dépendait de la localisation de la lésion dans la région motrice du cortex. Au cours des crises, les convulsions se propageaient à partir du point de départ jusqu'à envahir la totalité du membre ou même jusqu'à se généraliser à l'ensemble de la musculature. Mais cette propagation ne se faisait pas au hasard : elle suivait un trajet précis – qu'on a appelé par la suite la « marche jacksonienne » de la crise – qui donnait en fait une véritable description somatotopique de la zone motrice : « Quand la convulsion débute au niveau du gros orteil, écrivait Jackson, elle s'étend secondairement au pied, puis au mollet, puis à la partie haute de la cuisse ; de là, elle s'étend à la paroi abdominale, à la poitrine

et à l'épaule d'où elle se propage de haut en bas dans le bras jusqu'aux doigts ; puis le cou et la face suivent, d'abord le front et les paupières, puis la lèvre et la langue [...]. La marche de la crise, l'ordre dans lequel les différentes parties du corps sont envahies révèlent la disposition des foyers correspondants dans la circonvolution précentrale³. » Jackson avait également émis l'hypothèse que la représentation corticale de la motricité obéissait à des règles fonctionnelles, et non pas seulement anatomiques : « La quantité de substance grise corticale varie non pas tant avec la taille des muscles ou de la région du corps qu'avec le nombre de mouvements de cette partie. Par conséquent, les petits muscles des doigts seront représentés par beaucoup plus de substance grise dans le cortex que ne le seront les volumineux muscles du bras, parce que les premiers sont utilisés dans des mouvements plus nombreux, plus distincts et plus spécialisés. Une différenciation plus grande de la fonction implique une représentation plus grande dans le cerveau⁴. »

En physiologie, la preuve par la stimulation, qui démontre la fonction de manière positive en la renforçant, est toujours plus convaincante que la preuve par l'ablation, qui la démontre de manière négative en la supprimant. C'est pour cette raison que la découverte du cortex moteur par Fritsch et Hitzig paraît si simple et si élégante. Les deux auteurs avaient néanmoins, et fort logiquement, complété leur expérience en réalisant l'ablation d'une zone du cortex moteur après l'avoir stimulée : ils constataient alors que les muscles correspondants étaient affaiblis ou paralysés. Je reviendrai plus loin sur les effets de l'ablation expérimentale du cortex moteur chez différentes espèces animales et sur les controverses suscitées par ces effets. Toujours est-il qu'un des objectifs des expériences d'ablation était de reproduire les effets de lésions pathologiques observées chez l'homme. En clinique humaine, en effet, les neurologues étaient surtout confrontés aux lésions destructives qui provoquaient des paralysies, mis à part les cas plus rares d'épilepsie localisée qui correspondaient

à des lésions irritatives. C'était le cas de Jean-Martin Charcot, qui avait entrepris à la Salpêtrière à partir de 1875 une confrontation « anatomo-clinique » entre les paralysies qu'il constatait en examinant ses malades et la localisation des lésions qu'il découvrait à l'autopsie. Physiologistes et cliniciens se retrouvaient sur le même terrain : Charcot, à sa façon, renforçait la validité des résultats des physiologistes en démontrant l'existence, chez un grand nombre de patients, d'une relation systématique entre la localisation des lésions au sein du cortex excitable et la topographie des groupes musculaires paralysés. Il constatait en outre que la zone corticale définie par ses autopsies correspondait à la région où se répartissaient des cellules d'un type particulier décrites au même moment par Vladimir Betz. Les cellules de Betz sont des cellules pyramidales géantes qui se voient presque à l'œil nu sur des coupes du cerveau passant par la circonvolution située en avant de la scissure de Rolando⁵, dans la partie profonde de la substance grise. Betz faisait de ces cellules la base anatomique des fonctions physiologiques de la région motrice du cortex⁶.

Les observations de Charcot clôturent l'ère des pionniers. Au fil des années, les différentes méthodes (clinique, physiologique, histologique) continuent d'apporter des contributions qui confirment leurs principaux résultats et leurs intuitions. La zone motrice du cortex cérébral acquiert progressivement son indépendance anatomique. Au sein d'un ensemble plus large, comme nous le verrons, s'individualise le cortex moteur « primaire ». Il doit cette dénomination au fait qu'il représente la zone d'où il est possible, par stimulation électrique, d'obtenir une réponse musculaire avec le seuil de courant le plus bas. La région ainsi définie s'étend à l'aire 4 de Brodmann, depuis le fond du sillon central jusqu'au milieu environ de la circonvolution précentrale. Charles Sherrington et son collaborateur Sidney Grünbaum, par leurs expériences chez le chimpanzé, feront le lien entre le critère physiologique – la zone excitable –, le critère ana-

tomique – l'origine du faisceau pyramidal – et le critère histologique – la zone de répartition des cellules pyramidales géantes de Betz⁷ (figure 1.1).

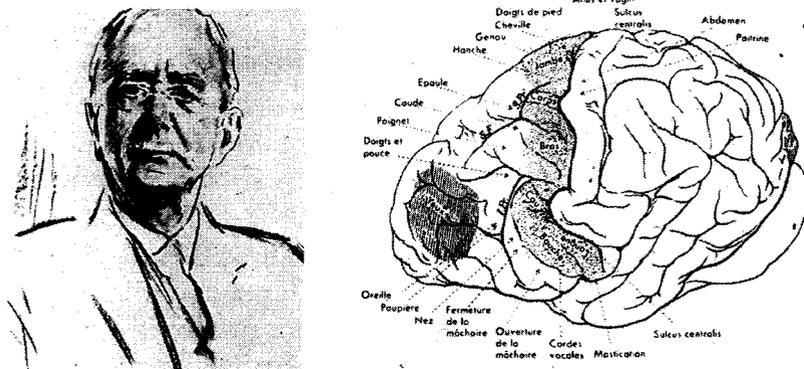


Figure 1.1. Contribution de Charles Sherrington à la découverte du cortex moteur.

Charles S. Sherrington (1857-1952) est le fondateur de la physiologie du système moteur. Prix Nobel de physiologie et médecine en 1932. Une de ses contributions les plus importantes est la délimitation du cortex moteur chez le primate. La partie droite de la figure représente la face latérale de l'hémisphère gauche d'un cerveau de chimpanzé. Les points dessinés sur la surface du cortex cérébral correspondent à des pénétrations d'électrodes de stimulation. Selon les points stimulés, des contractions musculaires sont observées dans différentes parties de la moitié du corps de l'animal, du côté opposé à la stimulation. Notez que tous les points sont groupés en avant du sillon central (sulcus centralis) dans ce qui constitue la circonvolution frontale ascendante, là où se situe le cortex moteur primaire (d'après Grunbaum et Sherrington, 1903).

Ces cellules de la couche V du cortex moteur, on le sait, sont « corticospinales » en ce sens que leurs axones contribuent au faisceau pyramidal, aussi appelé lui-même faisceau corticospinal. Les cellules géantes sont concentrées à 80 % dans le cortex moteur primaire. Les autres aires du cortex moteur, qui seront décrites plus loin, contribuent elles aussi au faisceau pyramidal, si bien que toutes les aires du cortex moteur, primaire ou non, sont directement reliées à la moelle. Quant à l'organisation somatotopique du cortex

moteur primaire humain, elle a été confirmée dans ses grandes lignes par le patient travail d'Ottfried Foerster en Allemagne et surtout de Wilder Penfield à Montréal à partir de 1930. C'est à ce dernier que nous devons l'image de l'« homoncule » avec sa face et ses mains d'une taille disproportionnée par rapport au reste de son corps. Cette représentation est le résultat de stimulations du cortex pratiquées chez plus d'une centaine de patients lors d'opérations neurochirurgicales au cours desquelles le cerveau avait été exposé. Elle démontre le caractère fonctionnel et pas seulement anatomique des localisations motrices : la surface corticale dévolue aux différents groupes musculaires, comme l'avait pressenti Jackson, est fonction de leur degré d'innervation et non de leur masse⁸. Chez l'homme plus encore que chez les autres primates, les muscles de la face, du tractus vocal et des doigts sont surreprésentés par rapport à ceux des autres segments du corps. De plus, c'est de la zone où sont représentés les muscles des doigts que partent le plus grand nombre de fibres corticospinales se terminant directement sur les motoneurones de la moelle : les muscles des doigts sont innervés exclusivement par cette voie corticospinale monosynaptique, ce qui explique la sévérité de l'atteinte des mouvements des doigts et l'absence de récupération de ces mouvements à la suite d'une lésion interrompant le faisceau pyramidal (figure 1.2).

Plus récemment la description de la somatotopie héritée de Penfield a dû subir des aménagements du fait du raffinement de la technique de stimulation. Celle-ci se pratique désormais couramment sur le cortex du singe macaque, à l'aide d'électrodes ultrafines et avec des impulsions de courant très faibles. La carte somatotopique du cortex des auteurs classiques se présentait comme une représentation contiguë des différentes parties du corps, respectant en gros sa configuration anatomique, tandis que la carte actuelle ressemble davantage à une peau de panthère où les segments du corps paraissent se chevaucher. On peut par exemple observer des

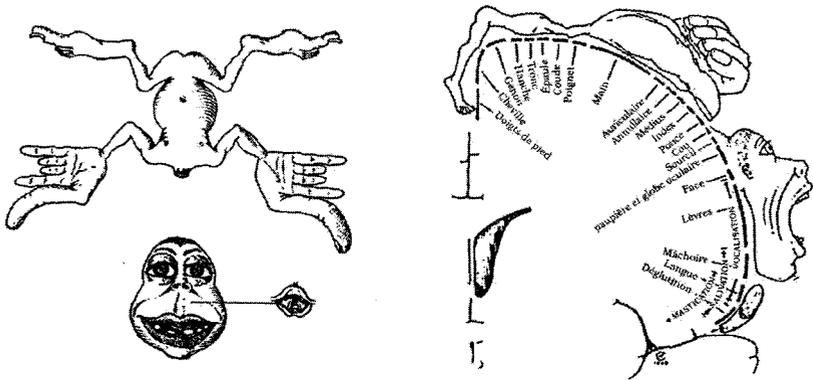


Figure 1.2. Répartition topographique des localisations motrices sur le cortex cérébral humain.

Cette répartition est le résultat de stimulations électriques du cortex pratiquées au cours d'interventions chirurgicales chez de nombreux patients par le neurochirurgien Wilder Penfield (1891-1976). Penfield avait eu l'idée de représenter les localisations motrices sous la forme d'un « homunculus » chez qui la taille des parties du corps dépendait de l'étendue de la zone corticale contrôlant les muscles correspondants. On remarque la taille importante des mains et des pieds, ainsi que de la partie inférieure de la face et des muscles de la phonation. À droite, l'homunculus est représenté sur une coupe frontale d'un hémisphère passant approximativement au niveau de la circonvolution frontale ascendante (d'après Penfield et Boldrey, 1937).

îlots de cortex contrôlant les mouvements du poignet au milieu de la zone des doigts ou à proximité de celle de l'épaule. Un même segment peut être représenté plusieurs fois... La stimulation de certains points peut provoquer des mouvements de plusieurs articulations à la fois, ou même provoquer l'apparition de postures du bras ressemblant à celles d'un geste naturel, comme porter un objet à la bouche. Ce résultat s'inscrit dans une vieille controverse sur la nature des effets obtenus par stimulation du cortex : s'agit-il de simples contractions musculaires, comme le pensaient Fritsch et Hitzig, ou de véritables mouvements complexes, en quelque sorte déjà organisés, comme le préconisait Ferrier ? La réponse à cette question reste incertaine : elle fera l'objet d'un examen détaillé au chapitre 2.

Une autre caractéristique récemment découverte de la carte du cortex moteur est qu'elle n'est pas figée, mais qu'elle peut au contraire se modifier en fonction des circonstances. Ce fait a pu être étudié chez l'homme en utilisant les techniques de neuro-imagerie qui permettent d'enregistrer l'activité métabolique de régions du cortex cérébral au cours de tâches bien définies. Le principe de ces méthodes est que plus une aire corticale est impliquée dans la tâche que le sujet exécute, plus son métabolisme augmente. C'est ainsi que le métabolisme du cortex moteur primaire augmente lorsque la tâche comporte l'exécution d'un mouvement. L'augmentation de l'activité (l'activation) est limitée à la zone somatotopique du cortex concernée par les segments de membre qui participent au mouvement. Considérons maintenant le cas de mouvements, ou d'une action complexe, fréquemment pratiqués, comme peuvent l'être les mouvements des doigts chez un violoniste professionnel. Chez ce musicien, la zone somatotopique du cortex moteur primaire contrôlant les mouvements des doigts est plus étendue que chez un profane non musicien⁹. Ainsi, l'apprentissage et la pratique sculptent en quelque sorte la topographie du cortex moteur. Des effets de même nature, en plus dramatique, sont observés chez des sujets ayant subi l'amputation d'une main. Dans ce cas, on observe que la zone corticale correspondant à cette main diminue d'étendue, s'amenuise progressivement, tandis que les zones voisines correspondant au coude, à la face, etc. s'accroissent à ses dépens en occupant la place laissée vacante. Ces modifications du cortex moteur semblent être réversibles, comme l'a montré la spectaculaire observation du patient DC, amputé des deux mains à la suite d'un accident. Cet homme de quarante ans a bénéficié quatre ans plus tard d'une allogreffe de deux mains étrangères. Les régions somatotopiques de son cortex moteur des deux côtés, qui avaient considérablement diminué de surface, se sont progressivement réétendues au fur et à mesure que la motricité des mains greffées se développait, pour retrouver leur étendue

normale au bout d'un an environ¹⁰. Prises dans un contexte plus général, ces données suggèrent qu'il n'existe pas de relation univoque entre une région anatomique du système nerveux et sa fonction présumée : on doit plutôt envisager l'existence d'une localisation fonctionnelle « distribuée », moins rigide que les localisations décrites par les auteurs classiques et, du même coup, mieux à même de rendre compte des phénomènes de plasticité nerveuse tels que ceux que je viens de décrire.

Le cortex moteur dans la continuité évolutive

De nombreuses discussions, dans le dernier quart du XIX^e siècle, ont porté sur la comparaison entre les cerveaux moteurs des différentes espèces de mammifères. Si la comparaison au sein du groupe des primates est relativement aisée, du fait de la forte homologie du sillon central chez le singe et chez l'homme, il n'en va pas de même pour comparer primates et carnivores. Chez les carnivores, la zone « giganto-pyramidale », celle qui contient les cellules pyramidales géantes caractéristiques du cortex moteur primaire, s'étend autour du sillon crucié, dont certains auteurs ont voulu faire l'homologue du sillon central des primates. Quelle que soit la localisation précise du cortex moteur chez ces espèces, d'autres paramètres doivent être pris en compte pour la comparaison avec les primates, en particulier la différence dans les connexions corticospinales. Chez les primates, les axones des neurones des couches giganto-pyramidales qui constituent le faisceau pyramidal se distribuent dans les différents segments de la moelle épinière et, pour les plus longs d'entre eux, atteignent le renflement lombaire. À chaque niveau, ils se terminent au voisinage des motoneurones et, pour certains d'entre eux, directement sur les motoneurones eux-mêmes.

Ce n'est pas le cas chez des espèces comme le chien, où le faisceau pyramidal ne descend pas au-delà des premiers segments cervicaux, et où la connexion avec les motoneurons des renflements cervical et lombaire, là où se trouvent les motoneurons des muscles des membres antérieurs et postérieurs, se fait par l'intermédiaire d'un réseau d'interneurones à l'intérieur de la moelle. Cette différence est essentielle, car elle explique les résultats apparemment divergents obtenus à la suite de l'ablation du cortex moteur, source d'âpres polémiques entre auteurs du XIX^e siècle, en particulier entre Ferrier et Goltz. Chez le singe, comme chez l'homme, l'ablation du cortex moteur primaire entraîne une paralysie durable de la motricité distale, dont font partie les mouvements de la main et des doigts. Charcot, en voyant un singe opéré par Ferrier et présenté au Congrès de Londres, se serait écrié : « C'est un malade ! » Chez le chien, en revanche, la paralysie n'est que transitoire, et la motricité redevient rapidement normale, comme l'avait observé Goltz. Ce dernier avait fait de ce résultat un argument contre la théorie des localisations cérébrales¹¹.

L'acquisition de la motricité distale est une caractéristique marquante des primates, et plus spécialement de l'homme : la finesse et l'indépendance des mouvements des doigts, la richesse des expressions faciales et, plus encore, la complexité de la motricité du tractus phonatoire sont les conséquences marquantes de cette spécialisation du système moteur cortical humain. C'est en ce sens que le cortex moteur primaire, avec sa spécialisation pour la motricité distale, semble être une acquisition tardive de l'évolution du cortex cérébral. Si cette remarque était justifiée, elle impliquerait que, chez les espèces antérieures aux primates, comme les carnivores, le cortex moteur primaire jouerait un rôle moins important et que la fonction motrice corticale serait assurée par un ensemble d'aires moins spécialisées, plus généralistes, celles qui constituent le « cortex prémoteur ».

Le cortex moteur en situation

Le cortex moteur primaire (l'aire 4 de Brodmann) fait partie d'un ensemble d'aires interconnectées entre elles, et comportant, d'une part, le cortex sensitif avec lequel il est étroitement associé et, d'autre part, le cortex prémoteur, sur lequel j'insisterai particulièrement. Enfin, le cortex moteur primaire est en relation avec des structures nerveuses sous-corticales, les ganglions de la base et le cervelet qui, au terme de circuits complexes qui font intervenir d'autres régions du cortex, se projettent directement sur lui. Cette mise en réseau du cortex moteur lui donne sa véritable signification : considéré isolément, c'est une simple aire d'exécution ; considéré comme membre d'un réseau plus large, c'est une aire qui participe de plein droit à l'élaboration des actions.

LES CONNEXIONS

AVEC LE CORTEX PARIÉTAL ANTÉRIEUR

La partie du lobe pariétal située immédiatement en arrière du sillon central (et correspondant aux aires 1, 2 et 3 de Brodmann) constitue l'aire somesthésique primaire qui voisine avec le cortex moteur primaire au fond du sillon central. C'est là qu'aboutissent les messages sensoriels issus de la peau, des muscles et des articulations. L'aire somesthésique primaire et le cortex moteur échangent des connexions qui les mettent « en registre » l'une avec l'autre, de telle sorte que la zone motrice et la zone somesthésique correspondant aux mêmes segments du corps se trouvent interconnectés. Cet arrangement permet une coordination sensori-motrice très fine et très rapide : dans la manipulation d'un objet, par exemple, les messages sensoriels guident les mouvements des

doigts qui, à leur tour, renforcent l'exploration sensorielle de l'objet.

Cette promiscuité, pourrait-on dire, entre les deux aires a posé de difficiles problèmes aux cliniciens et aux physiologistes de la fin du XIX^e siècle qui tentaient de les séparer. Il n'est pas inutile, dans la perspective de nos discussions ultérieures, de rappeler cette étape de l'histoire des localisations cérébrales. En clinique, il se trouve que les deux aires situées de part et d'autre du sillon central sont fréquemment atteintes simultanément, surtout si la lésion est d'origine vasculaire – les branches de la même artère, l'artère cérébrale moyenne, se partagent l'irrigation de ces deux territoires. Charcot avait remarqué ce fait au cours de ses autopsies. Comme les symptômes moteurs de ces lésions (la paralysie) dominent la scène, tandis que les symptômes somesthésiques (l'anesthésie) régressent plus rapidement, il en avait déduit que l'ensemble de la zone lésée correspondait bien au cortex moteur. Cette vue avait été adoptée par l'ensemble des neurologues de l'époque. Du côté des physiologistes, Fritsch et Hitzig pensaient que seule la région située en avant du sillon était excitable et donc motrice. Ferrier, au contraire, obtenait des réponses motrices en stimulant une zone beaucoup plus étendue, incluant la région située en arrière du sillon. Comme il expérimentait chez le singe et qu'il n'avait pas hésité à affirmer que ce qui est vrai du singe l'est aussi de l'homme, ses vues avaient prévalu. Il faudra attendre les expériences de Sherrington chez le chimpanzé au début des années 1900, dont j'ai déjà parlé, pour que la singularité du cortex moteur primaire soit reconnue. Chez l'homme, les stimulations électriques réalisées par le neurochirurgien américain Harvey Cushing, qui avait brièvement séjourné dans le laboratoire de Sherrington à Liverpool au début des années 1900, apporteront la preuve définitive de l'existence, en arrière du sillon, d'un cortex sensitif distinct du cortex moteur. Les patients dont Cushing stimulait le cortex étaient en effet conscients, sous anesthésie locale, et pouvaient rap-

porter leurs impressions : lorsque la stimulation était appliquée en arrière du sillon, ils disaient éprouver des sensations localisées de fourmillement ou de picotement¹². Ces observations seront confirmées par Penfield qui dressera la carte du cortex somesthésique et montrera sa similitude avec celle du cortex moteur. En tout état de cause, nous devons nous souvenir de cette discussion au moment où il sera question de la représentation centrale des actions.

LE CORTEX PRÉMOTEUR

Les aires dites « prémotrices », situées en avant du cortex moteur primaire dans le lobe frontal, sont regroupées dans l'aire 6 de Brodmann. Les aires prémotrices appartiennent au même type histologique que le cortex moteur primaire, le type agranulaire. Elles contiennent dans leur couche V des cellules pyramidales, plus petites que celles de l'aire 4, dont les axones se dirigent également vers la moelle par le faisceau pyramidal. Les stimulations électriques appliquées à ce niveau donnent des réponses motrices, avec un seuil de déclenchement plus élevé que dans le cortex primaire, selon une somatotopie où prédominent les mouvements du membre supérieur et de la bouche. Le schéma d'organisation qui se dégage de l'ensemble constitué par le cortex moteur primaire et le cortex prémoteur est révélé par l'examen de leurs connexions anatomiques, inférées pour la plupart à partir des études réalisées chez le singe, comme nous le verrons plus loin. De façon simplifiée, les différentes aires du cortex prémoteur sont connectées directement – par l'intermédiaire d'une seule synapse – avec le cortex moteur primaire, et ces connexions respectent la somatotopie. Elles sont par ailleurs de la même manière connectées entre elles. Elles sont enfin connectées à d'autres régions du cortex, le cortex pariétal postérieur situé en arrière du sillon central, et le cortex préfrontal situé plus en avant dans le lobe frontal.

Cette description anatomique classique des aires pré-motrices permet déjà de dégager quelques principes d'organisation. Tout d'abord, le fait que chaque aire prémotrice soit connectée aux centres moteurs de la moelle, à la fois directement par le faisceau pyramidal et indirectement par l'intermédiaire du cortex moteur primaire, montre bien l'impact potentiel du cortex prémoteur dans son ensemble sur la régulation de la fonction motrice. De plus, les interconnexions au sein du cortex moteur laissent envisager un fonctionnement en réseau distribué plus que sous la forme d'une hiérarchie entre les aires pré-motrices. Au-delà de ces considérations générales, l'étude des connexions qui, comme la plupart des connexions entre aires corticales, sont bidirectionnelles (ou réciproques) ne donne pas d'indication sur le sens de circulation de l'information, ni sur les échanges entre aires. C'est par une approche associant une nouvelle description anatomique à une étude de son fonctionnement intime que les secrets du cortex prémoteur ont pu être, au moins partiellement, dévoilés. Il fallait, pour atteindre ce résultat, que soit résolu un problème technique. L'action ne peut s'étudier que chez un animal éveillé et conscient, capable de participer activement à la tâche motrice que lui demande l'expérimentateur. Or, pour pouvoir enregistrer l'activité des neurones du cortex moteur, véritable source d'information sur la fonction de chacune de ses parties, il faut une fixation rigide de la tête, condition difficilement praticable chez un animal non anesthésié. Ce n'est qu'à la fin des années 1960 que ces exigences contradictoires ont pu être remplies chez le singe macaque, à force d'entraînement de la part de l'animal et de patience de la part des expérimentateurs. Ed Evarts, le pionnier de cette préparation dite du « singe éveillé », a ainsi pu enregistrer les premiers neurones du cortex moteur primaire chez l'animal entraîné à déplacer son bras en direction d'une cible visuelle. En répétant les essais et en variant les conditions au cours de l'enregistre-

ment d'un même neurone dont on connaît la localisation, on peut le classer dans une « population » spécialisée pour tel ou tel type de tâche¹³.

Cette étude du rôle de l'aire 6 a d'abord nécessité une nouvelle description de son anatomie ce qui a pu être réalisé grâce à une méthode prenant en compte non plus la classique morphologie des cellules et leur répartition dans les différentes couches du cortex, mais leur identité fonctionnelle. Chez l'homme, des techniques réalisées sur des coupes de cerveau et utilisant des marqueurs histochimiques permettent de réaliser une segmentation de plus en plus fine des aires corticales. La présence, détectée par ces techniques, de différents types de récepteurs à la surface des neurones constitue pour chaque aire une sorte « d'empreinte digitale ». Il devient ainsi possible de distinguer au sein de l'aire 6 une aire prémotrice dorsale (PMd), une aire prémotrice ventrale (PMv), une aire prémotrice dorso-médiane appelée aire motrice supplémentaire (*supplementary motor area*, SMA), ainsi que des aires prémotrices situées dans le cortex cingulaire, sur la face interne de l'hémisphère. Chez le singe, en combinant les méthodes d'identification anatomique, d'enregistrement de l'activité de neurones au cours d'une tâche motrice et de stimulation électrique limitée à de petits ensembles neuronaux, on parvient ainsi à une vision plus cohérente du rôle joué par le cortex prémoteur (figure 1.3).

Les neurones situés dans la région du PMd s'activent lors de l'exécution de mouvements dirigés vers un but visuel, comme dans l'action d'atteindre un objet ou un point de l'espace. Les mouvements qu'ils encodent, pour atteindre le but fixé, doivent tenir compte de la position des yeux par rapport à la tête, de la tête par rapport au tronc, ainsi que de la position du bras par rapport au reste du corps lorsque le mouvement se déclenche. Ces calculs complexes sont effectués en grande partie dans les aires pariétales qui se projettent sur cette région du cortex prémoteur. Les neurones situés dans la région du PMv ont des caractéristiques différentes : ils

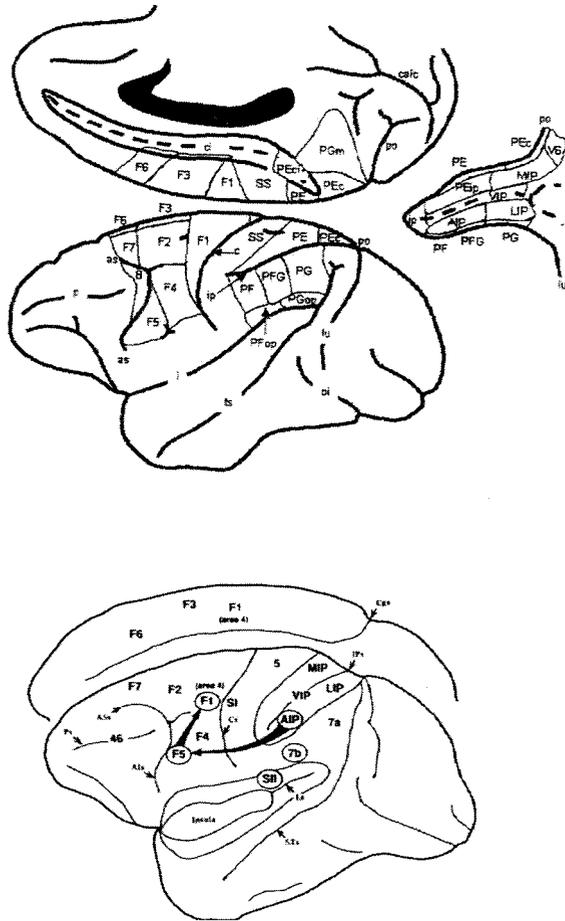


Figure 1.3. Anatomie du cortex prémoteur et pariétal chez le singe macaque.

En haut, délimitation des aires corticales par une méthode histochimique, due à l'anatomiste Massimo Matelli. Sur la partie frontale de l'hémisphère, l'aire F1 correspond au cortex moteur primaire, les aires F2, F3, F6 et F7, au cortex prémoteur dorsal (notez l'extension sur la face interne de l'hémisphère), et les aires F4 et F5, au cortex prémoteur ventral. Sur la partie pariétale de l'hémisphère, l'aire PE correspond au cortex du lobule pariétal supérieur, tandis que les aires PF et PG correspondent au cortex du lobule pariétal inférieur.

En bas, le sillon intrapariétal (ip) séparant les deux lobules pariétaux a été ouvert pour montrer les aires MIP, LIP, VIP et AIP. Les flèches dessinent le circuit AIP – F5 – F1 impliqué dans la transformation visuo-motrice au cours de l'action de saisie manuelle d'objets, selon les modalités illustrées par les figures 1.4 et 1.5.

s'activent lors de mouvements des extrémités, particulièrement les mouvements de la main et des doigts, mais aussi ceux de la face et de la bouche. Leur mise en jeu est fonction du type de mouvement effectué par l'animal. Lors de la saisie d'un objet, par exemple, un de ces neurones peut ne s'activer que lorsque l'animal effectue une prise de précision entre le pouce et l'index dirigée vers un petit objet ; en revanche le même neurone ne s'activera pas s'il s'agit d'un objet plus gros, ou du même objet mais saisi avec une prise différente (figure 1.4). Il existe ainsi dans le PMv un répertoire de mouvements dont l'enchaînement peut aboutir à la production d'actions plus complexes. Le PMv est connecté avec des aires pariétales distinctes de celles qui se projettent sur le PMd : elles proviennent de régions où sont traités les messages visuels concernant la forme, la taille, l'orientation des objets. Ces informations sont nécessaires à une identification « pragmatique » des objets, une identification en vue de l'action sur eux, bien différente de leur identification « sémantique » par les mécanismes de la perception consciente¹⁴.

Enfin, la SMA est une région dont la stimulation électrique évoque des mouvements généralement plus lents et plus complexes que ceux qui sont évoqués à partir des autres aires prémotrices. De plus, ces mouvements sont fréquemment bilatéraux. De fait, les neurones de la SMA s'activent volontiers dans des tâches bimanuelles. Certains de ces neurones s'activent lors d'une action comportant un enchaînement de mouvements exécutés par l'une ou l'autre main dans un ordre déterminé, mais restent silencieux si les mêmes mouvements sont exécutés dans un ordre différent.

Malgré certaines ressemblances avec les neurones du cortex moteur primaire, les neurones du cortex prémoteur possèdent d'autres caractéristiques qui les en distinguent radicalement. Une première caractéristique est leur plus grande indépendance vis-à-vis de l'exécution proprement dite du mouvement. Les neurones des régions PMd et PMv devien-

ment actifs lorsque l'animal se prépare à exécuter le mouvement qui lui est dicté par la tâche à accomplir, dans l'attente du signal de départ. Cette décharge anticipée peut se prolonger pendant plusieurs secondes et ne dépend donc pas du fait que le mouvement en question sera finalement exécuté ou non. Une seconde caractéristique est la relation étroite des neurones du cortex prémoteur avec les messages d'origine visuelle qui leur parviennent des aires pariétales. Certains neurones prémoteurs, dans le PMd comme dans le PMv, répondent même à la simple présentation visuelle d'un objet, sans qu'un mouvement soit requis de la part de l'animal. Ce type de réponse ressemble à celles qu'on observe en enregistrant les neurones du cortex pariétal qui sont connectés avec ces neurones prémoteurs. Mais les neurones pariétaux sont avant tout des neurones visuels, dépourvus de la capacité d'intervenir dans l'exécution d'un mouvement. En revanche, les réponses visuelles des neurones prémoteurs ne peuvent manquer de poser question : ne pourrait-il pas s'agir en réalité d'une décharge motrice anticipée, comme si l'action correspondante devait finalement avoir lieu, ou comme si elle était mentalement « simulée » ?

On aura noté, tout au long de cette description, la sensibilité particulière des neurones prémoteurs pour les actions dirigées vers un but. Ils ne déchargent pas lors d'un mouvement quelconque : il faut que le mouvement soit dirigé vers un objet. Une autre catégorie de neurones prémoteurs, localisés principalement dans le PMv, présente à cet égard des caractéristiques singulières : comme les autres neurones du PMv, ces neurones s'activent en relation avec une action simple dirigée vers un but, comme saisir un objet entre le pouce et l'index, par exemple ; toutefois, à la différence des autres neurones du PMv, ils s'activent également lorsque l'animal observe un autre animal (ou un expérimentateur) en train d'effectuer cette même action (figure 1.4). Ces neurones particuliers, découverts au début des années 1990, ont reçu le nom de « neurones miroirs », du fait de ce caractère

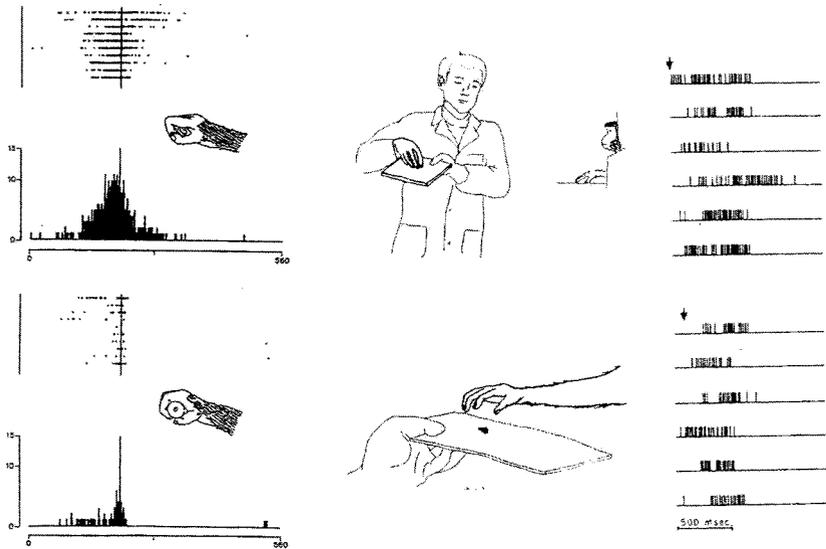


Figure 1.4. Propriétés visuo-motrices des neurones du cortex prémoteur chez le singe macaque.

À gauche. Activité d'un neurone du cortex prémoteur lors d'un mouvement de saisie manuelle dirigé vers un petit objet (prise de précision, en haut) ou vers un objet plus gros (prise de puissance, en bas). La décharge du neurone est représentée par des points alignés figurant les potentiels d'action au cours de 10 essais successifs. L'histogramme rassemble tous les potentiels d'action émis par le neurone au cours de ces mouvements. Notez l'activité importante du neurone pendant la période qui précède le début (ligne verticale) de la prise de précision, contrastant avec l'activité quasi nulle pendant la même période précédant la prise de puissance (d'après Rizzolatti et al., 1988).

À droite. Activité d'un autre neurone de la même région du cortex prémoteur ventral (aire F5) lors de l'observation d'un mouvement de saisie manuelle exécuté devant l'animal par un expérimentateur (en haut) ou au cours d'un mouvement semblable exécuté par l'animal lui-même (en bas). Ici, la décharge du neurone est représentée par des traits verticaux figurant les potentiels d'action au cours de 6 essais successifs. Cette activité similaire d'un neurone dans les conditions d'observation et d'exécution d'un même mouvement caractérise les neurones miroirs découverts par le groupe de Giacomo Rizzolatti (D'après di Pellegrino et al., 1992).

Je remercie G. Rizzolatti pour son aimable autorisation.

biface qui leur permet de refléter en quelque sorte l'action exécutée par un autre individu comme si elle était exécutée par l'observateur lui-même. Ils représentent donc une action en train d'être exécutée ou sur le point de l'être, quel que

soit l'agent de cette action. D'autres propriétés ont été ajoutées par la suite à la description initiale, notamment celles qui suggèrent que ces neurones seraient capables d'un certain degré d'« abstraction » de l'action observée : certains neurones miroirs déchargent en effet même si le but de l'action (l'objet à saisir) est dissimulé derrière un écran ; d'autres déchargent aussi bien lorsque l'action exécutée par l'autre agent est visible que lorsqu'elle est seulement audible, signalée par le bruit caractéristique de l'ouverture d'une cacahuète, par exemple¹⁵.

La découverte de neurones ayant des propriétés visuelles, dont les neurones miroirs sont le type le plus achevé, au sein même du cortex moteur a exercé une profonde influence dans les multiples secteurs de ce domaine qu'on désigne maintenant par le terme de « cognition motrice ». Il s'agit en effet de neurones qui sont à la fois sensoriels et moteurs : ils ne sont pas seulement sensoriels, puisque, à la différence des neurones d'un système sensoriel comme le système visuel, ils disposent d'une sortie motrice ; ils ne sont pas seulement moteurs dans la mesure où ils peuvent être activés par la seule vue du but d'une action, ou d'une action dirigée vers un but, sans « intention » de l'exécuter. À ce titre, ils constituent la base neuronale de la représentation d'une action, un concept que je vais reprendre et expliciter tout au long de cette étude.

LE CORTEX PARIÉTAL POSTÉRIEUR

Le cortex pariétal postérieur est situé, comme son nom l'indique, en arrière des aires somesthésiques de la partie antérieure du lobe pariétal. Il comprend les lobules pariétaux supérieur et inférieur séparés l'un de l'autre par le sillon intra-pariétal. Le lobule pariétal supérieur est connecté au cortex prémoteur dorsal, tandis que l'inférieur est connecté au cortex prémoteur ventral (figures 1.3 et 1.5).

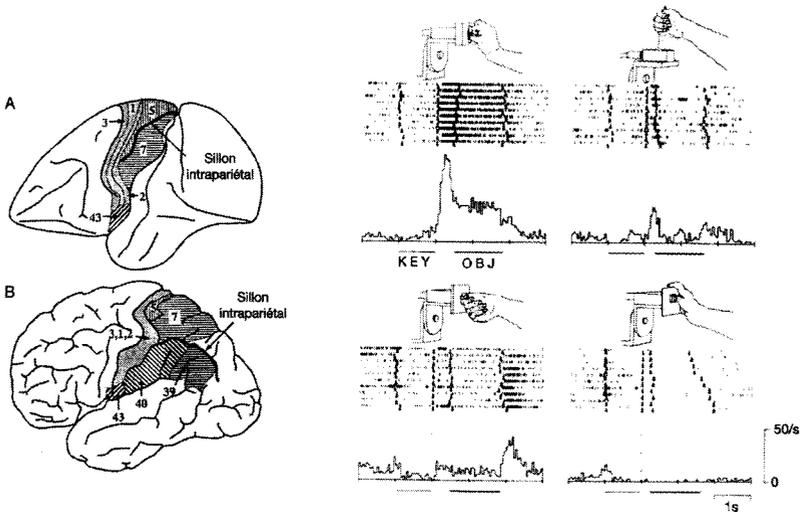


Figure 1.5. Fonction visuo-motrice du cortex pariétal postérieur.

À gauche. Topographie des aires pariétales dans le cerveau du singe (A) et le cerveau humain (B). Notez la différence d'échelle entre la représentation des deux cerveaux. La région pariétale postérieure est centrée sur le sillon intrapariétal qui sépare les lobules pariétaux supérieur et inférieur. Notez le développement particulièrement important du lobule pariétal inférieur du cerveau humain. Les aires sont numérotées selon la nomenclature de Brodmann.

À droite. Activité visuo-motrice d'un neurone situé dans le cortex du sillon intrapariétal (aire AIP, voir figure 1.3) chez le singe macaque. L'activité du neurone est enregistrée pendant la saisie manuelle par l'animal de quatre objets différents. Notez l'activité plus importante lors de la manipulation d'un des objets, indiquant la « préférence » du neurone pour ce type de conformation visuelle et motrice. Expérience réalisée par le groupe de Hideo Sakata (d'après Sakata, 1992).

Vernon Mountcastle a été le premier, en 1975, à mettre en évidence les propriétés visuo-motrices des neurones du cortex pariétal postérieur. Par la suite, Hideo Sakata a apporté une importante contribution en montrant que certains de ces neurones, directement connectés avec le cortex prémoteur ventral, sont activés par la vision d'objets vers lesquels une action est dirigée. Ils déchargent lors de la présentation d'un objet particulier, mais seulement si l'animal se prépare à exécuter une action de saisie de cet objet¹⁶

(figure 1.5). Il existe enfin dans cette même région du cortex pariétal une population de neurones qu'on peut qualifier de neurones miroirs, au même titre que ceux que l'on enregistre dans le cortex prémoteur¹⁷.

Les neurones pariétaux représentent donc la contrepartie visuelle des neurones prémoteurs décrits plus haut : alors que la décharge des neurones pariétaux est en relation avec l'objet de l'action plutôt qu'avec l'action elle-même, celle des neurones prémoteurs est davantage en relation avec l'action qu'avec l'objet. Ces deux populations de neurones, étroitement interconnectées, fonctionnent en fait de manière synergique pour coder des « représentations visuo-motrices », représentations constituées de quelques schémas moteurs et responsables d'actions simples dirigées vers un but immédiat (voir chapitre 3). Les neurones pariétaux, tout en n'étant clairement pas des neurones moteurs, sont néanmoins fortement impliqués dans les processus qui conduisent à l'action. Ils sont informés non seulement du but vers lequel se dirigent les mouvements, mais aussi des commandes motrices qui vont être utilisées pour y parvenir. Nous rencontrons ici pour la première fois ce qui va devenir par la suite un concept clé, celui de « copie d'efférence », selon lequel le système moteur adresse à d'autres régions du cortex la copie des commandes destinées à un mouvement en cours ou à venir. Nous verrons par la suite le rôle que peut conférer aux neurones pariétaux la possession de cette information.

LE CORTEX PRÉFRONTAL

Le cortex préfrontal, qui occupe la majeure partie des lobes frontaux en avant de l'aire 6, est l'autre zone de convergence intervenant dans la régulation de l'action. Le cortex préfrontal se distingue nettement du cortex prémoteur et moteur par son aspect histologique. Il est caractérisé par la présence de nombreuses cellules granulaires dans sa couche

III, d'où l'appellation de cortex granulaire, distinct, comme on l'a vu, du cortex moteur, de nature agranulaire. Il existe en fait des zones de transition entre les deux types histologiques. L'aire de Broca, une région qui, chez l'homme, intervient dans la production du langage, fait partie de ces zones intermédiaires.

Comme le reste du cortex cérébral, le cortex préfrontal est constitué d'une mosaïque d'aires définies selon des critères histologiques et biochimiques, point important si l'on pense que la région préfrontale a longtemps été considérée comme une zone à vocation générale possédant une fonction globale de régulation du comportement plutôt que des fonctions spécifiques. Cette conception, contredite par les travaux de la neuroanatomie et des neurosciences cognitives des vingt dernières années, persiste encore dans certains modèles neuropsychologiques qui font du cortex préfrontal une sorte de « superviseur » ou d'« administrateur central » (voir le chapitre 5).

CONNEXIONS DE LA RÉGION PRÉFRONTALE

Le cortex préfrontal est richement interconnecté, non seulement avec d'autres aires corticales, mais aussi avec des structures sous-corticales, thalamus et ganglions de la base. Il ne sera donné ici qu'un résumé portant sur les principales connexions et, plus spécifiquement encore, sur celles qui se rapportent de près ou de loin à l'organisation de l'action.

Au niveau sous-cortical, d'importantes connexions réciproques s'établissent avec le noyau médiodorsal du thalamus. Ce noyau est un relais entre le cortex préfrontal et des structures comme la formation réticulée mésencéphalique, le cortex inférotemporal, le noyau amygdalien et le cerveau limbique dans son ensemble. La portion médiane, dite « magnocellulaire », du noyau médiodorsal est connectée avec les régions médiane et orbitaire du cortex préfrontal, tandis que sa

portion latérale, « parvocellulaire », est en rapport avec la région dorsale, sur la convexité de l'hémisphère. Les connexions du cortex préfrontal avec les ganglions de la base, également réciproques, respectent cette dualité. En effet, les projections des régions médiane et dorsale du cortex préfrontal sur le striatum (noyau caudé et putamen) restent séparées. Un premier circuit part du cortex orbitaire et médian vers la région limbique du striatum (le striatum ventral), connectée au noyau amygdalien, à l'hippocampe et à l'hypothalamus : il met en relation le système de l'action avec des informations qui guident le comportement dans la recherche d'un renforcement positif. Un autre circuit, davantage impliqué dans le contrôle de la motricité, part du cortex préfrontal latéral vers le striatum dorsal, la substance noire, le pallidum et le thalamus.

Au niveau cortical, des connexions réciproques s'établissent entre le cortex préfrontal et des aires corticales associatives situées dans le lobe pariétal (aires 5 et 7 de Brodmann), ainsi que dans la partie supérieure (aire 22) et inférieure (aire 21) du lobe temporal. De ce fait, le cortex préfrontal se trouve en relation avec des zones où sont traitées des informations en provenance des sphères visuelle, auditive et somesthésique. Là encore, les informations « sensorielles » qui résultent de ces projections restent séparées les unes des autres. Dans l'aire 46, par exemple, une aire préfrontale qui s'étend de part et d'autre du sillon principal, les projections d'origine auditive et visuelle se regroupent respectivement au-dessus et en dessous du sillon, tandis que celles qui proviennent de l'aire 7 se répartissent de part et d'autre du sillon, en conservant la séparation entre les modalités visuelle et somesthésique traitées par cette aire pariétale. Enfin, le cortex préfrontal est étroitement connecté avec les régions motrices du cortex. Ces connexions s'établissent principalement avec le cortex prémoteur : la région dorsale centrée sur l'aire 46, pour ne citer qu'un exemple, est en relation avec la SMA et l'aire 6 ventrale (PMv). Les connexions corticocorticales unissant le cortex préfrontal au cortex prémoteur, ainsi que les connexions

plus indirectes par l'intermédiaire des ganglions de la base, font qu'au total le cortex préfrontal n'est séparé du cortex moteur primaire, et donc de l'exécution des mouvements, que par un très petit nombre de synapses (figure 1.6).

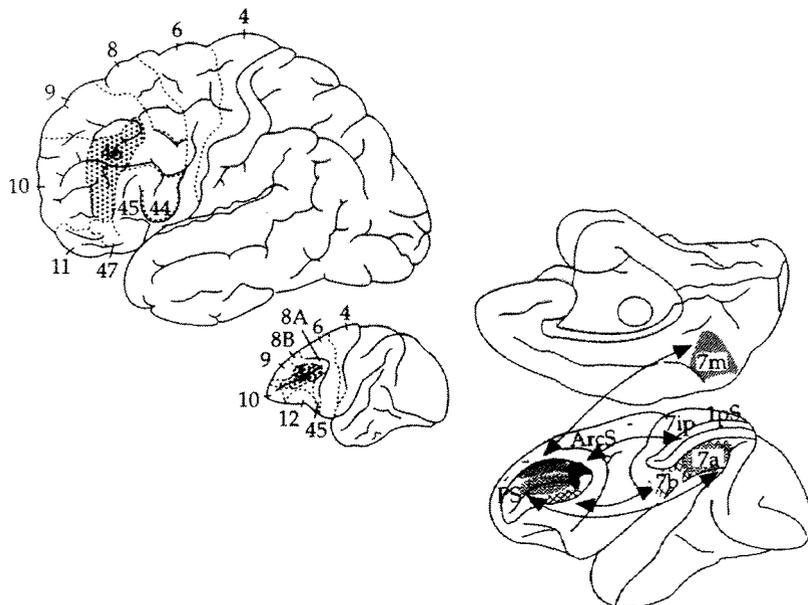


Figure 1.6. Topographie des aires corticales de la région préfrontale.

À gauche. Vue latérale de l'hémisphère gauche du cerveau humain et du cerveau du singe macaque. Les aires sont numérotées selon la nomenclature de Brodmann. Les aires 44 et 45 du cerveau humain correspondent à la zone dite de Broca. Notez la taille respective de l'aire 46 dans les cerveaux des deux espèces. Chez le singe, l'aire 46 se trouve située de part et d'autre du sillon principal (principal sulcus, PS).

À droite. Cerveau du singe macaque (gros) montrant quelques-unes de connexions entre la région préfrontale et la région du sillon intrapariétal.

(Redessiné d'après Goldman-Rakic.)

Cette longue description fait évidemment voler en éclats, au sens littéral du terme, la notion classique d'une région préfrontale homogène : le cortex préfrontal est constitué, comme je le laissais entendre au début de ce chapitre, d'une mosaïque d'aires possédant des connexions spécifiques et donc assurant des fonctions distinctes.

LES NEURONES PRÉFRONTAUX

Comme pour les autres aires du cortex cérébral, l'expérimentation sur la préparation du singe éveillé a changé de manière radicale les conceptions portant sur la fonction des aires préfrontales. C'est grâce à cette technique que l'activité des neurones de chacune des aires décrites par l'anatomie des connexions peut être corrélée aux réponses comportementales de l'animal, et que le rôle du cortex préfrontal dans l'organisation de l'action apparaît pleinement.

Les expériences qui ont donné le plus d'informations à ce sujet sont celles qui utilisent le paradigme de la « réponse différée ». On entraîne l'animal à donner une réponse motrice à un stimulus présentant certaines caractéristiques : couleur, forme, position dans l'espace, position dans une séquence temporelle. En outre, l'animal a appris à ne pas donner la réponse immédiatement, mais à attendre un signal, soit d'exécution (le *GO signal*), soit de non-exécution (le *NO GO signal*). Les auteurs qui ont étudié ces neurones disposaient ainsi d'une période au cours de laquelle ils pouvaient observer leur activité pendant que l'animal choisissait le bon stimulus, préparait sa réponse et la conservait en mémoire jusqu'au signal d'exécution. Dans les conditions de ces expériences, la décharge de ces neurones peut ainsi être observée indépendamment du stimulus, qui a déjà disparu, et de la réponse, qui n'a pas encore été donnée. Il ne s'agit plus cette fois d'analyser la façon dont le neurone encode les caractéristiques du stimulus comme le fait un neurone sensoriel, ni de mettre sa décharge en relation avec les paramètres du mouvement exécuté par l'animal comme un neurone moteur, mais d'entrer dans le processus cognitif qui précède l'action¹⁸.

D'une manière générale, la décharge de ces neurones préfrontaux n'a en effet pas de relation avec la réponse motrice ; au contraire, la décharge anticipe la survenue de la

réponse et cesse au moment même où celle-ci survient. C'est donc bien le plan de l'action, et non l'action elle-même, qui est représenté. Cette caractéristique est illustrée par une expérience réalisée par Pascal Barone et Jean-Paul Joseph en 1989 (figure 1.7). Dans cette expérience, le singe fixe d'abord un point lumineux au centre d'un écran. Tandis qu'il maintient sa fixation, d'autres points s'allument successivement à gauche (1), au-dessus (3) et à droite (2) du point central ; l'ordre d'allumage varie d'un essai à l'autre (231, 132, etc.). Une fois la séquence terminée, et après un délai variable, l'animal reçoit un *GO signal* qui lui indique qu'il doit toucher du doigt les trois points dans l'ordre où ils se sont allumés. Les neurones préfrontaux de la région du sillon principal se sont révélés être de petites « mémoires de travail » encodant chacune les diverses étapes du plan de l'action : un neurone donné s'active lorsque le doigt se dirige, disons, vers le point 2, mais seulement si ce point est apparu en dernier dans la séquence ; un autre pour le point 3 s'il est apparu en premier, et ainsi de suite. Cette notion de mémoires de travail spécialisées possède, comme nous le verrons par la suite, un grand pouvoir explicatif pour comprendre le rôle de la région préfrontale dans les actions volontaires¹⁹.

Les aires préfrontales doivent cette capacité aux informations véhiculées par leurs connexions. Celles qui proviennent du cortex du lobe pariétal ou du lobe temporal sont d'origine sensorielle et concernent donc les événements du monde extérieur ; celles qui lui parviennent du système limbique et des relais sous-corticaux sont d'origine endogène et se rapportent à la mémoire et à l'affectivité, en bref, au monde intérieur. Cette synthèse entre les deux types d'informations est peut-être ce qui caractérise le mieux la fonction du cortex préfrontal : s'abstraire des buts immédiats, former des plans à plus long terme et éventuellement s'abstenir de les mettre à exécution.

Le cerveau de l'action nous apparaît, au terme de cette longue description, comme un réseau centré sur le cortex

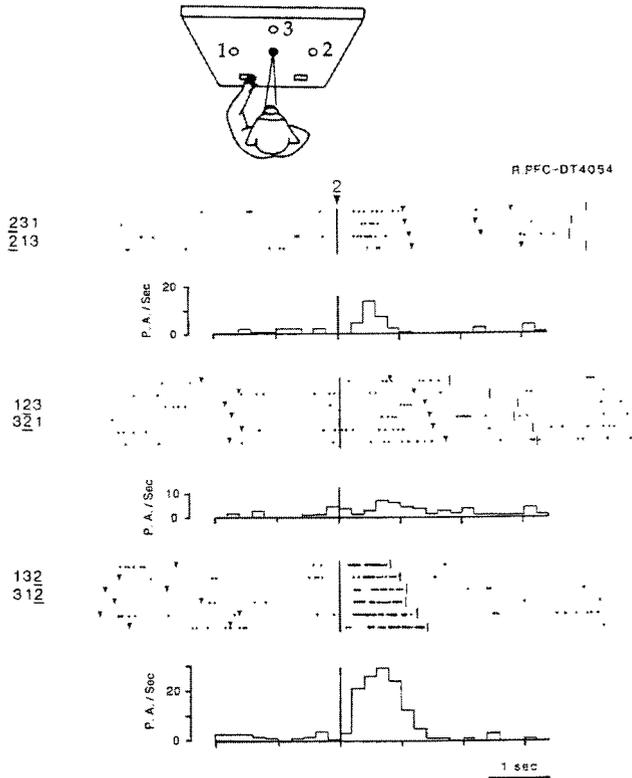


Figure 1.7. Activité d'un neurone du cortex préfrontal du singe macaque au cours d'une tâche de mémorisation.

Le singe est entraîné à toucher les cibles 1, 2 et 3 dans l'ordre où elles sont apparues (en haut). Cet ordre change à chaque essai. Après avoir observé la séquence des cibles, l'animal doit la mémoriser et atteindre un signal de départ avant de la reproduire. Il est récompensé par du jus de fruit s'il a touché les cibles dans le bon ordre. Les enregistrements de l'activité d'un neurone du cortex préfrontal latéral (aire 46) ont été regroupés au cours d'essais où la cible 2 est apparue, soit en premier (231, 213), soit en deuxième (123, 321), soit en dernier (132, 312). Les enregistrements sont alignés sur l'apparition de la cible 2 (ligne verticale). Notez l'activité sélective du neurone pour la cible 2, mais seulement lorsque celle-ci apparaît en dernier dans la séquence (d'après Barone et Joseph, 1989).

moteur primaire, la région qui distribue les commandes aux muscles. Le cortex moteur est lui-même encadré par d'autres régions, le cortex prémoteur et le cortex pariétal qui synthétisent les informations d'origine sensorielle (visuelles, tactiles, musculaires, etc.) nécessaires à l'organisation d'actions dirigées vers un but situé dans le monde extérieur. Enfin, comme dans un jeu de poupées russes, ces régions sont à leur tour enchâssées dans un ensemble plus vaste qui comprend le cortex préfrontal, les ganglions de la base, le système limbique. Cet ensemble fournit au cortex moteur des informations d'origine endogène, détachés de l'exécution proprement dite, intervenant dans l'élaboration des buts, des plans, des intentions et des motivations qui, éventuellement, conduisent à l'action.

La naissance de l'action

La question qui s'était posée dès que furent connus les premiers résultats de la stimulation électrique du cortex moteur concernait la nature des effets produits par cette stimulation : s'agissait-il seulement de contractions musculaires ordonnées et dont l'adresse était déterminée par l'arrangement somatotopique des neurones du cortex ? Ou bien s'agissait-il de mouvements organisés, d'actions dont la forme et l'organisation renvoyaient à un but codé par le cortex ? Même si cette interrogation, comme nous l'avons vu, n'est plus vraiment d'actualité dès lors que le cortex moteur est envisagé dans un ensemble plus large qui dépasse le seul cortex moteur primaire, les discussions qu'elle a soulevées restent pertinentes pour notre propos dans ce chapitre, qui est d'examiner les différentes conceptions sur la genèse des actions par le système moteur.

Pour Jackson, « le système nerveux central ne sait rien des muscles, il ne connaît que les mouvements ». Il existe une trentaine de muscles de la main, donnait-il comme argument, et « ceux-ci sont représentés dans les centres nerveux en des milliers de combinaisons – c'est-à-dire en autant de mouvements différents ». Jackson avait assisté aux expériences de stimulation du cortex moteur du singe menées par David Ferrier et avait constaté que les mouvements évoqués ressemblaient aux mouvements de l'animal en liberté. Ferrier, lui aussi, était impressionné par ce qu'il observait : « Sans aucun doute, disait-il, la caractéristique la

plus frappante de nombre des mouvements qui sont provoqués par la stimulation cérébrale est leur nature coordonnée et intentionnelle. » Sherrington, toutefois, proposait une interprétation différente. La stimulation du cortex lui semblait ne produire que des contractions isolées, de petits éléments locaux de mouvements, qui ne pouvaient acquérir de signification et d'utilité qu'en combinaison avec beaucoup d'autres. Le cortex moteur primaire, pour Sherrington, était un organe qui décomposait en éléments des ensembles déjà construits ailleurs. Sans remettre en cause l'origine corticale des mouvements complexes, en faveur de laquelle je donnerai de nombreux autres arguments par la suite, retenons cette idée sherringtonienne d'un cortex moteur primaire ayant pour fonction de décomposer des actions complexes et de répartir aux bonnes adresses les commandes nécessaires à leur exécution.

Le cortex moteur primaire, on l'a vu, n'est pas un organe isolé, il fait partie de l'ensemble plus large du cerveau de l'action. La stimulation limitée au cortex moteur primaire lui-même, telle qu'elle a été pratiquée à de multiples reprises par Penfield, ne provoque que des contractions musculaires isolées, aboutissant à des mouvements élémentaires d'une seule articulation, une flexion du pouce par exemple. Ce fait peut être vérifié quotidiennement par la stimulation transcrânienne par induction magnétique (TMS)¹. La situation change, toutefois, si la stimulation est appliquée non plus au cortex moteur primaire, mais au cortex prémoteur : on observe alors des déplacements coordonnés de plusieurs segments du même membre, dirigés vers le corps ou vers l'extérieur et dans une direction qui varie en fonction du point stimulé. Ce qui est mis en jeu par la stimulation, c'est donc un réseau de neurones interconnectés, dont l'étendue est plus grande que le point stimulé lui-même. L'enregistrement de l'activité d'un des neurones de ce réseau reflète sa participation à la fonction de l'ensemble du réseau, participa-

tion qui consiste à coder de manière spécifique telle ou telle phase de l'action. L'information donnée par les enregistrements est de ce fait plus précise que celle donnée par la stimulation. Prenons comme exemple celui, déjà évoqué au chapitre précédent, d'un neurone connecté à un muscle fléchisseur des doigts, et qui décharge lors de la saisie d'un petit objet avec une prise digitale de précision, mais non lors de la saisie d'un objet plus gros nécessitant une prise digitale de force (figure 2.1). Le fait que ces deux mouvements de saisie impliquent l'un et l'autre le même muscle fléchisseur, alors que le neurone ne décharge que pour un des deux, suggère bien que les réseaux qui codent les deux types d'action sont différents et que le neurone enregistré n'appartient qu'à celui qui code l'action vers le petit objet.

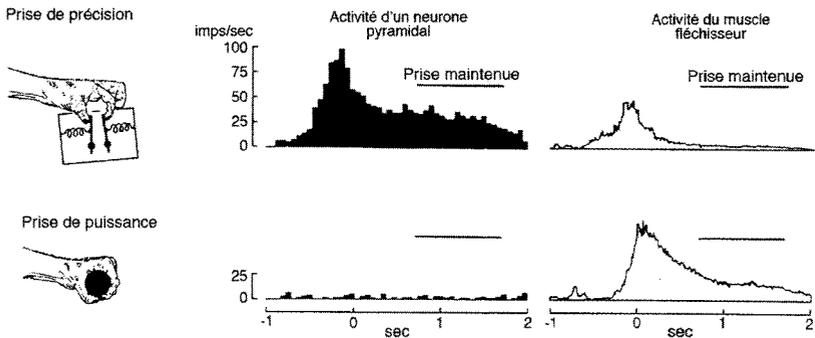


Figure 2.1. Sélectivité d'un neurone du cortex moteur chez le singe macaque.

L'activité d'un neurone du cortex moteur primaire est enregistrée lors de l'exécution d'une prise de précision (tracé du haut) ou d'une prise de puissance (tracé du bas). Notez que le neurone ne décharge (histogrammes de gauche) que lors de la prise de précision, bien que le même muscle (le muscle PSF, un muscle fléchisseur du pouce, histogrammes de droite) se contracte dans les deux cas. Ce type de résultat est en faveur du codage des mouvements et non des muscles par le cortex moteur (modifié d'après Lemon et al., 1986).

La conception périphéraliste des représentations d'action

La recherche d'une base conceptuelle pouvant rendre compte de ces phénomènes a donné lieu à de nombreuses théories. Le problème est de comprendre comment et sous quelle forme les composantes d'une action peuvent être représentées et stockées dans le cortex, avant d'être assemblées ou réassemblées en fonction des besoins et des situations. Karl Lashley a consacré une partie notable de son activité à ce problème, poursuivant une quête qu'il a lui-même qualifiée d'infructueuse, « à la recherche de l'engramme² ». La littérature neurologique des années 1850-1900 est jalonnée de termes qui traduisent, avec plus ou moins de bonheur, cette interrogation sur la « conception » de l'action : image kinesthésique, idée motrice, schéma, formule d'action, etc. Nous entreprenons ici une analyse historique de l'origine de ces termes et de leur mise en application dans les théories de l'action.

LES IMAGES KINESTHÉSIQUES

Le principal théoricien de la « kinesthésie » est Charlton Bastian. Dans un article portant sur le sens musculaire et paru en 1887, il tentait de rendre compte des interactions liant la fonction motrice à la sensibilité kinesthésique : celle-ci, disait-il, doit se comprendre comme un flux centripète et permanent d'informations sensorielles, en particulier d'informations sur l'état de contraction des muscles. Contrairement aux autres types de sensation, ce sens musculaire a pour principale caractéristique d'exercer sur les centres nerveux une action directe qui demeure largement ignorée du sujet. L'activité kinesthésique selon Bastian devait donc être comprise non

point tant comme un « sentiment » du mouvement passif ou actif des membres que comme une fonction de contrôle (*guidance*) de la motricité. Selon cette théorie, des images kinesthésiques se formeraient à partir des traces sensorielles laissées par des mouvements antérieurs, traces stockées dans le cortex et réactivées lorsque les mêmes mouvements seraient de nouveau exécutés. Quant aux centres moteurs proprement dits, ceux qui conditionnent la contraction des muscles, Bastian les localisait dans le tronc cérébral. Il réinterprétait ainsi la notion même de centres moteurs du cortex : ce n'étaient en fait que des centres sensoriels où étaient stockées les images kinesthésiques. Selon lui, la lésion de ces centres produisait une paralysie parce qu'elle rendait le malade incapable de se souvenir des mouvements qu'il devait exécuter³. L'idée de Bastian était partagée par de nombreux chercheurs de l'époque : Hermann Munk affirmait que le « soi-disant cortex moteur » consistait en fait d'organes au service d'une mémoire spécialisée, la mémoire des mouvements, et constituait une sorte de registre cérébral qui stockait des informations acquises par les systèmes sensoriels. De même, Jackson considérait la distinction entre centres moteurs et centres sensoriels comme une idée impensable, puisque, selon lui, tout le comportement était organisé autour de boucles sensori-motrices⁴. On se rappelle enfin la difficile séparation du cortex moteur et du cortex somesthésique en neurologie humaine. Le fait que l'hémiplégie soit fréquemment associée à une hémianesthésie semblait indiquer que motricité et sensibilité n'étaient en fait qu'une seule et même fonction ou plutôt, comme le pensait Munk, que les troubles du mouvement volontaire n'étaient qu'un des modes de l'anesthésie, due à la lésion d'une seule structure, la « sphère sensitive ». Hitzig, le découvreur du cortex moteur, accordait lui aussi un rôle déterminant à la kinesthésie dans la conception d'une action, même s'il refusait d'identifier le cortex moteur à une aire sensitive et de conclure que sensation et motricité se déroulaient au même endroit, ni, *a fortiori*, que les deux processus étaient confondus.

Le rôle de ces afférences kinesthésiques dans l'élaboration d'une représentation motrice trouvait, aux yeux de Bastian, une confirmation éclatante dans l'expérience fameuse réalisée par Mott et Sherrington en 1895. Cette expérience réalisée chez le singe montrait que la section des racines postérieures de la moelle correspondant à l'innervation d'un membre entraînait non seulement l'insensibilité du membre ainsi désafférenté, mais aussi sa paralysie : l'animal n'utilisait plus spontanément le membre désafférenté et, lorsqu'il était forcé de le faire, ne pouvait produire que quelques mouvements maladroits et inadaptés. Sherrington en avait conclu que le déclenchement et l'exécution des mouvements dépendaient en grande partie des influences sensorielles issues de la périphérie⁵. Cette théorie a prévalu jusque dans les années 1970. À cette époque, de nouvelles expériences de désafférentation des membres antérieurs réalisées chez le singe par Emilio Bizzi ont clairement montré que l'animal restait capable d'atteindre une cible visuelle avec l'un ou l'autre de ses bras en réalisant des mouvements de flexion/extension du coude quasi normaux⁶.

La théorie des images kinesthésiques présupposait l'existence d'une mémoire des sensations produites par les mouvements. Bastian faisait remarquer que les impressions sensorielles immédiates à elles seules ne nous permettraient de connaître, lors de la préparation d'une action, que la force musculaire que nous *avons* employée, tandis que la réalisation proprement dite d'un nouveau mouvement n'est possible qu'à la condition de connaître la force que nous *devrions* employer : cette anticipation de l'action procède d'une rétention des impressions kinesthésiques sous forme d'idées susceptibles d'être réactivées, c'est-à-dire évoquées à l'occasion du mouvement qui s'élabore. Le phénomène bien connu du membre fantôme chez les amputés était, aux yeux de Bastian, un argument fort en faveur d'une mémoire kinesthésique : l'illusion de la présence d'un membre amputé témoigne bien de la pérennité subjective des impressions

créées par les mouvements de ce membre en l'absence de toute afférence. Le cortex moteur, que Bastian appelait « l'aire kinesthésique », était aussi le point d'aboutissement de données sensorielles en provenance d'autres régions corticales. Ce rôle centralisateur, essentiel à la préparation de l'acte moteur, était bien adapté à la mise en jeu de la mémoire de l'action. « Cette "conception", en termes physiologiques, disait-il, signifie la réactivation (*revival*) dans la mémoire subconsciente des impressions visuelles et kinesthésiques ressortissant au mouvement en question. » Cette réactivation, si l'on devait en trouver une définition plus psychologique, ne serait autre que le dernier maillon d'une chaîne d'associations d'idées : en tant que processus d'évocation mentale, il aurait pour caractéristique remarquable de pouvoir être l'objet d'une attention plus ou moins soutenue, selon que le mouvement à accomplir serait lui-même plus ou moins familier au sujet. Malgré tout, la conception d'action, même totalement implicite, demeurait pour Bastian un maillon nécessaire à l'accomplissement du mouvement⁷.

L'IDÉE MOTRICE CHEZ WILLIAM JAMES

L'origine périphérique de la conception de l'action se retrouve à la même époque chez William James, qui va donner un tour polémique à la discussion sur son existence et son rôle dans le comportement. La polémique tenait au fait que James s'intéressait en priorité à la représentation des mouvements volontaires et donc à la conscience ou à la connaissance que l'agent peut avoir de son action. Ce sujet, comme on le verra plus loin, a été le sujet d'un âpre débat entre James, qui défendait l'idée d'une origine périphérique de l'action, et ceux qui accordaient la préférence à son origine centrale⁸.

Pour James, le seul acte psychique qui devançait nos actes volontaires était donc l'image anticipée des conséquen-

ces sensorielles d'un mouvement : « Qu'il y ait ou non autre chose dans l'esprit, lorsqu'un acte est voulu, il doit y avoir une conception mentale faite d'images-souvenir de ces sensations. » Ces images-souvenir (*memory-images*) n'étaient pas autre chose que des idées formées à partir des afférences sensorielles. Le mouvement volontaire était en effet pour lui une fonction secondaire de l'organisme. La fonction primaire était celle des mouvements réflexes, instinctifs et émotionnels : un mouvement doit d'abord être exécuté de manière involontaire ou accidentelle pour qu'on puisse ensuite vouloir l'exécuter. « La première condition de la vie volontaire est donc que l'on ait une provision de représentations des divers mouvements possibles, représentations que leur production involontaire a laissées dans la mémoire⁹. » Ces représentations étaient constituées à partir des impressions kinesthésiques : ce pouvaient être des impressions locales (*resident*) immédiatement ressenties dans les membres qui accomplissent le mouvement, semblables aux sensations kinesthésiques qui sont évoquées par des mouvements passifs. James citait à ce sujet des cas de malades désafférentés chez qui ces sensations avaient disparu et qui avaient de ce fait perdu le sentiment de la position de leurs membres. Les impressions kinesthésiques pouvaient également être éloignées du moment de l'exécution (*remote*) et constituer des images, des idées de mouvement. Les impressions kinesthésiques, locales ou éloignées, étaient les seules choses dont l'esprit ait besoin pour faire un mouvement volontaire. Elles constituaient donc bien, d'après James, le dernier antécédent psychique de l'acte. Il en existe autant que de mouvements possibles, et, si l'idée est bonne, le mouvement le sera. Il n'y a rien de conscient après cela, concluait-il (figure 2.2).

C'était donc l'exécution aléatoire, en tout cas incontrôlée, de mouvements primitifs qui se trouvait à l'origine de l'acquisition et du stockage des idées motrices, dont, on l'a vu, découlaient les conceptions d'action : dans cette perspective génétique, le mouvement était certes premier par rap-

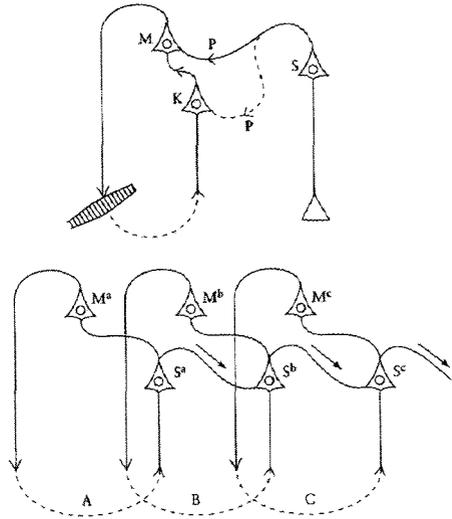
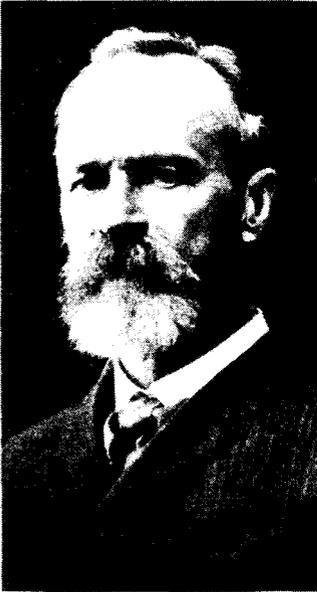


Figure 2.2. William James et la théorie idéomotrice.

William James (1842-1910) est un des pionniers de l'étude psychologique de la représentation de l'action. Il était partisan d'une origine sensori-motrice de l'action. Pour rendre compte de l'action volontaire, il admettait l'existence de modifications plastiques du réseau neuronal, responsables d'une sorte d'apprentissage kinesthésique qui facilitait l'exécution ultérieure de la même action. Les diagrammes de la partie droite de la figure, tirés de l'ouvrage classique de W. James, tentent d'expliquer sa théorie. Lors de l'exécution d'un mouvement réflexe (en haut), le neurone sensoriel S déclenche, par la voie P, l'activité du neurone M qui entraîne la contraction du muscle. Le neurone K est sensible aux impressions kinesthésiques provoquées par le mouvement. Lors de la répétition de ce même mouvement se crée une nouvelle voie nerveuse p entre le neurone S et le neurone K. Cette voie stabilise les impressions kinesthésiques sous la forme d'une « idée motrice », suffisante pour déclencher volontairement l'activité du neurone M en l'absence de nouveau stimulus. Le diagramme de la partie inférieure concerne une action constituée de plusieurs mouvements enchaînés (d'après James, 1890, p. 1187 et 1190).

port à la kinesthésie, mais il ne s'agissait que d'un mouvement brut, très différent de celui qui résulte du stockage en mémoire : « Quand un mouvement particulier, qui s'est produit une fois au hasard de façon réflexe ou involontaire, a laissé une image de lui-même en mémoire, alors ce mouve-

ment peut être de nouveau désiré, proposé comme une fin et délibérément voulu. » Si les impressions locales jouaient au début le rôle principal dans la construction du signal moteur, c'étaient, à l'issue de cette phase, les impressions éloignées qui devenaient essentielles dans la préparation de l'action, avec la possibilité d'une automatisation « quasi réflexe » caractéristique des tâches apprises de longue date. Bastian ne disait d'ailleurs pas autre chose : passer du mouvement volontaire au mouvement « idéomoteur » n'était pour lui qu'une question de degré souvent insensible, le mouvement volontaire étant celui qui recevait la plus grande illumination consciente ; mais celle-ci pouvait être très faible et fugace, tout particulièrement dans le cas des mouvements simples et fréquemment répétés. On comprend alors mieux la réticence de Bastian à admettre l'existence de véritables centres de la motricité volontaire : pour lui, ceux-ci ne pouvaient être que des centres sensoriels contrôlant tout aussi bien les tâches volontaires et pleinement conscientes que celles automatisées et purement implicites.

Les « formules de mouvement » de Liepmann

Les conceptions de l'action selon Bastian, Munk ou James, tout en dépendant de l'apport extérieur pour leur formation, présentaient néanmoins certaines des caractéristiques d'une représentation de l'acte à accomplir, puisqu'elles n'étaient pas sous le contrôle direct des afférences sensorielles et se différenciaient ainsi clairement du mécanisme propre aux mouvements réflexes. La pensée moderne sur les représentations d'action procède cependant d'une origine différente. Je la ferai remonter aux travaux de Hugo Liepmann à partir de 1900. Liepmann venait d'une discipline différente de celle des penseurs que nous avons évoqués jusque-là, phy-

siologistes comme Munk ou psychologues comme James ou Bastian : son domaine était celui de la neurologie et de la psychiatrie cliniques, un champ qui sera désigné plus tard sous le nom de neuropsychologie. Il s'affranchissait donc des questions théoriques qui avaient opposé ses devanciers, et qui portaient sur la conscience de l'action ou sur l'opposition entre origine centrale ou périphérique de la conception d'action. Dans son ouvrage de 1905 sur les troubles de l'action chez les malades cérébraux¹⁰, Liepmann soutenait que les actions, même les plus quotidiennes, pouvaient être décrites comme un assemblage de mouvements élémentaires, eux-mêmes décomposables en mouvements plus simples encore. La planification de la totalité d'une tâche motrice, donc d'une séquence de mouvements, supposait selon lui l'existence de représentations partielles du but à atteindre à partir desquelles pouvait se construire la représentation principale du but : « La représentation principale du but ne peut être réalisée que si un plan (*Entwurf*) est échafaudé intérieurement, concernant la direction, la contiguïté, la succession, le rythme des actes simples. » Le résultat de ce processus d'édification de la représentation complète à partir de représentations élémentaires était appelé par Liepmann « formule de mouvement » (*Bewegungsformel*). Cette terminologie suggère une anticipation motrice structurée et hiérarchisée de chaque action prise dans sa singularité. Ainsi, les représentations élémentaires constitutives de la formule sont autant d'images particulières d'actes coordonnés plus simples, et leur agencement doit se faire selon les caractéristiques spatio-temporelles du but à atteindre.

Dans le sillage de Wernicke et autres « faiseurs de diagrammes » de son époque, Liepmann présentait son modèle sous la forme d'un graphique où apparaissaient les aspects physiques du contrôle moteur (stimulation sensorielle et effet mécanique), ainsi que ses aspects cognitifs. Il utilisait ce mode de représentation graphique pour expliquer l'origine de troubles de l'action observés en clinique à la suite de lésions céré-

brales (figure 2.3). Les malades qui avaient attiré l'attention de Liepmann présentaient des difficultés à exécuter des actions simples sur commande de l'examineur, alors que leur motricité et leur sensibilité étaient normales par ailleurs. Le terme d'« apraxie » avait été utilisé antérieurement pour caractériser ces troubles, rangés dans la catégorie assez vague des « paralysies psychiques ». Liepmann, pour sa part, avait conservé le terme d'apraxie, mais lui avait donné une définition clinique détaillée, toujours en vigueur aujourd'hui. Les troubles apraxiques selon Liepmann étaient classés en fonction du niveau de désorganisation des formules de mouvement : lorsque la déconnexion siégeait entre le niveau central et le niveau d'exécution, l'apraxie était qualifiée de motrice (devenue plus tard « idéo-motrice ») ; lorsqu'elle affectait les relations entre les éléments de la formule de mouvement au sein du niveau central, il s'agissait de l'apraxie « idéatoire ». Cliniquement, l'apraxie motrice telle que la décrivait Liepmann se caractérisait par une incapacité à effectuer des actes simples, alors que la succession de ces mouvements au sein de la tâche n'était en elle-même pas altérée. L'apraxie idéatoire, quant à elle, se manifestait par le manque d'enchaînement des mouvements élémentaires, ceux-ci restant eux-mêmes préservés : c'était l'élaboration cognitive de l'ensemble de la formule de mouvement qui se trouvait perturbée, du fait de l'insuffisance d'un processus général d'idéation, comme la mémoire ou l'attention. Le travail clinique et conceptuel de Liepmann était complété par une importante documentation anatomopathologique, qui donne toute sa valeur à l'ensemble. En confrontant les signes cliniques à la localisation de la lésion, il était parvenu à la conclusion que la zone responsable des troubles apraxiques se situait dans l'hémisphère gauche. Cette zone de l'hémisphère gauche, qu'il appelait le *sensomotorium*, devait donc être considérée comme dominante pour la représentation de l'action : de là partaient des commandes destinées au cortex moteur des deux côtés, celles destinées au côté droit traversant le corps

calleux. Comme on le voit, Liepmann s'affranchissait des discussions sur le rôle du cortex moteur lui-même, en introduisant dans la problématique de la conception d'action des aires corticales associatives d'un ordre hiérarchique plus élevé que les aires motrices. Cette extension de l'espace cortical dans lequel s'expriment les différents états de l'action, de sa conception à son exécution, ouvre de nouvelles possibilités d'interprétation de la notion de représentation. Dans cette optique, je reviendrai à la fin de ce chapitre sur l'apraxie considérée comme une condition pathologique paradigmatique de l'altération des représentations d'action.

Plus récemment, une forme de conception d'action voisine de la notion de formule de mouvements s'est imposée et

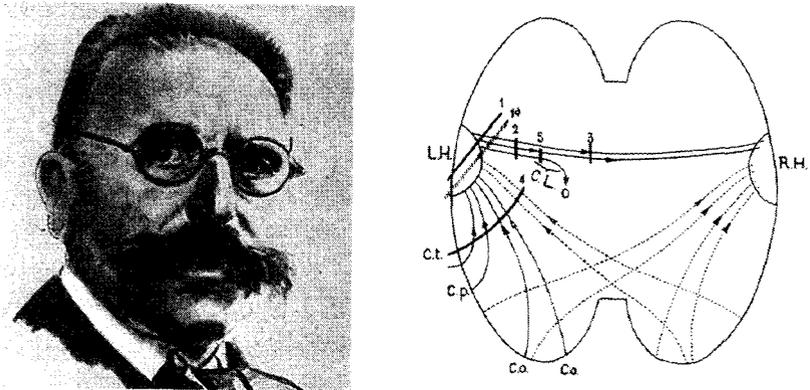


Figure 2.3. Hugo Liepmann et la représentation de l'action.

Hugo Liepmann (1863-1925) est un des fondateurs de la neuropsychologie, l'étude des effets cognitifs des lésions cérébrales. Il est à l'origine de la description de l'apraxie, un trouble qui caractérise l'impossibilité à créer et à utiliser des représentations d'action. Le diagramme de la partie droite de la figure résume sa conception des mécanismes responsables de la représentation d'une action. Selon Liepmann, la zone cérébrale où s'élabore la représentation est située dans l'hémisphère gauche (LH). Ce centre reçoit des informations des aires sensorielles (Co, Cp, Ct). Cette zone envoie des commandes vers les centres moteurs des mains, celui de la main droite situé dans l'hémisphère gauche et, par l'intermédiaire du corps calleux, celui de la main gauche situé dans l'hémisphère droit (RH). Les chiffres de 1 à 5 indiquent l'emplacement de lésions provoquant des déconnexions et responsables de diverses formes de paralysie et d'apraxie (d'après Liepmann, in Jeannerod, 2006b).

s'est généralisée à des contextes très différents. Il s'agit de la représentation sous forme d'« engrammes » ou de « programmes », qu'on utilise aussi bien en neurophysiologie qu'en éthologie ou en psychologie. Cette notion s'applique souvent à l'expression de comportements fortement automatisés, comme l'illustrent des études neurophysiologiques chez des invertébrés ou des vertébrés primitifs. On observe dans la moelle épinière de ces espèces animales, dont un des représentants, la lamproie, a été particulièrement étudié par Sten Grillner, des populations de neurones présentant une activité rythmique spontanée qui correspond, chez l'animal entier, aux mouvements de locomotion. Il s'agit bien d'une activité endogène, puisqu'elle persiste inchangée dans la moelle épinière isolée, c'est-à-dire déconnectée de toute afférence provenant de la périphérie¹¹. Il en est de même pour la description, par les éthologistes, des séquences de comportements qui, une fois déclenchées par un stimulus approprié, se déroulent de manière invariable pendant une durée qui excède de loin celle du stimulus. Ces mêmes séquences d'actions complexes peuvent être déclenchées par la stimulation localisée de certaines régions cérébrales comme l'hypothalamus, par exemple¹².

Nicolas Bernstein avait proposé à la fin des années 1930 un principe similaire pour le fonctionnement de la représentation des actions chez l'homme : selon ses termes, « il existe dans le système nerveux central des formules exactes, ou des engrammes des mouvements¹³ ». La preuve de l'existence de ces engrammes était donnée, selon lui, par l'observation des habitudes et des mouvements automatisés. Les métaphores utilisées par Bernstein étaient évocatrices : l'engramme d'une action, précisait-il, devait contenir, « comme un embryon dans un œuf, ou comme la trace sur un disque de gramophone, l'entière représentation du mouvement tel qu'il se déroule dans le temps. Il doit aussi garantir l'ordre et le rythme de la réalisation de cette représentation, en d'autres termes, le gramophone doit avoir une sorte de moteur pour

faire tourner le disque¹⁴ ». Bernstein cherchait ici une alternative à la thèse sherringtonienne qui tentait d'expliquer le déroulement séquentiel d'une action par un enchaînement de réflexes, où les modifications sensorielles produites par le premier mouvement de la séquence déclenchaient le mouvement suivant, et ainsi de suite. Karl Lashley, dans son article sur la recherche de l'engramme, avait mis à mal cette thèse par un simple calcul : dans certaines actions où les mouvements se succèdent très rapidement, comme dans le jeu d'un pianiste par exemple, les messages sensoriels déclenchés par un mouvement n'ont pas le temps de remonter de la périphérie vers le centre pour pouvoir déclencher les suivants. Ce type d'actions, en concluait-il, est nécessairement d'origine centrale. Une définition plus récente, celle de Stephen Keele, décrit le programme comme un ensemble de commandes motrices qui sont structurées avant que commence la séquence de mouvements qui constitue l'action, et qui permet l'exécution complète de cette séquence¹⁵.

La théorie des schémas

Les théories portant sur les conceptions de l'action que je viens d'évoquer ne permettaient pas d'entrer dans les détails de la construction d'une représentation et de l'exécution d'une action. Celle de Liepmann donnait cependant une indication sur la voie à suivre, à partir de l'existence de formules de mouvements représentant une action dans son ensemble et constituées elles-mêmes d'un assemblage d'éléments plus simples. Cette voie est celle de la théorie des « schémas », devenue très populaire à partir des années 1920. Les schémas tels qu'ils avaient été conçus à cette époque par le neurologue Henry Head et le psychologue Frederick Bartlett se présentaient comme des unités physiologiques dynamiques et adaptables, qui pouvaient à la fois s'assembler pour composer une action dirigée vers un but et contrôler

son exécution. Ils avaient donc un rôle régulateur, intervenant comme une référence que doit suivre l'action dans son déroulement. Head prenait l'exemple du schéma de la station debout : ainsi, le schéma constituerait une sorte de référence qui contribuerait au maintien de l'équilibre du corps en position verticale, de telle sorte que, chaque fois que la posture s'écarterait de cette référence, des mouvements correctifs seraient produits pour la rétablir. Il soutenait en effet que l'appréciation de la position et du mouvement de nos membres n'est rendue possible que grâce à l'existence de cette référence, de ce « modèle organisé de nous-mêmes » qu'il qualifiait de schéma. Le schéma, selon Head, permettait d'évaluer en permanence la posture et de corriger instantanément ses variations sans participation consciente du sujet. Sa caractéristique principale était d'être l'objet d'un remodelage incessant, de pouvoir changer au gré des déplacements corporels et du même coup de pouvoir tenir compte de la posture précédente pour renseigner sur la posture suivante¹⁶.

Bartlett avait étendu la notion de schéma à l'expression comportementale et même, au-delà, aux mécanismes cognitifs. Il insistait sur la dimension « historique » du schéma : le schéma reflétait l'histoire des arrangements et des combinaisons précédentes, il se construisait activement en relation avec l'entrée des messages sensoriels et en interaction avec les autres schémas. Le schéma se présentait donc comme une composante d'une mémoire des actions, fonctionnant comme la mémoire en général : il considérait en effet que le rappel du souvenir d'une expérience se fait non pas par la réactivation de traces stockées à la suite de cette expérience, mais par la reconstruction du souvenir à partir de la masse des traces stockées sous la forme de schémas. Cette hypothèse, fondée sur le fait que les souvenirs ne sont jamais des reproductions littérales des événements passés, correspondait bien, selon lui, à la définition de Head, qui faisait du schéma une entité dynamique et plastique, élément d'une organisation active du passé¹⁷.

Les formulations plus récentes du concept de schéma conservent l'idée d'un modèle interne du corps en action. Chez Ulrich Neisser, ce terme désigne une structure interne au sujet, modifiable par l'expérience. « Le schéma reçoit de l'information [...] et cette information est pour lui source de changement ; il dirige les mouvements et les activités exploratrices qui permettent d'acquérir encore plus d'information, ce qui le modifie de nouveau¹⁸. » Neisser précise qu'un schéma fait partie intégrante du système nerveux et qu'il inclut l'ensemble de la chaîne qui va des récepteurs sensoriels aux voies afférentes, puis au mécanisme d'anticipation du résultat et aux voies efférentes. « En construisant un tel schéma anticipateur, précise-t-il, le sujet s'engage dans un acte qui comporte une prise d'information à partir de l'environnement et de son propre fonctionnement cognitif. Cette prise d'information est pour lui source de changement¹⁹. » De tels schémas peuvent donc être acquis par expérience ou apprentissage, ils peuvent être améliorés, modifiés, ou même détruits. Ce sont des « briques » disponibles pour la construction de représentations en fonction des besoins du comportement.

Les schémas moteurs décrits par Michael Arbib entrent dans cette même catégorie d'unités comportementales pré-organisées pouvant entrer dans la composition d'une action. La thèse d'Arbib est que les représentations d'action, qu'il appelle programmes coordonnés d'action (*coordinated control programs*), sont composées d'unités élémentaires, les schémas moteurs. Un schéma moteur est un ensemble prédéterminé de commandes motrices (une sorte de microaction) : en ce sens, il représente déjà un certain degré de coordination, suffisant pour atteindre un but strictement local. Mais c'est lorsque plusieurs schémas moteurs s'assemblent que le programme coordonné de l'action émerge et permet la réalisation du but final (figure 2.4). Une particularité du modèle d'Arbib est son caractère récursif. Un schéma élémentaire fait partie, avec d'autres, d'un programme co-

ordonné d'action, mais ce dernier peut à son tour être inclus dans un autre programme coordonné plus large qui représente un niveau d'abstraction supérieur, et ainsi de suite jusqu'aux niveaux les plus cognitifs de l'action. Ainsi, l'action de saisir une tasse de thé comprend plusieurs schémas plus élémentaires (atteindre la tasse, former une prise digitale de précision, etc.) ; cette action est elle-même un des schémas de l'action de boire (saisir la tasse, la porter à la bouche), elle-même faisant partie d'une action encore plus large, comme participer à un dîner, etc.²⁰. Cette propriété de récursivité s'adapte bien à la description d'une action en termes de mécanismes neurophysiologiques, où l'on peut de la même façon isoler des réseaux enchâssés les uns dans les autres, depuis les réseaux constitués d'un petit nombre de neurones et responsables de mouvements simples, en passant par les réseaux plus complexes intégrant une suite de mouvements simples, jusqu'aux réseaux de réseaux pour les actions à plus long terme. Les résultats de la stimulation électrique des différentes régions du cortex peuvent retrouver ici une certaine pertinence : mouvements élémentaires évoqués par la stimulation du cortex moteur primaire, mouvements pluriarticulaires ressemblant à des mouvements naturels dirigés vers un but évoqués par la stimulation du cortex prémoteur latéral et ventral, séquences de mouvements bilatéraux évoqués par la stimulation de la SMA. Les schémas moteurs ainsi décrits ont été rapidement adoptés pour la modélisation des actions visuo-motrices. On peut même aller jusqu'à suggérer que les neurones du cortex prémoteur pourraient en quelque sorte être assimilés à des « neurones schémas » qui se groupent en réseaux de plus en plus complexes pour réaliser la transformation visuo-motrice. Au-delà, le principe de schéma peut même dépasser les limites du cortex moteur et prémoteur, et s'étendre à l'ensemble des régions « exécutives » responsables de la planification du comportement au sens le plus large. Je reviendrai sur ce point dans un autre chapitre consacré au cortex préfrontal.

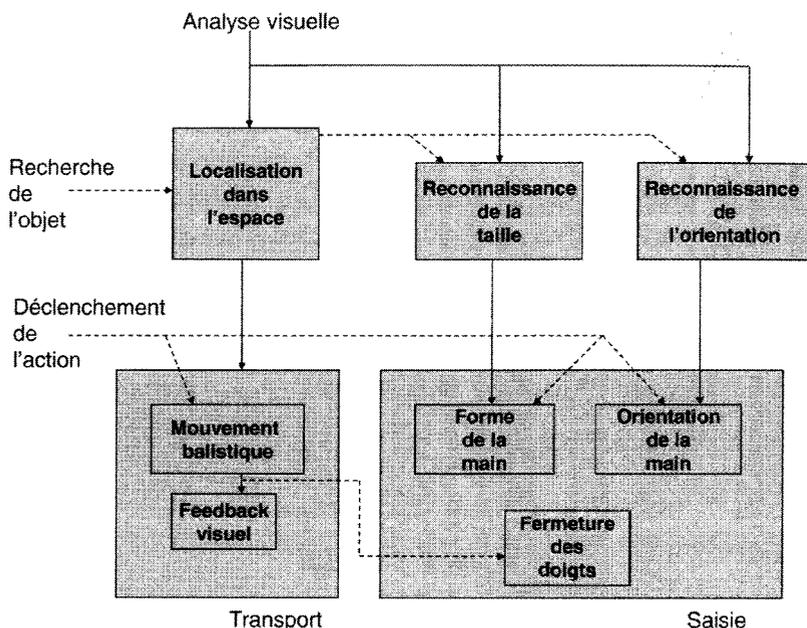


Figure 2.4. La décomposition d'une action en schémas moteurs.

L'analyse visuelle d'un objet est réalisée par des modules séparés prenant en charge sa localisation dans l'espace, la reconnaissance de sa forme, de sa taille, de son orientation. Les modules visuels sont connectés à autant de schémas moteurs dont l'assemblage permet l'organisation d'un geste de saisie manuelle adapté aux paramètres de l'objet. Le schéma de transport de la main vers l'objet se décompose lui-même en une phase balistique et une phase sous contrôle visuel ; le schéma de saisie se décompose en plusieurs schémas pour les mouvements des doigts. Le plan général de l'action est matérialisé par les lignes horizontales permettant l'activation des différents schémas au bon moment (d'après Arbib, 1981).

Pour une illustration d'un mouvement de saisie manuelle d'un objet, voir la figure 4.2.

Ainsi la notion de schéma s'intègre-t-elle dans une tradition scientifique née, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, de la nécessité de concevoir l'action autrement que comme une simple réponse aux sollicitations du monde environnant. L'action procède de la représentation d'un but, et la représentation se construit à partir d'éléments d'actions (de schémas) stockés dans une mémoire spécialisée. Ce « vocabulaire

moteur », selon l'expression de Giacomo Rizzolatti, est disponible, à l'instar de notre vocabulaire verbal, pour engendrer une variété infinie d'intentions, de représentations et d'actions. Mais les schémas ne peuvent rendre compte à eux seuls de tous les niveaux d'une représentation motrice, alors qu'à l'inverse la représentation inclut les schémas comme un de ses niveaux opérationnels. Les schémas sont des éléments d'un tout, tandis que la représentation d'une action ne peut fonctionner par éléments : une intention représente l'action à accomplir comme un tout, et il ne peut exister d'intention limitée à l'exécution d'un seul schéma.

Les représentations d'action et le lobe pariétal

Liepmann ne donnait pas d'indication quant à la localisation des régions où se forment et s'assemblent les formules de mouvement. Depuis sa re-description de l'apraxie au début des années 1900, cependant, la neuropsychologie a apporté de nombreux éléments qui permettent aujourd'hui d'esquisser une anatomie fonctionnelle du système de la représentation de l'action.

Les patients apraxiques ont cette particularité d'être capables d'exécuter correctement des actions simples, comme saisir un objet, et d'échouer lorsqu'il s'agit d'actions plus complexes ou, en tout état de cause, d'actions impliquant une représentation d'un niveau plus abstrait. Liepmann, dès 1905, et plus tard Ken Heilman et ses collaborateurs²¹ ont proposé que l'apraxie se caractérisait par la perte des formules de mouvement ou des engrammes moteurs. Reprenant cette idée, j'envisage ici l'apraxie comme la conséquence d'une rupture des mécanismes nécessaires à la formation de représentations d'action. Prenons, pour illustrer cette définition, une action qui comporte l'utilisation d'un outil. La manipulation d'un

outil inclut l'acte de saisir cet outil, mais ne se réduit pas au mouvement de préhension : on ne saisit pas de la même manière un marteau, un tournevis ou un stylo. Le fait de connaître ces outils et de savoir à quoi ils servent contribue à la façon dont on les saisit. Les attributs abstraits de l'outil sont donc l'objet d'un traitement d'un niveau plus élevé que ses attributs immédiats de forme ou de poids : la saisie est une étape nécessaire mais non suffisante pour la manipulation experte d'un outil, puisqu'on ne peut utiliser un outil sans avoir appris à s'en servir et sans qu'on puisse retrouver la représentation interne, la procédure ou encore la recette d'utilisation de cet objet. Dans cet exemple, les termes d'attributs abstraits, de manipulation experte, de procédure traduisent bien le fait que l'action avec un outil est l'objet d'un apprentissage et d'une connaissance particulière, qui peut être qualifiée ici de connaissance « pragmatique » : les patients apraxiques échouent précisément dans ce type d'action. La connaissance pragmatique permettrait ainsi l'assemblage de schémas en fonction de la représentation d'une action abstraite, détachée des données sensorielles de la situation immédiate. On sait d'ailleurs que les apraxiques échouent également dans d'autres variétés d'actions abstraites, comme la pantomime (faire le geste de couper le pain en l'absence de couteau et de pain) ou l'action imaginée, sur laquelle je reviendrai dans un chapitre ultérieur. De la même façon, il leur est difficile de reconnaître les actions exécutées par d'autres : ils ne peuvent détecter des erreurs volontairement introduites dans une action exécutée en leur présence, ni reproduire un geste exécuté devant eux, surtout si ce geste est dépourvu de signification.

La plupart des patients apraxiques sont porteurs de lésions localisées dans le lobe pariétal, plus fréquemment dans l'hémisphère gauche, comme l'avait déjà remarqué Liepmann. Ces lésions occupent la région du lobule pariétal inférieur (aires 39 et 40 de Brodmann). La pathologie permet ici de faire clairement la différence entre les actions exécutées

« avec » des objets, comme l'utilisation d'outils, qui sont affectées chez les apraxiques à la suite de lésions du lobule pariétal inférieur, et les actions dirigées « vers » les objets, comme saisir ou attraper un objet quelconque, qui sont atteintes par des lésions du lobule pariétal supérieur (aires 5 et 7 de Brodmann) et qui sont épargnées chez les apraxiques.

Le rôle du lobule pariétal inférieur, tel qu'il apparaît « en négatif » chez les patients apraxiques, est celui d'une région fortement impliquée dans la genèse des représentations d'action. Nous avons vu, lors de la description des mécanismes pariétaux (au chapitre 1), que les neurones de cette région sont connectés à la fois aux aires qui élaborent les commandes motrices, dont ils reçoivent une « copie » avant l'exécution, et aux aires qui reçoivent les afférences sensorielles issues des mouvements correspondants, lorsque ceux-ci sont exécutés. Ce sont donc des neurones qui « connaissent » l'action avant qu'elle apparaisse et qui peuvent par conséquent anticiper ses effets. J'aurai l'occasion au chapitre suivant de discuter de modèles qui correspondent étroitement à cette fonction des neurones pariétaux. Le rôle du lobe pariétal dans l'action représentée tel qu'il est révélé par la pathologie peut également s'étudier chez le sujet sain. La neuro-imagerie révèle une activation systématique du lobule pariétal inférieur du côté gauche lorsque le sujet exécute des tâches d'actions représentées, comme s'imaginer en train d'exécuter une action, par exemple. Rafaela Rumiati a utilisé, chez un groupe de sujets normaux, les mêmes tâches qu'elle utilisait pour tester ses patients apraxiques (imiter une action exécutée par quelqu'un d'autre, faire la pantomime d'une action avec un outil, etc.) : les zones corticales activées chez ces sujets correspondaient étroitement aux régions, dans le lobule pariétal inférieur gauche, qui sont lésées chez les patients apraxiques²². Enfin, ces mêmes régions peuvent être activées lors de l'observation d'actions exécutées par d'autres agents, au moins autant, sinon plus, que le cortex prémoteur ventral (PMv). Le cortex pariétal postérieur fait donc fort logique-

ment partie du réseau de la compréhension de l'action des autres, ce qui n'est pas surprenant depuis que l'on sait que cette région contient des neurones miroirs, comme je l'ai mentionné au chapitre précédent : c'est ce qui explique que la difficulté à reconnaître et à imiter les actions des autres fasse partie du tableau clinique de l'apraxie²³.

La description de l'apraxie donne une image de la représentation d'action quelque peu différente de celle obtenue à partir des schémas. Les schémas sont des entités abstraites qui font partie d'une modélisation et ne se traduisent qu'indirectement en termes de fonctionnement neuronal. En revanche, ce que montrent les travaux neurophysiologiques chez l'animal et la neuro-imagerie chez l'homme, ce sont des réseaux d'activité reliant les différentes zones corticales qui, par leur situation anatomique et leurs connexions propres, disposent des informations nécessaires à la formation de la représentation. Le cortex pariétal postérieur et le cortex prémoteur en font systématiquement partie, en association avec d'autres régions, en particulier les régions préfrontales. La composition de ces réseaux diffère en fonction des modalités de la représentation, selon que l'action représentée est en voie d'exécution ou qu'elle est destinée à rester invisible, ou encore selon que le sujet auquel elle appartient en est l'exécutant ou simplement le témoin.

Les thèses sur la naissance d'une l'action se ramènent à deux principales : la thèse qui fait de l'action la conséquence d'informations sensorielles mémorisées, ou au contraire celle qui privilégie la construction de représentations à partir de formules ou de schémas plus ou moins élémentaires, dont l'assemblage se fait en fonction du but à atteindre. C'est évidemment la seconde thèse, celle d'une origine endogène de l'action, que je tenterai d'illustrer tout au long de cet ouvrage par des données expérimentales et cliniques.

Le modèle interne de l'action

« L'aperception interne est [...] ce qui reste de toutes les sensations ou idées, opérations intellectuelles, quand on a ôté tout ce qui est passif, tout ce qui n'est pas inhérent au *moi*, ou ne naît pas de son activité constitutive. Il s'agit ici [...] de faire la part de ce qui est actif et de ce qui est passif dans l'homme, de ce qui est à nous, ou nous-mêmes, et de ce qui est extérieur. »

Maine de BIRAN, *Nouveaux essais d'anthropologie*,
1823-1824.

Le chapitre précédent laissait apparaître une dualité dans les conceptions portant sur l'origine des représentations. Alors que la thèse des images kinesthésiques la situait dans les sensations provenant du monde extérieur, la thèse des formules de mouvement et des schémas la définissait clairement comme une production endogène. Ici, je reviens de façon plus détaillée sur cette dualité et sur ses implications pour une théorie de la représentation de l'action. L'objectif n'est plus de décrire les éléments (engrammes, schémas, etc.) qui composent la représentation, mais d'aborder son mode de fonctionnement. En d'autres termes, je chercherai à déterminer comment la représentation, en interaction avec les signaux qui entourent la préparation de l'action et naissent de son exécution, peut contrôler son déroulement jusqu'à l'atteinte du but.

La dualité des thèses concernant l'origine des représentations impose de passer en revue les arguments, autant philosophiques que physiologiques, qui conduisent à penser

qu'une proportion importante des actions humaines dérive de processus internes au sujet, fondés sur des représentations qui appartiennent à son fonctionnement cognitif. Cette thèse, que je qualifierai de « centraliste », soutient que l'expérience et la connaissance émergeraient d'une interaction avec le monde extérieur causée par le sujet et dont il anticiperait les effets. La structuration du moi cognitif s'opérerait de l'intérieur. Chaque individu disposerait en naissant d'un bagage cognitif – « l'état initial » des psychologues – qui lui permettrait d'interagir avec l'environnement et d'encadrer les conséquences de cette interaction. À l'opposé, la thèse dite « périphéraliste » soutient que notre comportement est structuré par le flot continu d'informations venues de l'extérieur et que l'apprentissage résulte d'associations entre stimuli ou entre événements. Dans ce cas, le transfert d'information se fait de l'extérieur vers l'intérieur. Selon les périphéralistes, le monde extérieur possède une structure que l'action du sujet devrait étroitement épouser : il partirait en quelque sorte à la recherche de l'information perceptive sans idée préconçue. Telle est l'essence de la théorie écologiste de James Gibson selon laquelle l'environnement serait une source d'« *affordances* », de potentialités d'action, de buts préfixés vers lesquels l'action se dirige d'elle-même. Le sujet, en épousant la réalité extérieure, en retirerait une connaissance de lui-même. Pour Gibson, nous sommes ce que l'environnement nous renvoie sur nos propres actions, ce qu'il exprimait par l'aphorisme : « Percevoir l'environnement, c'est se copercevoir soi-même¹. »

Les sensations d'innervation

L'enjeu du débat entre ces deux positions ne porte donc pas que sur la façon dont l'action est produite et contrôlée, mais aussi, et de manière indissociable, sur sa contribution à la structure du moi cognitif. Il s'agit bien d'un débat entre

une thèse qui place le sujet dans une relation de dépendance vis-à-vis de l'extérieur et une autre qui privilégie une intention anticipatrice qui, seule, peut être garante de son autonomie vis-à-vis de l'environnement. Historiquement, une des premières formulations de l'opposition entre tenants d'un contrôle externe et tenants d'un contrôle central du comportement remonte aux discussions tournant autour de l'origine du sens musculaire au tout début du XIX^e siècle. Une citation tirée d'un texte de Charles Bell permet de fixer les termes du débat : « Je me suis longtemps demandé, écrivait-il, si cela [la sensation de la position de nos membres, ou sens musculaire] provenait d'une connaissance de la condition de nos muscles ou de la conscience du degré d'effort que la volonté avait dirigé vers eux². » Dès le début, on le voit, la discussion s'est focalisée sur le degré de conscience qu'un agent peut avoir de ses propres actions ou, plus précisément, sur le point de départ, périphérique ou central, des sensations à l'origine de cette expérience consciente. Les physiologistes de l'époque étaient confrontés au problème de la polarisation de la transmission nerveuse. Pour la plupart d'entre eux, l'activité nerveuse était un phénomène centripète prenant son origine dans les organes des sens : les sensations ne pouvaient donc provenir que de la périphérie. Cette hypothèse, une des premières formulations ouvertement périphéralistes, soutenue par Charles Bell lui-même, proposait que chaque muscle était innervé à la fois par un nerf sensoriel et un nerf moteur : « Entre le cerveau et les muscles il existe un circuit de nerfs ; un nerf conduit l'influence du cerveau vers le muscle, l'autre donne au cerveau le sens de la condition du muscle. Si le circuit est interrompu par la section du nerf moteur, le mouvement cesse ; s'il est interrompu par la section de l'autre nerf, il n'y a plus de sens de la condition du muscle³. » Le rôle fonctionnel du nerf sensitif prenant son origine dans le muscle ne sera connu que quatre-vingts ans plus tard, après que Sherrington eut découvert les organes sensoriels neuromusculaires. La proprioception deviendra alors l'explication

dominante de l'origine du sens musculaire et du sens de la position des membres. En plaçant cette origine à la périphérie, la proprioception préservait à la fois le dogme physiologique d'une propagation centripète des messages à l'origine des sensations et le dogme philosophique d'une connaissance fondée sur l'expérience.

Le cheminement de la thèse centraliste est plus complexe. Celle-ci avait vu le jour en Allemagne, où les élèves de Johannes Müller (en particulier Wilhelm Wundt), développant la notion de « sensation d'innervation » (*Innervationsgefühl*), admettaient que les impulsions nerveuses que le système nerveux central émet en direction des muscles peuvent donner lieu à des sensations d'un type particulier, puisqu'elles auraient une origine centrale et non plus périphérique, et qu'elles seraient véhiculées par des nerfs moteurs et non plus par des nerfs sensitifs. D'autres auteurs, y compris en dehors d'Allemagne, développaient cette même idée : comme l'écrivait Alexander Bain en 1855, « la sensibilité accompagnant le mouvement musculaire coïncide avec le flux sortant de l'énergie nerveuse et ne résulte pas, comme c'est le cas de la sensation pure, d'une influence entrant par les nerfs afférents ou sensitifs ». Bain croyait en l'existence d'une sensation produite par la force exercée par le sujet lors d'un mouvement et pensait que cette sensation était provoquée par le flux sortant des centres pour aller stimuler les muscles. Ce point était clairement formulé par Lewes, qui distinguait le « sentiment moteur » accompagnant la contraction active d'un muscle de la « sensation » produite par cette contraction⁴. Il affirmait que l'expérience complexe naissant d'un mouvement volontaire était la somme du « sens de l'effort » et du « sens de l'effet » produit par cet effort. C'était la mise en évidence de ces phénomènes qui posait problème aux expérimentateurs. Comme le préconisait Wundt, puisque les sensations nées de l'acte de vouloir fusionnent normalement avec les sensations d'origine musculaire occasionnées par le mouvement, elles ne devraient pouvoir être

détectées séparément que dans le cas où une paralysie abolirait le mouvement tout en préservant la volonté de l'exécuter. Une telle situation a fait l'objet d'une auto-observation classique, celle du physicien Ernst Mach : décrivant ses propres impressions au cours d'une hémiplégié partiellement régressive due à un accident vasculaire cérébral, il avait d'abord noté que ses efforts de volonté pour bouger le côté paralysé, bien que clairement perceptibles, n'étaient pas accompagnés d'une véritable sensation d'effort. Par la suite, au contraire, alors que la paralysie commençait à régresser, chaque tentative de bouger s'accompagnait de la sensation d'avoir la main ou le pied lestés par d'énormes poids. La sensation d'effort était donc perçue comme une sensation de poids ou de résistance qui s'opposait au mouvement⁵. Les impressions de déplacement d'un membre fantôme ressenties par certains amputés (voir chapitre 7) vont également dans le même sens, ce qui faisait dire à Jackson : « La volonté de bouger un membre s'accompagne d'un état mental au cours duquel sont représentées dans la conscience la quantité de mouvement, sa force et l'idée du changement de position de ce membre⁶. » Enfin, une autre situation de dissociation entre sensations d'origine périphérique et centrale est également possible en théorie : c'est celle d'un patient qui présenterait une anesthésie complète de ses sensations cutanées et musculaires sans altération de ses capacités motrices. Duchenne de Boulogne avait étudié plusieurs de ces cas d'anesthésie, et avait observé que les malades conservaient ce qu'il appelait une « conscience musculaire », alors qu'ils avaient perdu le « sens musculaire », c'est-à-dire les sensations produites par les mouvements eux-mêmes. Il en tirait la conclusion que la conscience musculaire d'origine centrale peut exister indépendamment des sensations périphériques⁷.

Une situation quasi expérimentale permettant de mettre en évidence la réalité des sensations d'innervation est offerte par des observations sur les mouvements des yeux. La ques-

tion se pose en effet de savoir comment le système nerveux peut faire la distinction entre un déplacement réel de la scène visuelle et un déplacement apparent provoqué par un mouvement des yeux. Le monde qui nous entoure nous paraît stable lorsque nous bougeons les yeux alors même que l'image des objets extérieurs balaye notre rétine. À l'opposé, le déplacement d'un œil provoqué par une cause externe (une légère pression du doigt sur le globe oculaire) produit, comme chacun peut s'en rendre compte par lui-même, l'impression d'un déplacement de la scène visuelle. Une réponse à cette question de la stabilité de la vision pendant les mouvements des yeux avait été proposée dès les années 1860 par Hermann von Helmholtz : son hypothèse était que, lorsque les yeux bougent, l'intention ou l'effort de volonté, sous la forme de ce qu'il appelait les *Willenimpulse*, étaient pris en compte par le système visuel pour annuler le déplacement de la scène visuelle. Cette hypothèse se vérifiait dans une troisième condition, celle où l'effort volontaire n'est pas associé à un mouvement, comme cela peut se produire si l'un des muscles extrinsèques de l'œil est paralysé. Dans ce cas, comme l'avait observé cliniquement l'ophtalmologiste von Graefe, les objets du monde environnant semblent se déplacer dans la direction désirée du mouvement, comme si l'œil avait effectivement bougé. Helmholtz tirait de ces observations la conclusion que « notre jugement sur la direction de l'axe visuel est simplement le résultat des efforts de volonté mis en jeu pour positionner les yeux⁸ » (voir plus loin la figure 3.2).

Il faut reconnaître que, jusqu'aux travaux de Sherrington au début des années 1890, la thèse périphéraliste souffrait d'un manque de preuves, ce qui conférait du même coup un avantage à la thèse opposée. Waller affirmait en 1891 que la notion de sensations d'origine musculaire et de leur contribution au sens du mouvement ne pouvait être acceptée en l'absence de preuves directes. Au contraire, à ses yeux, la thèse de sensations liées à la production d'énergie par les cen-

tres moteurs paraissait la plus vraisemblable. Tel était le fond du vif débat qui opposait Wilhelm Wundt et William James, connu sous le nom du « débat des deux Williams ». William James défendait, comme on l'a vu au chapitre précédent, l'opinion que la conscience de nos mouvements nous est donnée *a posteriori* par les sensations issues des organes sensoriels. C'était en effet le fondement de la théorie des images kinesthésiques, qu'il avait lui-même adoptée à la suite de Bastian. Il avait entrepris une critique systématique des sensations d'innervation qu'il considérait comme un mécanisme superflu. Ainsi, les sensations d'effort ressenties par le sujet cherchant à déplacer un membre paralysé pouvaient selon lui s'expliquer plus simplement par la contraction d'autres muscles non paralysés au cours de l'effort produit pour vaincre la paralysie. Cette contraction suffisait à donner au patient, par la voie centripète, la notion de l'effort produit. De même, dans le cas de l'œil paralysé, les effets ressentis par le sujet n'étaient pas dus à des sensations d'innervation, mais aux sensations musculaires provoquées par les mouvements de l'autre œil. James concluait ces remarques en incitant les tenants de la théorie centraliste à faire l'inventaire complet des données afférentes avant de rejeter le mécanisme d'origine périphérique. Quant à lui, il rejetait globalement le concept de sensations d'innervation qu'il jugeait, « inutile », « encombrant », et manquant de « parcimonie » pour expliquer un phénomène comme la conscience de l'action⁹.

La controverse allait tourner pour un temps à l'avantage des périphéralistes, à la faveur, comme on l'a vu, des découvertes de Sherrington sur la proprioception. James, d'ailleurs, s'était employé à réfuter les arguments des centralistes tirés des cas pathologiques de paralysie ou d'anesthésie. Il citait de son côté le cas du *wonderful anaesthetic boy* décrit par Strümpell, qui ne disposait plus, comme source d'information sur ses mouvements, que des sensations en provenance d'un œil et d'une oreille. Les yeux fermés, ce patient n'avait plus de sens de la position de ses membres ni de sensations de fatigue.

Il était certes capable d'exécuter des mouvements du bras à la commande, mais, si le bras était bloqué par l'examineur, il ignorait que le mouvement n'avait pas eu lieu : en rouvrant les yeux, il était surpris de voir que son bras n'avait pas changé de position. James citait également le cas d'un malade examiné par Gley et qui présentait une anesthésie des deux bras. Ce malade, lorsqu'on lui demandait de soulever des poids, était incapable de faire la différence entre un poids lourd et un poids plus léger. Ces observations démontraient, à ses yeux, que les sensations d'innervation ne pouvaient renseigner un sujet ni sur la position de ses membres ni sur l'effort produit par le soulèvement d'un poids.

Le sens du mouvement

Les conceptions actuelles du rôle respectif des informations afférentes et efférentes dans la constitution du « sens du mouvement » sont nettement plus nuancées. Karl Lashley, dans les années 1910, avait longuement décrit le cas d'un patient atteint d'une lésion traumatique de la moelle qui avait occasionné la perte de toute sensation en provenance d'un de ses membres inférieurs. Ce patient était pourtant capable, sans voir sa jambe anesthésiée, de la plier sur ordre à un angle donné, ou de placer son pied à la hauteur indiquée par l'examineur. Lashley en déduisait que les commandes motrices pouvaient être suffisantes par elles-mêmes pour spécifier la position d'un membre en l'absence d'afférences proprioceptives. Il en tirait aussi la conclusion plus générale que la plupart de nos mouvements ne sont pas contrôlés par les afférences proprioceptives, pour la simple raison qu'ils sont en général trop rapides pour pouvoir être influencés par un contrôle sensoriel d'origine périphérique. Des observations plus récentes confirment clairement que des sujets dont les membres sont désafférentés peuvent, sans le secours de la vue, exécuter correctement de nombreuses tâches motrices¹⁰.

Les discussions tournant autour de la fonction motrice en l'absence de signaux sensoriels revêtaient en fait un double aspect. Elles portaient d'une part sur la capacité d'effectuer des mouvements avec un membre privé d'afférences sensorielles et d'autre part sur le degré de conscience que les sensations d'innervation peuvent fournir sur l'exécution d'un mouvement. La réponse à la première interrogation est clairement positive : contrairement à ce que croyait Sherrington, le contrôle sensoriel venu de la périphérie n'est en rien nécessaire à l'exécution de mouvements, même relativement précis. La discussion sur le problème de la contribution des sensations d'innervation à la conscience des mouvements, en revanche, est loin d'être close, et continue de susciter de nombreux travaux expérimentaux. Les plus intéressants sont ceux qui ont été réalisés chez des patients présentant des paralysies d'un membre, complètes ou en voie de récupération, ou, mieux encore, chez des sujets sains soumis à un blocage localisé et transitoire de la transmission neuromusculaire. Les observations de Simon Gandevia chez des malades présentant des paralysies d'origine centrale ou périphérique sont conformes aux impressions mentionnées par Mach au début du siècle, et citées plus haut. Des sujets hémiplésiques, au cours de leurs tentatives de déplacer un membre entièrement paralysé, n'éprouvent pas de sensations d'effort ou de lourdeur. En revanche, lorsque la récupération débute, et que des influx parcourent de nouveau les voies motrices, les mêmes tentatives de mouvement s'accompagnent cette fois d'une intense sensation de lourdeur. Ces sensations diminuent et disparaissent au fur et à mesure que les mouvements regagnent de leur force. Enfin, si la paralysie, même complète, est d'origine périphérique, les tentatives de mouvement s'accompagnent constamment d'une sensation de lourdeur du membre paralysé¹¹.

De fait, les expériences de paralysie réversible chez des sujets sains ont abouti à des résultats du même ordre. Ces expériences utilisent une façon moins directe, mais plus

objective, de tester la sensation d'innervation, qui consiste à quantifier l'effort qu'un sujet doit fournir pour atteindre un but déterminé avec son membre paralysé. Gandevia et McCloskey ont ainsi demandé à des sujets de produire, en pressant un levier avec un de leurs pouces (le pouce de « référence »), une force-cible matérialisée par un repère sur un écran d'oscilloscope. Avec l'autre pouce, ils pressaient un autre levier de façon à égaliser, en l'absence de contrôle visuel, la force-cible produite par le pouce de référence. Lors de la curarisation partielle de la main du côté du pouce de référence, les sujets, pour surmonter les effets de la paralysie et atteindre la force cible, avaient à fournir un effort plus intense : de fait, ils reproduisaient avec l'autre pouce – non paralysé – une force nettement exagérée par rapport à ce qui était normalement nécessaire pour atteindre la cible, ce qui suggère qu'ils disposaient d'une information sur la commande centrale envoyée en direction des muscles paralysés. Les mêmes auteurs ont aussi utilisé la sensation de lourdeur comme mesure de la sensation d'effort. Dans une de leurs expériences, les sujets devaient choisir des poids avec un de leurs bras jusqu'à ce que la lourdeur perçue corresponde à celle du poids de référence soulevé par l'autre bras. Lors d'une paralysie partielle d'un côté par curarisation localisée, les sujets choisissaient systématiquement des poids plus lourds avec le bras valide, ce qui témoignait d'une augmentation de la sensation de lourdeur perçue par l'intermédiaire du bras affaibli¹² (figure 3.1). Les sensations éprouvées par les sujets de ces expériences résultent bien de la nécessité, pour déplacer un membre paralysé ou fatigué, de produire une commande motrice exagérée.

La méthode introspective permet aussi d'aborder l'étude de l'organisation temporelle des sensations d'innervation. Cette étude a été tentée par les mêmes auteurs en analysant les jugements portés par des sujets sur l'instant de leur décision d'exécuter un mouvement. Les sujets avaient pour instruction d'exécuter librement un mouvement du bras. On

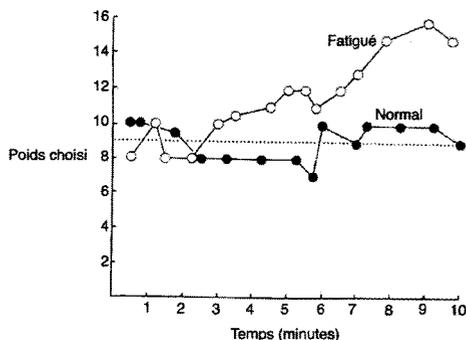


Figure 3.1. Mesure indirecte de la sensation d'innervation par la détermination d'un poids.

Le sujet doit soulever un poids de 9 livres avec un de ses bras (le bras de référence) ; avec l'autre bras, il doit choisir un poids équivalent. Lorsque le bras de référence se repose entre chaque essai, le sujet choisit chaque fois un poids de l'ordre de 9 livres (cercles pleins). En revanche, lorsque le bras de référence soulève le poids sans interruption et se fatigue progressivement, le sujet choisit au bout de 4 à 5 minutes des poids de plus en plus lourds (cercles vides). Ce résultat suggère que l'effort nécessaire au soulèvement du poids est ressenti par le sujet sous la forme d'une sensation de plus en plus intense à mesure que progresse la fatigue, sensation qu'il évalue en la comparant à celle produite par le soulèvement de poids de plus en plus lourds (d'après McCloskey et al., 1974).

leur présentait un stimulus de référence, survenant à un temps variable par rapport au début effectif de leur mouvement, mesuré à partir du début de la contraction musculaire. Cette expérience a montré que le stimulus de référence devait être donné au moins 100 millisecondes avant le début de la contraction pour que le sujet ait l'impression qu'il concorde avec sa décision. Ce résultat semble donc démontrer qu'il est possible d'identifier des signaux nerveux en relation avec les commandes motrices, et de distinguer ces signaux de ceux qui naissent des muscles au moment du mouvement. Ils ne naissent en effet pas des muscles, puisqu'ils sont en avance sur la contraction musculaire et qu'ils survivent à un blocage des messages d'origine musculaire (le blocage peut être réalisé par ischémie, à l'aide d'un brassard qui comprime le bras). Une

autre belle expérience, due, celle-ci, à Simon Gandevia et John Rothwell, avait réussi à montrer qu'on peut soi-même, en l'absence de feed-back sensoriel venu du muscle, manipuler et fractionner à volonté ses propres commandes motrices. Ce résultat peut être obtenu avec un peu d'entraînement en demandant au sujet de focaliser son attention sur un muscle donné de la main, le fléchisseur du pouce par exemple, sans le contracter. On applique alors une stimulation électrique (par TMS) sur la région du cortex moteur correspondant à la main : on observe que le seuil de contraction du muscle concerné est plus bas que celui des muscles voisins. Le sujet peut donc modifier volontairement et sélectivement l'excitabilité d'une zone limitée de son cortex moteur. Ce résultat n'est possible qu'avec les muscles des doigts, ce qui n'est pas surprenant compte tenu de la taille plus importante de leur représentation corticale¹³.

Quant à la nature des « sensations » liées à la production de ces commandes, l'interprétation qu'en propose Gandevia est qu'elles seraient dues à la perception du trafic nerveux empruntant les voies motrices issues du cortex moteur. De fait, comme on l'a vu, elles ne sont pas ressenties lors d'une paralysie complète à la suite d'une lésion du faisceau pyramidal, quand la voie motrice est silencieuse, alors qu'elles réapparaissent lorsque la récupération commence et que le trafic se rétablit. La même interprétation rendrait compte de la persistance de sensations d'effort en cas de paralysie d'origine périphérique, une situation où les voies motrices centrales fonctionnent normalement¹⁴.

La copie d'efférence

Après une longue éclipse au cours de laquelle le rôle de la proprioception avait occupé le devant de la scène, la thèse centraliste refait surface de manière quelque peu inattendue. Les sensations d'innervation, loin d'être comprises et expli-

quées, sont mises de côté, tandis que se dessine un nouveau concept, celui d'un « modèle interne » qui se constituerait à partir des commandes émises par le cerveau moteur et qui interviendrait dans la régulation de l'action. Ce concept prend évidemment un relief particulier dans ce chapitre consacré à la représentation de l'action.

L'origine de ce qui est appelé maintenant un « modèle interne » semble remonter à la fin des années 1930. À cette époque, les éthologistes de l'école allemande, en particulier Konrad Lorenz, abandonnaient progressivement la conception de l'instinct fondée sur le mécanisme de l'enchaînement de réflexes. Même si cette conception correspondait à certaines des caractéristiques des comportements instinctifs (leur déroulement mécanique, leur caractère inné), elle ne pouvait rendre compte d'autres aspects essentiels de ces comportements, en particulier du fait qu'ils puissent se dérouler à vide, en l'absence de stimulus déclenchant. Lorenz avait été influencé par des discussions qu'il avait eues avec Erich von Holst, auteur de travaux sur la coordination des mouvements de locomotion. Von Holst avait mis en évidence dans les centres nerveux isolés d'insectes ou de poissons, l'existence de rythmes endogènes qu'il tenait pour responsables de l'activité rythmique de l'animal entier pendant la locomotion. « La coordination centrale, en concluait-il, n'est pas basée sur des mécanismes de réflexes enchaînés ; elle est d'une nature complètement différente. Elle utilise des processus qui ne se produisent qu'à l'intérieur même du système nerveux central¹⁵. » Cette préfiguration d'une action ou d'un comportement sous la forme de décharges endogènes spontanées peut donc être considérée comme une sorte de prototype d'une représentation de l'action.

C'est à partir de ses observations sur les décharges spontanées que von Holst avait élaboré une théorie de la régulation du comportement visuo-moteur. Reprenant l'intuition de Helmholtz sur les efforts de volonté, il avait formulé l'hypothèse que, chaque fois que les centres moteurs envoient

une commande vers les effecteurs, ils envoient en même temps vers d'autres régions du système nerveux une sorte de copie de cette commande, la « copie d'efférence » (*Efferenzkopie*). Dans le cas de la vision, d'après von Holst, la copie d'efférence issue de la commande du mouvement des yeux entrait en interaction avec le message sensoriel provenant de la rétine. Ce message sensoriel était affecté du signe (+), tandis que la copie d'efférence était affectée du signe (-). Tant que ces deux informations de signe opposé étaient de valeur égale, elles s'annulaient, si bien qu'aucune information n'était prise en compte par le système nerveux. Dans le cas contraire, un résidu persistait après la soustraction, qui s'exprimait sous la forme d'un mouvement de l'animal entraîné par le déplacement du monde visuel sur sa rétine¹⁶ (figure 3.2).

La même année (1950) et probablement de manière indépendante des auteurs allemands, Roger Sperry était parvenu à une conclusion très voisine en observant le comportement de poissons dont la vision avait été inversée. Sperry travaillait à l'époque sur ce qu'on appellerait aujourd'hui la plasticité nerveuse. Il sectionnait le nerf optique chez des poissons ou des batraciens et observait la façon dont les fibres sectionnées, lorsqu'elles repoussaient, se reconnectaient avec le système nerveux central. Il avait réalisé chez certains de ces animaux, avant la section du nerf optique, une inversion de la vision en fixant l'œil dans l'orbite après lui avoir fait subir une rotation de 180°. Son hypothèse était que, lorsque les fibres du nerf optique repousseraient après la section, elles se reconnecteraient de manière à compenser les effets de l'inversion. En fait, le comportement visuo-moteur de ces animaux était fortement perturbé : ils se mettaient à tourner en rond dès qu'on les plaçait dans un environnement éclairé. Sperry avait interprété ce comportement comme étant le résultat d'une « disharmonie » entre la stimulation de la rétine provoquée par les déplacements de l'animal et le mécanisme compensateur destiné à maintenir la stabilité de son monde visuel. Selon lui, une décharge d'origine centrale dirigée vers

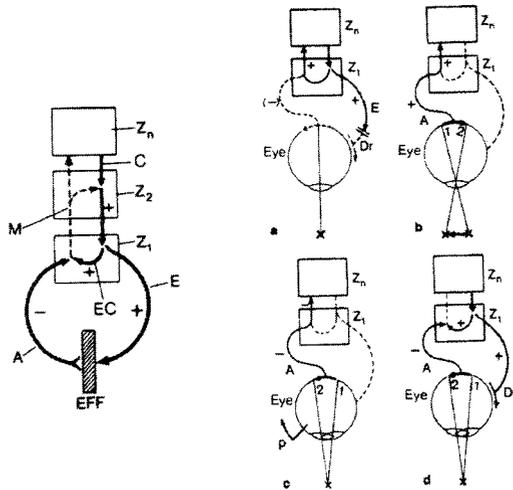


Figure 3.2. Le modèle de la copie d'efférence.

Erich von Holst a théorisé le principe du contrôle anticipateur des mouvements dirigés vers un but. À gauche, principe général. Une action élaborée par les centres moteurs (Z_1 , Z_2 , Z_n) aboutit à la fois à la formation d'une commande motrice, représentée par l'efférence E , et à la formation d'une copie d'efférence (EC), marquées l'une et l'autre du signe (+). Lors de l'action sur l'effecteur (EFF), des signaux sensoriels, représentés par l'afférence A marquée du signe (-), remontent vers le centre Z_1 où ils sont comparés à la copie d'efférence. Si l'afférence et la copie d'efférence ont la même valeur, leur addition donne un résultat nul, du fait qu'elles sont de signe opposé. Dans ce cas, aucune information ne remonte vers le centre supérieur, et le système se stabilise.

À droite, le principe est appliqué au problème de la stabilité de la scène visuelle en présence de mouvements des yeux. Le schéma général (simplifié) est transposé dans quatre situations différentes. En haut à gauche, l'œil (eye) qui fixe un objet x est paralysé par section de l'efférence E . L'ordre de mouvement envoyé par le centre Z_n ne peut aboutir. De ce fait, la copie d'efférence n'est pas annulée par une afférence de signe opposé : le sujet perçoit une illusion de déplacement de l'objet x , due à l'action anormale de la copie d'efférence sur le centre Z_n . En haut à droite, c'est l'objet x qui se déplace, alors que l'œil ne bouge pas. L'afférence A est correctement interprétée par le sujet comme un déplacement de l'objet. En bas à gauche, l'œil est déplacé mécaniquement au moyen d'une pression (p) exercée directement sur le globe oculaire. L'afférence produite par ce déplacement artificiel provoque une illusion de déplacement de la scène visuelle. En bas à droite, situation normale : l'œil bouge à la suite d'un ordre transmis par l'efférence, l'objet x se déplace sur la rétine, et l'afférence correspondante annule la copie d'efférence de signe opposé. La scène visuelle reste stable en dépit du mouvement de l'œil (d'après von Holst et Mittelstaedt, 1950).

les centres visuels, corollaire de chacun des mouvements produits par l'animal, permettait à ce dernier de distinguer un déplacement des objets sur sa rétine provoqué par son propre mouvement d'un déplacement produit par des objets mobiles. Lorsque les modifications visuelles étaient le résultat d'un mouvement de l'animal, elles étaient annulées par une « décharge corollaire » d'amplitude et de direction correspondantes, et n'avaient donc pas d'effet sur son comportement. Si, en revanche, la décharge corollaire ne correspondait pas exactement aux modifications visuelles, comme c'était évidemment le cas après inversion de la vision, ces modifications n'étaient pas annulées et étaient interprétées par le système moteur comme ayant leur origine dans le monde extérieur : l'animal se déplaçait par conséquent dans la direction de ce déplacement visuel apparent¹⁷.

Si j'ai pris l'éthologie pour point de départ de l'histoire de la notion de modèle interne, c'était effectivement pour aboutir à von Holst et à Sperry, c'est-à-dire aux auteurs qui ont influencé de manière décisive les conceptions des physiologistes et particulièrement des physiologistes de l'action. À partir de leurs travaux se dessine une représentation des interactions entre l'organisme et le monde extérieur, qui permet d'anticiper les effets de cette interaction. D'autres voies auraient été possibles pour retracer cet itinéraire : le même principe de modèle interne a été proposé dans le cadre de la cybernétique et appliqué à des systèmes de pilotage d'engins, comme les fusées « à tête chercheuse ». Dans ce cas, l'engin contient une représentation de la cible à atteindre, et cette représentation permet de rectifier sa trajectoire chaque fois qu'il s'écarte de la bonne direction. Chez les physiologistes, le concept de modèle interne de l'acte à accomplir allait représenter, selon l'expression de Lukas Teuber, un virage à 180° : on passait d'un mode de régulation rétroactif (en *feedback*) à une mode de régulation proactif (en *feedforward*). Ce virage fait apparaître la différence entre le mécanisme homéostatique classique fondé sur le maintien d'une réf-

rence préétablie et le mécanisme du modèle interne fondé sur l'atteinte d'un but extérieur. Le mécanisme homéostatique est activé pour détecter des écarts par rapport à la valeur de référence du paramètre à maintenir – le maintien de la posture verticale lors de la station debout constituerait un exemple de ce mécanisme – et les corriger grâce à une action en feed-back, tandis que le modèle interne veille à l'exécution d'un programme d'action dirigé vers un but extérieur. Idéalement, le modèle interne pourrait exercer cette fonction avec le seul mécanisme de *feedforward*, en lançant les commandes appropriées pour l'atteinte du but et en laissant l'action se dérouler jusqu'à son terme. Il existe dans la littérature expérimentale des modèles proposant un fonctionnement fondé sur le seul mécanisme de *feedforward*. Le plus connu est celui dit du « point d'équilibre », d'Anatol Feldman. Pour diriger un mouvement vers une cible, le système de commande déterminerait seulement le degré de tension des différents muscles participant au mouvement. Du fait de la relation qui existe entre la tension d'un muscle et sa longueur, le bras se déplacerait dans la direction voulue et s'arrêterait automatiquement à la position désirée, du seul fait des forces viscoélastiques opposées au déplacement. Dans ce cas, la représentation du mouvement pourrait se réduire à un seul point sur la courbe longueur/tension du muscle concerné. Le modèle de Feldman, qui propose donc un contrôle du mouvement par le seul *feedforward* et sans le secours d'aucun feed-back, a été validé par Emilio Bizzi chez le singe : comme on l'a vu au chapitre précédent, un animal peut déplacer un levier vers une cible visuelle avec son bras totalement désafférenté, quelle que soit la position initiale du bras par rapport à la cible¹⁸. Toutefois, ce système idéal d'une représentation minimale ne semble fonctionner que pour des mouvements monoarticulaires, et ne peut être généralisé à l'ensemble des mouvements. Le rôle du feed-back, même s'il n'intervient qu'en complément du *feedforward*, est en tout état de cause indispensable à la régulation des mouvements.

Dans la réalité, les mécanismes de production des mouvements sont loin d'être linéaires et nécessitent par conséquent une adaptation des commandes à chaque situation nouvelle. Le modèle interne joue le rôle d'un « comparateur » qui vérifie en ligne le degré de concordance entre le mouvement projeté, dont l'image est constituée par la copie d'efférence, et le mouvement réel, décrit par les réafférences nées de l'exécution. Ce mécanisme présente, entre autres avantages par rapport à une régulation en feed-back, celui de comporter des délais beaucoup plus courts pour contrôler l'exécution d'un mouvement.

Alors que les systèmes autorégulés comme ceux qui produisent l'activité réflexe sont des systèmes énergétiquement fermés, au sens où l'énergie nécessaire à la réponse est présente dans le stimulus ou dans la perturbation qui provoque l'écart par rapport à la référence, le mouvement volontaire procède d'un système ouvert dont l'énergie vient de l'intérieur. C'est à ce titre que son origine endogène lui confère un caractère nouveau, informatif. Il procède d'une intention construite par le sujet, d'une représentation du but à atteindre, qui sont ici les éléments déclencheurs du processus. Cette vision des choses ne fait cependant pas l'unanimité : d'autres théories sur l'origine de l'action volontaire conservent la notion d'une référence à laquelle l'action serait asservie, et conçoivent le déclenchement d'une action comme l'effet d'un « besoin » que l'action aurait pour fonction de satisfaire. Paraphrasant l'*Esquisse* de Sigmund Freud, on pourrait exprimer les différents états de ce mécanisme en termes de désir : l'état activé serait un état désirant que l'action ramènerait à un état non désirant, à un état de satisfaction. Si tel était le cas, le mouvement volontaire deviendrait à son tour, comme le mouvement réflexe, l'agent d'une régulation, d'une homéostasie d'un niveau certes plus élevé, mais qui lui conférerait le même ancrage à une référence¹⁹.

La représentation anticipatrice

Même si les représentations d'action, comme je l'ai déjà fait remarquer à maintes reprises, n'aboutissent pas nécessairement à une action exécutée, elles jouent donc un rôle primordial dans l'exécution d'une action : elles anticipent le but de l'action et peuvent ainsi constituer un instrument de vérification de son bon déroulement et de l'atteinte du but, grâce au mécanisme de comparaison qui vient d'être décrit. J'ai déjà fait allusion aux modèles cybernétiques où un mécanisme en *feedforward* guide un mobile vers sa cible, tandis qu'un mécanisme en *feed-back* compense périodiquement les écarts par rapport à la cible. Ce mécanisme, qui, tel qu'il est présenté ici, paraît fruste et indifférencié, a été l'objet de nouveaux développements. Les ingénieurs savent que l'information sur le fonctionnement d'une machine fournie par des capteurs périphériques est tardive et bruitée : ils ont en réalité besoin d'une estimation de l'état souhaité de la machine lorsqu'elle fonctionnera, avant même qu'elle atteigne cet état. Cette estimation peut être obtenue en disposant d'un « suivi continu²⁰ » des signaux de commande. Les signaux de *feed-back*, lorsqu'ils arrivent, sont alors combinés en ligne avec les signaux de commande pour améliorer l'estimation et rattraper de possibles erreurs de commande. Ce type de modèles, dont le plus connu est le « *forward model* » de Daniel Wolpert²¹ (figure 3.3), est clairement dans la continuité de ceux de la copie d'efférence et de la décharge corollaire. Leur propriété nouvelle est non plus seulement d'anticiper une action en cours d'exécution, mais plus encore de prédire une action sans l'exécuter. La fonction du *forward model* devient en un mot celle de « simuler » l'action qu'il représente. Nous sommes ici très proches de ce que doit être une représentation d'action²².

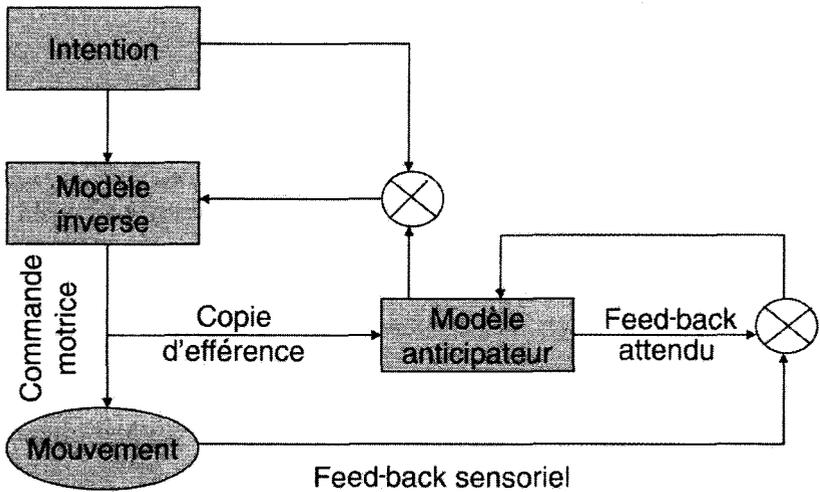


Figure 3.3. Représentation schématique du suivi continu (monitoring) d'une action.

L'action « désirée » correspondant à l'intention est convertie en un modèle inverse qui possède un format moteur compatible avec le système d'exécution : c'est là que s'élaborent les aspects cinématiques du futur mouvement. La commande motrice qui en est issue réalise les contractions musculaires appropriées et produit le mouvement du membre. Une copie de cette commande motrice (la copie d'efférence) est prélevée avant sa sortie vers les muscles : elle sert à la construction d'un modèle anticipateur idéal (forward model) de l'action désirée. Au moment de l'exécution, les signaux sensoriels produits par le mouvement (feed-back sensoriel) sont comparés au feed-back attendu selon le modèle anticipateur. Cette comparaison sert à améliorer le modèle et à l'ajuster aux contraintes de l'environnement rencontrées en cours d'exécution. Le contenu du modèle anticipateur est lui-même comparé à l'intention initiale, de manière à améliorer le modèle inverse et donc à assurer l'exécution d'un mouvement aussi proche que possible du mouvement désiré (d'après Wolpert et al., 1995).

La théorie de von Holst, où les ordres du système de commande sont comparés à leur effet final, ne dit pas autre chose. L'idée initiale de von Holst et de Sperry, la stabilité du monde visuel en dépit des mouvements des yeux, a été étendue à d'autres domaines très éloignés de la coordination visuo-motrice. Un exemple illustratif est celui du traitement différentiel par le cerveau d'un animal de sons produits par l'animal lui-même et de sons provenant de l'exté-

rieur. Muller-Preus et ses collaborateurs ont remarqué que les neurones du cortex auditif d'un singe ne répondent pas aux vocalises émises par l'animal, alors même qu'ils répondent à des sons semblables émis par un congénère²³. Cette atténuation des effets d'un son autoproduit a également été observée chez l'homme dans une expérience de neuro-imagerie : un son résultant d'un mouvement effectué par le sujet évoque une activation de son cortex temporal plus faible que le même son provoqué par une source indépendante de lui²⁴. Ce résultat, avec d'autres concernant le traitement cortical du langage autoproduit par comparaison avec le langage produit par un autre locuteur, sera l'objet de discussions dans un autre chapitre. L'interprétation de ces données est que la copie de la commande motrice influence le traitement des conséquences de cette commande (un son, un déplacement du monde visuel) par les aires sensorielles correspondantes. L'anticipation des effets qui vont résulter de l'action autoproduite a pour fonction de les atténuer ou même de les annuler. L'être vivant mobile perturbe en effet son environnement par sa propre activité, et se trouve confronté au problème d'identifier l'origine de cette perturbation. S'il doit compenser ou annuler les perturbations dont il est la cause, il doit au contraire répondre de manière adaptée à celles qui proviennent de causes extérieures.

Toutefois, ce mécanisme ne se limite pas à l'élimination d'effets parasites. En permettant de différencier les effets sur les systèmes sensoriels qui résultent d'un mouvement autoproduit de ceux qui résultent d'une réponse à une stimulation extérieure, il constitue du même coup un puissant moyen d'identification de l'origine de ces effets. Au-delà du mécanisme compensateur dont rendent compte les théories de von Holst et de Sperry, le problème de l'identification de la cause des perturbations devient en fait celui de la distinction entre un « soi » générateur de sa propre activité et un « non-soi » étranger et indifférencié.

Neuroanatomie des modèles internes

La plausibilité de l'existence de modèles internes susceptibles de prédire et d'anticiper les résultats d'une action est encore renforcée par les données tirées de travaux récents en neurosciences cognitives qui se sont attaqués au double problème de déterminer à la fois d'où part la copie d'efférence et vers quelles structures elle se propage pour exercer son effet anticipateur.

Le point de départ de la copie d'efférence devrait en principe se situer dans une des régions où s'élaborent les commandes de l'action. Mais, comme nous l'avons vu, celles-ci sont multiples : en remontant vers la source, on trouve d'abord le cortex moteur primaire lui-même, puis les aires prémotrices, enfin le cortex préfrontal, sans oublier les ganglions de la base. Hans-Lukas Teuber avait suggéré que la décharge corollaire, dont il faisait le marqueur physiologique du caractère « volontaire » des actions autoproduites, prenait son origine dans le cortex préfrontal²⁵. Des données plus récentes résultant d'une expérience de stimulation corticale mettent l'accent sur le rôle de la partie dorsale du cortex prémoteur, la SMA. La technique utilisée par les expérimentateurs est celle de la stimulation transcrânienne par induction magnétique (TMS). Appliqué au cortex moteur primaire, ce type de stimulus provoque la contraction des muscles correspondant à la région stimulée. En revanche, quand il est appliqué à des régions éloignées du cortex moteur (aire de Broca, cortex pariétal, etc.), il tend à perturber la fonction de la région stimulée, comme si l'on pratiquait une sorte d'inactivation transitoire. La région de la SMA a donc été stimulée de cette façon dans une expérience où le sujet devait estimer l'intensité d'une sensation provoquée par son propre mouvement volontaire. L'expérience comportait deux conditions : dans la première, la zone du cortex moteur contrôlant les

doigts était stimulée au moment où le sujet exécutait un mouvement de l'index. Cette stimulation provoquait une brusque contraction d'un muscle de l'index (un potentiel évoqué moteur). Le sujet devait comparer l'intensité de la sensation résultant de cette contraction avec celle qui résultait de la même stimulation, mais appliquée alors qu'il était au repos. La sensation résultant de la stimulation pendant le mouvement était jugée moins forte que celle appliquée au repos, ce qui est en accord avec l'hypothèse qui prévoit que la copie d'efférence contemporaine d'un mouvement volontaire aboutit à atténuer ou à supprimer les sensations qui résultent de ce mouvement. Dans la seconde condition, la stimulation du cortex moteur était précédée d'une autre stimulation appliquée au niveau de la SMA : le résultat était que l'effet d'atténuation de la sensation noté dans la première condition disparaissait, ce qui semble indiquer que l'inactivation transitoire de la SMA par la stimulation empêchait la formation et la propagation de la copie d'efférence²⁶.

Quelle que soit l'origine de la copie d'efférence, sa destinée est d'être ensuite confrontée aux réafférences nées du mouvement correspondant. Les régions où pourrait s'effectuer la comparaison entre ces deux types de signaux ont principalement été localisées dans le cervelet et le cortex pariétal postérieur. Concernant le cervelet, ce rôle de comparateur est considéré par de nombreux théoriciens comme étant sa fonction principale. Le cervelet reçoit en effet des informations sur la commande motrice par l'intermédiaire de collatérales issues des fibres corticospinales en provenance du cortex moteur ; il reçoit également des informations sur le déroulement du mouvement par l'intermédiaire des afférences proprioceptives provenant des muscles des membres ; enfin, il reçoit des informations visuelles sur les effets des mouvements sur le monde extérieur. En retour, le cervelet se projette directement sur le cortex moteur dans son ensemble, y compris le cortex moteur primaire²⁷. En suivant cette description, on voit se dessiner dans la réalité anatomique le

schéma théorique du modèle interne tel qu'il est représenté plus haut par la figure 3.3.

Il en est de même, *mutatis mutandis*, avec le cortex pariétal postérieur, comme on a pu le constater lors des descriptions qui ont été faites de sa participation au contrôle des actions : il reçoit la copie des commandes motrices en provenance du cortex prémoteur, ainsi que les informations proprioceptives et visuelles sur le déroulement des mouvements. En retour, il se projette lui-même sur le cortex prémoteur. Des expériences utilisant la neuro-imagerie chez des sujets sains et qui seront décrites en détail plus loin apportent une démonstration du rôle de comparateur que pourrait jouer cette région. Ces expériences ont montré que le cortex pariétal postérieur s'active fortement lorsque la concordance entre les mouvements exécutés par le sujet et les réafférences visuelles provenant de ces mouvements est systématiquement altérée. C'est lorsque les sujets ne reconnaissent plus leurs propres mouvements que l'activation est la plus forte, comme si le cortex pariétal cherchait à rétablir la corrélation entre les différents signaux résultant de ces mouvements. Telle est bien en effet la fonction principale d'un modèle interne de l'action²⁸.

Les discussions sur l'origine de l'action conduisent inévitablement à rechercher l'existence de sensations produites par la naissance d'une action. Les partisans d'une origine endogène ont d'abord accordé une grande importance aux sensations que l'on peut ressentir en cas de fatigue ou de paralysie (les sensations d'innervation), et qui constitueraient une preuve de l'existence de commandes centrales indépendantes des influences extérieures. Plus récemment, une théorie de l'action fondée sur des données expérimentales et non plus sur la seule introspection a été proposée. Cette théorie postule que l'action procède d'un modèle interne (d'une représentation) qui anticipe et contrôle son déroulement.

CHAPITRE 4

L'action vue de l'intérieur

« Avoir des représentations et pourtant n'en être pas conscients, il semble que cela comporte contradiction. Comment savoir en effet que nous avons ces représentations si nous n'en sommes pas conscients ? »

« Que le champ des représentations obscures chez l'homme soit immense, que, pour ainsi dire, sur la grande carte de notre esprit, seules quelques places soient illuminées, voilà qui peut nous inspirer de l'émerveillement à propos de nous-mêmes. Le champ des représentations obscures en l'homme est le plus étendu. »

Emmanuel KANT,
Anthropologie du point de vue pragmatique, 1798.

Dans les chapitres précédents, j'ai envisagé les représentations d'action comme des entités vides, sans me préoccuper de leur contenu. La notion de modèle interne permettait de concevoir leur organisation interne, leur fonctionnement à partir de l'interaction entre les signaux endogènes de la commande motrice et les signaux sensoriels d'origine périphérique. Cette même notion permettait de rendre compte de propriétés inhérentes au concept de représentation, stockage de l'information sur le mouvement à venir ou prédiction des effets de l'action sur l'organisme et sur l'environnement. Elle permettait enfin d'envisager une *simulation* de l'action et de ses effets qui soit détachée de l'exécution.

La réalité biologique de l'action, cependant, est faite de forces, de déplacements, de contraintes mécaniques, de coordinations, et sa représentation doit nécessairement contenir

un ensemble de règles et de procédures qui préfigurent d'une manière ou d'une autre cette réalité. Ce contenu a été peu exploré jusqu'ici, si l'on excepte les tentatives des partisans des images kinesthésiques, dont on a montré qu'elles ne pouvaient rendre compte du caractère nécessairement anticipatoire d'une représentation. Quant aux modèles internes qui, eux, remplissent cette condition, on sait qu'ils se construisent à partir d'une copie des commandes motrices, mais, à ce stade de l'analyse, on ne sait encore rien sur le contenu de cette copie. L'enjeu de ce chapitre est donc double : d'une part, tenter de donner une description du contenu de la représentation d'actions à partir de données expérimentales ; d'autre part, déterminer le rôle que ce contenu confère à la représentation pour déterminer la forme de l'action. Cette description devra enfin tenir compte de la propriété remarquable de nombreuses actions d'être bifaces, c'est-à-dire d'être situées entre des agents qui les exécutent et des observateurs qui les regardent. Cette propriété fait de la représentation de ces actions une structure interchangeable qui peut être commune à plusieurs agents. Pour cette raison, la description qui va être faite de son contenu ne s'arrêtera pas aux actions du seul agent qui les produit. Je l'étendrai, pour la première fois dans cet ouvrage, à la représentation que nous nous faisons des actions de ceux que nous voyons agir autour de nous.

Représentation et intention

Le contenu d'une représentation d'action traduit le caractère intentionnel de l'action représentée. Une action est par définition dirigée vers un but, et l'atteinte de ce but est l'objet de l'intention de son auteur. John Searle, au début de son livre *L'Intentionnalité*, rappelle que, « si j'ai une intention, elle est nécessairement intention de faire quelque

chose¹ ». L'intention ne se réduit pas à la décision de faire : elle comporte une représentation de ce qui doit être fait, préalable à l'exécution. Searle fait ici une distinction critique entre ce qu'il appelle les « intentions préalables » (*prior intentions*) et les « intentions motrices » (*intention in action*). Les intentions préalables concernent des actions dirigées vers un but à long terme, sans rapport avec l'environnement immédiat, un but absent, voire abstrait. L'intention préalable de boire un café, par exemple, suppose la mise en œuvre de nombreuses étapes intermédiaires pour parvenir au but : chercher des pièces de monnaie, se rendre dans la pièce où se trouve la machine à café, sélectionner le type de boisson, etc. D'autres exemples – aller à la banque pour retirer de l'argent – pourraient concerner des buts encore plus lointains et comporter un nombre encore plus grand d'étapes. Chacune de ces étapes, cependant, requiert une intention plus locale, correspondant à un mouvement isolé ou à une courte séquence de mouvements englobés dans le plan de l'action à plus long terme : ce sont les intentions motrices. Dans l'intention de boire un café sont contenues des intentions plus limitées et plus implicites, comme l'intention de mettre une pièce de monnaie dans la fente de la machine, ou de saisir la tasse une fois pleine, etc. À la différence des intentions préalables, les intentions motrices concernent des actions simples dirigées vers un but présent et accessible dans l'environnement immédiat de l'agent. Notez bien que la différence entre les deux formes d'intention ne repose pas seulement sur la complexité ou le nombre d'étapes de l'action correspondante. C'est ce qu'illustre l'exemple suivant : imaginez que vous assistez à une réunion qui doit se conclure par un vote ; pendant la réunion, vous formez l'intention de voter oui (une intention préalable) ; au moment précis du vote, vous levez le bras droit pour indiquer que vous votez oui. Vous accomplissez donc votre intention préalable de voter oui en levant le bras droit. Mais la cause directe du mouvement du bras à cet instant précis, ni avant ni après, est une intention motrice

limitée à ce seul mouvement. Dans cet exemple, les deux formes d'intentions, bien que clairement distinctes, sont réalisées par un seul et même mouvement. Ce qui les différencie n'est donc pas la complexité de l'action à exécuter, c'est leur contenu conceptuel : l'intention de voter oui comporte un contenu conscient et fait partie d'une représentation explicite, résultant d'un choix délibéré qui s'exprime accessoirement en levant le bras, tandis que l'intention de lever le bras au moment voulu aboutit à un geste automatique sans réel contenu conscient. Une autre différence, qui paraît évidente dans cet exemple, et sur laquelle je reviendrai, est qu'on peut facilement s'abstenir de traduire une intention préalable en action, alors qu'il est difficile, voire impossible, d'interrompre la mise en exécution d'une intention motrice.

La distinction qui vient d'être faite entre intention préalable et intention motrice permet de clarifier, au moins provisoirement, le contenu d'une représentation d'action. La formation d'une intention préalable suppose l'existence d'un contenu conceptuel, fait de connaissances sur l'environnement, d'une estimation des conséquences positives ou négatives de l'action envisagée, d'une optimisation de la séquence des étapes nécessaires à l'accomplissement du but. Ce type de contenu sera analysé dans un chapitre ultérieur. En revanche, ce contenu conceptuel ne comporte pas de détails sur la façon d'exécuter chacun des mouvements qui composent la séquence. Cela ne signifie pas que de tels détails ne fassent pas partie de la représentation de l'action : ils sont présents, mais à un niveau différent, celui où s'élaborent les intentions motrices. Il s'agit d'un niveau plus proche de l'exécution, à faible contenu conceptuel et à riche contenu moteur. Je reviendrai au cours de ce chapitre sur les raisons de la séparation entre contenu conceptuel et contenu moteur au sein de la même représentation.

La partie motrice, non conceptuelle, de la représentation, parce qu'elle est responsable de mouvements dirigés vers un but extérieur immédiat et visible, est largement cons-

truite à partir d'informations visuelles. À ce titre, la partie motrice est en réalité souvent « visuo-motrice » : elle encode les propriétés visuelles des objets impliqués dans l'action et anticipe les effets des mouvements sur le monde visuel. Ces caractéristiques visuo-motrices renvoient à la description du cerveau moteur dans le premier chapitre, où il était question des propriétés visuelles de certains neurones du cortex prémoteur, plus spécifiquement dans le cortex prémoteur ventral (PMv). Les propriétés visuelles des neurones du PMv, on le sait aussi, sont la conséquence des connexions de cette région avec la région pariétale postérieure. Ainsi se constitue un réseau unissant deux régions corticales où sont représentés à la fois les attributs des objets vers lesquels se dirige l'action et les procédures motrices responsables de cette action. Une telle représentation visuo-motrice ne doit pas être confondue avec le mécanisme qui aboutit à la perception consciente des objets. La perception consciente se fonde sur les attributs « sémantiques » des objets visuels, ceux qui servent à leur identification et à leur reconnaissance. La fonction des représentations visuo-motrices n'est pas d'acquérir des connaissances explicites, mais plutôt d'opérer de manière rapide et automatique à partir d'un « savoir » implicite sur ces objets (figure 4.1A). Les attributs qui y sont représentés, de taille, de forme ou d'orientation, sont ceux qui définissent la disponibilité d'un objet pour l'action au moment où il doit être saisi, transporté, manipulé ou transformé. Ce sont des attributs pour l'action, « pragmatiques » en quelque sorte².

La découverte du rôle visuo-moteur du cortex pariétal postérieur chez l'homme remonte au début des années 1900, lors de la description par Rudolf Balint d'un patient porteur d'une lésion bilatérale de la jonction pariéto-occipitale. Tout en étant resté capable d'identifier les objets, ce patient était devenu incapable de les localiser dans l'espace et de les atteindre avec ses mains ou d'y fixer son regard. Il a été montré par la suite qu'une lésion limitée au lobule pariétal supérieur d'un côté entraîne l'incapacité d'atteindre et de saisir les

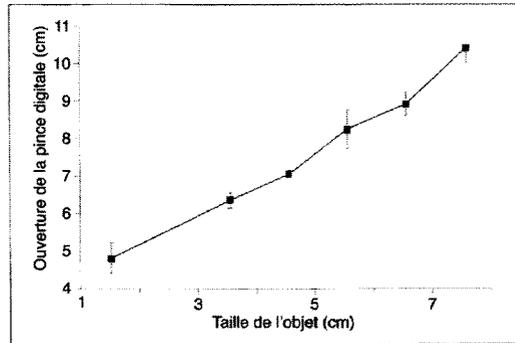
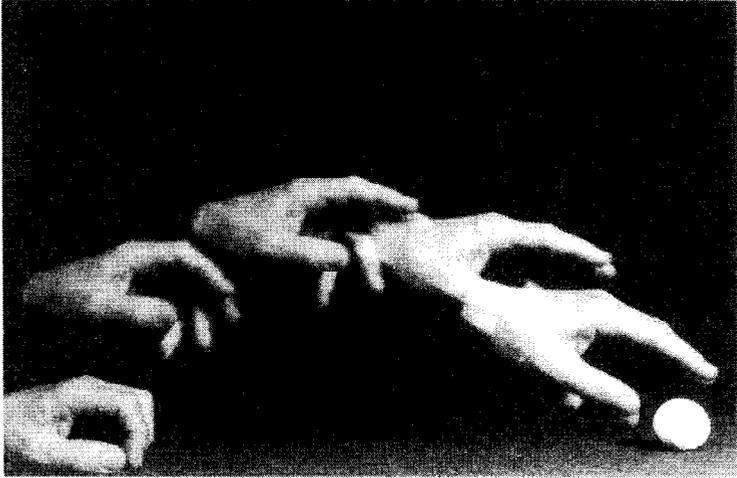


Figure 4.1A.

La chronophotographie d'un mouvement de saisie manuelle montre la préformation progressive de la main au cours du mouvement de transport de la main vers l'objet à saisir. Cette préformation est illustrée par les dessins superposés des postures de la main à différents stades du transport de la main vers l'objet, montrant la sélection des doigts, l'ouverture de la pince digitale et sa fermeture débutant avant le contact avec l'objet. Ces mouvements des doigts qui anticipent la saisie proprement dite traduisent l'existence d'une représentation visuo-motrice où sont codés les paramètres de l'objet. En particulier, l'ouverture maximale de la pince pendant le transport code de manière précise la taille de l'objet à saisir : le diagramme montre la corrélation linéaire entre amplitude de la pince et taille de l'objet. La théorie des schémas, illustrée par la figure 2.4., propose la décomposition de ce mouvement de saisie manuelle en éléments (schémas) coordonnés entre eux.

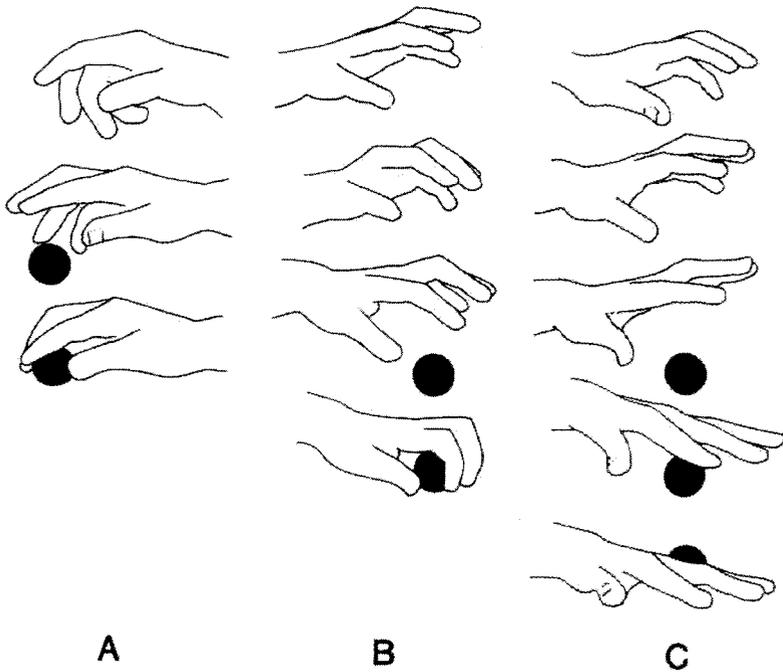


Figure 4.1B.

Cette partie de la figure illustre un cas d'ataxie optique de la main gauche chez une patiente atteinte d'une lésion du lobule pariétal supérieur du côté droit. A : postures de la main droite, normale, à différents stades d'un mouvement de saisie d'un objet. B, C : postures de la main gauche, ataxique, au cours de deux mouvements de saisie. Notez la pauvreté ou même l'absence de préformation de la main, ainsi que les erreurs de localisation par rapport à l'objet (d'après Jeannerod, 1988).

objets avec la main du côté opposé à la lésion. Cette lésion, qui interrompt la voie entre le cortex occipital et le cortex prémoteur, affecte de manière spécifique la transformation visuo-motrice, ce qui se traduit par la classique « ataxie optique » (figure 4.1B). Je reviendrai de manière détaillée au chapitre 7 sur la distinction, au sein du système visuel, entre deux sous-systèmes aux fonctions différentes : la voie « dorsale », représentée par les connexions occipito-pariétales, impliquée dans la transformation visuo-motrice, et la voie « ventrale », occipito-temporale, celle qui assure la reconnais-

sance explicite des objets³. Ces données cliniques ont depuis été confirmées par des expériences de neuro-imagerie chez des sujets sains, montrant une activation très spécifique de la partie antérieure du sillon intrapariétal lors de mouvements de préhension dirigés vers un objet visuel.

La représentation d'une action n'est donc pas une structure homogène : elle comprend une partie consciente et conceptuelle et une partie non consciente et motrice. Dans la partie conceptuelle est représenté le but final de l'action qui pourra éventuellement faire l'objet d'une intention préalable ; dans la partie motrice sont représentés les buts immédiats et susceptibles d'être atteint de façon automatique. La coexistence de ces deux modalités de fonctionnement posera évidemment la question de savoir s'il s'agit de compartiments étanches ou si des passages sont possibles de l'un à l'autre. Avant d'apporter la réponse à cette question (aux deux chapitres suivants), je vais me concentrer sur une description détaillée de la partie motrice de la représentation.

Action visible, action masquée

La plupart, sinon la totalité des caractéristiques des mouvements dirigés vers un but ont été décrites à partir de mesures effectuées sur la trajectoire de ces mouvements. La description de la « séquence principale » (accélération, vitesse, position) est la base de nos connaissances sur la cinématique des mouvements biologiques en général et des mouvements humains en particulier. La cinématique d'un mouvement, qui reflète les commandes motrices émises par le cerveau moteur, entre en interaction avec le champ de forces (pesanteur, force centrifuge, force de Coriolis, etc.) que constitue l'environnement physique dans lequel l'action se déroule. À cela s'ajoute l'interaction avec des forces internes nées des propriétés viscoélastiques des muscles et des articulations qui opposent une résistance au mouvement. La résultante de

cette équation complexe est la forme particulière que prennent les mouvements biologiques, qui se différencient radicalement des déplacements produits par des systèmes mécaniques comme les robots. Les mouvements biologiques ont d'abord un profil cinématique asymétrique, avec une phase de décélération plus longue que la phase d'accélération, qui leur donne une allure amortie : cette propriété concerne aussi bien les mouvements dirigés vers un but visible que les mouvements exécutés sans but visible, comme les gestes expressifs ou les gestes de pantomime. Les mouvements biologiques se distinguent également par leur géométrie, qui doit respecter les contraintes biomécaniques imposées par l'anatomie, problème qui n'existe pas pour les robots. Les rotations articulaires ont en effet un rayon d'action limité, ce qui exige, lorsque la rotation d'une articulation arrive à sa limite, que d'autres articulations soient mobilisées et que d'autres degrés de liberté soient mis en jeu. Ce fait est particulièrement évident dans une catégorie de mouvements qui me serviront d'exemple par la suite, les mouvements manuels de préhension d'objets. Considérez la saisie d'un objet entre le pouce et l'index avec la prise de précision dans deux conditions différentes. Une des conditions de saisie est dite « facile » : la prise s'effectue dans le plan de la table avec l'avant-bras en position intermédiaire entre pronation et supination, tandis que l'objet à saisir est placé de telle sorte que l'axe d'opposition, formé par la ligne qui joint le pouce et l'index, fait un angle d'environ 45° avec le plan du corps, ce qui correspond à la position naturelle de la main sur l'avant-bras. L'autre condition est dite « difficile » : l'objet est placé de telle sorte que l'axe d'opposition est parallèle au plan du corps. Dans ce dernier cas, la saisie implique non seulement une extension exagérée du poignet, mais aussi une rotation de l'épaule. Considérez maintenant le temps nécessaire pour effectuer la saisie de l'objet dans les deux conditions : la durée du mouvement mesurée dans la condition difficile est plus longue que dans la condition facile. Cette

différence reflète la mise en jeu, dans la condition difficile, des degrés de liberté supplémentaires du poignet et de l'épaule. Les contraintes imposées au système moteur par l'anatomie doivent impérativement être anticipées dans la représentation de l'action pour que le mouvement soit correctement adapté à son but dès le départ, et cette adaptation a un coût en termes de quantité de calculs qui s'exprime par une augmentation de la durée⁴.

La description ci-dessus se rapporte à l'action visible, telle qu'elle apparaît lorsqu'elle est exécutée. Le but que je me suis fixé ici, toutefois, est plus ambitieux : il est de décrire le contenu de la représentation qui l'a précédée. On peut certes inférer ce contenu à partir des données cinématiques et remonter, par transformation inverse, vers la commande motrice. Une observation faite par Ron Marteniuk illustre cette possibilité : l'expérience consistait pour le sujet à saisir un jeton placé devant lui pour ensuite, selon une instruction qui lui était donnée avant son mouvement, soit le jeter dans une boîte, soit le placer dans une fente ajustée. La durée et la vitesse du mouvement de saisie commun aux deux situations ont été mesurées : le mouvement de saisie qui précédait l'action de jeter était plus brusque et plus rapide que celui qui précédait l'action de placer. En d'autres termes, la différence entre l'intention motrice de jeter ou de placer était déjà présente, sous la forme d'une différence de cinématique, dans l'intention préalable précédant le premier mouvement⁵. Toutefois, une meilleure solution pour décrire le contenu de la représentation consiste à l'aborder en tant que telle, sans passer par le mouvement exécuté. En effet, la notion selon laquelle la représentation d'une action anticipe son exécution, et donc qu'elle lui préexiste, suggère qu'elle peut être en quelque sorte détachée de l'action et avoir son existence propre. Cette hypothèse tient en une phrase : elle postule qu'il existe une continuité entre la représentation, le stade où l'action est encore masquée, et l'exécution, qui rend l'action visible, de telle sorte qu'une action visible est nécessairement

précédée d'un état où elle est masquée, tandis qu'une action masquée n'est pas nécessairement suivie d'un état où elle devient visible. Selon cette hypothèse, représentation et exécution sont un seul et même processus sans rupture entre les deux : le passage de l'une à l'autre se fait de manière progressive et insensible de telle sorte que, lorsqu'une représentation est formée, l'action est déjà en route, qu'elle soit finalement exécutée ou non. Il s'agit là, reconnaissons-le, d'une hypothèse forte puisqu'elle admet à la fois qu'une représentation est en continuité directe avec un comportement, qu'elle partage avec lui les mêmes mécanismes et qu'enfin elle peut exister indépendamment de son expression physique. Les paragraphes suivants tentent d'apporter des éléments en faveur de cette hypothèse.

Le contenu cinématique de la représentation motrice

Les psychologues s'interrogent depuis longtemps sur la possibilité d'étudier les processus mentaux qui précèdent l'action. Les travaux sur les sensations d'innervation en sont un exemple, mais on a vu que ces sensations restent difficiles à objectiver du fait de leur fugacité (voir aussi le chapitre 7). Un autre phénomène, celui des images mentales d'action ou « images motrices », a été fréquemment utilisé pour cette approche. Les images motrices, des actions « en pensée », ne correspondent pas exactement à la définition de la représentation motrice, du fait de leur caractère conscient. Mais, comme la suite va le montrer, elles ne sont que la contrepartie consciente des processus normalement non conscients qui se déroulent lors de la programmation et de la préparation d'une action. Les études qui utilisent ce paradigme se sont d'ailleurs progressivement transformées, grâce à la mise au point de nouveaux protocoles expérimentaux, de telle sorte

que la participation consciente du sujet se réduit à sa plus simple expression et que celui-ci en sait finalement moins sur sa propre pensée que l'expérimentateur qui enregistre ses réponses ! Du même coup, ce que les chercheurs qui utilisent cette approche continuent d'appeler l'imagerie motrice rejoint la catégorie des phénomènes automatiques qui prennent place avant l'exécution d'une action et qui servent à simuler cette action, qu'elle soit exécutée ou non.

Je prendrai de nouveau comme exemple la situation décrite plus haut avec les mouvements de préhension. Un objet est placé face au sujet selon une orientation variable, qui autorise soit une prise facile, soit une prise difficile. Cette fois, le sujet reçoit la consigne de ne pas exécuter l'action, mais seulement d'indiquer à chaque présentation de l'objet, au moyen d'une touche sur un clavier d'ordinateur, si la prise serait facile ou difficile (figure 4.2). Le temps mis pour donner la réponse se révèle être fonction de l'orientation de l'axe d'opposition qui devrait être utilisé si la prise avait réellement lieu. Les temps de réponse sont du même ordre que les temps de mouvement mesurés lors de l'expérience précédente où le sujet devait réellement saisir les objets, et sont donc plus longs pour les prises difficiles. Ce résultat suggère que les contraintes biomécaniques d'un mouvement sont prises en compte dès le niveau de la représentation qui prépare l'exécution, et non au moment de l'exécution proprement dite.

D'autres résultats du même ordre ont enrichi le contenu de la représentation motrice, jusqu'à permettre la description d'une véritable « cinématique mentale ». On retrouve ainsi dans la représentation des règles qu'on pensait inhérentes aux systèmes d'exécution, telle la loi de Fitts qui prédit une relation linéaire entre la difficulté d'une tâche motrice et sa vitesse d'exécution. On atteint plus vite une cible de grande taille placée à faible distance qu'une cible plus petite et plus éloignée, à condition toutefois que les consignes de précision soient respectées : on ne peut gagner en vitesse sans sacrifier

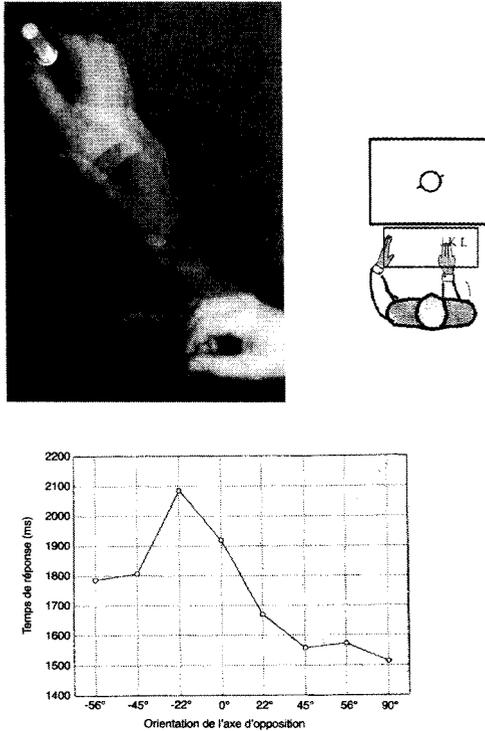


Figure 4.2. Simulation mentale d'un mouvement de saisie manuelle.

La chronophotographie montre l'exécution d'un mouvement de saisie dirigé vers un objet cylindrique. Notez que l'axe d'opposition (la ligne qui joint les extrémités du pouce et de l'index) se place spontanément dans une orientation à 45° environ par rapport au plan du corps. Cette orientation est la plus « facile » compte tenu de la forme de l'objet et de la mécanique du bras. Dans l'expérience de simulation mentale, le sujet est placé devant un objet qui porte des marques indiquant les emplacements où le pouce et l'index devraient se positionner si le mouvement était réellement exécuté. Il est demandé au sujet de ne pas exécuter le mouvement de saisie, mais seulement d'indiquer, en pressant une touche, si le mouvement serait « facile » ou « difficile » compte tenu de l'orientation de l'axe d'opposition imposé par les marques sur l'objet. Le temps de réponse est enregistré. Le diagramme indique les temps de réponse pour les différentes orientations. Notez que les temps les plus longs sont pour les orientations « difficiles » (0°, -22°), celles qui requièrent une position inconfortable du bras, tandis que les temps les plus courts sont pour les orientations « faciles » (45°, 56°) (d'après Frak et al., 2001). Ce résultat indique que les contraintes imposées par l'environnement à un mouvement de saisie sont encodées dans la représentation motrice qui précède l'exécution. Pendant la simulation mentale du mouvement, les réponses du sujet sont déterminées par le contenu implicite de cette représentation.

la précision, ce qui constitue une violation de la loi de Fitts, mais démontre du même coup sa validité⁶. Cette loi a longtemps été interprétée comme le reflet du temps nécessaire au traitement de l'information visuelle au cours du mouvement. Mais le fait qu'elle s'applique aussi dans le cas d'une action imaginée, comme le montre, entre autres, l'expérience ci-dessus avec les mouvements de préhension simulés où le temps de réponse augmente avec la difficulté de la tâche, indique qu'elle opère dès le niveau de la représentation. C'est là un argument très fort en faveur de la mise en jeu de mécanismes communs pour l'exécution et la simulation des mouvements⁷. On peut d'ailleurs penser que nous simulons inconsciemment et automatiquement tous nos mouvements avant de les exécuter, pour tester leur faisabilité, en quelque sorte, et éviter de nous lancer à chaque instant dans des actions maladroites, impossibles ou dangereuses.

Apostolos Georgopoulos et ses collaborateurs ont réussi à transposer ce paradigme de l'imagerie motrice chez le singe. Ils montraient brièvement à l'animal une cible lumineuse positionnée de façon variable sur un demi-cercle en face de lui. Au bout de quelques secondes, l'intensité lumineuse de la cible se modifiait, indiquant à l'animal qu'il devait diriger un levier qu'il tenait à la main soit vers la cible, soit dans une direction située à 90° par rapport à celle de la cible. Le mouvement à exécuter était indiqué à l'animal par un indice qui lui était donné au dernier moment. L'hypothèse avancée par les auteurs était que l'animal, avant d'exécuter le mouvement, devrait opérer mentalement une rotation de son bras pour le placer dans la bonne direction. L'activité de neurones du cortex moteur enregistrée pendant la durée entre la présentation de la cible et le mouvement exécuté par l'animal confirme pleinement cette hypothèse. On voit en effet la décharge de ces neurones se modifier progressivement : alors qu'au moment de la présentation de la cible les neurones codent pour un mouvement dans sa direction, au moment du changement d'intensité lumineuse la

décharge évolue progressivement jusqu'à coder un mouvement dans la direction requise. C'est alors seulement que le mouvement est effectivement exécuté par l'animal⁸. L'expérience de Georgopoulos a été une des premières à attirer l'attention sur l'activité du cortex moteur pendant le processus de représentation motrice. En fait, la relation entre l'imagerie motrice et la physiologie du système moteur était soupçonnée depuis longtemps. On peut d'ailleurs en faire l'expérience soi-même : essayez par exemple de penser au son de la lettre *b* en tenant la bouche grande ouverte ; vous constaterez que c'est beaucoup plus difficile que si vous tenez la bouche fermée. L'explication de ce phénomène est que, pour penser au son de la lettre *b*, qui est une labiale, il est nécessaire d'activer le réseau nerveux qui contrôle la contraction des muscles des lèvres, ce qui est impossible si ces muscles sont déjà engagés dans une action contradictoire⁹. Cette observation, avec d'autres, montre bien que les représentations d'action en général, et l'imagerie motrice en particulier, se constituent instantanément, en ligne en quelque sorte, sans faire intervenir d'informations stockées en mémoire. C'est ce qui différencie une représentation d'action d'une action mémorisée.

De ces considérations découle directement une prédiction intéressante et vérifiable : si, en simulant mentalement un mouvement, on active les voies nerveuses correspondantes, la répétition de cette opération mentale devrait aboutir à une facilitation de ces voies nerveuses. Ce sont en fait les constatations empiriques de la psychologie du sport qui ont apporté la confirmation de cette prédiction. La pratique de l'« entraînement mental » des sportifs a montré l'efficacité (longtemps discutée, mais aujourd'hui validée) de l'utilisation de l'imagerie motrice dans l'amélioration des performances physiques¹⁰. En laboratoire, on a pu observer que le fait de s'entraîner mentalement, en formant l'image mentale de serrer le poing, avait des effets comparables sur la force musculaire des muscles fléchisseurs des doigts qu'un entraînement

physique. Puisque aucune contraction musculaire n'était détectée au cours de l'entraînement mental, il fallait bien admettre que l'augmentation de la force musculaire constatée ne pouvait être due qu'à une facilitation de mécanismes situés en amont de la contraction musculaire, sur le trajet des commandes motrices au travers du cortex moteur, du cervelet et de la moelle. Il en va de même pour l'acquisition de tâches visuo-motrices demandant non pas de la force, mais de la précision. L'apprentissage d'un mouvement de précision peut être acquis de manière aussi efficace par un entraînement purement mental que par la pratique physique de la tâche. Dans une étude récente, on a pu observer qu'un entraînement mental où les sujets répétaient mentalement la tâche sans l'exécuter aboutissait aux mêmes performances, en termes de précision et de vitesse d'exécution, qu'un entraînement physique¹¹.

Une des questions posées par l'entraînement mental concerne la façon dont sont représentés la force à exercer pour effectuer un mouvement et son corollaire, l'effort à fournir pour vaincre la résistance opposée à cette force. Lorsque le mouvement est exécuté et que la force est réellement appliquée, la contraction musculaire qui en résulte nécessite une augmentation du métabolisme énergétique, ce qui se traduit par une augmentation de la ventilation et une accélération du rythme cardiaque. Que se passe-t-il lors d'un effort simulé ? Là encore, la prédiction fondée sur l'homologie entre action simulée et action exécutée se trouve confirmée. La simulation d'une action comportant un effort gradué produit une activation proportionnelle des fonctions normalement associées à l'effort musculaire : comme pour l'effort réel, la fréquence respiratoire et le rythme cardiaque s'accroissent au prorata de l'effort imaginé, en l'absence de toute activité musculaire et donc de toute augmentation du métabolisme énergétique¹² (figure 4.3). Ce résultat rejoint les observations faites par des auteurs anglais dès le début des années 1900, qui avaient constaté chez des coureurs à pied que leur rythme

cardiaque et leur rythme respiratoire s'accéléraient avant même le signal de départ de la course : ainsi l'organisme anticipait-il l'effort musculaire et se préparait à y répondre¹³. Le fait que le même phénomène soit observé avant l'effort comme au cours de l'effort simulé est bien en accord avec la nature anticipatrice de la représentation motrice.

On peut pousser ce raisonnement plus loin : si l'on sait que la force est un paramètre codé par les neurones du cortex moteur primaire, comme l'ont montré les travaux d'Ed Evarts dans les années 1960, la simulation mentale de mouvements devrait se traduire par une activation des neurones de l'aire 4. C'est ce que montrait l'expérience de Georgopoulos décrite plus haut. Chez l'homme, la mise en évidence de cette activation, qui a occupé de nombreux laboratoires depuis le milieu des années 1990, a bénéficié de l'introduction des méthodes de neuro-imagerie permettant de réaliser une cartographie du métabolisme cérébral chez des sujets sains. Tout en étant distinctes, l'anatomie fonctionnelle de l'exécution des mouvements réels et celle de la simulation de mouvements présentent de nombreuses ressemblances. Dans les deux situations, on observe l'activation du cortex moteur, du cervelet, des ganglions de la base, du cortex pariétal postérieur. Pendant la simulation, on observe en outre une activation dans les régions préfrontales. Au sein du cortex moteur lui-même, l'activation prédomine dans le cortex moteur primaire lors de l'exécution et dans les aires prémotrices lors de la simulation. L'activation du cortex moteur primaire pendant les mouvements simulés est donc plus faible que lors de l'exécution, mais elle concerne les mêmes volumes du cortex¹⁴. Comme pendant l'exécution, cette activation respecte la latéralisation hémisphérique de la commande motrice et la somatotopie de l'aire primaire : simuler un mouvement des doigts active la même région que s'il était réellement exécuté¹⁵. On aboutit aux mêmes conclusions lorsque l'activité du cortex moteur primaire est testée au moyen de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) :

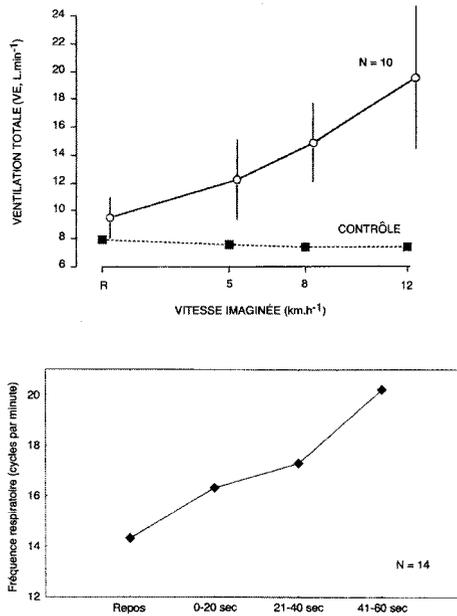


Figure 4.3. Modifications de la respiration au cours de la simulation mentale d'un effort.

L'expérience consiste à enregistrer les modifications des paramètres de la réponse à l'effort (rythme cardiaque et respiratoire, ventilation totale, consommation d'oxygène, etc.) chez un sujet courant à différentes vitesses (5, 8, 12 km/h) sur un tapis roulant. Le sujet est ensuite placé sur le tapis immobile et reçoit pour consigne de s'imaginer courant à une vitesse donnée. Des écouteurs lui transmettent à titre d'indice le bruit enregistré de l'appareil roulant à la vitesse demandée. Les courbes de la partie supérieure de la figure montrent, chez un groupe de 10 sujets, l'augmentation par rapport à la valeur de repos (R) de la ventilation totale (totalité de l'air inspiré, en litres par minute) pendant une course simulée à la vitesse de 5, 8 ou 12 km/h. La courbe avec les carrés noirs représente les valeurs de ventilation totale pour des sujets placés sur le tapis immobile et écoutant le bruit, mais sans recevoir d'instruction de simuler la course (d'après Decety et al., 1991). Ce résultat indique que la simulation mentale d'un effort active les mêmes mécanismes que ceux qui sont mis en jeu lors d'un effort réel. La courbe de la partie inférieure montre les variations de la fréquence du rythme respiratoire (en cycles/minute) chez un groupe de 14 sujets qui ont reçu pour consigne d'observer un acteur courant sur un tapis roulant à vitesse croissante. Le tapis accélère en une minute de la position de repos à la vitesse de 12 km/h. Notez l'augmentation régulière du rythme respiratoire des observateurs, mesuré toutes les 20 secondes (d'après Paccalin et Jeannerod, 2000). Ce résultat indique que l'observation d'une action comporte, au même titre que l'action imaginée, une simulation mentale activant les mécanismes mis en jeu lors d'un effort réel.

l'excitabilité du cortex, qui reflète son niveau d'activation, est augmentée de manière très spécifique dans la zone où sont représentés les muscles qui participent au mouvement simulé. Mais ce qui valide de la façon la plus convaincante la participation du système moteur dans son ensemble, y compris du cortex moteur primaire, dans la simulation de l'action, ce sont, encore une fois, les résultats obtenus avec l'entraînement mental. On ne peut relater toutes les expériences qui ont jalonné cette recherche. Une des toutes premières en date est celle d'Alvaro Pascual-Leone montrant que l'apprentissage mental de gammes sur un piano aboutit non seulement à améliorer la précision et la rapidité des mouvements des doigts, mais surtout à augmenter la surface de la zone excitable correspondante du cortex moteur testée par stimulation magnétique transcrânienne¹⁶ (figure 4.4). Ces résultats sont d'autant plus probants qu'ils sont maintenant exploités dans un but pratique, la réalisation d'interfaces cerveau/ordinateur. On peut en effet prélever au moyen d'électrodes les signaux électriques produits par les neurones du cortex moteur et s'en servir pour alimenter un dispositif robotique. Andrew Schwartz a réussi à apprendre à des singes à mouvoir un bras artificiel en simulant un mouvement de leur propre bras : l'animal peut ainsi, par sa seule pensée, saisir un morceau de nourriture à l'aide du bras artificiel et le porter à sa bouche. Ce résultat spectaculaire confirme pleinement la notion de simulation motrice et permet d'envisager la mise au point de neuroprothèses chez des sujets présentant des handicaps moteurs ; accessoirement, il démontre qu'un singe est capable de réaliser une image motrice aussi bien qu'un humain¹⁷.

La présence d'une activation du cortex moteur permet de rattacher à la notion de simulation, de façon quelque peu inattendue, d'autres formes d'actions masquées. On avait remarqué dès la fin des années 1990 que la seule observation d'outils, et non l'observation d'autres objets, entraînait une activation du cerveau moteur : la vue d'un outil suscite ou

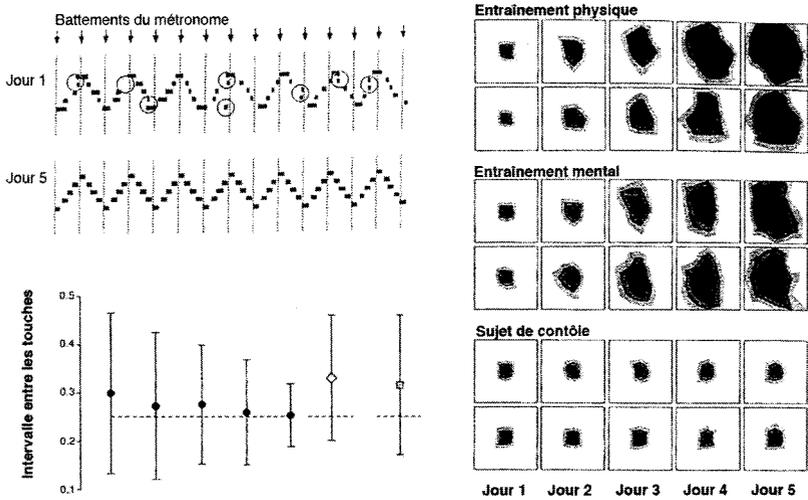


Figure 4.4. Modification de l'activité du cortex moteur au cours de l'apprentissage mental d'une action.

Deux groupes de sujets s'entraînent pendant 5 jours (Jour 1-Jour 5) à faire des gammes sur un piano. La partie gauche de la figure montre la performance de ces sujets avant et après entraînement. On voit la régularité de la séquence s'améliorer et le nombre d'erreurs diminuer. Dans la partie droite est représentée l'excitabilité du cortex moteur correspondant aux mouvements des doigts, mesurée par stimulation magnétique transcrânienne (TMS). L'excitabilité est représentée sous la forme d'une aire où les réponses motrices sont obtenues avec le seuil minimal (là où l'excitabilité est la plus forte). L'augmentation de la surface des aires correspond à une augmentation de l'excitabilité au cours du temps, aussi bien pour l'entraînement physique que pour l'entraînement mental. Le groupe de sujets de contrôle correspond à des sujets non entraînés placés devant le piano sans instruction particulière. Pour chaque groupe, la ligne supérieure représente l'excitabilité de l'aire correspondant aux muscles fléchisseurs des doigts, la ligne inférieure aux muscles extenseurs (d'après Pacual-Leone et al., 1995. Reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur).

appelle l'action qui l'utilise. Il en est de même avec la présentation visuelle ou auditive de mots d'action (surtout des verbes). Les mots de cette catégorie sont des descripteurs d'action, et le seul fait de les entendre évoque l'action qu'ils décrivent. Le fait que le cortex moteur primaire soit activé par l'audition ou la vision d'un de ces mots peut s'interpréter comme l'effet d'une simulation automatique de l'action cor-

respondante. De fait, comme pour l'imagerie motrice, l'activation du cortex moteur respecte la somatotopie : un verbe d'action impliquant la main (écrire) active préférentiellement la zone corticale de la main, tandis qu'un verbe d'action impliquant les jambes (courir) active la région du membre inférieur. En forçant l'interprétation, on pourrait aller jusqu'à dire que la simulation motrice déclenchée par un mot d'action fait partie du décodage du sens de ce mot : la mise en jeu du cortex moteur permettrait l'accès à son sens « pragmatique », c'est-à-dire à la description qu'il donne de l'action¹⁸.

La découverte d'une superposition, même partielle, des cartes fonctionnelles de l'action visible et de l'action masquée, pour reprendre les termes utilisés au début de ce chapitre, revêt une importance particulière. Elle indique que la représentation d'une action possède un « format moteur » qui épouse étroitement le fonctionnement de l'appareil moteur dans son ensemble, du cerveau aux muscles en quelque sorte : elle est dans le corps, *embodied*, selon le terme en langue anglaise. On peut faire ici, pour illustrer ce rapport au corps, une incursion dans un autre domaine de l'imagerie mentale, celui de l'imagerie visuelle. Chacun de nous peut tout à loisir évoquer l'image d'une personne ou d'un objet familier et contempler ou manipuler cette pensée en image. L'activité cérébrale enregistrée pendant cette activité cognitive se répartit dans diverses régions du cortex visuel, y compris dans le cortex visuel primaire. Puisque aucun message ne provient de la rétine pendant l'imagination visuelle, on doit admettre que l'activation du cortex visuel primaire ne se fait pas de bas en haut comme lors du traitement d'un message sensoriel, mais de haut en bas, à partir de zones du cortex plus proches de l'information visuelle mémorisée. Mais cette information mémorisée, pour retrouver ce qui donne à l'image son « format visuel », en particulier son organisation spatiale, doit repasser par les zones primaires, comme s'il s'agissait d'une nouvelle information sensorielle¹⁹. Dans le cas

de la représentation motrice, son format moteur lui permet d'être instantanément transformée en une intention motrice et éventuellement en une action exécutée de façon automatique. L'existence de ce format moteur est une condition de l'automatisme de la représentation motrice : son contenu cinématique ne parvient pas ou très peu à la conscience, ce qui est, comme je le montrerai par la suite, le garant de l'efficacité et de la rapidité des mouvements. On voit ici tout l'intérêt d'un système qui limite le domaine d'intervention de la conscience en séparant clairement le contenu moteur du contenu conceptuel d'une même représentation.

La simulation de l'action des autres

L'action dirigée vers un but est l'aboutissement momentané du processus interne qui la détermine. Elle est en même temps, du fait de son impact sur l'environnement, le début d'un processus interactif. L'action modifie, transforme, influence les événements du monde extérieur. Lorsqu'elle devient visible, elle véhicule des signaux qui peuvent être accessibles à d'autres individus et ainsi entrer dans le cycle d'une relation entre individus. La situation se renverse : l'action exécutée par un agent devient une action représentée par un spectateur, de telle sorte qu'on passe d'une représentation à l'autre, de celle de l'agent à celle du spectateur. Cette vérité fondamentale, depuis longtemps exploitée par la psychanalyse, est devenue plus récemment un objet d'étude pour les neurosciences cognitives. De nouveaux domaines se sont ouverts, qui constituent maintenant le cœur de la cognition motrice : imitation et apprentissage par observation, différenciation de ses propres actions par rapport à celles d'autres personnes, attribution d'une action à son auteur, compréhension et interprétation des actions des autres, pour ne citer que ceux qui ont trait à l'action.

Avant de revenir plus longuement sur ce caractère biface de l'action et sur ses implications pour la compréhension des représentations, je dois d'abord rappeler les modalités du traitement, par le système nerveux, de l'information véhiculée par les mouvements de nos congénères. Prenons un exemple : lorsque nous observons deux personnes en train de communiquer à l'aide du langage des signes, nous avons l'impression, si nous ne possédons pas nous-mêmes ce langage, d'une gesticulation sans signification. Cette information ne correspond pour nous à aucun code connu, et son traitement est limité à la seule apparence visuelle d'une séquence de mouvements. Toutefois, si nous observons ces mêmes gestes avec attention pour tenter de les imiter et de les reproduire, ils deviennent peu à peu familiers et prennent place dans notre répertoire. En d'autres termes, la vision des mêmes mouvements peut être l'objet de deux modes de traitement différents par le système nerveux, correspondant à l'activation de réseaux corticaux différents. C'est ce qu'a montré une expérience de neuro-imagerie où des séquences de mouvements empruntées au langage des signes ont été présentées à des sujets qui ignoraient tout de ce langage. Les sujets recevaient avant l'expérience l'instruction d'observer les séquences dans un but précis, qui était soit de les reconnaître par la suite parmi d'autres séquences, soit de les reproduire. Dans le premier cas, les zones activées étaient situées dans des régions traitant la perception des déplacements visuels, dans la partie latérale du cortex occipital, et la perception des parties du corps humain, dans le sillon temporal supérieur²⁰. Dans le second cas, l'activation était localisée dans le cortex prémoteur (figure 4.5). L'instruction donnée au sujet suffisait donc à elle seule à orienter le traitement d'un même mouvement soit dans une direction perceptive et consciente, soit dans une direction motrice et plus automatique²¹.

C'est cette modalité motrice du traitement de l'action des autres qui nous intéresse dans le cadre de ce chapitre. Les

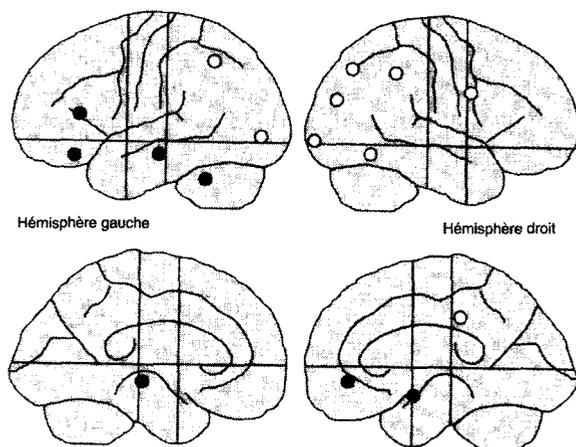


Figure 4.5. Neuro-imagerie de l'observation d'une action.

L'activité cérébrale (sous la forme du flux sanguin local mesuré par la tomographie par émission de positrons – TEP) est enregistrée chez un groupe de sujets observant des séquences de mouvements enregistrées sur des films vidéo. Les séquences peuvent représenter soit des actions identifiables (pantomimes d'actions simples, comme écrire, coudre, etc.), soit des gestes sans signification apparente (langage des signes). La tâche des sujets est de mémoriser les séquences dans le but soit de les reconnaître, soit de les imiter ultérieurement. Ici sont représentés sur des hémisphères cérébraux droit et gauche schématisés (vue latérale en haut, vue interne en bas) les foyers d'activation lors de l'observation de séquences identifiables (cercles pleins) ou de séquences sans signification apparente (cercles vides) (d'après Decety et al., 1997). Notez la répartition à prédominance « ventrale » (région inféro-temporale) de l'activation lors de l'observation de scènes identifiables, et la répartition à prédominance « dorsale » (lobe pariétal, cortex prémoteur) lors de l'observation de gestes sans signification : les premières peuvent être mémorisées par la voie sémantique, tandis que les seconds ne peuvent être mémorisés que comme des formes motrices.

mouvements produits par nos congénères ont en effet une apparence particulière qui les rend identifiables et reconnaissables. J'ai décrit plus haut certaines des caractéristiques qui leur donnent cette apparence. Une des démonstrations les plus spectaculaires de cette propriété est celle de Gunnar Johansson. Cet auteur avait eu l'idée de filmer un sujet équipé de voyants lumineux fixés à chacune de ses principales articulations (poignets, coudes, épaules, hanches, genoux, chevilles). Comme le sujet se trouvait dans l'obscurité et por-

tait par ailleurs une combinaison de couleur noire, seuls les voyants lumineux fixés à ses articulations étaient visibles. Lorsque le sujet était au repos, les voyants lumineux donnaient l'impression d'un ensemble de points sans ordre et sans signification particulière ; en revanche, dès qu'il se mettait en mouvement, les déplacements de ces voyants créaient des formes clairement identifiables. On pouvait alors déterminer sur les films si le sujet marchait, dansait, descendait ou montait des marches, etc. On peut même déterminer avec ce dispositif s'il s'agit d'un homme ou d'une femme²². Pour les spectateurs, en l'absence de vision du corps et des membres de l'acteur, toute l'information visible sur ses actions se trouvait dans la cinématique des mouvements. Johansson avait interprété l'effet produit par les mouvements de l'acteur en termes gibsonniens. Selon la thèse de Gibson, le système visuel extrait de l'information sur le monde environnant à partir du flux optique provoqué par nos déplacements ou par le déplacement de l'environnement visuel par rapport à nous²³. On peut maintenant fournir une autre interprétation de cette reconnaissance « cinématique », fondée sur la simulation des mouvements de l'acteur par le système moteur du spectateur : si ces mouvements sont en effet « compris » par un observateur, c'est parce qu'ils activent ses représentations motrices et non ses représentations perceptives conscientes, incapables de coder le contenu cinématique d'un mouvement. Une autre expérience confirme ce point : des mouvements d'un personnage présentés au moyen de films accélérés, de telle sorte qu'ils perdent leur caractère naturel, n'activent pas les mêmes régions corticales que les mêmes mouvements présentés à la vitesse normale. Dans le premier cas, les aires perceptives (sillon temporel supérieur, région occipito-temporale) sont activées ; dans le second cas, ce sont les aires prémotrices qui sont activées²⁴.

Seule l'activation automatique d'une représentation motrice (une simulation motrice) peut donc donner accès à la connaissance implicite d'une action exécutée par quelqu'un

d'autre. Cette affirmation prend tout son sens quand on considère d'autres composantes de la simulation de l'action, comme la mise en jeu du système végétatif. On a en effet découvert récemment que l'effort produit par un agent en cours d'action influence non seulement le rythme cardiaque et respiratoire de l'acteur lui-même, mais aussi celui de l'observateur qui assiste à cette action. (Ce résultat est illustré dans la figure 4.3 ci-dessus.) On peut difficilement imaginer une telle mise en jeu par la seule voie de la perception consciente : pour comprendre l'effort, il faut pouvoir l'éprouver soi-même²⁵. L'ensemble de ces données s'explique par le fait que les mouvements de l'agent procèdent de représentations motrices qui partagent le même format que celles que construit l'observateur lorsqu'il devient lui-même agent : comme ces représentations épousent les propriétés de systèmes moteurs communs aux deux, elles sont directement accessibles à l'un comme à l'autre. Le format moteur de la représentation d'un agent permet ainsi son transfert immédiat en mouvement exécuté, de la même façon que le mouvement exécuté peut être immédiatement transféré en une représentation motrice dans le cerveau de l'observateur. Le mouvement est ici le médium qui permet le passage d'une représentation à une autre, et donc d'un cerveau à un autre.

Cet échange de représentations est le fondement du concept de « représentations partagées », que j'aurai l'occasion de développer par la suite, mais qui peut déjà être illustré ici par une situation de la vie quotidienne. Considérez la situation maître/élève courante dans l'apprentissage d'une action complexe, comme le jeu d'un instrument de musique. L'élève observe le maître pendant sa démonstration, en sachant qu'il devra ensuite reproduire les mêmes gestes. Bien que restant immobile pendant cette démonstration, l'élève se construit mentalement une représentation des gestes du maître. Inversement, lorsque ce dernier observe son élève répétant ses propres gestes, il construit en lui-même une représentation de ce que fait l'élève. Si cette représentation

construite par observation se superpose dans son cerveau à celle de ses propres mouvements, le maître est « satisfait » ; en revanche, si l'élève produit une mauvaise performance, le maître « souffre » de l'écart entre les deux représentations et demande à l'élève de corriger son jeu. Cette situation imaginaire a le mérite d'expliquer l'interaction dynamique entre deux agents par l'intermédiaire de leurs actions et la compréhension mutuelle qu'ils peuvent retirer de cette communication. La condition est évidemment que les deux protagonistes partagent un répertoire moteur commun ou qu'ils construisent en commun ce répertoire par un processus d'apprentissage comme celui que je viens d'évoquer. On ne comprend bien que ce que l'on connaît déjà. C'est ce qu'a montré Julie Grèzes en enregistrant l'activité cérébrale chez des danseurs professionnels. Lorsqu'un danseur pratiquant la danse classique observait un autre danseur effectuant une performance de danse moderne, son cerveau – au niveau des zones prémotrices et pariétales qui font les unes et les autres partie du « système miroir » – s'activait moins que lorsqu'il observait une performance de danse classique, la réciproque étant vraie également²⁶. Pour poursuivre dans le domaine de l'expression artistique, rappelons qu'un des premiers théoriciens de la danse moderne, John Martin, avait tenté de formaliser la même notion de communication entre un danseur et son spectateur par l'intermédiaire de leurs représentations motrices, dont il faisait le fondement de la danse « expressionniste ». Il utilisait le terme de *metakinesis* pour rendre compte de l'étroite relation qui existe entre un mouvement physique et l'expérience personnelle, le tempérament, les facultés mentales et émotionnelles de celui ou de celle qui le produit. Selon ce concept, le spectateur pourrait comprendre ce qu'exprime le danseur parce que le mouvement rendrait accessibles des représentations communes à l'un et à l'autre²⁷. Ces propos rejoignent ceux de Theodor Lipps à la fin du XIX^e siècle, qui faisait de ce mécanisme d'*Einfühlung* (terme traduit en français par « empathie ») un moyen fondamental

d'accès au contenu implicite d'une œuvre d'art, à ce que l'artiste a voulu y exprimer, en un mot à son esthétique. La beauté, ce qui dans une œuvre d'art ne laisse pas indifférent, serait ainsi l'effet produit par une intériorité exprimée de manière authentique par l'artiste qui en est l'auteur. C'est le rôle que joue le mouvement chez le danseur. Lorsqu'il déclenche l'émotion esthétique du spectateur, il est le véhicule de la beauté²⁸.

Les neurones miroirs, dont il a déjà été question au chapitre 1, font partie depuis le début des années 1990 de la représentation de l'action et constituent une des bases de la notion de simulation motrice. Ces neurones sont donc activés aussi bien pendant l'exécution que pendant l'observation de la même action. Ils utilisent le même code pour signaler l'action de l'agent et celle de l'observateur : ce que l'observateur voit l'autre faire, il peut lui-même le faire, et inversement. Ils tiennent cette propriété de leur situation anatomique. Du côté visuel d'abord, ils reçoivent, par l'intermédiaire du cortex pariétal postérieur, lui-même connecté avec les zones inférotemporales et le sillon temporal supérieur, des informations sur les mouvements des différentes parties du corps. Du côté moteur, ils sont connectés au cortex moteur primaire où sont codées les règles motrices qui déterminent le format moteur de l'action. Que le sujet soit l'observateur ou l'agent, ce sont les neurones miroirs homologues dans les deux cerveaux qui sont activés, condition pour que la représentation de l'action observée et celle de l'action exécutée procèdent des mêmes règles motrices. À ce titre, les neurones miroirs constituent à la fois une illustration frappante du concept de représentation partagée et une illustration des limites de ce concept. En effet, si, comme cela semble être le cas, une proportion importante de ces neurones, ceux que Rizzolatti appelle les neurones miroirs « congruents », présentent le même niveau d'activité pour une action observée que pour une action exécutée, ce mécanisme ne peut permettre à lui seul de distinguer une action autoproduite d'une action

effectuée par un autre agent. Il est nécessaire, pour assurer cette distinction, de faire appel à l'autre volet du concept de représentations partagées, celui qui postule l'existence de zones de non-recouvrement entre les deux représentations. La simulation de l'action d'un agent doit aller de pair avec son attribution à cet agent, et non à soi-même. Dans les conditions normales, nous disposons de nombreux signaux pour nous indiquer si l'action que nous simulons est la nôtre ou non. Pour un agent, les signaux en première personne que sont les signaux de commande et les réafférences kinaesthésiques constituent la signature d'une action autoproduite. Sinon, lorsque j'imité les mouvements de celui que je regarde, comment pourrais-je savoir qui imite l'autre ? (voir chapitre 8).

Au-delà du miroir ?

Certains auteurs ont proposé une interprétation plus large du rôle des neurones miroirs. Si en effet l'observateur peut simuler l'action de l'agent qu'il observe, il devrait du même coup, pensent-ils, posséder le moyen de prédire son déroulement, d'anticiper son résultat et même de déchiffrer l'intention qui en est à l'origine avant même qu'elle devienne visible²⁹ : hypothèse forte et sans doute même hasardeuse qui, en tout état de cause, ne devrait jouer que pour les intentions en action (intentions motrices), celles qui sont sur le point de se traduire en actions, et non pour les intentions à plus long terme. Le déchiffrement automatique de l'intention d'un agent par un observateur nécessite l'existence de signaux détectables de l'extérieur. J'ai déjà mentionné que la cinématique d'un mouvement peut révéler de façon subtile le contenu du mouvement suivant, mais il est douteux que les moyens de la simulation motrice permettent de « remonter » très haut dans la représentation de l'action. Si,

par exemple, j'observe quelqu'un en train d'écrire, dans quelle mesure puis-je prévoir la lettre qui va suivre celle qu'il est en train de tracer ? Sonia Kandel et ses collaborateurs ont montré que la cinématique de la lettre *l* est différente selon que la lettre suivante est un *e* ou un *n*³⁰. Mais, au-delà, ce sont les informations sur le contexte dans lequel se déroule l'action, informations auxquelles les neurones miroirs n'ont pas accès, qui nous permettent de reconstituer les représentations à plus long terme de ceux que nous observons. Si quelqu'un saisit une tasse alors que la table est mise pour le petit déjeuner, on peut en inférer que c'est pour boire son café ; si par contre le contexte indique que le petit déjeuner est terminé, on en inférera qu'il saisit la tasse pour la laver. Nos comportements familiers ont une structure prévisible et participent de plans d'action qui sont communs à beaucoup d'individus : l'observateur prédit sans difficulté leur déroulement et anticipe la survenue des mouvements successifs qui les composent. Plusieurs expériences de neuro-imagerie ont montré que l'observation de séquences prévisibles entraîne l'activation de régions du cortex préfrontal et du cortex prémoteur, régions qui, comme je le montrerai au chapitre suivant, participent à l'élaboration des plans d'action. Cette activation concerne en particulier l'aire de Broca dans la partie postérieure et inférieure du cortex frontal, région qui contient très probablement l'équivalent humain des neurones miroirs. Le fait que l'activité des neurones miroirs anticipe le déroulement d'une séquence prévisible n'a donc rien de surprenant et ne signifie pas pour autant que cette activité code l'« intention » de l'agent³¹.

Cette notion d'anticipation fondée sur la simulation d'actions prévisibles se retrouve dans d'autres situations expérimentales où la séquence ne se déroule pas selon les prévisions de l'observateur. Dans ce cas, les régions impliquées dans la planification de l'action, y compris la région de l'aire de Broca, augmentent leur activité : c'est l'effet de surprise qui démontre, *a contrario* , l'existence de l'anticipation.

Sigmund Freud avait utilisé cette idée pour illustrer le rôle de l'empathie dans la communication entre individus. Il donnait l'exemple du clown qui se prépare à soulever une caisse en apparence très lourde, mais en réalité très légère ; lorsqu'il passe à l'action, il tombe à la renverse, emporté par son propre effort, et les spectateurs éclatent de rire. Comme le suggère Freud, l'émotion est provoquée par la rupture entre l'anticipation de l'action par les spectateurs et les effets constatés, autrement dit par la rupture d'une empathie qui se révèle avoir été sans objet³².

La représentation d'une action comporte une partie consciente et une partie non consciente. Ce chapitre était consacré à la description du contenu de la partie non consciente, celle qui détermine automatiquement les caractéristiques proprement motrices de l'action. La représentation précède l'apparition de l'action et peut donc exister indépendamment de son exécution. L'examen de son contenu par des techniques de la psychologie cognitive révèle que la représentation est en réalité une action masquée, une simulation de l'action en devenir. Par les techniques de la neuro-imagerie, on constate qu'elle engage le système moteur de la même façon que l'exécution, ce qui peut être mis en pratique dans l'entraînement mental. Enfin, l'observation d'une action exécutée par quelqu'un d'autre donne également naissance à une simulation de cette action, comme si l'observateur partageait avec l'acteur la même représentation.

La planification de l'action

La principale caractéristique de l'action volontaire est d'être dirigée vers un but défini et choisi de manière explicite. La discussion que j'aborde ici consiste précisément à définir l'organisation cognitive qui permet au but choisi, une abstraction par nature « invisible », d'aboutir à une réalisation concrète. Après avoir décrit le contenu à proprement parler moteur de la représentation d'action, je m'éloigne donc temporairement de son fonctionnement automatique pour entrer dans son contenu conceptuel et son fonctionnement conscient. Cette opération consistera à remonter dans la hiérarchie du cerveau moteur, vers les régions qui exercent une fonction de contrôle sur l'ensemble de l'organisation de l'action. Les chapitres précédents ont en effet porté sur des actions dirigées vers des buts relativement simples, directement accessibles dans l'environnement. Dans ce cas, la fonction de la représentation est de contrôler, au moyen de boucles sensori-motrices, la conformité de l'action exécutée avec le but anticipé. En dehors du laboratoire, cependant, ces actions simples ne sont le plus souvent que les éléments d'ensembles plus complexes organisés en fonction d'un objectif plus lointain. Le modèle, omniprésent jusque-là, du comparateur doit donc s'enrichir d'un mode de contrôle davantage ouvert sur des mécanismes cognitifs situés en amont. Le cortex préfrontal est la région dont les propriétés correspondent le mieux à cette forme de contrôle.

Le cortex préfrontal et la planification de l'action volontaire

Les actions qui constituent notre comportement quotidien s'élaborent, pour partie au moins, sous supervision consciente, selon une modalité qu'on peut qualifier de « déclarative » : « *Je vais acheter le journal* », « *J'ai l'intention de prendre un rendez-vous chez le médecin* », « *Je veux terminer cet article ce soir* ». Ces énoncés, qui ne prennent pas toujours une forme aussi explicite, impliquent tous une anticipation des étapes à parcourir pour parvenir au but désiré, en d'autres termes, un « plan d'action » inscrit dans une organisation temporelle. J'utilise ici à dessein le terme de plan d'action car c'est celui qu'emploient les neuropsychologues pour tenter de décrire le déficit des leurs patients atteints de lésions du cortex préfrontal, déficit qui correspond effectivement à une faillite de la planification. Ce terme renvoie en fait directement à la notion de représentation telle que je l'ai discutée au cours des chapitres précédents, à ceci près que la discussion ne concernait jusque-là que des actions partielles et non des actions planifiées à plus long terme. Un plan d'action peut en effet se décomposer en étapes successives qui constituent elles-mêmes des sous-actions pouvant faire l'objet d'une planification plus « locale » ; les sous-actions, à leur tour, peuvent être segmentées en actions encore plus élémentaires¹. S'il a surtout été question jusqu'ici de ces actions élémentaires, c'est parce qu'elles constituent l'aboutissement du processus et qu'elles se prêtent plus facilement à une description physiologique. J'en arrive maintenant à la description d'ensemble de la structure qui coordonne les sous-actions et les actions élémentaires en vue de la réalisation du but final. Notons en passant que cette dissection de la représentation en étapes de plus en plus élémentaires renvoie à la concep-

tion de John Searle de différents degrés d'« intention ». Au plan général de l'action correspondrait l'intention préalable orientée vers le but final, tandis qu'aux mouvements élémentaires correspondraient les intentions en action ou intentions motrices. Pour ce qui est de la présente discussion, les deux conceptions tendent à se confondre dans la mesure où intentions et plans ne diffèrent que par leur valeur explicative dans leurs contextes respectifs, philosophique pour les premières et neuropsychologique pour les seconds, et non par leur contenu.

DIFFICULTÉS DE PLANIFICATION CHEZ LES PATIENTS FRONTAUX

La notion d'une structure coordinatrice au sommet de la hiérarchie de l'action est une contribution que nous devons à l'observation clinique. C'est en effet à partir de la description du comportement des patients frontaux que les idées modernes sur l'organisation du plan d'action se sont progressivement dégagées. À première vue, les patients atteints d'une lésion frontale paraissent dépourvus de la capacité d'élaborer des actions « de l'intérieur ». Ils sont à la fois privés de leur autonomie d'auteurs et livrés aux stimulations qui les assaillent de l'extérieur du fait de la perte d'un système inhibiteur chargé de la protection de leur intériorité : ils n'ont alors d'autre possibilité que de passer sous la dépendance de l'environnement². Ce raisonnement simplificateur, fondé essentiellement sur le tableau clinique, a néanmoins donné naissance à des études systématiques, réalisées chez des patients comme chez des sujets sains, études qui ont abouti à la mise en évidence de ce qui fait le cœur de la fonction du cortex préfrontal : la détermination du but et la formation du plan d'action.

Les difficultés de planification des patients frontaux ont été testées à l'aide de tâches nécessitant la réalisation d'étapes

successives pour parvenir à la solution d'un problème. Un exemple de ce genre de tâche est celui dit de la « Tour de Londres » : le patient, en déplaçant des anneaux de couleur empilés sur des tringles, doit réaliser une configuration cible à partir d'une configuration de départ, en faisant le plus petit nombre de déplacements possible (figure 5.1). La mesure du temps mis par le patient pour parvenir au résultat et le décompte des déplacements donnent une idée de sa capacité à anticiper les conséquences de ses manipulations³. Mais, pour s'approcher au plus près du déficit central de planification, il est nécessaire d'utiliser des tâches plus « ouvertes », où le patient doit lui-même définir une stratégie optimale pour organiser les sous-actions en vue du résultat final. Dans certains services de neuropsychologie, on utilise des techniques d'enregistrement par film vidéo pour observer le comportement de patients à qui on a demandé de réaliser des tâches complexes empruntées au répertoire des actions quotidiennes, par exemple préparer le petit déjeuner ou confectonner une tarte aux pommes. On fournit au patient les ingrédients nécessaires ou même, pour rendre la tâche encore plus complexe et plus ouverte, on lui demande d'aller d'abord faire les courses pour rassembler ces ingrédients : il est ainsi possible d'apprécier sa capacité à élaborer une stratégie globale qui ne serait pas un simple guidage de proche en proche par les *affordances* présentes dans l'environnement visuel. Les patients frontaux font de nombreuses erreurs dans ce genre de tâches, en se trompant dans la séquence des sous-actions, en répétant plusieurs fois la même, en se laissant distraire dans l'exécution, en perdant de vue le but principal.

Les difficultés de planification s'étendent d'ailleurs au-delà du domaine de l'action proprement dite. Jordan Grafman et ses collaborateurs ont ainsi eu l'idée de soumettre à des patients frontaux des problèmes financiers de la vie courante. Les patients devaient, à partir de feuilles de paye et de relevés bancaires, conseiller un jeune couple fictif sur la

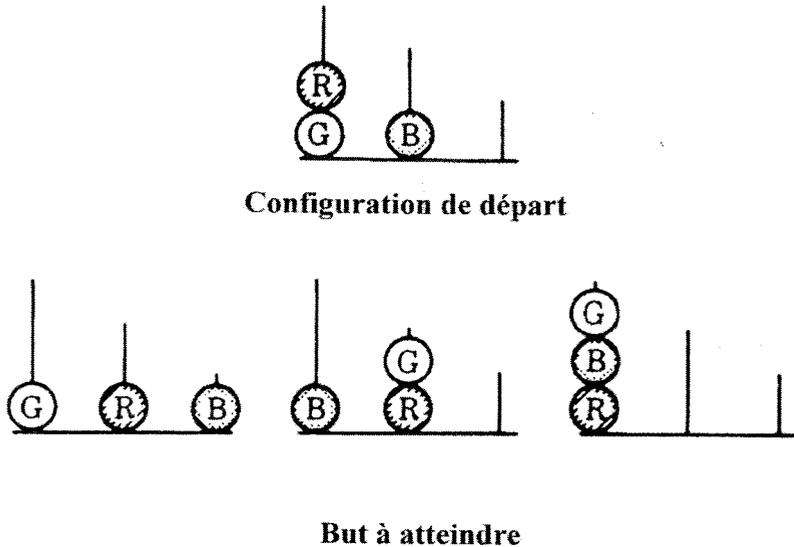


Figure 5.1. Le test de la Tour de Londres.

Ce test utilise un boulier composé de trois boules de couleur enfilées sur des tringles. Le patient doit réaliser une configuration montrée sur un dessin, à partir d'une configuration de départ. Dans les exemples proposés, la configuration de gauche est atteinte en deux coups, celle du centre, en quatre coups et celle de droite, en six coups (d'après Shallice, 1988).

manière de faire des économies et des placements en vue de l'achat d'une maison, de la scolarisation des enfants et de la préparation de la retraite. Les mesures effectuées à partir du comportement des patients et de sujets sains, recueillies sur des films vidéo, ont révélé que les patients passaient plus de temps à redéfinir le problème et à tenter d'établir une stratégie globale, sans y parvenir, que les sujets sains qui, eux, concentraient leurs efforts sur la recherche de la solution du problème. Cette différence était d'autant plus significative que le problème à résoudre était plus éloigné : les patients se comportaient comme des sujets sains pour conseiller des économies au quotidien, mais devenaient très déficitaires lorsqu'il s'agissait de conseiller des modes de financement

pour la maison ou la retraite. L'impression qu'on retire de cette étude est que la planification de l'action n'est qu'une forme particulière d'une activité cognitive plus générale qui serait l'organisation des comportements orientés vers le futur⁴. L'action telle que je l'envisage ici fait bien entendu partie de cette catégorie, mais, à ce niveau d'organisation, elle partage des structures communes avec des activités mentales qui ne mettent pas en jeu la motricité : résoudre un problème, porter un jugement dans un contexte social, politique, etc.

C'est ce que révèle le tableau clinique de patients porteurs de perturbations massives du fonctionnement du cortex préfrontal, devenus « apathiques » et « abouliques ». Cliniquement, l'apathie se caractérise par l'immobilité, l'attitude figée du patient qui semble privé d'initiative et de volonté. De nombreuses formes cliniques de l'apathie ont été décrites, culminant dans le tableau de l'« athymhormie », où l'examen révèle l'état de vide intérieur du patient : aplatissement des affects, perte de la recherche de satisfaction, absence de curiosité, de désirs, de préférences. Lorsque le patient est interrogé sur son activité mentale (« À quoi pensez-vous ? »), la réponse est le plus souvent : « À rien. » Une forme moins extrême, le syndrome de « fatigue chronique », a été identifiée plus récemment : les patients, en plus d'une impression de fatigue permanente, ont des performances ralenties aux épreuves cognitives testant les fonctions frontales. Au cours de ces épreuves, l'activité de leur cortex préfrontal, examinée par des méthodes de neuro-imagerie, est anormale. En particulier, une aire de la face interne du lobe frontal, la partie la plus antérieure de l'aire cingulaire antérieure, connue pour s'activer lorsque le sujet est confronté à un conflit dans l'exécution d'une tâche, ne s'active pas chez ces patients. Ce fait indique bien qu'ils ne suivent pas un plan défini pour exécuter la tâche demandée, mais se laissent guider par le contexte⁵.

NEUROANATOMIE DE LA PLANIFICATION

Ce qui vient d'être dit complique singulièrement l'étude détaillée des régions du cortex préfrontal impliquées dans l'activité de planification. Comment en effet concevoir des tâches réalisables dans le cadre contraignant de la neuro-imagerie et qui soient à la fois suffisamment complexes pour mobiliser les systèmes cognitifs qu'on veut étudier, et suffisamment spécifiques pour n'activer qu'une partie limitée du cortex préfrontal ? Une activité cognitive comme la planification fait intervenir de multiples facteurs, et il sera difficile, devant la carte des zones corticales activées, de séparer ce qui revient à la mémoire de travail, à la mémoire épisodique, au langage, à l'imagerie mentale, sans parler des facteurs émotionnels.

Rappelez-vous que le cortex préfrontal est depuis longtemps considéré comme le site impliqué dans la genèse de l'action autoproduite, d'origine volontaire. Les travaux de Christopher Frith remontant aux années 1990 avaient montré que la région dorsolatérale du cortex préfrontal (l'aire 46 de Brodmann) était systématiquement activée lorsque le sujet devait faire un choix volontaire entre deux alternatives : par exemple, bouger soit le pouce, soit l'index à un moment précis déterminé par un signal⁶. Ce résultat, toutefois, s'il attire bien l'attention sur le rôle du cortex préfrontal dans le déclenchement d'une action volontaire, ne dit rien sur la fonction organisatrice de la région impliquée. Cette fonction se dégage d'une synthèse de travaux plus récents, combinant les résultats de la neuro-imagerie chez le sujet sain et les effets cliniques de lésions localisées chez des patients. D'une manière générale, le cortex préfrontal paraît organisé selon un gradient antéro-postérieur, de telle sorte que les traitements cognitifs les plus abstraits impliqueraient les régions les plus antérieures, tandis que les traitements plus simples seraient effectués par les régions

situées plus en arrière. Les expériences qui permettent d'arriver à cette conclusion consistent à placer le sujet dans des situations où il doit répondre à des stimuli selon une règle de plus en plus abstraite. Dans une de ces tâches, le sujet doit appuyer sur une touche à l'apparition d'un stimulus visuel si, et seulement si, celui-ci fait partie d'un ensemble caractérisé par un attribut particulier de couleur, de forme ou de texture (abstraction de premier ordre). En complexifiant la tâche, le sujet doit répondre si le stimulus

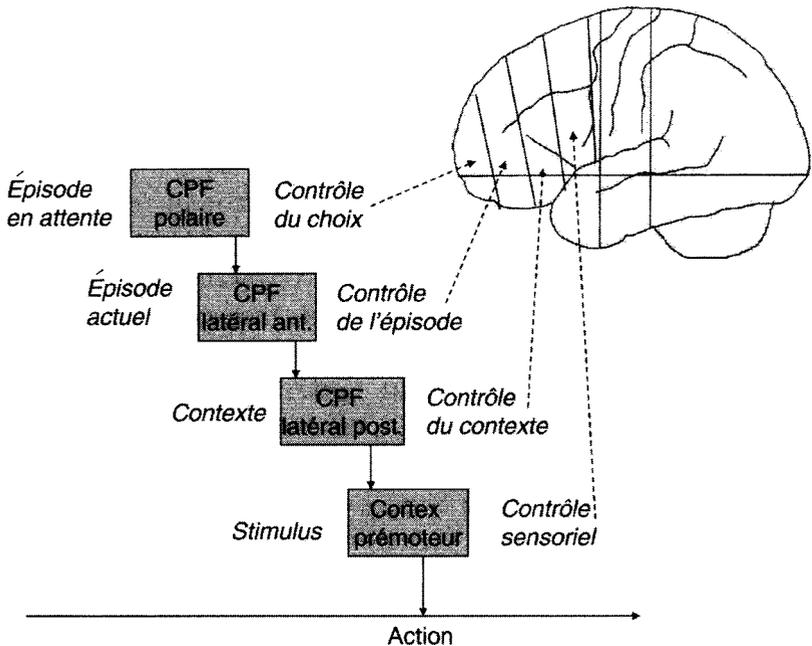


Figure 5.2. Régions du cortex préfrontal impliquées dans l'organisation d'une action volontaire.

La région fronto-polaire, la plus antérieure, intervient dans le choix entre plusieurs actions (ou épisodes) possibles et garde en mémoire des épisodes dont la réalisation est différée. Le cortex préfrontal latéral antérieur et postérieur planifie l'épisode qui a été sélectionné et l'adapte au contexte. Enfin, la région la plus postérieure, le cortex pré-moteur, assure pour chaque étape la concordance de la réalisation de l'épisode par rapport au but fixé (d'après Badre, 2008).

fait partie d'un ensemble d'ensembles où les attributs sont combinés (abstraction de second ordre), et ainsi de suite pour une abstraction du troisième et du quatrième ordre. La neuro-imagerie révèle que les réponses suivant une règle de faible niveau d'abstraction, proches des réponses visuo-motrices banales (appuyer sur la touche A lorsque la couleur rouge apparaît), activent le cortex prémoteur dorsal, dont nous connaissons déjà les capacités sensori-motrices ; en revanche, les réponses selon la règle la plus abstraite activent sélectivement la région dite « fronto-polaire », essentiellement l'aire 10 de Brodmann⁷. La région fronto-polaire est par ailleurs la première à s'activer lors d'un mouvement volontaire, près de dix secondes avant l'apparition du mouvement. Traduits en termes de contrôle de l'action volontaire, ces résultats suggèrent que la région la plus antérieure aurait pour rôle de garder en mémoire le contexte général dans lequel se déroule l'action et de guider l'ensemble du comportement vers le but le plus abstrait, c'est-à-dire le but final. La région située sur la convexité du lobe frontal (aire 46) aurait pour rôle de gérer les étapes intermédiaires, celles dont le but, tout en étant encore abstrait, devient plus évident. Finalement, la région prémotrice, dépourvue de capacités d'abstraction, aurait pour fonction de gérer les actions élémentaires, celles dont le but est directement visible⁸ (figure 5.2).

L'organisation hiérarchisée du plan d'action

Les résultats obtenus chez les sujets sains et chez les patients frontaux convergent sur un point : l'organisation temporelle de l'action. La capacité de garder en mémoire la représentation du but, de mettre en séquence les étapes pour y parvenir et de les exécuter dans le bon ordre est la clé de

cette organisation. Il s'agit d'une mémoire particulière qui concerne aussi bien le passé récent que le futur proche, une forme de mémoire à court terme dédiée à l'exécution de la tâche en cours.

L'ORGANISATION TEMPORELLE

Avant de décrire de manière plus détaillée les propriétés de cette mémoire spécialisée, il me semble utile de rappeler les arguments expérimentaux qui ont permis d'en établir le concept. Ces arguments remontent aux travaux réalisés chez le singe au cours des années 1930 par Carlisle Jacobsen. Le test utilisé par Jacobsen consistait en deux boîtes opaques renversées séparées l'une de l'autre de 20 centimètres environ, et placées devant l'animal. Un morceau de nourriture était caché sous l'une d'elles en présence de l'animal. Immédiatement après l'introduction de la nourriture, les boîtes étaient masquées au moyen d'un écran. L'écran était ensuite enlevé au terme d'un délai de quelques secondes à quelques minutes, et l'animal était alors autorisé à prendre la nourriture. Alors qu'avant l'ablation de ses lobes frontaux l'animal se dirigeait sans hésitation vers la bonne boîte au terme de délais de l'ordre de 3 à 5 minutes, après l'opération il oubliait la position de la nourriture en quelques secondes et semblait diriger sa recherche au hasard. Pour Jacobsen, ce test démontrait que le déficit des animaux frontaux consistait en une atteinte spécifique de la « mémoire récente ». Il pensait ainsi avoir découvert le véritable effet primaire de la lésion frontale, celui dont découlaient tous les éléments du syndrome frontal décrit par ailleurs en clinique. L'épreuve mise au point par Jacobsen et ses collaborateurs, rapidement devenue célèbre dans la littérature neuropsychologique sous le nom de « tâche de réponse différée » (*delayed response task*), et dont il existe maintenant de multiples versions, change radicalement la perspective sur le rôle du lobe frontal dans le con-

trôle du comportement. Elle suggère en effet que l'atteinte ne porte pas sur l'attention, ni sur la mémoire au sens habituel du terme – les animaux frontaux restent capables d'apprentissage –, ni sur l'intelligence, mais plus précisément sur la mémorisation des éléments nécessaires à l'organisation temporelle d'une réponse⁹.

Les études plus récentes chez l'animal continuent d'utiliser le même principe de réponses différées. Elles localisent la région critique pour la réussite des tâches de mémoire récente sur la face dorsale de l'hémisphère, dans la région du sillon principal, tout en faisant apparaître une spécialisation anatomique au sein de cette région. Lorsque la lésion est située au-dessus du sillon, le déficit est d'ordre à la fois temporel et spatial puisque, pour faire le choix correct, l'animal doit mémoriser la localisation de la boîte qui contient la nourriture. En revanche, lorsque la lésion est située en dessous du sillon principal, le déficit porte alors non plus sur la mémorisation de la position spatiale du stimulus, mais sur la mémorisation de ses attributs perceptifs : l'animal échoue dans une version de la tâche où la réponse correcte est déterminée par la forme ou la couleur du stimulus, quelle que soit sa localisation. Dans les deux cas, le problème porte bien sur la mémoire récente, mais aussi sur la nature du contenu à mémoriser. Cette dualité fonctionnelle de la région du sillon principal s'explique par l'anatomie des connexions du cortex préfrontal : la région située au-dessus du sillon reçoit des projections venues du cortex pariétal postérieur fortement impliqué dans l'orientation spatiale, tandis que la région située en dessous du sillon est connectée au cortex inférotemporal impliqué dans la discrimination des formes¹⁰. Notez que les effets des lésions frontales décrits ici correspondent étroitement aux propriétés des neurones de cette région, telles qu'elles ont été décrites à la fin du chapitre 1.

Le déficit de base se situe donc au niveau de l'intégration temporelle du comportement, terme qui englobe les fonctions prospectives (anticiper, prévoir) et les fonctions rétros-

pectives (retenir, se rappeler) nécessaires à l'organisation du comportement en vue de l'atteinte d'un but. Cette double fonction correspond à la définition de la « mémoire de travail » (*working memory*), terme utilisé par Alan Baddeley pour rendre compte des différents aspects du fonctionnement cognitif. Selon Baddeley, la mémoire de travail est un système de capacité limitée destiné au maintien temporaire et à la manipulation de l'information pendant la réalisation de tâches cognitives. Cette fonction, dont l'intégrité est évidemment essentielle pour la gestion des plans d'actions, est déficitaire chez la plupart des patients frontaux¹¹. L'implication du cortex préfrontal dans la mémoire de travail a rapidement accredité l'idée que cette région du cortex posséderait un statut hiérarchiquement plus élevé que les autres, un statut de « superviseur », selon la terminologie utilisée dans les modèles de la psychologie cognitive, qui serait responsable de l'organisation temporelle des éléments nécessaires à la production d'un raisonnement ou d'une action.

AU SOMMET DE LA HIÉRARCHIE, LE SUPERVISEUR

Le modèle actuel de la fonction du cortex préfrontal dans la programmation, la régulation et la vérification de l'action date en réalité des travaux d'Alexander Luria, réalisés au cours des années 1960. Pour Tim Shallice, qui les a réactualisés plus récemment, l'idée générale est en effet que le lobe frontal n'interviendrait que pour la mise en place d'activités nouvelles, tandis que les activités habituelles et routinières reposeraient sur des « schémas » qui seraient sélectionnés et activés en fonction du contexte et des informations provenant de l'extérieur. Dans la conduite d'une voiture, par exemple, le schéma source de la conduite, une fois sélectionné, maintiendrait activés des schémas plus élémentaires comme freiner, changer de vitesse, etc. Cette partie du dispositif, qui aurait pour fonction de gérer ce que Shallice

appelle l'ordonnancement des contraintes (*contention scheduling*), serait confiée pour l'essentiel à des structures sous-corticales, dont les ganglions de la base sur lesquels je reviendrai plus loin¹². Pour rendre compte de cette différence entre action volontaire et action plus automatisée, Shallice fait intervenir une autre instance plus spécifiquement dévolue au cortex préfrontal et qu'il appelle le système « superviseur » (*supervisory attentional system*). Le superviseur aurait un large accès à des informations distribuées dans d'autres régions du cortex, comme les représentations de l'environnement extérieur élaborées par les systèmes perceptifs, le contenu des différentes formes de mémoire déclarative (sémantique et autobiographique), l'état interne affectif et émotionnel du sujet. En possession de ces informations, « il serait impliqué dans la genèse des actions volontaires et serait nécessaire aux situations dans lesquelles la sélection routinière d'actions a été inefficace : par exemple, faire face à la nouveauté, prendre des décisions, ou affronter le danger¹³ ». Les caractéristiques du superviseur telles que les conçoit Shallice correspondent étroitement, sans surprise, à celles du cortex préfrontal. D'une part, en effet, le cortex préfrontal est la seule région corticale qui soit connectée à l'ensemble des sphères sensorielles ; d'autre part, c'est une région fortement interconnectée aux aires voisines, mais aussi à des aires situées à distance. Ces caractéristiques en font un candidat idéal pour un « espace de calcul » global (*global workspace*) disposant des ressources nécessaires au traitement conscient de n'importe quel problème cognitif complexe¹⁴ (figure 5.3).

Quant à l'action du superviseur, elle s'exercerait sous la forme d'une modulation (par activation ou par inhibition) du gestionnaire de l'ordonnancement des contraintes qu'il tiendrait en quelque sorte sous sa dépendance. Ce système hiérarchisé présenterait l'avantage d'expliquer de manière plausible le maintien en activité simultanément de plusieurs plans d'actions dirigés vers l'atteinte d'un même but. On peut ainsi concevoir la coexistence de plans contradictoires (faire ceci

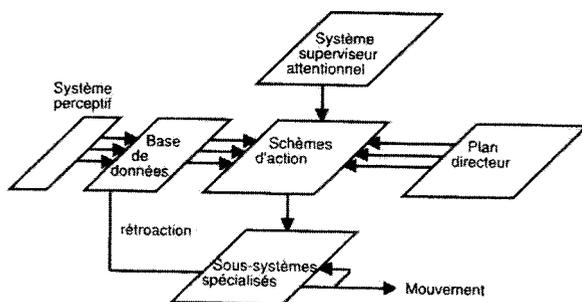


Figure 5.3 Modèle du système superviseur attentionnel de Tim Shallice.

Ce modèle comporte un étage exécutif contenant des schémas d'actions qui sont sélectionnés en fonction d'un plan d'action et en accord avec les données provenant de l'environnement par l'intermédiaire du système perceptif. Cette partie exécutive opère essentiellement de façon automatique. Son rôle consiste à organiser l'ordre et la séquence des mouvements d'une action familière. Ce rôle d'« ordonnancement des contraintes » correspond bien aux fonctions des ganglions de la base et des régions pré-frontales auxquelles ils sont connectés. L'exécution proprement dite est assurée par des sous-systèmes spécialisés, dont le cortex prémoteur et moteur. Quant à l'étage supérieur, il est occupé par un système superviseur qui dispose des informations distribuées dans l'ensemble du cortex. Le système superviseur opère de façon consciente pour moduler l'activité de l'étage exécutif dans les situations nouvelles ou inhabituelles.

plutôt que cela, faire ou ne pas faire), la priorité étant donnée à la mise en œuvre de celui qui serait le mieux adapté aux circonstances. Privé de ce système modulateur du fait d'une lésion frontale, le patient se trouverait sous la dépendance exclusive du gestionnaire d'ordonnancement des contraintes, ce qui, de l'avis de Shallice, se traduirait par les symptômes cliniques couramment observés chez les patients frontaux : désinhibition de comportements automatiques, rigidité du comportement et persévération, incapacité à prendre des décisions. Le fait d'attribuer au système superviseur un rôle modulateur plutôt qu'un rôle impératif correspond bien aux caractéristiques du contrôle de haut niveau des mécanismes de l'action. Ce contrôle est en effet largement facultatif, dans la mesure où la plupart de nos activités courantes sont constituées de séquences plus ou moins fixes qui ne nécessitent pas d'être reprogrammées à chaque répétition.

Le modèle du superviseur a représenté une étape importante dans la compréhension du rôle du cortex préfrontal. On lui reproche maintenant d'introduire une hiérarchie à l'intérieur du système de l'action volontaire, ce qui supposerait une subordination du niveau d'exécution à un niveau plus élevé, une sorte de *deus ex machina* détenteur d'un pouvoir conscient sur la détermination des actions. Plus loin, je défendrai une autre conception mettant en parallèle un niveau automatique d'exécution de l'action et un niveau conscient de validation de ses résultats.

Le rôle des ganglions de la base dans la planification des actions

La participation des ganglions de la base au processus de planification et d'organisation de l'action est donc complémentaire de celle du cortex préfrontal. Les activités neuronales enregistrées dans ces noyaux, en particulier le noyau caudé, au cours de tâches motrices chez le singe présentent de nombreuses similarités avec celles qu'on enregistre dans les aires préfrontales. Les deux structures encodent les mêmes événements, mais de manière différente. Le cortex préfrontal construit la représentation de la nouvelle action en fonction des instructions, des contraintes d'exécution et du but à atteindre, tandis que le noyau caudé reçoit une copie du plan de cette action et l'utilise pour gérer les différentes étapes de l'exécution. Les neurones du noyau caudé déchargent pendant le délai précédant le signal d'exécution d'une séquence de mouvements, ce qui traduit leur rôle anticipateur. Un cas typique est celui où, dans une tâche qui consiste à fixer des yeux successivement plusieurs cibles, le neurone anticipe l'exécution du mouvement des yeux, mais seulement vers une des cibles et selon son rang dans la séquence. Ces décharges anticipatrices sont de durée plus courte que celles

des neurones du cortex frontal, ce qui suggère que leur rôle serait de signaler la prochaine étape dans l'exécution de la séquence ou au contraire de signaler que l'étape en cours est terminée. En revanche, ces neurones ne pourraient intervenir dans l'assemblage du plan d'action, ni, du fait de la brièveté de leur décharge anticipatrice, dans le guidage de l'action vers son but final, opérations qui sont sous le contrôle du cortex préfrontal¹⁵.

Les données recueillies chez l'homme par neuro-imagerie sont en accord avec cette interprétation, comme le montre une observation intéressante de Rüdiger Seitz et Per Roland. Ces auteurs avaient enregistré l'activité cérébrale chez des sujets sains au cours de l'apprentissage d'une séquence de mouvements de la main. Au début de l'apprentissage, les zones activées se situaient surtout dans le cortex prémoteur et préfrontal ; au fur et à mesure que l'apprentissage progressait, l'activité corticale diminuait, tandis que les ganglions de la base (putamen et globus pallidus) du côté opposé à la main entraînée devenaient de plus en plus actifs¹⁶. Cette observation correspond bien aux prédictions découlant du modèle de Shallice, selon lequel le cortex frontal interviendrait dans la mise en place de nouvelles actions et se désintéresserait de la gestion de ces actions une fois devenues familières : ce sont donc bien les ganglions de la base qui seraient responsables de l'ordonnancement des contraintes. Les patients présentant un dysfonctionnement des ganglions de la base, en particulier les patients souffrant de la maladie de Parkinson, présentent des difficultés dans la réalisation de tâches motrices complexes. Il ne s'agit pas seulement de difficultés dues à la lenteur d'exécution des mouvements (bradykinésie) caractéristique de cette maladie, mais de difficultés dans le passage d'une étape à la suivante, du fait d'une focalisation imparfaite de l'attention. Ces patients obtiennent de mauvaises performances non seulement dans des tests typiquement « frontaux » comme celui de la « Tour de Londres », mais aussi dans des tâches d'apprentissage moteurs comportant la réalisation d'une séquence

déterminée¹⁷. Il s'agit là de l'atteinte d'une mémoire « procédurale » où sont stockées les procédures motrices nécessaires à l'exécution d'une action, et qui fonctionne de manière non consciente : on ne peut expliquer ni décrire verbalement comment faire un service au tennis, par exemple, le seul moyen pour transmettre ce savoir est de le montrer. Les patients parkinsoniens auraient en quelque sorte tendance à oublier les procédures nécessaires à l'accomplissement des sous-actions composant une action, à la différence des patients frontaux qui ne seraient plus capables d'organiser le plan général pour atteindre le but de cette action.

Motivation et raisons d'agir

L'ensemble que constituent la partie antérieure et dorsale du cortex préfrontal et les ganglions de la base représente le système « exécutif », dont le rôle est d'élaborer la stratégie la mieux adaptée pour parvenir au but sélectionné. Construire le plan d'action, focaliser l'attention, mémoriser les étapes, gérer la séquence des sous-actions, éviter la distraction, telles sont les fonctions organisatrices du superviseur. J'envisage ici, sans doute trop brièvement, la contribution d'autres mécanismes qui interviennent dans la définition et la sélection d'un but, et qui se situent donc en amont du plan d'action. Détachés de l'action, en ce sens qu'ils ne la déterminent pas directement, ces mécanismes en constituent pourtant la motivation et les « raisons ». À ce stade, raisons d'agir et raisons de ne pas agir sont encore à égalité, selon que le but sélectionné implique une intervention active sur l'environnement ou sur le cours des événements, ou au contraire une abstention.

Intuitivement, la raison d'une action paraît relever d'un ensemble cognitif qui regrouperait les pensées, les affects, l'expérience de l'auteur, et qui exercerait sur le système exécutif une influence descendante (*top-down*) pour définir la stratégie et guider la formation du plan d'action. Le terme de

« volition » est souvent employé, surtout en langue anglaise, pour rendre compte de cette influence. Dans la langue française, le champ sémantique du terme de volition inclut les notions de choix, de préférence, d'option : on pourrait la définir comme la capacité à faire librement des choix, à exprimer des préférences et à ressentir de la satisfaction à la perspective de leur mise en œuvre. La volition ne fait référence à l'action que de manière distante, comme éventualité favorable et non comme conséquence immédiate : elle se distingue donc clairement de la formation d'un plan d'action et, *a fortiori*, du passage à l'acte (voir chapitre 10, note 6).

VOLITION ET PLAISIR

L'association intuitive de la notion de volition à celle de satisfaction, voire de plaisir, se trouve renforcée par les résultats des travaux de la dernière décennie sur la régulation du comportement par les facteurs motivationnels, et plus particulièrement par les effets de la « récompense » (*reward*) sur l'acquisition d'un apprentissage. Wolfram Schultz et ses collègues avaient constaté au cours d'une expérimentation chez le singe que l'activité anticipatrice des neurones de certaines régions des ganglions de la base, dont le striatum ventral, était modulée par le niveau de récompense reçu par l'animal au moment de ses réponses motrices. L'activité de ces neurones n'était pas liée à la récompense en elle-même, mais à son anticipation : la décharge augmentait dès que l'animal percevait le signal annonçant la récompense et se maintenait tant qu'elle n'était pas obtenue. La nature de la récompense influençait le niveau de décharge : la décharge était plus importante pour du jus de fruits que pour de l'eau pure. Ces résultats prennent tout leur sens du fait de l'intégration du striatum ventral dans un vaste ensemble qui comprend le cortex préfrontal et les zones impliquées dans la genèse de la récompense¹⁸ (figure 5.4).

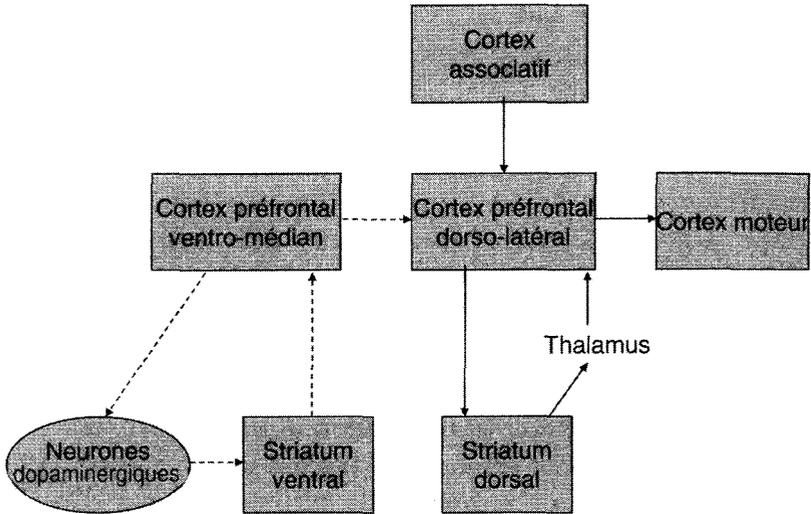


Figure 5.4. Les deux circuits du cortex préfrontal.

La région ventro-médiane du cortex préfrontal – le cortex orbitaire ou orbito-frontal – est connectée (traits discontinus) à des régions sous-corticales intervenant dans la motivation – les neurones dopaminergiques – et les émotions – le système limbique. La partie ventrale du striatum relaie ces informations qui permettent au cortex orbito-frontal d'anticiper les conséquences positives d'une action. Ce circuit est connecté à la partie exécutive du cortex préfrontal – le cortex dorso-latéral – dont le rôle est d'organiser et d'exécuter le plan d'action correspondant grâce à ses connexions (traits continus) avec le striatum dorsal et le cortex moteur.

Le cortex préfrontal, comme j'y ai insisté dans le premier chapitre, n'est pas une structure homogène. Les aires exécutives qui se répartissent sur la face dorsale du lobe frontal sont connectées à la partie motrice des ganglions de la base, tandis que les aires qui occupent ses faces ventrale et médiane sont en relation avec le système limbique. Les deux divisions, dorsale et ventro-médiane, du lobe frontal sont certes interconnectées, mais le cortex ventro-médian, encore appelé cortex orbito-frontal du fait de sa situation anatomique au contact du plafond de l'orbite, semble posséder un statut hiérarchique plus élevé et exercer une influence descendante sur le cortex de la partie dorsale. C'est donc le cor-

tex orbito-frontal qui se trouve impliqué dans un circuit complexe auquel participent les zones traitant les émotions (en particulier l'amygdale), la partie « limbique » des ganglions de la base incluant le striatum ventral, et les régions du tronc cérébral (le mésencéphale) où se trouvent les neurones dopaminergiques. C'est l'organisation de ce circuit qui donne au cortex orbito-frontal son rôle anticipateur : il informe les neurones dopaminergiques de la sélection d'un but dont la réalisation aurait des conséquences potentiellement positives ; en retour, les connexions entre les neurones dopaminergiques, le striatum et la partie dorsale du cortex préfrontal déclenchent la mise en œuvre du plan d'action destiné à matérialiser cette conséquence positive – ou cette « récompense », pour reprendre le terme employé dans les expériences d'apprentissage. On retrouve ici les éléments présents à d'autres niveaux de la régulation de l'action, où la représentation des effets de l'action constitue la référence qui permet d'évaluer le degré de satisfaction qui en résultera. Dans le cas présent, l'anticipation matérialisée par le taux de dopamine sécrétée constitue un moteur puissant de la mise en œuvre de l'action, tandis que la concordance entre l'effet attendu et l'effet obtenu constitue la condition de satisfaction de cette anticipation¹⁹.

Le déclenchement du processus, la « prise de décision », par le cortex orbito-frontal est un phénomène relativement lent. De ce fait, ce système cortical « réflexif » se trouve en compétition, lorsqu'une décision doit être prise dans l'urgence, avec un système sous-cortical plus rapide (« impulsif ») qui inclut essentiellement l'amygdale. Les décisions prises à ce niveau, sous l'empire de l'émotion, concernent des objectifs à court terme. Un équilibre s'établit entre les deux systèmes, en faveur toutefois du cortex orbito-frontal qui garde la direction de l'ensemble. La rupture de cet équilibre pourrait conduire à une situation qui favoriserait systématiquement les décisions impulsives en vue d'une récompense immédiate au détriment de décisions plus rationnelles. Là se

trouve peut-être une explication qui pourrait rendre compte des phénomènes d'addiction²⁰.

Le taux de dopamine constitue donc le marqueur d'un « désir d'action ». En son absence, la volition perd son influence incitatrice et ne joue plus son rôle d'orientation des choix : telle serait l'explication de la déficience des patients qui, à la suite d'une lésion du cortex orbito-frontal, présentent le tableau clinique caractéristique associant apathie et erreurs de décision. Un exemple illustratif des effets d'une lésion de cette région a été décrit par Antonio Damasio et ses collègues. Il s'agit d'un patient désigné par les initiales EVR, opéré d'une volumineuse tumeur (méningiome) de la région supra-orbitaire médiane qui comprimait la partie la plus antérieure et ventrale de ses deux lobes frontaux. Le tableau clinique rassemblait les principaux éléments du syndrome frontal tels que je les ai mentionnés au cours de ce chapitre : apathie, distractibilité, instabilité/persévération. L'observation du comportement d'EVR dans sa vie quotidienne avait en outre révélé son incapacité à prendre des décisions correctes, surtout lorsqu'il s'agissait de sa vie personnelle et sociale : investissements financiers désastreux, divorces à répétition, etc. Les tests neuropsychologiques avaient pourtant montré une intelligence normale, ainsi qu'une préservation de ses capacités de raisonnement et de ses connaissances sur les règles éthiques et les conventions sociales. Le patient avouait lui-même connaître toutes les solutions possibles, les bonnes comme les mauvaises, qui s'offraient à lui lorsqu'il devait prendre une décision, mais être incapable de choisir celle qui convenait à la situation²¹. Cette observation met bien en lumière le rôle d'indicateur que pourrait jouer le cortex orbito-frontal à l'état normal, rôle qui donnerait au sujet des indices pour choisir la solution la plus avantageuse et la mieux adaptée. Le patient EVR, qui avait en quelque sorte perdu la possibilité d'utiliser ces indices, comme si la lésion avait effacé les traces des conséquences positives ou négatives de ses expériences passées, ne pouvait que diriger ses choix au hasard.

DEUX EXEMPLES ILLUSTRANT LE RÔLE DU LOBE FRONTAL DANS LA GESTION DES ÉMOTIONS

Le rôle joué par le cortex orbito-frontal dans le guidage d'un choix volontaire peut encore être illustré par deux expériences récentes. La première de ces expériences, réalisée chez des sujets sains et d'autres porteurs d'une lésion du cortex orbito-frontal, traite de l'émotion provoquée par un choix malheureux, le regret. La situation expérimentale était celle d'un jeu de roulette où le sujet, en fonction de ses choix, pouvait soit gagner, soit perdre de l'argent. Deux roulettes lui étaient présentées : l'une avec la possibilité d'un gain élevé, mais avec une faible probabilité de gagner (et donc une forte probabilité de perdre) ; l'autre avec la possibilité d'un gain plus faible, mais avec une plus forte probabilité de gagner. Après chaque jeu, le sujet devait donner une mesure de son état affectif à l'aide d'un indice sur une échelle, qu'il positionnait entre « très triste » et « très heureux », tandis que son niveau d'activation émotionnelle était mesuré par l'enregistrement de sa réaction psycho-galvanique. Il choisissait de jouer avec l'une des deux roulettes, mais était informé des résultats obtenus avec les deux : de ce fait, le sujet qui avait gagné (ou perdu) en jouant avec la roulette à faible gain pouvait savoir ce qu'il aurait gagné (ou perdu) en jouant avec l'autre roulette. La plus grande « tristesse », indiquant le degré de regret le plus élevé, était évidemment ressentie lorsque le sujet avait non seulement perdu un peu d'argent en jouant avec la roulette à faible gain, mais surtout avait manqué d'en gagner beaucoup s'il avait joué avec la roulette à fort gain. Dans ce cas, le niveau de regret était corrélé avec l'intensité de la réaction psycho-galvanique, témoin d'une plus forte activation émotionnelle. Les résultats de cette expérience les plus intéressants pour mon propos sont bien entendu ceux qui ont été obtenus avec le même test chez les patients présentant une lésion de leur cortex orbito-frontal. Les réponses

de ces patients indiquaient en effet qu'ils n'étaient pas sensibles au regret : ils étaient certes plus heureux d'avoir gagné que d'avoir perdu, mais n'éprouvaient pas plus de tristesse, ni ne présentaient plus d'activation émotionnelle, lorsqu'ils avaient manqué de gagner beaucoup²².

La seconde illustration concerne les réactions émotionnelles face à un choix moral. On demandait à un groupe de sujets sains dont on enregistrait l'activité cérébrale de résoudre un dilemme moral fictif portant sur la possibilité d'épargner la vie de plusieurs personnes en en sacrifiant une. Dans une première version de ce dilemme, la possibilité était donnée au sujet d'obtenir cet effet de manière indirecte, en manipulant une commande pour dévier la trajectoire d'un wagon. Dans une autre version, le sujet avait la même possibilité d'obtenir l'effet, mais au moyen d'une action personnelle et directe sur un autre individu (le pousser sur la voie pour dévier le wagon). Dans les deux cas, le sujet devait répondre par oui ou par non à la question : « Allez-vous utiliser cette possibilité ? » À la première version du dilemme, tous les sujets répondaient positivement ; pour la seconde, les avis étaient partagés, même si la majorité des sujets répondaient négativement. Le résultat intéressant était fourni par la neuro-imagerie. Les deux versions du dilemme provoquaient l'activation du cortex orbito-frontal et de la région adjacente du cortex cingulaire antérieur, mais cette activation était beaucoup plus intense pour la seconde version, où l'implication personnelle dans l'action était maximale, que pour la première, où elle n'était qu'indirecte. Le choix conscient de la réponse donnée par les sujets était donc largement déterminé par le signal que constituait le niveau d'activation du cortex orbito-frontal. On peut noter que ceux des sujets qui répondaient positivement à la seconde version du dilemme mettaient plus de temps pour donner leur réponse : ils devaient en quelque sorte lutter contre le marquage émotionnel de leur cerveau pour accéder à une décision fondée sur des critères logiques²³. Selon cette interprétation, les sujets les

plus moraux ne seraient-ils pas en définitive ceux qui ont appris à contrôler leur système impulsif et privilégient le système réflexif de prise de décision ?

Ces deux exemples, même s'ils n'ont qu'un rapport lointain avec l'organisation de l'action proprement dite, illustrent bien le rôle que peut jouer une structure d'amont comme le cortex orbito-frontal dans la motivation d'un choix et la sélection d'un but. Le marquage émotionnel et le taux de dopamine sont les outils neurobiologiques de la volition. À partir de là, le plan d'action se construit, et l'action trouve sa voie vers l'exécution.

L'inhibition de l'action

La perte de la fonction de contrôle exercée par le cortex préfrontal sur l'accomplissement de l'action comporte un autre volet. Les patients frontaux présentent en effet une distractibilité exagérée : ils se laissent distraire par des stimulations sans rapport avec la tâche qu'ils sont en train d'accomplir. Cette distractibilité voisine, de manière quelque peu paradoxale, avec un comportement de persévération, où le patient qui a commis une erreur dans l'accomplissement de la tâche est incapable de la rectifier et la répète à chaque nouvel essai. Distractibilité et persévération traduisent la déficience d'un système inhibiteur normalement destiné à bloquer l'accès de stimulations extérieures aux régions chargées de mener à bien le plan d'action. À l'état normal, cet accès reste libre pour la gestion automatique des routines de la vie courante, alors qu'il doit au contraire être bloqué lorsque apparaît une situation nouvelle qui requiert une réponse adaptée. Cette dualité du contrôle du système d'exécution assure la plasticité et la flexibilité du comportement, par opposition à la rigidité comportementale caractéristique des patients frontaux.

David Ferrier, dans une description prémonitoire du comportement de singes chez lesquels il avait pratiqué l'ablation des lobes frontaux, avait été frappé par le fait que ces animaux, alors qu'ils ne présentaient ni trouble moteur ou sensitif ni perturbation des instincts ou des émotions, avaient perdu la faculté de fixer leur attention, ce qui se traduisait par une incapacité à restreindre et à inhiber leurs mouvements. Quand nous pensons, disait-il en substance, nous restons immobiles : c'est que le fait de réprimer la tendance à la diffusion extérieure de l'activité cérébrale dans des mouvements accroît la diffusion intérieure de cette activité et permet ainsi de « concentrer la conscience ». Les lobes frontaux joueraient ainsi un rôle de « centres modérateurs » réprimant les mouvements. Les sentiments, « au lieu d'amener immédiatement l'action comme chez l'enfant, exciteraient simultanément les centres modérateurs et suspendraient l'acte jusqu'à ce que, sous l'influence de l'attention, les associations produites par l'expérience passée entre les actes et leurs conséquences douloureuses ou agréables, proches ou lointaines, se soient élevées dans la conscience ». Telle était, selon Ferrier, « la base organique de toutes les facultés intellectuelles supérieures ». Les arguments qu'il utilisait pour localiser le centre modérateur dans les lobes frontaux étaient en fait tous des arguments négatifs : c'est parce que l'excitation électrique de la partie antérieure des lobes frontaux ne provoque aucune manifestation motrice qu'ils seraient non pas moteurs, mais « moteurs-modérateurs » ; de même, l'ablation des lobes frontaux ne provoque pas de paralysie motrice ni d'autres effets physiologiques visibles, mais elle entraîne « une sorte de dégénérescence mentale qui en dernière analyse peut se réduire à la perte de l'attention²⁴ ».

Une illustration frappante des effets de la perte de ce contrôle inhibiteur a été décrite au cours des années 1980 par François Lhermitte. Il avait observé au cours de l'examen clinique de patients frontaux que certains d'entre eux ne pouvaient se retenir d'exécuter une action lorsqu'elle leur était

suggérée par l'environnement. Si, par exemple, on plaçait un verre devant le patient, celui-ci le saisissait ; si on plaçait ensuite une bouteille d'eau, il la prenait avec l'autre main, remplissait le verre et buvait l'eau. Même manège avec une paire de lunettes : le patient se la mettait sur le nez, allant jusqu'à superposer plusieurs paires les unes sur les autres si l'examineur les lui présentait. Interrogé sur ce comportement en apparence absurde, le patient ne pouvait que répondre : « Je pensais que vous me demandiez de le faire. » Le terme de « comportement d'utilisation » utilisé par Lhermitte pour caractériser ce symptôme traduit bien le fait que ces actions parasites ne sont pas d'origine endogène, mais que leur facteur déclenchant se trouve à l'extérieur du sujet. Le sujet est esclave, en quelque sorte, d'une « incitation » qui s'impose à lui, se substitue à sa propre volonté et lui donne de surcroît l'illusion d'avoir agi de son propre chef. Un comportement du même ordre, désigné par Lhermitte sous le nom de « comportement d'imitation », peut également s'observer chez certains de ces patients qui ne peuvent s'empêcher d'imiter les gestes que l'examineur exécute devant eux, même si ces gestes sont dépourvus de sens (se gratter la tête, se frotter la jambe, etc.). Cette imitation compulsive peut même persister si on demande au patient de ne pas bouger. Là encore, le patient rapporte l'impression d'obéir à une instruction : « Je pensais que, si vous le faisiez, je devais le faire aussi²⁵. »

Les comportements d'utilisation et d'imitation traduisent en fait la libération, par défaut d'inhibition, d'une tendance à adhérer à l'environnement, ce que précisément le lobe frontal a pour fonction d'éviter en favorisant l'expression des facteurs d'origine endogène. La preuve de ce contrôle inhibiteur exercé par le cortex préfrontal sur d'autres régions du cortex est apportée, en l'absence d'arguments physiologiques plus directs, par les effets lésionnels que je viens de décrire. Certains des symptômes psychotiques observés chez les patients schizophrènes – les symptômes de premier rang,

dont les hallucinations, sur lesquels je reviendrai dans un chapitre ultérieur – pourraient relever de cette explication. De fait, des travaux déjà anciens de David Ingvar avaient montré l'existence d'une diminution de l'activité frontale spontanée (une « hypofrontalité ») chez des patients schizophrènes, qui contrastait avec l'« hyperfrontalité » normalement constatée chez les sujets sains²⁶ (voir chapitre 9).

L'impression d'une inhibition massive et indifférenciée exercée par le cortex préfrontal qu'on peut retirer des observations de cas pathologiques ne correspond pourtant pas à la réalité. Il existe au contraire des arguments en faveur d'un contrôle inhibiteur sélectif qui se relâcherait en fonction des nécessités ou des contraintes de la tâche à accomplir : l'exécution des mouvements adaptés au but serait désinhibée en même temps que l'inhibition serait maintenue sur les autres mouvements possibles. On peut s'en convaincre soi-même en faisant une expérience simple : on prononce de façon répétée un phonème (/ba/) tout en observant une autre personne qui prononce tantôt le même phonème, tantôt un phonème différent (/da/). Alors que l'exercice paraît très facile lorsque l'autre personne prononce elle aussi le phonème /ba/, il devient tout à coup difficile lorsqu'elle change de phonème : dans ce cas, la tendance « naturelle » à imiter l'autre personne doit être réprimée au profit d'un programme moteur différent. Ce contrôle sélectif met bien en jeu le cortex préfrontal, comme ont réussi à le montrer Marcel Brass et ses collaborateurs dans une expérience de neuro-imagerie : les sujets de cette expérience devaient exécuter une séquence déterminée de mouvements des doigts tout en observant sur un écran vidéo une main qui exécutait soit la même séquence, soit une séquence différente. Lorsque la séquence observée différait de la séquence exécutée par les sujets et que la tendance à l'imitation devait donc être bloquée, l'activité de la région dorso-latérale de leur cortex préfrontal du côté gauche était fortement augmentée²⁷.

On ne peut s'empêcher à ce propos d'évoquer une nouvelle fois le rôle des neurones miroirs. On se rappelle que ces neurones, enregistrés dans le cortex prémoteur du singe (et sans doute présents également chez l'homme, voir chapitres 1 et 4), sont activés aussi bien lors de l'exécution d'un mouvement par l'animal que lorsque celui-ci observe le même mouvement exécuté par un autre agent. La mise en jeu automatique de ce système miroir permet facilement d'expliquer le phénomène d'imitation spontanée, tel qu'on l'observe fréquemment chez le jeune enfant. Chez l'adulte, davantage soumis aux contraintes du comportement en société, l'imitation spontanée est le plus souvent réprimée (parfois difficilement dans le cas du fou rire ou du bâillement). Au-delà des spéculations de Ferrier, qui voyait dans les lobes frontaux les garants de l'éducation et des convenances sociales (une sorte de surmoi avant la lettre, version neurophysiologique !), il est probable que le contrôle du comportement, et en particulier de la tendance spontanée à l'imitation, par le lobe frontal joue un rôle important dans les relations entre individus. La répression de cette tendance contribue en effet à la différenciation entre soi et l'autre, et par là même à l'identification de soi-même comme auteur de ses propres actions. Au contraire, l'imitation non contrôlée, en d'autres termes la simulation automatique du comportement d'un autre individu (de ses attitudes, de ses émotions, etc.), risquerait d'aboutir à une « fusion » de l'imitateur avec son modèle, au détriment de sa propre autonomie et de sa propre identité. Ce risque est perceptible au travers du phénomène d'empathie : alors que ce phénomène est utile pour une compréhension automatique et instantanée de l'autre, il doit pouvoir être contrôlé et supprimé dans la plupart des situations sociales, qui requièrent plutôt une collaboration entre individus, où chacun doit jouer le rôle qui est le sien. Un mécanisme comme celui des neurones miroirs ne comporte pas en lui-même d'indice permettant de différencier l'observateur de l'acteur et d'assurer l'identification de l'auteur de l'action.

Cette identification exige soit que l'activité des neurones miroirs soit inhibée, soit qu'un mécanisme parallèle propre à l'observateur soit activé.

L'influence inhibitrice exercée par certaines régions du cortex préfrontal sur l'action volontaire n'a pas de fonction « répressive ». Elle est une des modalités du rôle central du lobe frontal, qui est de moduler l'expression du comportement : le fait que cette action modulatrice s'exerce par un processus d'inhibition/désinhibition plutôt que par un processus d'activation/désactivation est loin d'être unique dans le système nerveux central. D'autres structures, comme le cervelet et surtout les ganglions de la base, fonctionnent sur le même principe. Si on conçoit le rôle du cortex préfrontal dans son ensemble dans la volition et la motivation comme celui d'un moteur qui pousse sans cesse à l'action, on comprend bien que le moyen le plus efficace de réguler cette force interne soit d'utiliser un frein plus ou moins serré en fonction des circonstances.

Ce chapitre était consacré à la partie consciente de la représentation de l'action, celle qui permet de former une intention et de se fixer un but. L'atteinte d'un but à long terme implique la construction d'un plan d'action qui détermine les différentes étapes à franchir. Cette capacité repose en grande partie sur le rôle du cortex préfrontal, comme en témoigne le tableau clinique observé chez les patients porteurs de lésions de cette région. La planification mobilise à la fois des ressources cognitives pour la mise en mémoire du but et pour l'organisation hiérarchique des étapes à accomplir, et des ressources émotionnelles pour déterminer les raisons d'agir ou de ne pas agir.

Le passage à l'acte

Le moment de l'action est un passage critique où des phénomènes jusque-là masqués deviennent visibles. L'apparition du mouvement, si elle divise le temps de manière abrupte en un « avant » et un « après », n'est évidemment que le terme d'un long « présent » au cours duquel l'action existait déjà avant de se manifester. J'étudierai ailleurs les implications de ce présent dans toute sa durée, depuis la formation de la représentation et de l'intention jusqu'à leur aboutissement. Ici, je me contente d'explorer ce passage de l'immobilité à l'action en étudiant les événements qui le précèdent et l'accompagnent, dans une tranche de temps de quelques secondes. Cette période sera d'abord considérée du seul point de vue de l'expérimentateur qui observe son déroulement et ses effets sur des variables physiologiques. Par la suite, cependant, l'auteur de l'action entrera en scène, ce qui entraînera un changement de perspective. Les données recueillies par l'expérimentateur porteront alors non plus sur des observations objectives, mais sur les déclarations du sujet à propos des transformations qui s'opèrent en lui. C'est là une contrainte inhérente à l'étude de l'action volontaire : en l'absence d'un « stimulus » auquel on peut référer les réponses du sujet, les seuls indices dont on dispose sont ceux que le sujet lui-même tire de la lecture de son propre état mental.

La période préparatoire

La brève période au cours de laquelle un expérimentateur détecte les signes avant-coureurs d'une action en cours a reçu diverses appellations. Toutes font référence à la notion de préparation : période de *readiness*, *preparatory set*, le terme le plus utilisé en langue française étant celui de « période préparatoire ». La fonction attribuée à cette période varie bien évidemment selon les disciplines et les théories encadrant le passage à l'action.

Les psychologues, à la suite de Franciscus Donders, considèrent le temps qui s'écoule entre l'instruction d'exécuter une action et son exécution effective comme une mesure des processus qui se déroulent tout au long de cette période. D'une manière plus générale, ce genre d'expérience repose sur le principe d'une « chronométrie mentale » mis au point par Franciscus Donders dans la seconde moitié du XIX^e siècle et toujours en usage aujourd'hui. Comme le pensait ce dernier, adepte d'une « physique de la conscience », il est effectivement possible de mesurer « la vitesse de la pensée » : il considérait que le temps mis à répondre à une question cognitive reflétait la durée des stades successifs du traitement nécessaire pour donner cette réponse. Il proposait même une méthode de soustraction pour individualiser ces différents stades : en comparant deux situations censées ne différer que par la présence ou l'absence d'un stade, on devait pouvoir déterminer le temps nécessaire pour traiter l'information propre à chacun de ces stades.

Parmi la masse de travaux suscités par cette théorie, les plus instructifs sont ceux où l'expérimentateur fait varier le degré de certitude du sujet sur la réponse motrice qu'il va devoir effectuer. Prenons comme exemple une expérience où sont présentées au sujet des cibles visuelles qui diffèrent les unes des autres par leur direction (à droite ou à gauche du

point de départ) et par leur distance (près ou loin du point de départ). Le sujet reçoit d'abord une instruction qui lui indique, sous la forme d'indices lumineux, la direction dans laquelle va apparaître la cible mais non sa distance, ou bien la distance de la cible mais non sa direction. Après un temps variable, la cible elle-même est présentée, et le sujet doit pointer sur elle avec sa main le plus rapidement possible. La mesure du temps qui sépare l'apparition de la cible du départ du mouvement de la main donne des indications sur les processus de préparation qui ont démarré dès la présentation des instructions. D'une manière générale, on observe que le temps de réponse varie en fonction de la durée qui sépare l'instruction de la présentation de la cible : plus cette durée est longue, plus le temps de réponse est court, ce qui suggère que dans cet intervalle se sont déroulées les étapes préparatoires nécessaires à la production du mouvement. Dans l'expérience décrite ici à titre d'exemple (figure 6.1), l'incertitude sur la direction de la cible entraîne une préparation plus longue que celle qui entoure sa distance. Cette différence se conçoit facilement : si l'on connaît la direction, il suffira de moduler l'intensité de la commande motrice en fonction de la distance de la cible lorsque celle-ci sera connue ; en revanche, si on ne connaît pas la direction, il faudra préparer des commandes différentes pour un mouvement vers la droite et un mouvement vers la gauche, et les maintenir en fonction jusqu'à la levée de l'incertitude.

Cette méthode, qui permet de manipuler le temps de réponse, a été mise à profit par les physiologistes au cours des années 1970 pour étudier les phénomènes neurologiques qui surviennent au cours de la préparation de l'action. Leurs travaux portaient de l'idée que la commande motrice d'origine corticale, lorsqu'elle arrive au niveau spinal, produit des effets mesurables par des techniques électrophysiologiques. La commande motrice, en bombardant les motoneurons sélectionnés pour réaliser le mouvement, modifie leur excitabilité, ce qui peut être testé directement en mesurant la réponse de

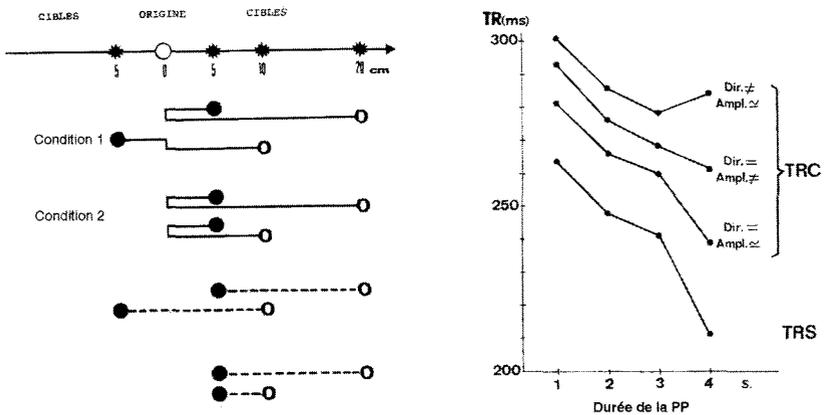


Figure 6.1. Période préparatoire précédant une réponse motrice.

Le sujet doit pointer le doigt vers une cible lumineuse qui apparaît devant lui à 5 centimètres sur sa gauche ou à 5, 10 ou 20 centimètres sur sa droite (partie gauche de la figure). Il reçoit d'abord un indice sur la position future de la cible mais maintient le doigt sur le repère central (origine) jusqu'à l'apparition de la cible proprement dite, ce qui définit la durée de la période préparatoire (PP) ; le temps de réaction est mesuré à partir du moment où le doigt quitte la position de départ. Dans la situation dite de temps de réaction de choix (TRC), les temps de réaction sont comparés lorsque l'indice donné avant le départ laisse planer une incertitude, soit sur la distance et la direction de la cible (condition 1), soit seulement sur la distance (condition 2). La partie droite de la figure montre que les TRC les plus longs sont obtenus dans la condition 1, lorsque direction et distance sont manipulées simultanément ; ils diminuent lorsque l'incertitude ne porte plus que sur la distance. Lorsqu'il n'existe pas d'incertitude, le temps de réaction simple (TRS) est encore plus court. En outre, le fait d'augmenter la durée de la période préparatoire en introduisant un délai entre l'indice sur la cible et son apparition diminue les temps de réaction dans toutes les conditions (d'après Requin, 1978). La période préparatoire n'est donc pas une période « vide » : elle traduit la mise en place progressive du plan d'action.

ces mêmes motoneurones à une stimulation de leurs afférences périphériques. La stimulation d'un nerf afférent déclenche en effet le réflexe spinal monosynaptique qui peut être facilement enregistré sous la forme du réflexe de Hoffmann ou d'un réflexe tendineux ; des réflexes facilités sont donc la signature d'une excitabilité des motoneurones augmentée. L'enregistrement des réflexes spinaux pendant la période pré-

paratoire a conduit à un résultat en apparence surprenant : l'excitabilité des motoneurones impliqués dans le mouvement en préparation augmente bien, comme on s'y attend, au début de la période préparatoire, du fait de l'arrivée de la commande motrice, mais elle décroît ensuite progressivement pour se trouver à son plus bas niveau peu avant le déclenchement du mouvement. Ces variations de l'excitabilité des motoneurones seraient en effet paradoxales si elles indiquaient que la commande corticale devient moins efficace lorsqu'on s'approche de l'exécution du mouvement. Mais ce n'est sans doute pas le cas : la baisse de l'excitabilité des motoneurones est en fait due à un blocage de leurs afférences périphériques (celles qu'on stimule pour déclencher le réflexe spinal) pendant la période qui précède le mouvement. Le rôle fonctionnel de cette inhibition serait d'isoler les motoneurones d'influences sensorielles parasites, de réaliser en quelque sorte une suspension active des activités réflexes pendant l'arrivée du signal de commande : ainsi serait assurée la sélectivité de la réponse des motoneurones à la commande corticale, garantie de la rapidité et de la précision du mouvement¹.

La méthode de mesure de l'excitabilité des motoneurones a également été utilisée au cours de l'imagerie motrice, qu'on pourrait en effet considérer comme une sorte de période préparatoire artificiellement prolongée : de fait, les réflexes spinaux sont facilités lorsqu'on stimule les motoneurones impliqués dans le mouvement imaginé. En revanche, l'inhibition qui précède normalement l'exécution n'apparaît pas, pour la simple raison que dans l'imagerie motrice l'exécution n'a pas lieu. Cette observation suggère que la période préparatoire comporte en réalité deux parties. Au cours d'une première partie se produirait la sélection des commandes qui vont devoir être utilisées pour l'action ; au cours de la seconde se produirait le mécanisme de déclenchement de l'exécution proprement dite. Seule la première phase est présente au cours de l'imagerie motrice².

De l'action induite à l'acte spontané

La méthode de « chronométrie mentale » fondée sur l'étude du temps de réponse, complétée par l'enregistrement de variables physiologiques dont les changements anticipent la survenue des mouvements, a été et reste un instrument de choix pour comprendre le passage à l'acte. Toutefois, cette méthode est fondée sur une mesure du temps à partir d'un point de référence, le signal de départ donné par l'expérimentateur : le sujet n'a donc pas le choix du moment de départ, ce qui, on l'a vu au début du chapitre, ne respecte pas la nature spontanée du mouvement volontaire. Cet inconvénient est d'autant plus sérieux qu'une action spontanée n'est pas organisée de la même façon qu'une action induite par un stimulus. On peut s'en convaincre par une expérience relativement simple, réalisée par Jacques Paillard au cours des années 1950. Le sujet devait appuyer simultanément sur un bouton avec la main et sur une pédale avec le pied : cette tâche était exécutée dans deux conditions différentes : soit en réponse à la présentation d'un signal lumineux (action induite), soit en l'absence de tout déclencheur extérieur (action spontanée). Dans l'action induite, la réponse de la main précédait nettement la réponse du pied ; dans l'action spontanée, les deux mouvements étaient pratiquement synchrones. L'explication de cette différence est que, dans l'action induite, les commandes motrices destinées à la main et au pied sont déclenchées par le même stimulus et partent au même moment, le délai plus long de la réponse du pied étant dû au temps nécessaire à l'atteinte des motoneurons des muscles du pied. L'action spontanée, en revanche, est l'objet d'une préparation au cours de laquelle les commandes se mettent en place en tenant compte de la différence de distance entre les deux effecteurs.

La distinction entre action spontanée et action induite a des implications pour le comportement qui vont bien au-delà de situations expérimentales comme celle que je viens de décrire. À ce propos, vous êtes-vous déjà demandé pourquoi, dans les westerns, c'est toujours le « bon » qui prend le dessus sur le « méchant » ? L'explication de cette supériorité est que le « méchant », par définition, a l'intention de tuer, alors que le « bon » ne cherche qu'à se défendre. Dans la scène finale, lorsque les deux protagonistes sont face à face pour l'ultime duel, le « méchant » doit prendre une décision consciente pour dégainer son pistolet et abattre le « bon ». La mise en jeu spontanée de son système orbito-frontal lui prend un temps précieux. Le « bon » n'a pas ce problème : il ne fait que réagir aux premiers signes de l'action du « méchant » et tire avant lui.

La découverte, en 1964-1965, d'un signal électroencéphalographique (EEG) lié au déclenchement spontané d'un mouvement a permis aux expérimentateurs de se libérer de la contrainte du point de référence. L'Anglais W. Grey Walter, étudiant le signal EEG chez des sujets au cours d'expériences sur les réflexes conditionnés, avait observé en 1964 que l'attente du stimulus conditionnel se manifestait par la présence d'une onde négative dans la région frontale. Il avait attribué ce phénomène (la « variation contingente négative ») à l'anticipation par le sujet de la réponse motrice qu'il devait donner au stimulus. L'année suivante, Hans Kornhuber avait attribué sa véritable signification au phénomène en établissant clairement la relation entre la survenue de l'onde négative et la préparation d'un mouvement spontané. Le terme de *Bereitschaftspotential* qu'il avait utilisé, et qui subsiste encore, a été rapidement traduit en anglais par *readiness potential* et en français par « potentiel de préparation³ ». La description du potentiel de préparation s'est perfectionnée au cours des années : on considère aujourd'hui qu'il est constitué de plusieurs composantes qui s'enchaînent les unes aux autres. Une première composante

début environ une seconde et demie à une seconde avant la contraction musculaire qui signale le début du mouvement. Cette composante, enregistrée sur la région médiane du scalp (le vertex), est également répartie sur les deux hémisphères. Une seconde composante, dont la négativité augmente plus vite que la première, apparaît autour de 500 millisecondes avant la contraction musculaire : c'est une composante latéralisée, qui est enregistrée au-dessus de la région du cortex moteur impliqué dans la commande du mouvement (dans l'hémisphère gauche s'il s'agit d'un mouvement de la main droite). Finalement, une dernière composante, la positivité prémotrice, correspond à une brusque inversion de la polarité du potentiel, moins de 100 millisecondes avant la contraction musculaire. Quant à l'origine anatomique de ces composantes, pour autant qu'on puisse aborder cette question avec la technique EEG, la plupart des auteurs admettent que les deux principales composantes, la symétrique et la latéralisée, sont le reflet de l'activité synchrone de neurones, dans la SMA et la région adjacente pour la première, et dans le cortex moteur (cortex prémoteur et moteur primaire) pour la seconde (figure 6.2). Je reviendrai sur ce point de manière plus détaillée.

La relation du potentiel de préparation avec l'action spontanée est maintenant bien établie, et sa survenue peut être exploitée comme un indice de la préparation d'une action en cours. Benjamin Libet est un de ceux qui ont le plus utilisé cette méthode pour l'étude de l'action volontaire. Il donnait pour instruction à ses sujets de « laisser le besoin d'agir apparaître de lui-même à n'importe quel moment, sans chercher à le planifier ni se concentrer sur “quand” agir ». Cette instruction, précisait-il, avait pour but d'obtenir des actes volontaires qui soient le plus libres et le plus « capricieux » possible. Les potentiels accompagnant ces actes auto-déclenchés (*self-initiated*) correspondaient à la forme classiquement décrite, avec cependant des variations quant au début de la négativité, de 1 050 à 250 millisecondes avant la

contraction musculaire, selon les sujets. Les potentiels les plus longs étaient enregistrés chez les sujets qui avaient le plus l'impression de penser à leurs mouvements avant de les exécuter ; au contraire, les potentiels étaient de plus courte durée chez les sujets les plus spontanés. Pour Libet, seule la partie tardive du potentiel de préparation, celle qui débute en moyenne vers 500 millisecondes avant le mouvement et qui prédomine sur l'hémisphère du côté opposé au mouvement, serait en relation avec le caractère spontané du mouvement. En revanche, la composante précoce autour de 1 000 millisecondes serait en relation avec une préparation consciente de l'action. Cette hypothèse est confirmée par une autre observation chez les mêmes sujets : lorsqu'ils devaient déclencher leurs mouvements sans être libres du choix du moment de départ (ils devaient bouger un doigt à un moment précis déterminé par le déplacement d'un point lumineux sur un cadran, ce qui les incitait fortement à anticiper leur action), les potentiels étaient systématiquement du type « long⁴ » (figure 6.2).

Le potentiel de préparation est donc le témoin de mécanismes neuronaux spécifiquement impliqués dans la préparation de l'exécution d'un acte moteur. Mais, comme nous le savons maintenant, préparation ne signifie pas exécution. Peut-on concevoir qu'une action représentée et préparée, mais qui demeure masquée (une action simulée), puisse donner lieu à la genèse d'un potentiel de préparation ? La question paraît purement théorique, puisque, dans une telle situation, l'expérimentateur ne disposerait pas du signal que constitue le mouvement pour déclencher l'analyse de l'EEG pendant la période qui le précède. Il existe toutefois une autre situation où l'action, tout en étant représentée, reste au stade masqué : c'est l'observation d'une action exécutée par un autre agent. Dans ce cas, ce n'est pas chez celui qui exécute l'action (l'acteur) qu'on enregistre le potentiel de préparation, mais chez celui qui le regarde (le spectateur). Une expérience a été réalisée dans ces conditions par James

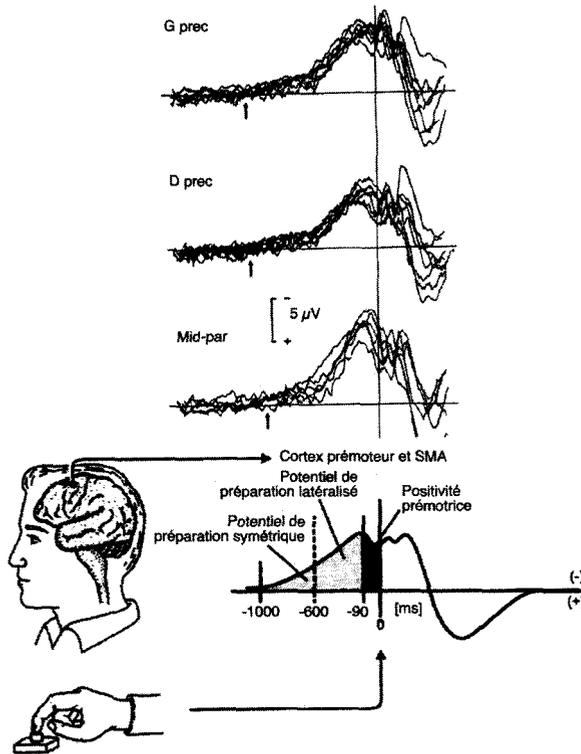


Figure 6.2. Le potentiel de préparation.

La partie supérieure de la figure représente les potentiels de préparation enregistrés en différents endroits du scalp chez un sujet pendant la période précédant l'exécution d'un mouvement (presser un bouton avec l'index de la main droite). Les potentiels sont alignés sur l'apparition du mouvement (ligne verticale). Notez l'augmentation progressive de la négativité jusqu'à la période précédant immédiatement le mouvement, où la polarité s'inverse.

La partie inférieure de la figure illustre de manière schématique les différentes phases du potentiel tel qu'il apparaît lorsqu'il est enregistré dans la région paramédiane, au niveau du cortex prémoteur et de l'aire motrice supplémentaire : on distingue une composante précoce de polarité négative (à partir de 1 seconde avant le mouvement) symétrique sur les deux hémisphères, suivie d'une composante latéralisée, négative également, prédominant sur l'hémisphère opposé à la main impliquée. Enfin, une centaine de millisecondes avant le mouvement, apparaît la positivité prémotrice, latéralisée exclusivement sur l'hémisphère opposé à la main impliquée (modifié d'après Eccles, 1979).

Kilner. Lorsque le spectateur parvenait à anticiper la survenue du mouvement de l'acteur (un mouvement exécuté avec la main droite), on enregistrait chez le premier un potentiel négatif qui débutait environ 500 millisecondes avant le mouvement du second. Ce potentiel était asymétrique et se localisait au-dessus de la région du cortex moteur gauche du spectateur, comme s'il préparait effectivement un mouvement de sa propre main droite. Ce résultat⁵ renforce encore la proximité entre les représentations d'une action auto-produite et d'une action observée, proximité fondée sur la notion de simulation de l'action, comme je l'ai détaillé au chapitre 4.

L'agent au plus près de son action

L'orientation des recherches vers les mouvements spontanés soulève inévitablement la question de l'origine des activités nerveuses qui aboutissent à l'intention puis à l'action. Mais, comme je vais le montrer, c'est une question mal posée : tenter d'y répondre nous entraînerait dans une sorte de régression à l'infini, à la recherche d'un *primum movens* introuvable. Plutôt qu'une source unique, la mise en route d'une action en l'absence d'un facteur déclenchant connu nécessite le recrutement de multiples régions cérébrales interconnectées, d'un réseau où l'activité nerveuse qui va déclencher le mouvement se construit progressivement. C'est sans doute ce que voulait dire John Eccles lorsqu'il opposait le déclenchement d'une action spontanée à celui d'une action induite par un stimulus. « Il y a un écart marqué entre la durée du potentiel de préparation et celle du temps de réaction. Les temps de réaction, il est vrai, se mesurent à partir d'un stimulus impératif fort qui [...] produit une excitation cérébrale massive. À l'opposé, la commande volontaire, survenant en l'absence de tout stimulus initiateur, est très faible

et exige des centaines de millisecondes pour accumuler une excitation cérébrale assez intense pour donner lieu à une décharge motrice, comme le montre bien le décours temporel du potentiel de préparation⁶. » Il n'y a guère qu'une décharge d'origine pathologique comme une décharge épileptique, ou encore une stimulation électrique localisée, qui puisse déclencher un mouvement, voire un comportement organisé (voir plus loin), à partir de l'excitation d'une structure nerveuse localisée. Mais ce genre d'excitations, par leur intensité et leur brutalité, ne ressemble en rien à ce qui se passe normalement au moment d'une action volontaire.

La découverte du *readiness potential* a donc changé l'orientation des recherches sur la période préparatoire. L'intérêt ne se focalise plus sur les ajustements automatiques qui précèdent le mouvement, mais sur le rôle du sujet dans son déclenchement. Ce déplacement du centre d'intérêt met l'accent sur des processus purement endogènes, comme l'intention ou la décision, plutôt que sur la gestion probabiliste d'une incertitude : au contraire, l'expérimentateur s'affranchit du temps de réponse, tandis que le sujet, libéré des contraintes imposées de l'extérieur, devient le véritable pilote des expériences. Celles qui vont suivre insistent sur le caractère introspectif de la performance du sujet qui doit « sentir » qu'il est l'auteur de l'action et qu'il est « libre » de l'exécuter ou non. Le sujet, jusqu'à ce point de la discussion, n'intervenait en effet que comme déclencheur de ses propres actions, qu'il devait tenter de rendre aussi « volontaires » ou aussi « spontanées » que possible. Le problème n'est plus le même depuis une expérience critique réalisée en 1983 par Benjamin Libet. Ce dernier, dans le prolongement de ses travaux sur le potentiel de préparation, s'était tout naturellement posé la question de la relation de ce potentiel précédant un acte volontaire avec la conscience que le sujet peut avoir d'en être la cause⁷. Si, pensait Libet, l'intention consciente est réellement la cause de l'acte volontaire, l'expérience subjective de cette intention devrait précéder les processus cérébraux

qui le réalisent, ou au moins coïncider avec eux : en d'autres termes, la conscience de l'intention devrait coïncider avec le début du potentiel. Mais comment déterminer le moment de cette prise de conscience ? La méthode imaginée par Libet consistait à demander au sujet de se rappeler après chaque essai la position qu'occupait un point lumineux se déplaçant sur un cadran circulaire, à l'instant où il avait senti le besoin (*urge*), le désir ou la décision de bouger. Connaissant la vitesse de déplacement du point lumineux, l'expérimentateur pouvait déterminer l'instant « W » (pour *will*) de la prise de conscience et le confronter avec les repères physiologiques que sont le début du potentiel de préparation et le début de l'activité musculaire signalant le mouvement. Les résultats de cette expérience célèbre ont été souvent rapportés. Ils tiennent en deux énoncés : 1. L'instant W survient en moyenne 207 millisecondes avant le début de l'activité musculaire ; 2. Le début du potentiel précède l'instant W de 345 millisecondes⁸ (figure 6.3). Ces résultats ont été confirmés depuis par Patrick Haggard. Pour ce dernier, cependant, le jugement porté par les sujets sur le moment de la prise de conscience de leur intention (l'instant W de Libet) est corrélé non pas avec le début du potentiel de préparation, mais avec sa composante latéralisée. Compte tenu de l'origine supposée de cette composante dans les régions motrices du cortex, Haggard et ses collaborateurs suggèrent que le jugement des sujets porte sur l'intention de faire tel mouvement particulier plutôt que sur l'intention plus générale de bouger. En effet, si on demande au sujet non pas de bouger un doigt déterminé comme dans l'expérience de Libet, mais de choisir entre un doigt de la main droite ou un doigt de la main gauche, la séquence des événements n'est pas modifiée. Ce fait semble indiquer que la prise de conscience de l'intention survient après que le choix entre les deux mains a été fait ; si la prise de conscience – un processus qui prend du temps – survenait avant le choix, elle reculerait dans le temps qui précède le mouvement. Selon ce raisonnement, l'instant W

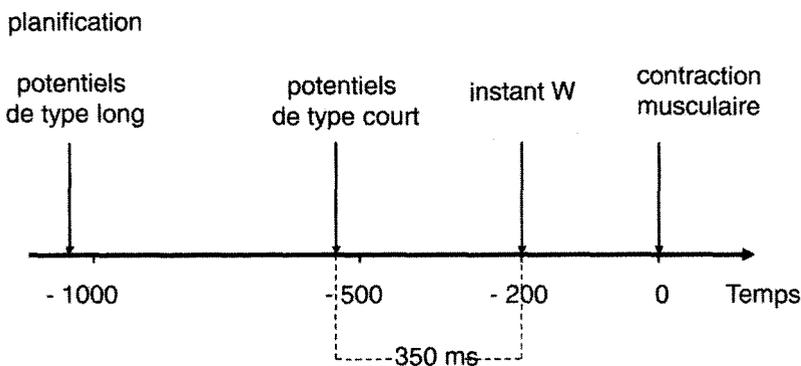


Figure 6.3. L'expérience de Benjamin Libet.

Dans une expérience célèbre, B. Libet a demandé à des sujets d'appuyer sur un bouton à un moment de leur choix et de signaler le moment où ils étaient devenus conscients de vouloir exécuter ce mouvement du doigt. Différents indices étaient enregistrés : le potentiel de préparation et l'activité du muscle du doigt correspondant au mouvement. Le début du potentiel de préparation (soit de type long, soit de type court, voir détails dans le texte) indiquait le début de l'activité cérébrale responsable de la commande motrice, et l'activité musculaire indiquait l'arrivée de ces commandes motrices au niveau du muscle. Enfin, le moment de la prise de conscience par le sujet de son intention de bouger (l'instant W) était calculé et reporté sur la courbe du temps précédant le mouvement. Le diagramme présenté ici montre que le potentiel de préparation commence environ 500 millisecondes avant le début du mouvement et que la prise de conscience de l'intention, bien qu'elle précède le mouvement de 200 millisecondes, survient plus de 300 millisecondes après le début du potentiel de préparation (d'après Libet, 2002).

serait donc plus en rapport avec la formation d'une intention motrice qu'avec la formation d'une intention préalable⁹.

La chronologie des phénomènes, en particulier le fait que le potentiel de préparation débute plusieurs centaines de millisecondes avant l'instant W, étant maintenant bien établie¹⁰, le champ est ouvert pour de nouvelles questions. Une des plus brûlantes semble être celle de l'origine anatomique des changements neuronaux qui correspondent à la prise de conscience de l'intention. L'introduction de la neuro-imagerie fonctionnelle, en particulier de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), une technique d'imagerie à fort potentiel topographique, fournit de nou-

veaux éléments à cette discussion, sans pour autant apporter de réponse à la question du *primum movens*. Des expériences utilisant cette méthode montrent que, pour un mouvement volontaire, l'activation débute dans le cortex préfrontal médian (aire 10) et latéral (aire 46), avant de gagner la SMA, puis le cortex moteur. Christopher Frith avait montré dès 1991 que le déclenchement spontané d'une action s'accompagne d'une activation de la région de l'aire 46, prédominant du côté gauche. Cette activation n'était pas influencée par le type d'action : Frith avait remarqué que la même zone était impliquée dans le libre choix d'une action : elle s'activait aussi bien lorsque le sujet devait choisir entre bouger soit le pouce, soit l'index, ou entre prononcer soit le phonème /la/, soit le phonème /ba/¹¹. Au vu de la distinction ci-dessus entre les différentes composantes du potentiel de préparation, ces résultats suggèrent que le cortex préfrontal serait responsable de la composante symétrique, celle qui est en relation avec la partie consciente de la planification de l'action. Le problème est toutefois plus complexe, du fait des abondantes connexions qui relie, d'une part, le cortex préfrontal au cortex prémoteur (incluant la SMA) et, d'autre part, le cortex préfrontal et le cortex prémoteur aux ganglions de la base et aux systèmes de la motivation dont j'ai parlé au chapitre précédent. Il est donc probable que les ganglions de la base, qui interviennent dans la planification des actions, contribuent aussi à la genèse de la composante symétrique du potentiel de préparation. Il a d'ailleurs été remarqué que cette composante est fortement diminuée ou absente chez des patients atteints de la maladie de Parkinson, caractérisée, comme on le sait, par un dysfonctionnement de cette région¹².

Plus récemment, d'autres auteurs, en utilisant la méthode de Libet et en demandant au sujet de concentrer son attention sur la survenue de l'intention de bouger, ou encore sur le moment où il prend la décision d'effectuer le mouvement, ont localisé les zones activées dans la région de la SMA (incluant une zone plus antérieure, dite pré-SMA), mais aussi

dans les régions préfrontales et pariétales. L'aspect le plus nouveau des résultats obtenus dans ces expériences de neuro-imagerie n'est en fait pas la répartition anatomique des zones corticales impliquées ; c'est plutôt la longueur du délai qui sépare le début de ces activations du moment où le sujet perçoit son intention. L'étude la plus récente fait état de délais de l'ordre de 7 à 10 secondes, ce qui fait démarrer la préparation bien avant le moment le plus précoce mesuré avec le potentiel de préparation et, en tout état de cause, largement au-delà des quelques centaines de millisecondes avant l'instant W dont Libet faisait état¹³ (figure 6.4).

Plusieurs des résultats ci-dessus attirent l'attention sur le rôle de la zone corticale située en avant de la SMA (la pré-SMA) comme un des sites possibles d'origine du processus de passage à l'acte. Il existe d'autres arguments dans le même sens tirés de la neuro-imagerie et des effets de la stimulation électrique. Des expériences de neuro-imagerie ont montré que la pré-SMA s'active lorsque le sujet doit apprendre ou exécuter des tâches motrices complexes, par exemple des tâches nécessitant une sélection entre plusieurs mouvements possibles. La SMA proprement dite, au contraire, est activée lors de tâches plus élémentaires, comme répéter des séquences de mouvements déjà apprises. Quant à la stimulation électrique de la pré-SMA et de la partie adjacente du cortex cingulaire antérieur (stimulation pratiquée dans un but thérapeutique chez des patients souffrant de crises épileptiques dont le point de départ se situe dans cette région), elle provoque une impression de besoin irrésistible d'agir et de mouvement imminent. La stimulation peut également déclencher la survenue d'« actions » complètes (saisir un objet et le porter à la bouche, par exemple), pour lesquelles le sujet ne peut donner d'explication, comme s'il était saisi d'une sorte d'intention « à vide¹⁴ ». Enfin, une lésion située dans cette région médiane et affectant la pré-SMA des deux hémisphères provoque le tableau clinique du « mutisme akinétique » : le patient demeure immobile et indifférent,

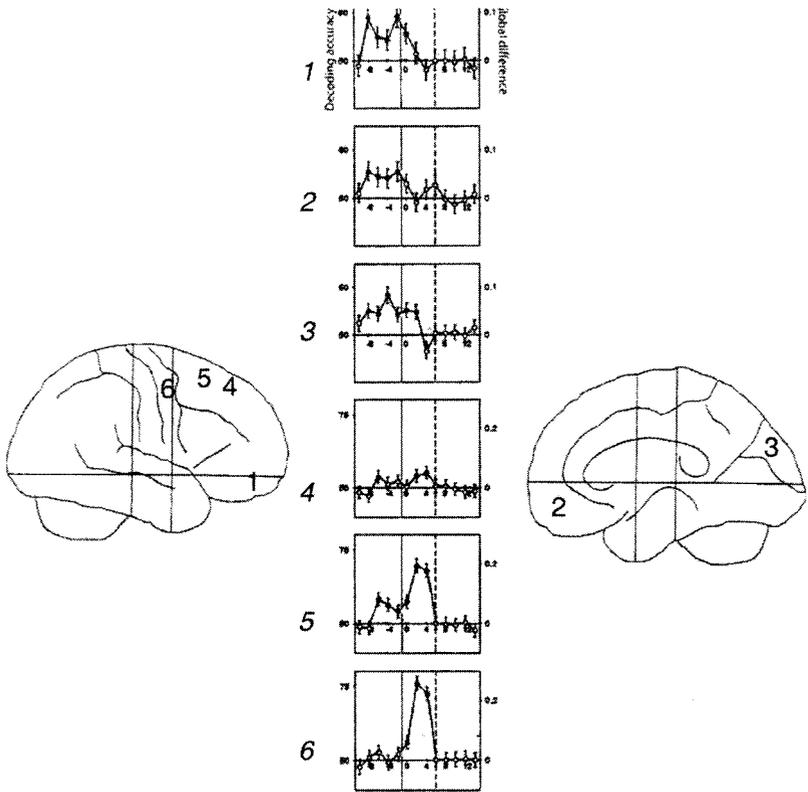


Figure 6.4. Activation corticale pendant la préparation d'un mouvement.

Le sujet reçoit comme instruction d'appuyer sur un bouton avec l'index soit de la main droite, soit de la main gauche. L'activité de son cortex cérébral est enregistrée au moyen d'une technique d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Le sujet doit ensuite indiquer à quel moment il a pris la décision de réaliser le mouvement. Ce moment est représenté sur les diagrammes par un trait plein vertical. Les diagrammes indiquent le niveau d'activation de plusieurs régions échantillonné toutes les 4 secondes. On constate que le niveau d'activation se modifie près de 10 secondes avant la prise de conscience de la décision, dans la région fronto-polaire (1) et dans la région préfrontale médiane (2), suivie par la région du précunéus (3), la pré-SMA (4) et la SMA (5). L'activation du cortex moteur (6) survient après la prise de décision (modifié d'après Soon et al., 2008). Ces résultats confirment et amplifient ceux de Libet.

privé d'initiative motrice, d'expression émotionnelle : seuls persistent des mouvements des yeux à la poursuite d'objets mobiles¹⁵.

L'intention suspendue

On peut avoir l'intention d'agir et suspendre l'action au dernier moment, autrement dit, se retenir d'agir. Chacun a vécu cette situation où une action est volontairement stoppée au dernier moment, voire en cours d'exécution. On peut même s'entraîner à exécuter un mouvement tout en le refré-
nant, un « quasi-mouvement » en quelque sorte, sans contraction musculaire, ce qui peut être vérifié expérimentalement. Dans ce cas, on demande au sujet d'exécuter d'abord un mouvement volontaire, une abduction du pouce par exemple, puis de tenter d'en minimiser progressivement la force jusqu'au moment où le mouvement n'est plus visible et où l'activité du muscle correspondant devient indétectable. On constate pourtant que le cortex moteur est activé pendant cette opération, à peine moins que lors d'un mouvement visible. Il est donc possible de moduler l'intensité de la commande motrice d'un mouvement, jusqu'à la rendre si faible qu'elle reste en dessous du seuil de décharge des motoneurones¹⁶. Cette observation est à rapprocher d'autres situations dont j'ai déjà parlé, où le sujet simule une action sans l'exécuter, de manière consciente en créant une image motrice, ou bien de manière implicite en « essayant » ou en simulant une action pour tenter d'en évaluer la faisabilité. Dans ces situations, on l'a vu au chapitre 4, le cortex moteur et les autres régions intervenant dans l'exécution, le cervelet, les ganglions de la base, sont activés.

Libet avait également étudié diverses formes d'action volontairement suspendue. On se rappelle son expérience où le sujet avait pour instruction de se préparer à faire un mou-

vement à un instant déterminé à l'avance, lorsque le point lumineux atteignait une certaine position sur le cadran. Libet avait introduit une condition supplémentaire où le sujet devait en fait se préparer à interrompre le processus intentionnel peu de temps avant l'arrivée du point lumineux à la position prévue. Libet constatait sur l'enregistrement de l'EEG que le potentiel de préparation cessait de croître et s'inversait brusquement entre 150 et 250 millisecondes avant le moment où le sujet aurait dû faire le mouvement. En d'autres termes, selon Libet, le « veto » conscient du sujet pouvait interrompre la progression du mécanisme menant normalement à l'exécution d'un mouvement et matérialisé par le potentiel de préparation. Le sujet disposerait donc, selon ses propres termes, d'un mécanisme de « *self-control* » lui permettant de contrôler de manière consciente le passage à l'acte d'une intention née de manière inconsciente. Il ne pourrait éviter la naissance d'une intention, mais pourrait toujours en annuler les effets¹⁷.

Mais un tel contrôle conscient peut-il réellement influencer un processus cérébral ? Ou, au contraire, faut-il que ce contrôle conscient procède lui aussi d'une activité neuronale qui se déroulerait de manière inconsciente, comme on l'a vu pour la prise de conscience de l'intention ? Nous sommes ici au cœur du problème, même si un long chemin reste encore à parcourir avant de pouvoir envisager sa solution. Les conclusions que Libet tirait de ses expériences, en particulier le fait que le cerveau décide seul le moment de l'action, indépendamment de la libre volonté du sujet, avaient d'ailleurs en leur temps soulevé un tollé général. Les psychologues critiquaient le manque de pertinence « écologique » de la situation expérimentale (l'action volontaire ramenée à un simple mouvement du doigt ; le caractère artificiel de l'intention dans un contexte où le mouvement est en quelque sorte décidé d'avance), tandis que les philosophes lançaient l'accusation d'épiphénoménalisme et déploieraient cette tentative de vouloir liquider le rôle causal de

l'intention. Seuls les neurophysiologistes de l'époque – John Eccles, Richard Jung, Herbert Jasper entre autres – partageaient avec Libet les mêmes interrogations et peut-être les mêmes attentes, sur le rôle de la prise de conscience à ce moment précis du déroulement de la préparation de l'action¹⁸. Si la prise de conscience est retardée par rapport au début du mouvement, pensait Libet, c'est parce qu'un certain niveau d'activité des structures nerveuses impliquées est nécessaire pour que l'expérience subjective apparaisse (la *Time-on Theory*, dont je reparlerai au chapitre suivant) ; si cette prise de conscience, pensait-il également, survient avant le mouvement, c'est précisément pour laisser place à l'intervention d'un possible veto du sujet. La contradiction entre les deux termes de l'explication est évidente : le premier terme invoque une causalité « ascendante », où l'activité nerveuse engendre l'expérience subjective, alors que, dans le second, la causalité est « descendante », la prise de conscience pouvant intervenir pour modifier l'activité nerveuse.

Il existe pourtant un moyen de sortir de cette contradiction. Je propose pour cela de revenir sur les expériences relativement simples que j'ai mentionnées au début de ce chapitre. Il s'agit de situations où le sujet est maintenu dans l'incertitude sur la réponse qu'il va devoir produire : pointer soit vers une cible, soit vers une autre, en fonction d'un indice donné en même temps que le signal de départ. On peut y inclure une autre situation, celle où l'incertitude porte sur l'existence même du mouvement : le sujet reçoit d'abord un signal de préparation lui indiquant qu'il va peut-être devoir exécuter un mouvement, puis, après un temps variable, un autre signal lui indiquant soit qu'il doit l'exécuter (le signal *GO*), soit qu'il ne doit pas l'exécuter (le signal *NO GO*). On peut logiquement penser que, dans ce genre de situations, plusieurs « programmes » moteurs correspondant à chacune des tâches potentielles restent activés et que la décision finale dépend des circonstances extérieures, de l'instruction *GO* ou au contraire *NO GO*. Il n'y aurait donc pas

besoin d'un choix conscient entre les différentes possibilités, mais seulement d'un signal indiquant le type de programme à mettre en jeu. La solution au problème posé par Libet serait donc de généraliser cette notion de programmes multiples à l'ensemble du comportement moteur. Chaque fois qu'une intention serait formée, elle serait accompagnée de l'intention contraire, et les deux resteraient en compétition jusqu'au passage à l'acte, en prévision d'une possible modification de dernière minute. Il s'agit là d'une hypothèse raisonnable, motivée de surcroît par des considérations fonctionnelles : une action peut se révéler inopportune, infaisable, voire dangereuse, en fonction de circonstances qui n'apparaissent qu'au moment de l'exécution. Introduire à ce niveau, comme le fait Libet, des considérations « morales » (libre arbitre, responsabilité, culpabilité, etc.) aboutirait à réduire les choix moraux à une brève prise de conscience survenant dans la dernière centaine de millisecondes précédant le passage à l'acte. Libet fait certes remarquer que le fait de mettre son veto sur une action peut être ressenti consciemment comme un besoin ou une envie, de la même manière que l'envie d'exécuter cette action : « Cela se produit souvent lorsque l'envie d'agir implique des conséquences socialement inacceptables, comme avoir l'envie de proférer des obscénités devant son professeur¹⁹. » Ce fait, toutefois, ne qualifie pas le sentiment conscient comme cause du veto.

Une partie des difficultés conceptuelles auxquelles se trouvent confrontées les thèses de Libet provient de la conception séquentielle qu'il adopte sur les processus qui aboutissent à l'action. Cette conception postule qu'il existerait une organisation temporelle telle que l'intention, puis la prise de conscience et enfin l'exécution apparaîtraient dans cet ordre, de manière fixe et définie. Une telle séquence, tout en n'impliquant pas nécessairement l'existence de liens de causalité entre chacune de ces étapes, laisserait ouverte la possibilité d'une intervention consciente du sujet sur son déroulement. Faute d'arguments en sa faveur, cependant, la

conception séquentielle est maintenant supplantée par une conception paralléliste, selon laquelle l'organisation temporelle des événements ne serait qu'une apparence. Si, comme le postule la conception paralléliste, l'intention, la prise de conscience et le passage à l'acte résultent effectivement de mécanismes opérant indépendamment les uns des autres et de manière plus ou moins simultanée, l'impression d'un enchaînement causal n'est plus qu'une illusion.

Au moment du passage à l'acte, le système moteur change brusquement de vitesse. La contraction de muscles est précédée d'une brève période préparatoire matérialisée par un changement de l'activité du cortex cérébral. Suivant les techniques utilisées pour les mettre en évidence, ces changements (potentiel de préparation ou activation détectée par la neuro-imagerie) surviennent de quelques centaines de millisecondes à quelques secondes avant le mouvement. La perception par le sujet de son intention d'exécuter un mouvement est postérieure au début de ces changements, ce qui lui laisse peu de temps pour modifier consciemment l'action engagée. Les chapitres suivants vont confirmer le caractère retardé de la conscience par rapport au déroulement de l'action.

La conscience dans l'action

Le fait que la prise de conscience d'une intention soit postérieure à une modification de l'activité nerveuse dans plusieurs régions cérébrales n'est en lui-même pas surprenant. On voit mal, en effet, comment un état mental quelconque, conscient ou non, pourrait advenir sans être précédé d'opérations neuronales. Ce qui est plus surprenant, en revanche, c'est le fait que cette prise de conscience soit possible à ce moment-là, c'est-à-dire à un moment aussi tardif dans le cycle de l'action. Passé le stade de la construction de la représentation de l'action, les opérations neuronales qui contribuent à la planification de son déroulement, au recrutement des schémas nécessaires à son exécution, etc. demeurent masquées et inconscientes : masquées, puisque l'ensemble de ces processus n'aboutit pas toujours à l'exécution proprement dite ; inconscientes, puisque l'exécution, lorsqu'elle a lieu, se fait de manière automatique. La conscience de l'intention au sens de Libet, formalisée par l'instant W, apparaît donc comme une sorte d'îlot de conscience au milieu d'une mer d'inconscience.

Dans le présent chapitre, je réexamine le problème de la conscience de l'action d'une manière plus globale, sans faire de distinction entre les différentes étapes qui aboutissent à l'exécution. Dans ce cadre, le contenu de la conscience de l'action peut être envisagé sous plusieurs angles différents : la conscience de l'action peut en effet être la conscience d'un but à atteindre, la conscience des moyens nécessaires pour

l'atteindre ou encore la conscience de l'agent qui cherche à l'atteindre. « Quoi ? », « Comment ? », « Qui ? », telles sont les questions sous-jacentes à ce terme global de conscience de l'action. Les deux premières sont traitées dans ce chapitre, tandis que la troisième sera abordée dans les chapitres suivants.

La conscience du but de l'action

Le premier élément à rappeler dans cette discussion est le caractère automatique de l'exécution de la plupart de nos actions dirigées vers des objets : une fois lancées, elles sont réalisées de manière rapide et précise, en général en moins d'une seconde pour un mouvement élémentaire. Les propriétés des représentations motrices et visuo-motrices qui encodent ce genre de mouvements (absence de contenu conceptuel et riche contenu cinématique) ont été décrites dans un chapitre précédent. Ces propriétés sont à la fois la condition de l'efficacité des mouvements et la cause de leur caractère automatique et inconscient : la prise de conscience, lorsqu'elle se produit, apparaît en effet comme un phénomène lent et retardé par rapport à l'exécution. Il existe de nombreuses situations de la vie courante où cette dissociation entre exécution et prise de conscience est clairement perceptible : en conduisant une voiture, par exemple, on peut être amené à faire un brusque changement de direction face à un obstacle imprévu et ne reconnaître la nature de l'obstacle qu'après l'avoir évité. Le système visuo-moteur répond en premier, et la conscience n'arrive que plus tard. Umberto Castiello, dans une expérience souvent citée, avait reproduit une situation semblable en laboratoire. Au moment où le sujet débutait un mouvement de la main vers un objet qu'il devait saisir, celui-ci se déplaçait brusquement : alors que le changement de direction du mouvement de la main à la poursuite de l'objet survenait en moins de 100 millisecondes,

la prise de conscience de cette perturbation par le sujet ne survenait que 350 millisecondes plus tard (figure 7.1). On voit ici tout l'intérêt de ne pas attendre la prise de conscience pour exécuter la correction d'une trajectoire : transposé en termes de conduite automobile, un délai supplémentaire de 350 millisecondes correspondrait, pour une voiture roulant à la vitesse de 40 km/h, à une distance de plus de 15 mètres¹. Mais surtout, cette observation suggère que le mécanisme de la correction motrice et celui de la prise de conscience sont distincts et relèvent de structures nerveuses différentes. En d'autres termes, le même stimulus visuel (dans l'expérience de Castiello, le déplacement brusque de l'objet vers lequel se dirige le mouvement) est traité de façon différente selon qu'il s'agit de lui donner une réponse automatique ou une réponse consciente. Alors que le traitement visuo-moteur est limité à la position spatiale de l'objet, le traitement perceptif qui aboutit à sa reconnaissance suppose le décodage d'une multitude d'attributs (forme, couleur, texture, etc.) sans relation avec la réponse motrice et qu'il n'est donc pas nécessaire de traiter dans une situation d'urgence. Ce double traitement d'un stimulus visuel constitue le cœur de la thèse des « deux systèmes visuels », dont il sera à nouveau question ci-dessous². Une telle dissociation entre une réponse automatique et une réponse consciente au même stimulus n'est pas propre au domaine de l'action. On la retrouve également dans d'autres domaines, comme celui des émotions, où la réponse comportementale précède la prise de conscience de la nature du stimulus³.

Pour rendre compte de ce décalage entre réponse automatique et vécu conscient, Libet avait proposé une théorie, la *Time-on Theory*, selon laquelle la prise de conscience d'un événement inconscient devait dépendre d'un niveau suffisant d'activité dans les structures nerveuses responsables du traitement du stimulus. Compte tenu de la dynamique de ce genre de processus, que j'ai exposée au chapitre précédent à propos du potentiel de préparation, l'atteinte de ce niveau

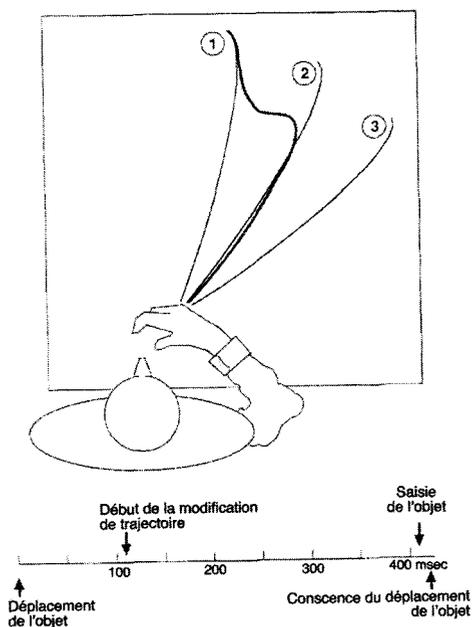


Figure 7.1. Dissociation entre la réponse motrice à un événement visuel et le traitement conscient de ce même événement.

Dans cette expérience réalisée par Umberto Castiello, le sujet est assis face à une table où apparaissent des objets lumineux (cylindres placés verticalement illuminés par en dessous). Le sujet reçoit la consigne de saisir avec sa main droite l'objet qui s'éclaire. Dans certains essais, la lumière change de position, de l'objet situé en 2 vers l'objet situé en 1 dans l'exemple montré ici. Le changement a lieu au moment précis où le sujet débute son mouvement vers le premier objet éclairé : de ce fait, il doit modifier la trajectoire de sa main pour atteindre et saisir le nouvel objet. La modification de la trajectoire se produit autour de 120 millisecondes après le changement de place de l'objet éclairé.

Le sujet reçoit également la consigne de signaler le moment où il perçoit le changement de position, en prononçant le phonème « Tah ! ». On constate un délai de l'ordre de 350 millisecondes entre le moment de la réponse visuo-motrice (la modification de trajectoire de la main) et celui de la prise de conscience du changement de position de l'objet, mesurée à partir de l'émission de « Tah ! ». La prise de conscience survient parfois alors même que le mouvement est terminé et que le sujet a déjà l'objet en main (d'après Castiello et al., 1991, redessiné par C. Frith).

critique d'activité suppose un délai au cours duquel l'activité s'accumule. Selon les propres termes de Libet, « une activité nerveuse appropriée, mais dont la durée serait en dessous d'un minimum, aboutirait à une fonction mentale qui reste-

rait inconsciente ; mais si cette activité persistait pendant une durée supérieure à un minimum d'environ 500 millisecondes, la fonction mentale pourrait devenir consciente⁴ ». Notez que le délai de 350 millisecondes entre réponse motrice et réponse consciente trouvé par Castiello est compatible avec l'estimation de Libet. L'interprétation que ce dernier donnait à la dissociation entre les deux modalités de réponse comportait toutefois une conséquence logique : pour lui, en effet, comportement automatique et comportement conscient devaient relever des mêmes structures nerveuses, le passage de l'un à l'autre n'étant fonction que de la durée et du niveau d'activité de ces structures.

Cette interprétation doit cependant être revue à la lumière de la thèse des « deux systèmes visuels » à laquelle il vient d'être fait allusion. Selon cette théorie, le système visuel se dédouble en deux voies distinctes pour le traitement d'un stimulus. Une voie « dorsale », qui implique le lobe pariétal et se termine dans le cortex prémoteur, est responsable du traitement visuo-moteur nécessaire pour l'accomplissement des actions dirigées vers les objets ; cette voie dorsale fonctionne de manière rapide, ce qui permet la réalisation automatique des mouvements. La voie « ventrale », en revanche, implique la partie inférieure du lobe temporal (le cortex inféro-temporal) ; elle fonctionne de manière plus lente et est responsable du traitement permettant la perception consciente et la reconnaissance des objets⁵ (figure 7.2). De nombreuses données se sont accumulées depuis les années 1980 en faveur de cette thèse, le plus souvent en montrant la possibilité de dissocier l'une de l'autre les fonctions de chacune des deux voies. Une des observations les plus frappantes est celle de la « vision aveugle » chez certains patients porteurs d'une lésion des voies visuelles et qui ont gardé la possibilité de diriger des actions vers des objets visuels sans en avoir une expérience consciente.

La mise en évidence de ce phénomène date des années 1960 et remonte aux expériences effectuées par Nick Humphrey sur un singe femelle devenu célèbre sous le nom

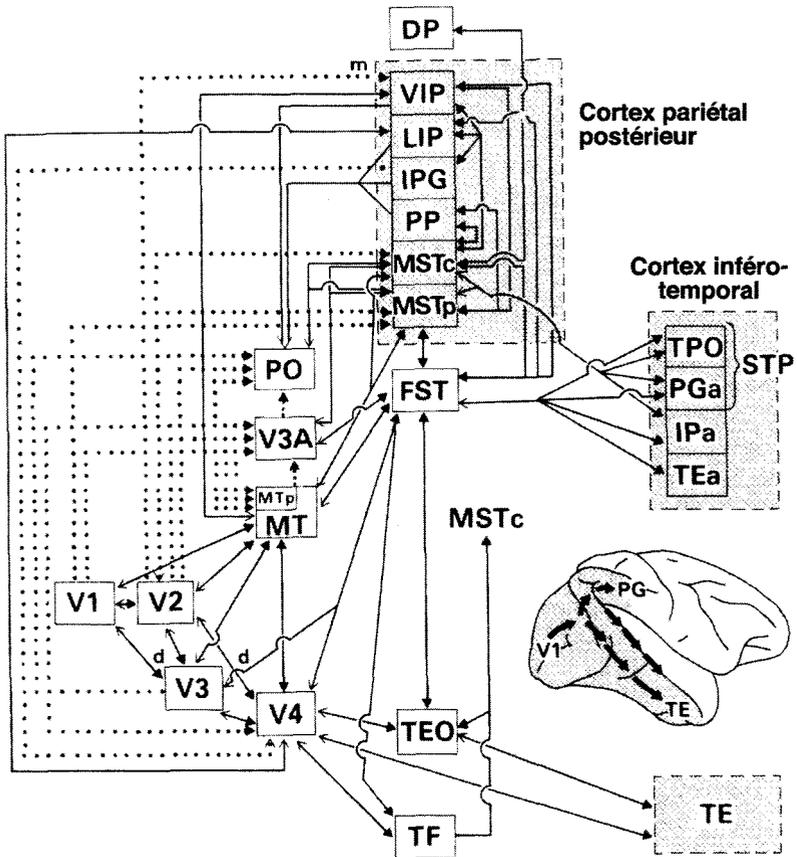


Figure 7.2. Les deux systèmes visuels du singe.

À partir des aires visuelles primaires situées dans le lobe occipital (V1 et V2) qui reçoivent des projections venues de la rétine par l'intermédiaire du noyau géniculaire latéral, deux voies relativement séparées se dessinent, la voie ventrale et la voie dorsale. La voie ventrale, occipito-temporale, traversant les aires V3 et V4, gagne les aires situées dans la partie inférieure du lobe temporal (région inféro-temporale, TE) spécialisées dans le décodage des formes complexes. La voie dorsale traverse l'aire MT (détection des déplacements dans l'environnement visuel) pour gagner les aires du sillon intrapariétal (LIP, VIP, etc.), spécialisées dans le codage visuo-moteur (mouvements des yeux et de la main vers des cibles visuelles). Pour plus de précision sur la voie dorsale et le cortex pariétal postérieur, se référer aux figures 1.3 et 1.5 du chapitre 1. Une troisième voie est également mentionnée, qui diverge à partir de l'aire V3A et gagne la région du sillon temporal supérieur : cette région contient des neurones spécialisés dans le codage des mouvements de la face et des parties du corps. (d'après Boussaoud et al., 1990, reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur).

d'Elen. Elle avait subi l'ablation complète du cortex occipital, mais son comportement démontrait qu'elle avait conservé des capacités visuo-motrices intactes : elle pouvait sans difficulté se diriger parmi les obstacles dans sa cage, attraper au vol des objets ou même toucher du doigt des signaux lumineux apparaissant pendant une durée très brève en divers points de l'espace. En revanche, Elen était devenue incapable d'identifier ces objets et se saisissait indistinctement d'un morceau de papier ou d'une cacahuète⁶ ! L'idée avait évidemment germé dans l'esprit des chercheurs de plusieurs équipes de répéter cette observation chez des patients, chez qui il n'est pas rare d'observer des lésions affectant le lobe occipital à la suite d'un accident vasculaire cérébral. Chez l'homme, toutefois, ce genre de lésion semble entraîner une perte complète de la vision dans la partie correspondante du champ visuel : le patient déclare simplement qu'il ne voit rien. Larry Weiskrantz avait contourné cette difficulté en examinant un patient (le patient DB, porteur d'une lésion de son cortex visuel d'un côté) dans les mêmes conditions que le singe Elen : au singe, on ne demande pas ce qu'il éprouve (s'il voit ou non), sa tâche consiste seulement à atteindre le signal lumineux chaque fois qu'il apparaît. En forçant le patient à répondre de la même façon en pointant le doigt en direction du signal lumineux même s'il ne le voyait pas, Weiskrantz avait constaté que ses pointages étaient correctement dirigés, y compris dans la partie « aveugle » de son champ visuel. Cette observation, qui révèle l'existence d'une « vision aveugle » (*blindsight* selon l'expression créée pour l'occasion par Weiskrantz en 1974), a par la suite été reproduite chez d'autres patients. Ainsi, dans une expérience réalisée par Marie-Thérèse Perenin et Yves Rossetti, on présentait au patient, dans la partie aveugle de son champ visuel, un objet de taille variable qu'on lui demandait de saisir : forcé de répondre malgré ses protestations de ne pas voir l'objet, le patient dirigeait sa main dans la bonne direction et amorçait un mouvement de préhension correctement adapté à la taille de l'objet⁷.

Ces observations démontrent qu'il est possible de construire une représentation visuo-motrice, puis d'exécuter le mouvement correspondant, d'une manière entièrement auto-

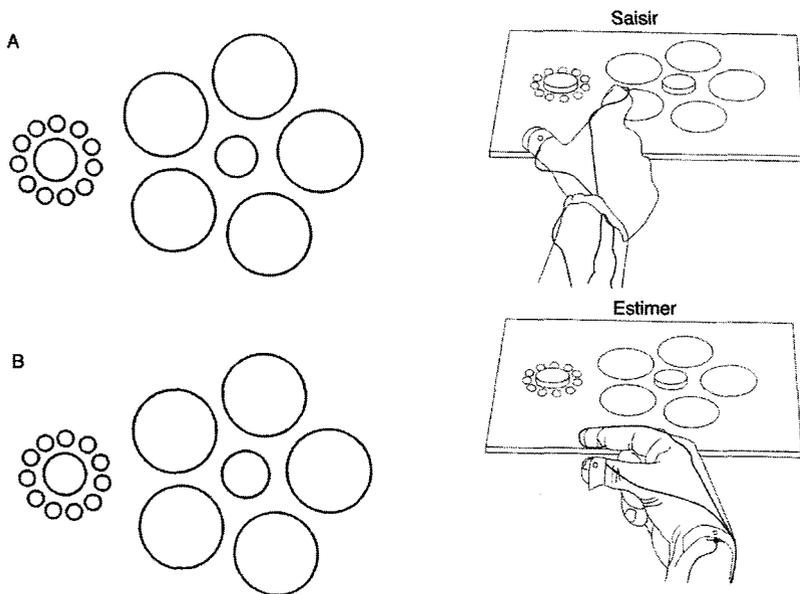


Figure 7.3. Traitement automatique et traitement conscient d'une même information visuelle.

L'illusion décrite par Titchener se prête bien à une expérience mettant en évidence la dissociation entre traitement automatique et traitement conscient d'une même information par le système visuel. À gauche, l'illusion est montrée sous deux formes différentes : en A, le cercle entouré d'une couronne de petits cercles a la même surface que celui qui est entouré de grands cercles. L'illusion fait apparaître le premier plus grand que le second. En B, les deux cercles apparaissent égaux, alors que celui qui est entouré de petits cercles est plus petit que l'autre.

À droite, dans l'expérience d'Agliotti et al. (1995), l'illusion est présentée selon la configuration en B (cercles différents apparaissant égaux). Les deux cercles ont été remplacés par des disques de 0,5 centimètre d'épaisseur pouvant facilement être saisis manuellement. Il est demandé au sujet soit de saisir un des deux disques entre le pouce et l'index (saisir, en haut), soit d'estimer avec les mêmes doigts (estimer, en bas) la taille d'un des deux disques. Dans les deux situations, l'écart entre les doigts est mesuré à l'aide d'un système de télévision. Les résultats de ces mesures montrent que l'écartement des doigts au cours du mouvement automatique de saisie cadre avec la taille objective des disques, tandis que, dans la tâche d'estimation comportant un jugement conscient, elle cadre avec la taille perçue (avec l'aimable autorisation de M. Goodale).

matique. Exécution automatique et conscience du but apparaissent donc une fois de plus comme deux fonctions distinctes. On peut se demander si la dissociation créée par la pathologie dans les cas de *blindsight* ne serait pas aussi la règle à l'état normal. Considérez par exemple les illusions portant sur la taille des objets, dont les études sur la perception visuelle donnent de nombreuses illustrations. Une de ces illusions, celle décrite par Titchener, comporte deux cercles de taille identique présentés côte à côte ; l'un des cercles est entouré d'une couronne de cercles plus petits que lui, l'autre d'une couronne de cercles plus grands. L'effet produit par cette disposition est que le cercle entouré de petits cercles paraît plus grand que celui qui est entouré de grands cercles (figure 7.3). Cette illusion peut être adaptée à une expérience où le sujet doit saisir un des deux cercles entre le pouce et l'index (dans ce cas, on remplace les cercles par des disques d'un demi-centimètre d'épaisseur). On observe alors que l'écartement des doigts dans la pince manuelle qui se forme avant la saisie correspond à la taille réelle du cercle à saisir, et non à sa taille apparente⁸. Dans ce cas, exécution et conscience du but ne sont pas seulement dissociées l'une de l'autre, elles sont en contradiction : l'action ne tient pas compte des informations données par la perception consciente, elle est conforme à la réalité, non à l'illusion.

La conscience des moyens de l'action

Je n'ai abordé jusque-là que la question de la conscience du but vers lequel l'action est dirigée. Il ne s'agissait pas là à proprement parler de conscience de l'action, mais plutôt d'une conscience perceptive portant sur des objets du monde extérieur et sur les relations que l'agent entretient avec eux. Pour poser le problème de la conscience des moyens de l'action, la question de « Comment atteindre le but ? » plutôt que celle de « Quel est le but à atteindre ? », il devient néces-

saire d'introduire de nouvelles situations expérimentales où le sujet doit porter un jugement sur l'action qu'il vient d'exécuter. On espère par ce moyen focaliser l'attention du sujet sur des aspects de son action qui restent normalement en dehors de son champ de conscience, sur la force, la direction des mouvements, et dont on peut ainsi tester le degré d'accessibilité par le traitement conscient. Ces situations sont des variantes d'un paradigme de « substitution » inventé au début des années 1960 par le psychologue danois Torsten Nielsen. Le principe en est simple : il s'agit de découpler le mouvement produit par l'agent de ses conséquences sensorielles normales. On substitue au mouvement de l'agent un autre mouvement qui n'est pas le sien et dont les effets ne sont donc pas ceux qu'il attend. De ce fait, les différentes informations liées au mouvement (commandes motrices, réafférences visuelles, réafférences proprioceptives) entrent en conflit les unes avec les autres. De nombreuses recherches avaient déjà été consacrées à ce problème et avaient permis d'explorer la façon dont l'agent parvenait à s'adapter au conflit sensori-moteur ainsi créé pour tenter de rétablir la coordination entre le mouvement et ses conséquences. On ne peut que rappeler ici les travaux classiques de George Stratton sur les effets du port prolongé de prismes inversant l'image de la scène visuelle : le sujet, après quelques jours d'exposition à ce conflit, parvenait à s'adapter, si bien que les commandes motrices de ses mouvements se modifiaient jusqu'à cadrer de nouveau avec ce nouvel environnement. Par la suite, des conflits moins importants avaient été créés à l'aide de prismes décalant la scène visuelle d'une dizaine de degrés vers la droite ou vers la gauche : l'adaptation à ces conflits était plus rapide et pouvait être étudiée sur de plus grandes populations de sujets. Dans ces expériences, les résultats portaient sur les aspects automatiques de l'adaptation au conflit : durée du processus d'adaptation, durée de la rétention de la nouvelle coordination, facteurs intervenant dans cette coordination, comme le changement de la posture du

regard ou la plus ou moins grande participation de la vision et de la proprioception⁹.

Ce qui était nouveau chez Nielsen, c'était la prise en compte non plus de ce processus automatique d'adaptation, mais de l'expérience subjective de l'agent soumis au conflit. Travaillant au laboratoire de psychologie de l'Université de Copenhague, il cherchait le moyen de déterminer en quoi consistait pour un sujet l'expérience du contrôle intentionnel et volontaire d'une action. Faute de pouvoir parvenir directement à cet objectif, il avait imaginé des situations où les sujets perdaient le contrôle de leur action. C'est alors, pensait-il, que les réactions et les impressions des sujets pourraient lui révéler, en négatif, le contenu de leur expérience. L'expérience classique de Nielsen, qui date de 1963, consistait à placer le sujet face à une boîte cubique de 1 mètre de côté à l'intérieur de laquelle il introduisait sa main. En regardant à l'intérieur de la boîte, le sujet voyait effectivement une main qui, en fonction de la position d'un miroir, pouvait être la sienne propre ou celle d'un expérimentateur. L'une ou l'autre main apparaissaient au même endroit et ne pouvaient être distinguées l'une de l'autre, du fait du port de gants identiques. L'expérience, qui se déroulait par essais successifs, consistait pour le sujet à tracer une ligne droite sur une feuille de papier à l'aide d'un crayon. Les essais où le sujet voyait sa main étaient mélangés à des essais où, à son insu, la main de l'expérimentateur était substituée à la sienne. Le sujet voyait alors à la place de sa main une main étrangère qui traçait également une ligne sur une feuille de papier¹⁰ (figure 7.4).

Au cours de certains de ces essais, l'expérimentateur, au lieu de tracer une ligne droite selon la consigne, traçait une ligne qui déviait d'un côté. Le sujet se trouvait ainsi confronté à une main qui pouvait légitimement être la sienne, mais qui n'obéissait pas à ses propres commandes. Trompé par cette situation, il tentait de redresser la ligne dans la bonne direction en déviant la ligne que traçait sa propre main dans la direction

opposée. Le fait que le sujet ait tenté de corriger la déviation de la ligne se comprend aisément : il cherchait de cette manière à résoudre une situation de conflit visuo-moteur entre, d'une part, ses commandes motrices et les réafférences kinesthésiques de son mouvement qui lui signalaient la direction de sa main et, d'autre part, les (fausses) réafférences visuelles de ce même mouvement, qui lui signalaient une autre direction. Cette situation n'était pas très différente de celle qui est obtenue dans les expériences avec des prismes où la position visuelle de la main apparaît décalée par rapport à sa position réelle. En revanche, la façon dont le sujet ressentait ce conflit était beaucoup plus surprenante. Selon Nielsen, le sujet rapportait que la main qu'il voyait et qu'il prenait invariablement pour la sienne s'était déplacée contre sa volonté dans une mauvaise direction. Surtout, il ignorait avoir déplacé sa propre main dans la direction opposée pour tenter de redresser la situation : lorsqu'on lui montrait la ligne qu'il avait tracée, il tentait d'expliquer la déviation par des facteurs indépendants de sa volonté, comme la fatigue ou l'inattention. Parmi les sujets examinés par Nielsen, certains rapportaient même l'impression d'avoir perdu le contrôle de leurs mouvements, ce qu'ils comparaient à la conduite d'une voiture sur une route verglacée ! (figure 7.4).

Dans une autre expérience exploitant le même paradigme de substitution, Nielsen avait obtenu des effets encore plus spectaculaires. Le sujet, équipé avec des écouteurs, devait produire avec sa voix un son continu à une fréquence déterminée (autour de 400 Hz). Il entendait au travers des écouteurs la voix d'une autre personne produisant d'abord le même son, puis un son d'une fréquence progressivement décroissante. Le sujet, dans sa tentative pour respecter la consigne de produire un son à 400 Hz, compensait la chute de fréquence du son qu'il entendait en augmentant la fréquence de sa propre voix dans la même proportion. Là encore, après l'expérience, il manifestait sa surprise en entendant l'enregistrement du son qu'il avait effectivement produit

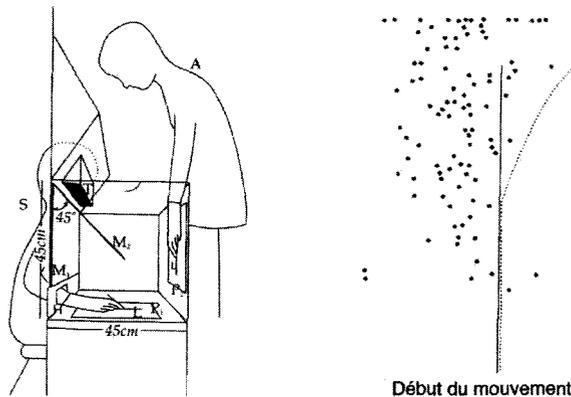


Figure 7.4. Expérience de substitution de Torsten Nielsen.

Dans cette expérience très ingénieuse, le sujet est placé devant un miroir semi-réfléchissant (un miroir qui peut devenir soit transparent, soit réfléchissant selon la distribution de la lumière alentour). Lorsque le miroir est transparent, le sujet S voit à travers sa propre main sur la table en dessous du miroir ; lorsque le miroir est réfléchissant, il voit une autre main (celle de l'expérimentateur A) qui, bien qu'étant placée à un endroit différent, apparaît optiquement placée dans la même position que la sienne propre. Les deux mains étant habillées d'un même gant noir et tenant des crayons identiques, le sujet a toujours l'impression de voir la même main sans se douter qu'en fait deux mains appartenant à des personnes différentes participent à l'expérience. À chaque essai, le sujet reçoit l'instruction de tracer une ligne droite dans l'axe de son corps. Lorsque le miroir est rendu réfléchissant, et qu'il voit l'autre main tracer la ligne, il conserve l'impression que cette main est la sienne.

Lors de certains essais, l'expérimentateur dévie la trajectoire de la ligne vers la droite. Le sujet, trompé par cette situation, tente de remettre la ligne dans la bonne direction et, pour ce faire, trace avec sa main (qu'il ne voit pas) une ligne qui dévie dans la direction opposée. La partie droite de la figure montre ce résultat obtenu au cours de nombreux essais où l'expérimentateur déviait sa trajectoire vers la droite (trait discontinu) et où les sujets déviaient la leur vers la gauche. Les points sur la figure représentent la terminaison des trajectoires réalisées par différents sujets. Ces points sont pratiquement tous situés sur la gauche de la ligne théorique (trait plein) que les sujets auraient dû tracer, indiquant qu'ils tentaient de corriger la déviation (d'après Nielsen, 1963).

et déclarait qu'il n'avait fait qu'essayer de maintenir un son à la fréquence prescrite¹¹.

La conclusion que Nielsen tirait de ces expériences était double. D'une part, constatait-il, les informations kinesthésiques sur la position de la main ou sur l'état du tractus vocal

paraissent jouer un rôle secondaire par rapport à celui des autres informations sensorielles. Dans le cas de la substitution de la main, ce sont les informations visuelles qui l'emportent et qui déterminent l'expérience consciente du sujet. Dans le cas de la substitution de la voix, le sujet n'a pas de conscience kinesthésique de ses mouvements vocaux et s'en remet aux seules informations auditives pour s'attribuer un son qui n'est d'ailleurs pas le sien. Je citerai plus loin d'autres exemples de cette faiblesse relative des informations kinesthésiques par rapport aux autres informations sensorielles. La seconde conclusion que Nielsen tirait de ses expériences était que nous ne sommes habituellement pas conscients des aspects « volitionnels » (*volitional*) de notre propre performance, tant que nous ne rencontrons pas d'obstacle à la mise en œuvre de nos intentions. C'est lorsque survient un obstacle ou une anomalie dans l'exécution que naît la conscience d'une action volontaire, même si l'impression que nous en retirons est erronée.

Facteurs qui déterminent la prise de conscience des moyens d'une action

L'expérience de Nielsen a été reprise plus récemment dans une version qui permet de mieux quantifier les effets obtenus. Celle nouvelle version utilise un dispositif électronique où le sujet trace une ligne sur une tablette graphique. Le sujet ne voit pas sa main, mais seulement un écran horizontal sur lequel apparaît la ligne qu'il est en train de tracer. Une cible qui lui indique la direction où il doit diriger sa main est positionnée sur l'écran. Le dispositif électronique permet de dévier la ligne tracée par le sujet. Alors qu'il tente de tracer une ligne en direction de la cible, il voit son tracé se diriger dans une autre direction : pour parvenir à rejoindre la cible, il dévie son tracé dans la direction opposée. Ainsi, lorsque la déviation imposée par l'expérimentateur fait avec la direction

de la cible un angle de 10° vers la droite, le sujet, pour atteindre la cible, doit dévier son tracé sur la tablette graphique de 10° vers la gauche : lorsque la ligne visible sur l'écran arrive sur la cible, sa main se trouve en réalité 15 centimètres plus à gauche. La question posée au sujet après chaque essai porte sur le mouvement exécuté par sa main : on lui demande d'indiquer la direction dans laquelle il pense que sa main s'est dirigée. Dans cette expérience comme dans celle de Nielsen, les signaux kinesthésiques que le sujet reçoit sur la position de sa main ne concordent pas avec les signaux visuels qu'il reçoit sur la direction de son tracé. Il doit donc, pour donner sa réponse, pouvoir accéder consciemment aux signaux kinesthésiques et ignorer les signaux visuels. C'est en fait l'inverse qui se produit : le sujet pense que sa main s'est dirigée vers la cible et lui attribue donc une direction erronée. Notez que ce résultat confirme les observations antérieures, dont celles de Nielsen, sur la faiblesse des informations proprioceptives par rapport aux informations visuelles. Toujours est-il que les réponses changent lorsque la déviation imposée augmente. Au-delà d'un seuil d'amplitude de la déviation, qui varie entre 10° et 15° selon les sujets, survient une prise de conscience brutale de la nécessité de déplacer la main dans une direction qui n'est pas celle de la cible pour pouvoir atteindre celle-ci. Le sujet devient alors capable d'indiquer la direction qu'a prise sa main, sans la confondre avec celle de la cible. En outre, ce passage du mode automatique au mode conscient s'accompagne d'une modification de la performance : alors qu'en dessous du seuil les déviations étaient parfaitement compensées, le tracé de la ligne aboutissant sans erreur sur la cible, au-dessus du seuil, des erreurs de plus en plus importantes apparaissent¹² (figure 7.5).

Ces résultats démontrent qu'un sujet sain est capable de réussir une tâche visuo-motrice tout en ignorant les détails de sa performance. Des mécanismes purement automatiques interviennent pour compenser la déviation imposée et atteindre la cible sans erreur, et prévalent tant qu'ils ont la

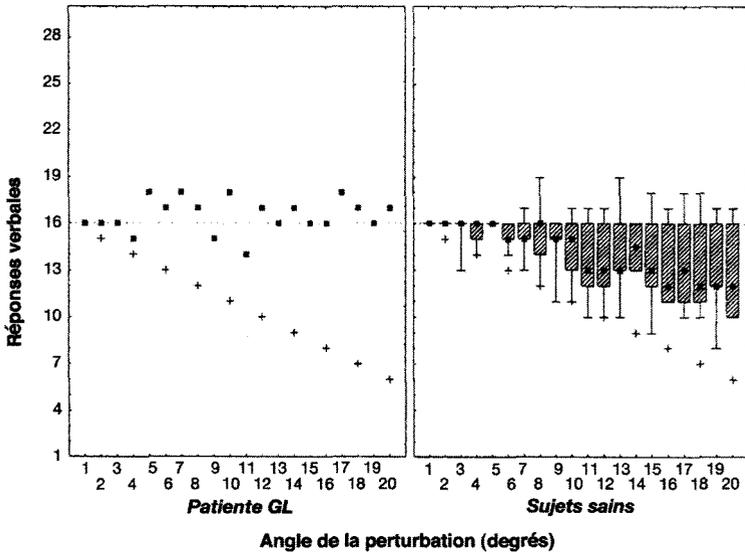
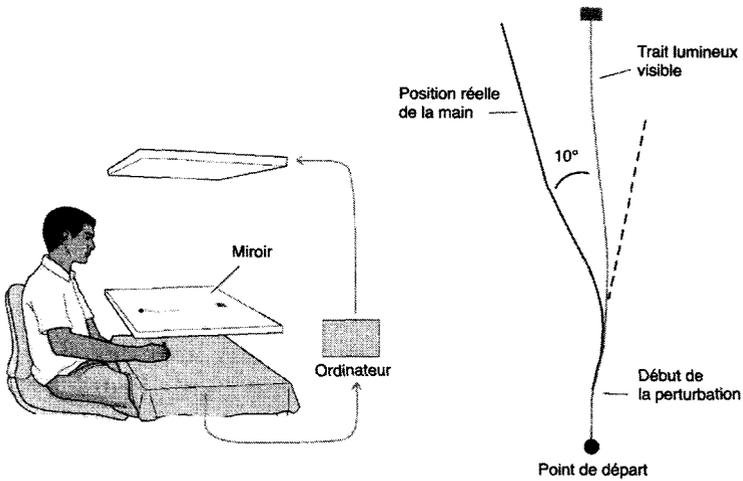


Figure 7.5. Méconnaissance de l'action lors d'un conflit visuo-moteur.

Dans cette expérience, le sujet (en haut à gauche) est assis devant un miroir placé horizontalement dans lequel se reflète l'écran d'ordinateur situé au-dessus. Il place sa main sous le miroir en tenant un stylet dont les déplacements sont enregistrés au moyen d'une tablette graphique et traités par l'ordinateur. Le sujet voit donc dans le miroir le résultat des déplacements de sa main tenant le stylet sous la forme d'un trait lumineux. Sa tâche consiste (en haut à droite) à positionner le stylet sur une position

de départ, puis à diriger le trait vers une cible (carré plein) située dans l'axe de son corps. Pendant son tracé, une perturbation peut être automatiquement introduite (figurée par un trait discontinu) déviant la trajectoire apparente du stylet de 2 à 20 degrés vers la droite ou vers la gauche (10° vers la droite dans l'exemple représenté). Pour atteindre la cible, le sujet doit donc dévier sa main dans la direction opposée. En fin de trajectoire, il peut donc exister une différence importante entre la position vue et la position réelle de la main. On demande alors au sujet d'indiquer dans quelle direction il pense que sa main s'est dirigée pendant l'essai : la réponse est donnée verbalement par la lecture d'une carte où sont représentées et numérotées les directions possibles de la main. La réponse « 16 » indique que le sujet pense avoir dirigé sa main vers la cible ; les réponses inférieures et supérieures à 16 indiquent qu'il pense l'avoir dirigée respectivement vers la gauche ou vers la droite.

Dans la partie inférieure de la figure sont montrés les résultats d'un groupe de sujets sains dans une expérience où la trajectoire du trait était déviée jusqu'à 20° vers la droite. Les carrés pleins correspondent à la moyenne des réponses verbales, les rectangles et les barres verticales représentent la dispersion statistique. Notez que, jusqu'à des déviations de l'ordre de 10°, les sujets donnent des réponses indiquant qu'ils n'ont pas connaissance de la direction réelle prise par leur main et qu'ils la confondent avec la direction du trait vue dans le miroir. Au-delà de 10°, les sujets donnent des réponses indiquant qu'ils ont connaissance d'une direction de leur main différente de celle du trait. Cette différence reste cependant très sous-estimée par rapport à la direction réelle : la ligne de + indique la réponse que le sujet devrait théoriquement donner s'il avait une connaissance parfaite de la direction du mouvement de sa main. Les résultats de la partie gauche de la figure sont ceux de la patiente désafférentée GL testée dans la même situation expérimentale. Notez l'absence complète de prise de conscience d'une différence entre la direction du trait et celle de la main (voir texte) (d'après Fournier et Jeannerod, 1998, et Fournier et al., 2002).

capacité d'assurer, ou de rétablir comme c'est le cas dans l'expérience ci-dessus, la concordance entre un but et les moyens de l'obtenir. À ce niveau de la fonction, le sujet ignore la façon dont la concordance se réalise. Faiblesse des informations proprioceptives ou faiblesse des sensations d'innervation ? Telle est la question qui sera discutée dans un autre paragraphe. En tout état de cause, ses réponses conscientes traduisent le fait qu'il ne sait pas ce que sa main a réellement fait, ni où elle se trouve : le sujet s'attribue des mouvements différents de ceux qu'il a réellement exécutés. Au-delà des capacités du système automatique, par contre, le passage à un mode conscient va de pair avec une désautomatisation du mouvement. Ce passage ressemble, dans

l'ordre inverse, à l'automatisation d'un mouvement au cours d'un apprentissage moteur : tant que le sujet garde le contrôle conscient de son mouvement, la performance est lente, imprécise, hésitante ; en revanche, dès que le contrôle devient automatique, la performance s'améliore. Les facteurs de la prise de conscience et de la désautomatisation concomitante de l'exécution d'un mouvement sont multiples. Les surprises de la vie quotidienne – saisir un objet trop chaud, heurter un obstacle, faire un « faux mouvement », etc. – en fournissent des illustrations. Dans d'autres cas, c'est la sensation d'une résistance qui s'oppose à l'exécution d'une action, et la sensation d'effort qui en résulte qui occasionne la prise de conscience d'une action en cours¹³. Ce qui est commun à ces situations, c'est l'interruption brutale d'une action dont la séquence se déroulait automatiquement. L'échec est ici le facteur déclenchant de la prise de conscience. L'exemple des erreurs phonologiques survenant dans un énoncé linguistique (les « spoonérismes »)¹⁴ en est une bonne illustration : la conscience de l'erreur fait irruption de manière instantanée, le temps de la rectifier.

Les notions d'« erreur » ou d'« écart » résultant de l'échec d'une action ont déjà été évoquées (au chapitre 3) dans le contexte de la modélisation de la représentation de l'action. La représentation de l'action contient une anticipation des moyens à mettre en œuvre pour atteindre le but désiré. Cette anticipation émane d'un « modèle interne » de l'action, au sein duquel s'effectue la comparaison entre les commandes motrices représentées sous la forme de la copie d'efférence et leurs effets sensoriels. La théorie du modèle interne a été conçue originellement pour rendre compte du contrôle en ligne d'un mouvement : l'écart constaté entre les conséquences anticipées et les conséquences obtenues constitue un signal pour la production instantanée de corrections qui rapprochent le mouvement de son but. Il a été proposé que des structures nerveuses comme le cervelet pourraient remplir ce rôle de comparateur et assurer le suivi

d'actions simples dirigées vers un but extérieur. D'autres structures, on l'a vu, sont également sensibles à ce genre de discordance entre un mouvement et ses conséquences : c'est le cas du lobule pariétal inférieur dont l'activité augmente précisément dans le cas où, comme dans l'expérience de Nielsen, les réafférences proprioceptives et visuelles d'un mouvement volontaire sont en désaccord avec les commandes motrices de ce mouvement¹⁵.

Ce type de traitement, lorsqu'il est effectué au niveau du cervelet, aboutit à la production de corrections et de rectifications du mouvement. Le cervelet peut en effet influencer directement les commandes motrices par ses projections sur le cortex moteur primaire. Ce n'est pas le cas, en revanche, pour la partie de ce même traitement qui est effectuée au niveau du lobule pariétal inférieur qui, lui, ne possède pas de sortie motrice directe. Le traitement par le cortex pariétal du degré de concordance ou de discordance entre les aspects moteurs et les aspects sensoriels d'un mouvement remplit de multiples fonctions : certaines d'entre elles (l'identification de soi, le sens de l'agentivité) seront explorées au chapitre suivant. Pour ce qui nous intéresse ici, la prise de conscience d'une action pendant son déroulement, la question posée est la suivante : ne pourrait-on pas imaginer que la discordance persistante, l'écart qui demeure béant entre l'action prévue et l'action réalisée ne puisse, du fait de l'augmentation de l'activité du lobule pariétal inférieur qu'elle entraîne, donner naissance à un état mental conscient centré sur la réalisation de l'action et les parties du corps qui y participent ? Cette hypothèse est corroborée par les effets de lésions affectant cette partie du cortex. Ces lésions, surtout lorsqu'elles sont localisées dans l'hémisphère droit, entraînent souvent des symptômes neuropsychologiques évoquant une altération de la conscience du corps et de ses mouvements : le patient ne reconnaît pas les parties de son propre corps situées du côté opposé à la lésion et peut même les attribuer à d'autres personnes. Corps et action paraissent ici intimement liés même

si, comme je le montrerai plus tard, le sens du corps et le sens de l'action peuvent être dissociés l'un de l'autre par des méthodes expérimentales ou par la pathologie.

*Les sources de la conscience de l'action :
afférentes ou efférentes ?*

Plusieurs des expériences ci-dessus, dont celles de Nielsen, ont semblé minimiser la contribution de la kinesthésie à la conscience de l'action. Les messages sensoriels d'origine musculaire, tendineuse, articulaire ou cutanée produits par un mouvement apparaissent le plus souvent dominés par les messages d'origine visuelle. Dans les cas de réarrangement sensori-moteur, à la suite du port de prismes, par exemple, la nouvelle coordination se fait le plus souvent au détriment du sens de la position : le sujet sent son bras là où il le voit, et non l'inverse.

La véritable discussion sur les sources de la conscience de l'action ne se situe en fait pas dans la comparaison entre vision et proprioception, et ce pour deux raisons : d'une part, parce que la vision n'est pas nécessaire à la prise de conscience de l'action et que les informations qu'elle véhicule ne sont pas toujours véridiques ; d'autre part, parce que les informations pertinentes pour la conscience de l'action devraient être celles qui sont propres au sujet, directement liées à son corps. Ces informations « en première personne », dont la vision ne fait donc pas partie, peuvent provenir de deux sources : la proprioception en est une ; l'autre est celle qui reflète les commandes motrices qui ont donné naissance au mouvement. Cette discussion, rappelons-le, constituait le cœur du débat entre les « deux William », déjà discuté au chapitre 3, et qui portait sur la nature des sensations sur lesquelles se fondait la conscience de l'action volontaire. Pour William James, elles étaient de nature afférente, consécutives

aux modifications kinesthésiques engendrées par le mouvement ; pour Wilhelm Wundt, au contraire, elles étaient de nature endogène – ce qu'on appelait déjà à l'époque les « sensations d'innervation » –, dérivées des commandes nerveuses envoyées vers les muscles et précédant l'exécution. Les termes du débat ont évolué depuis les années 1900 où les deux William s'affrontaient : là où les arguments échangés entre les deux protagonistes reposaient sur leurs convictions idéologiques respectives et accessoirement sur l'analyse imprécise de cas de patients privés de sensations ou de motricité, les études récentes reposent sur des constatations expérimentales plus objectives.

Chez un sujet sain, ces constatations restent cependant d'interprétation difficile. Il faudrait en effet, pour pouvoir déterminer la contribution des sensations d'innervation à la conscience de l'action, bloquer sélectivement les afférences proprioceptives pendant un mouvement. Le blocage de ces afférences par ischémie du nerf sensitif (au moyen de la compression par un brassard) est une méthode peu sûre. De même, la paralysie partielle d'un membre (au moyen de l'injection dans ce membre d'un agent curarisant qui bloque la contraction musculaire, et donc supprime les afférences proprioceptives tout en respectant les commandes motrices) est une méthode difficilement praticable. Les résultats les plus intéressants ont en réalité été obtenus, comme le préconisaient les auteurs classiques dans leur fameux débat, en mettant à contribution des patients présentant une perte complète de leurs afférences somesthésiques. Une de ces patientes, GL, étudiée pendant de nombreuses années par Yves Lamarre et Jacques Paillard, a subi à l'âge de 25 ans une attaque virale qui a entraîné la perte de la quasi-totalité de ses sensations haptiques¹⁶. Cette patiente, qui présente un handicap sévère et persistant pour la marche et la station debout, a cependant appris à compenser la perte de ses sensations tactiles et kinesthésiques en utilisant sa vision. Elle est en effet capable d'exécuter la plupart des actions de la vie courante

(manger, écrire, allumer une cigarette), mais à la seule condition de pouvoir exercer un contrôle visuel permanent de ses mouvements : en l'absence de vision, elle ignore la position de ses membres et en particulier de ses mains, et se révèle incapable de saisir et de manipuler les objets.

Du point de vue neurologique, les difficultés de la patiente GL sont de nature purement sensorielle. Elle ne présente en effet pas de déficit moteur : elle dispose d'une force musculaire normale qu'elle peut en outre moduler en fonction des instructions d'un expérimentateur. Ce fait a pu être établi dans une expérience où elle devait d'abord produire un certain niveau de force en serrant une de ses mains et tenter ensuite de reproduire le même niveau avec l'autre main. Comme la patiente réussissait la tâche aussi bien qu'un sujet sain, ce qui confirme l'observation faite par Lashley sur son patient à la jambe anesthésiée, on peut en conclure que son système moteur était intact et capable de produire des commandes motrices adaptées. Toutefois, lorsqu'elle était questionnée sur ce qu'elle ressentait, elle semblait incapable de décrire une sensation quelconque d'effort ou de fatigue, même lorsqu'elle devait maintenir une contraction soutenue des muscles fléchisseurs de sa main pendant une durée prolongée¹⁷. La possibilité de produire une commande motrice et l'accès conscient à cette commande par la voie des sensations d'innervation seraient donc deux choses distinctes. Pour pouvoir l'affirmer, cependant, une nouvelle expérience était nécessaire, où la réponse consciente de la patiente pouvait être corrélée à un paramètre de la tâche motrice.

J'ai décrit dans la section précédente une expérience où une déviation systématique était introduite entre un mouvement et ses conséquences visuelles. Le sujet voyait une image déformée de son mouvement : tant que la déviation se situait en dessous d'un certain seuil, il était capable de la compenser, tout en ignorant le mouvement qu'il avait réellement effectué pour cela ; en revanche, au-delà de ce seuil,

le sujet prenait brusquement conscience de sa stratégie de compensation. À l'état normal, il est évidemment impossible de déterminer les indices que le sujet utilise pour accéder consciemment à sa stratégie : les indices kinesthésiques (proprioceptifs), autant que les sensations d'innervation, sont en conflit avec les indices visuels et pourraient à égalité contribuer à la brusque sensation de discordance qui donne lieu à la prise de conscience. Au contraire, chez la patiente GL, chez qui les indices kinesthésiques ont disparu, seules les sensations d'innervation sont censées intervenir dans cette prise de conscience. L'expérience consistait donc pour la patiente à tracer une ligne en direction d'une cible. Sa main restait invisible, tandis que la ligne qu'elle était en train de tracer apparaissait sur un écran placé devant elle. Selon la technique déjà décrite, des déviations étaient imposées à son tracé, de telle sorte qu'elle devait, pour atteindre la cible, dévier son mouvement dans la direction opposée. Contrairement aux sujets sains, qui devenaient conscients de cette stratégie pour des déviations de l'ordre de 10 à 15°, la patiente restait insensible à des déviations nettement plus élevées, tout en commettant des erreurs de plus en plus importantes. Ses réponses sur le mouvement que sa main avait réellement effectué indiquaient qu'elle pensait que sa main avait suivi la direction de la ligne visible sur l'écran (ce résultat est illustré par la figure 7.5.). En d'autres termes, elle ne percevait pas les effets de la discordance entre son mouvement vu et son mouvement réel. Tout au plus exprimait-elle de la perplexité devant une tâche qu'elle jugeait « difficile¹⁸ ».

Ce résultat montre qu'en l'absence d'afférences proprioceptives et donc de kinesthésie un sujet ne dispose d'aucun indice consciemment accessible sur ses mouvements et sur la position des segments de son corps. Il ne répond qu'en apparence à la question posée. Le fait que les informations d'origine centrale, en principe toujours disponibles chez la patiente GL, ne semblent pas utilisables pour déclencher la

prise de conscience des moyens d'une action n'exclut pas qu'elles puissent jouer un rôle dans ce processus. Il serait hâtif de conclure, sur la base de ce seul résultat, que la conscience de l'action, quand elle survient, reposerait sur les seules afférences proprioceptives. L'opposition entre conscience « afférente » et conscience « efférente », qui constituait le cœur du débat des deux William, n'est peut-être qu'une simplification qui ne tient pas compte de l'ensemble des événements qui accompagnent l'exécution d'une action volontaire. Le mécanisme de la prise de conscience d'une action comporte non seulement les signaux qui sont en jeu, mais également les interactions qui se produisent entre ces signaux. À l'état normal, ces interactions permettent l'évaluation, par diverses structures corticales et sous-corticales, du degré de concordance entre action anticipée et action réalisée. L'apparition d'une discordance importante, par l'augmentation de l'activité qu'elle entraîne dans ces structures nerveuses, nous a semblé être une des causes de cette prise de conscience. L'impossibilité, chez la patiente GL, d'effectuer cette comparaison se traduit donc logiquement par l'absence de prise de conscience, même pour une discordance importante entre action anticipée et action réalisée. Cette explication est d'ailleurs compatible avec une autre situation où, pour des raisons semblables, la comparaison n'est également plus possible. Il s'agit des cas de paralysie complète, d'origine pathologique (par lésion du faisceau pyramidal) ou expérimentale (par curarisation). Le sujet paralysé ne ressent rien lorsqu'il tente de bouger parce que, selon l'explication ci-dessus, les commandes motrices qu'il tente de produire demeurent inefficaces et qu'en l'absence de contraction musculaire il n'existe pas de retour proprioceptif : de ce fait, la confrontation entre commande motrice (ou copie d'efférence) et informations kinesthésiques ne peut avoir lieu. En revanche, comme je l'ai mentionné au chapitre 3, lorsque la paralysie diminue et que les contractions musculaires réapparaissent, des informations kinesthésiques sont à nouveau disponibles

pour être comparées aux commandes motrices. Le décalage entre les deux est alors ressenti sous la forme d'intenses sensations d'effort ou de lourdeur.

La conscience après coup

L'impression laissée par les travaux décrits dans ce chapitre est que la conscience de l'action est un phénomène *post-hoc*, qui court après l'action sans jamais la rattraper. La prise de conscience (du but de l'action, des moyens pour y parvenir) se manifeste tardivement et ne s'observe le plus souvent que lorsque le cours de l'action échoue ou est interrompu. Cette lenteur serait au demeurant peu compatible avec la nature automatique de la plupart de nos actions : celles qui se déroulent sous contrôle conscient tendent au contraire à perdre la rapidité et la fluidité qui caractérisent le contrôle automatique. Cet argument vaut évidemment aussi pour les actions comportant des séquences rapides de mouvements, comme le jeu d'un instrument de musique ou encore la parole, où les mouvements se succèdent à une fréquence de l'ordre de 12 Hz et même au-delà, ce qui semble exclure tout contrôle conscient¹⁹.

Le caractère tardif de la prise de conscience s'explique, au moins en partie, par le rôle prédominant de la proprioception dans son apparition : la kinesthésie est, par définition, consécutive à l'action, et la comparaison entre les informations kinesthésiques et les signaux d'origine centrale, qui pourrait être un facteur déterminant de la prise de conscience, ne peut s'opérer, au mieux, qu'après que l'exécution a débuté.

La notion de conscience retardée par rapport à l'action soulève en fait plus de questions qu'elle n'en résout. Elle confirme, certes, que la conscience ne peut jouer de rôle causal, au moins à court terme, dans l'atteinte du but, ni dans

le choix des moyens d'une action. Mais elle laisse sans réponse, pour l'instant, la question de la fonction régulatrice que pourrait remplir, pour l'action, un phénomène se manifestant « après coup ». Les prochains chapitres explorent une dimension supplémentaire, celle qui concerne l'auteur de l'action plus que l'action elle-même. Cette exploration aboutira, dans un premier temps au moins, aux mêmes conclusions : le sens d'être l'agent d'une action est lui aussi un phénomène secondaire à l'exécution.

La conscience minimale de soi

« Si l'agir se termine non dans le corps mais dans le monde, que signifie le corps dans l'agir ? Il n'est pas le terme de l'action, mais une étape le plus souvent non remarquée de cette relation aux choses et au monde. C'est par un mouvement de reflux de l'attention que je remarque mon corps et que je constitue son sens original : *le corps est non l'objet de l'agir mais son organe.* »

Paul RICŒUR, *Philosophie de la volonté*, 1.
« Le volontaire et l'involontaire », 1950, p. 198.

Au chapitre précédent, nous avons pu constater que ni le but de l'action ni les moyens mis en œuvre pour l'atteindre ne faisaient l'objet d'un contrôle conscient au moment de son exécution. Le présent chapitre doit répondre à la question laissée en suspens, celle de la façon dont l'auteur d'une action prend conscience de son rôle dans le déclenchement et le déroulement de cette action. Parce qu'elle est dirigée vers un but, qu'elle procède d'une représentation et d'une intention, une action renvoie nécessairement à son auteur : c'est donc le fait d'être un auteur et de s'éprouver comme tel qui est au centre de la présente discussion.

Mais qu'est-ce qu'être un auteur ? La réponse à cette question, comme je vais le montrer, peut être donnée à plusieurs niveaux différents. C'est la raison pour laquelle je dois introduire dès maintenant une distinction qui va conditionner la suite de la discussion, entre le fait d'être l'auteur d'une action et le fait d'en être l'acteur. Pour prendre une métaphore dans le monde du théâtre, l'auteur est celui qui a l'idée

de la pièce et qui l'écrit, tandis que l'acteur est celui qui la joue. L'acteur, que je désignerai ici par le terme d'« agent », a un corps dont il revendique la possession et par l'intermédiaire duquel il interagit avec son environnement. L'auteur, en revanche, existe indépendamment de l'agent, en ce sens qu'il n'est pas nécessairement « implémenté » par un agent : on peut, comme nous l'avons vu ailleurs, être l'auteur d'une représentation qui ne se traduit pas toujours par une action exécutée, d'une pièce qui ne sera jamais jouée. La métaphore théâtrale a évidemment ses limites car, dans le cas qui nous intéresse ici, l'auteur et l'agent ne sont pas séparés l'un de l'autre, ils représentent chacun un des niveaux possibles de la manifestation d'un seul et même personnage qui, selon les circonstances, joue tantôt le rôle de l'auteur et tantôt celui de l'agent d'une action, ou les deux à la fois.

À un premier niveau donc, la conscience d'être un agent passe par la conscience d'avoir un corps pouvant être le véhicule d'actions et de comportements. Cette définition recouvre à son tour une autre dualité, depuis que Shaun Gallagher a proposé de distinguer deux formes de l'identification de soi comme agent : l'identification de soi comme le propriétaire d'un corps (*sense of ownership*), et l'identification de soi comme l'acteur des actions dont ce corps est le théâtre (*sense of agency*, expression qui se traduit en français par « sens de l'agentivité¹ »). Je montrerai que ces deux modalités du fait d'être un agent peuvent être dissociées expérimentalement l'une de l'autre, même si elles découlent l'une et l'autre du même ensemble de mécanismes faisant intervenir des signaux issus du corps en action et de l'interaction entre le corps et l'environnement. Comme on le voit, le fait de se sentir soi débute par la reconnaissance de la possession de son propre corps et de ses propres actions. Le « Je » de l'agent est ici littéralement « dans le corps », *embodied* selon le terme anglais, en ce sens qu'il se réfère à une forme de conscience de soi qui a pour objet des états corporels, soit qu'il s'agisse de sensations d'origine externe ou d'origine interne (une douleur,

une sensation viscérale), soit qu'il s'agisse de mouvements. L'expérience de soi qui en découle, « la conscience minimale de soi », est une expérience momentanée, vite effacée, sans continuité entre ces moments de conscience. Ce chapitre envisage la fonction d'agent, celle qui permet l'attribution à soi-même (l'autoattribution) de son propre corps et de ses propres actions, tandis que la fonction d'auteur fera l'objet du chapitre suivant.

Le corps, au repos comme en action, est le lieu de convergence d'informations sensorielles d'origines différentes et normalement concordantes entre elles. Je reviendrai tout au long de ce chapitre sur cette notion de concordance dont j'ai déjà discuté le rôle à plusieurs reprises, notamment à propos du fonctionnement des modèles internes et à propos de la conscience de l'action. Une part importante de ce chapitre sera consacrée à la modification expérimentale de la concordance entre ces informations. En effet, les illusions et les erreurs d'attribution qui en résultent présentent un double intérêt pour notre discussion. D'une part, elles révèlent le rôle respectif de ces différents signaux dans la constitution du sens de la possession du corps et des actions ; d'autre part, elles traduisent le caractère labile et fragile de ces mécanismes, fragilité qui se trouve à l'origine de nombreuses erreurs ou illusions.

*Avoir un corps.
Illusions d'attribution du corps et de ses parties
chez le sujet sain*

Les illusions d'attribution du corps qui peuvent être créées expérimentalement chez le sujet sain reposent essentiellement sur le fait que les différents systèmes sensoriels qui contribuent à la reconnaissance du corps n'ont pas tous le même poids. Comme on le sait depuis longtemps, la vision

joue un rôle prédominant dans la perception des relations entre le sujet et son environnement au détriment des autres systèmes sensoriels (figure 8.1). Une illustration classique de ce phénomène de « capture visuelle » est celle du ventriloquisme : on attribue la voix à la poupée dont on voit les lèvres bouger, alors qu'elle provient en réalité de son maître qui garde la bouche fermée. Ce fait d'observation courante, dont l'exploitation a permis, entre autres, la réalisation du cinéma parlant, devient paradoxal dès lors qu'il s'agit de la capture visuelle de signaux sensoriels intervenant dans la perception du corps. En effet, les informations visuelles, bien que dominantes, sont à cet égard équivoques, puisque rien n'indique avec certitude à qui appartient le corps d'où elles proviennent. Au contraire, les signaux d'origine haptique comme le tact ou la proprioception, qui ne peuvent provenir que de l'intérieur du corps de celui qui les perçoit, devraient à ce titre l'emporter sur les signaux d'origine visuelle. Une des explications possibles de ce paradoxe est que les informations visuelles sur le corps interviennent non seulement dans l'autoattribution de son propre corps ou de ses parties, mais aussi dans la différenciation soi/autre. Alors que les informations haptiques sont des informations d'ordre privé, les informations visuelles sont d'ordre public : je vois mon corps de la même façon qu'un observateur extérieur le voit, et inversement. Ce double rôle des informations visuelles, qui prend toute son importance dans le contexte de l'interaction sociale entre plusieurs agents, peut être une des raisons de leur statut prédominant.

La disparité entre des signaux dominants mais d'origine ambiguë, et des signaux plus faibles mais d'origine bien authentifiée, est génératrice d'illusions. Une des plus spectaculaires est celle dite du « bras de caoutchouc » (*rubber arm illusion*) décrite par Matthew Botvinick et Jonathan Cohen il y a quelques années : un avant-bras en caoutchouc d'aspect réaliste est placé devant le sujet, dans une position anatomiquement compatible (en continuité avec son bras), tandis que

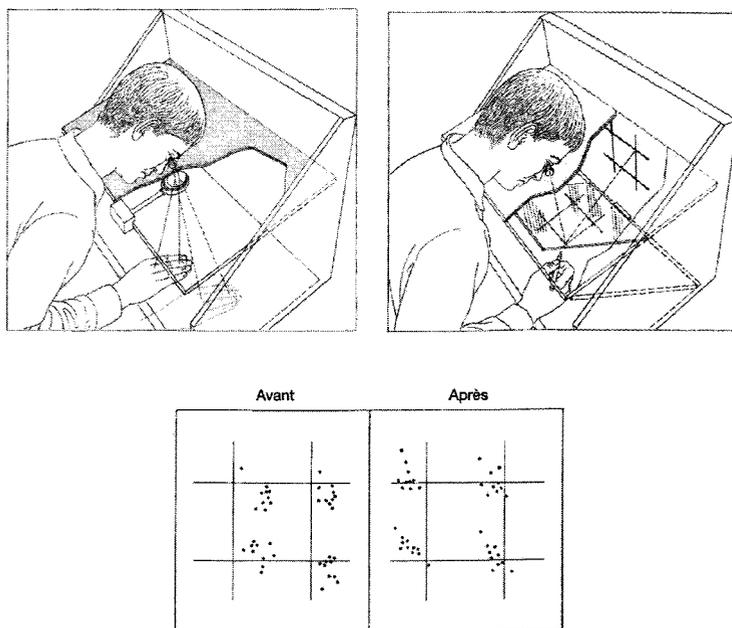


Figure 8.1. Effets de l'adaptation à un conflit visuo-moteur.

Le sujet observe les mouvements de sa main à travers un prisme qui dévie sa position apparente d'une dizaine de degrés vers la droite (figure en haut à gauche). Au bout de quelques minutes d'exposition, la main est cachée à la vue. Lorsque le sujet doit pointer vers des cibles visuelles (les angles d'un carré, figure en haut à droite), celles-ci lui apparaissent décalées vers la droite par rapport à leur position réelle, et les pointages sont dirigés trop à droite. Lorsque le prisme est enlevé, cette nouvelle coordination entre vision et position de la main se voit sous la forme d'un « effet consécutif » : le sujet, estimant la position de sa main déviée vers la droite, pointe à gauche des cibles pour compenser cette déviation estimée. Ce résultat est montré dans la partie inférieure de la figure : comparer la répartition des pointages avant et après suppression du prisme. Ce fait traduit l'adaptation au conflit visuo-moteur créé par le prisme. Notez que cette adaptation requiert une participation active de la part du sujet : elle ne se produit pas si, pendant la phase d'exposition, la main du sujet est déplacée passivement par un expérimentateur. Dans cette expérience comme dans d'autres, le sujet estime la position de sa main là où il la voit et non là où il la sent, ce qui traduit la « capture » de la position de la main par les afférences visuelles au détriment des afférences proprioceptives (d'après Held. © Scientific American).

son propre avant-bras est masqué à sa vue. On applique simultanément et de façon synchrone une stimulation tactile à l'aide d'un pinceau aux deux avant-bras, le vrai et le faux :

très rapidement, le sujet perçoit les coups de pinceau là où il les voit, c'est-à-dire à l'emplacement du membre en caoutchouc et non plus à celui de son propre avant-bras². L'illusion devient si forte que le sujet va jusqu'à éprouver un sentiment de crainte lorsqu'on approche un instrument dangereux (une aiguille, un scalpel) du membre en caoutchouc.

L'illusion du bras de caoutchouc entraîne la fausse attribution d'une partie du corps (l'avant-bras) sans que soit remise en cause l'appartenance du reste du corps. Ce n'est plus le cas avec une autre version de cette même illusion qui porte sur le corps entier et non plus sur une de ses parties. Elle s'obtient à l'aide d'un environnement virtuel dans lequel on immerge le sujet et où celui-ci voit une image tridimensionnelle de son propre corps située à deux mètres en avant de lui. Une stimulation tactile est alors appliquée simultanément à son propre dos et au dos de l'image virtuelle de son corps. Le sujet éprouve assez rapidement la sensation bizarre de se voir déplacé par rapport à sa position réelle. Il n'éprouve toutefois pas l'illusion d'être hors de son corps : son expérience est plutôt celle d'un dédoublement du corps, semblable à celle qui est rapportée par les patients dans les cas cliniques d'autoscopie³ (voir chapitre 9). Cette illusion du déplacement de son propre corps vers son image visuelle illustre bien le rôle ambigu que joue la vision, à la fois comme indice d'autoattribution et comme indice de la différenciation entre soi et un autre individu.

La vision n'a toutefois pas le monopole des illusions de transformation ou de déplacement d'une partie du corps. On peut également en provoquer par la voie proprioceptive, au moyen de la vibration d'un tendon : la vibration, lorsqu'elle est appliquée sur un tendon à une fréquence optimale (autour de 80 Hz), excite les fuseaux neuromusculaires du muscle correspondant comme si ce muscle était en réalité étiré, reproduisant ainsi les effets d'une contraction du muscle antagoniste. Appliquée, par exemple, au tendon du biceps brachial, la vibration provoque l'illusion d'une extension de

l'avant-bras, comme si le triceps se contractait réellement. Le sujet, à condition qu'il ne voie pas son avant-bras, a l'impression que celui-ci s'est déplacé et se trouve dans une position différente de sa position réelle. Des illusions encore plus complexes portant sur la forme du corps peuvent être créées de cette façon : si le sujet, lors de la vibration du tendon de son biceps, a le doigt en contact avec le bout de son nez, il éprouve l'illusion très frappante de sentir son nez s'allonger en même temps qu'il sent son avant-bras s'étendre, ce qu'on appelle l'« effet Pinocchio⁴ ». Ces illusions d'origine proprioceptive disparaissent instantanément si le sujet peut voir son bras pendant la vibration.

La capture de la conscience du corps par le mouvement

Les illusions qui portent sur le sens du corps sont fragiles. L'illusion du bras de caoutchouc, par exemple, s'évanouit dès que le sujet bouge son bras. Chacun a par ailleurs pu faire l'expérience de la « perte » transitoire d'un bras ou d'une jambe après être resté longtemps immobile : il suffit alors de faire un petit mouvement pour que le membre reprenne sa place dans l'image du corps. Un autre exemple est représenté par la situation où nous nous trouvons inopinément face à notre propre image dans un miroir ou sur un écran de télévision. La reconnaissance est loin d'être immédiate : une partie de nous-mêmes se trouve détachée de la représentation normalement unifiée qui rassemble le corps en une seule entité. La solution habituelle qui permet de surmonter ce dilemme est de se mettre en mouvement et de tester la concordance entre les gestes qu'on produit et ceux que renvoie l'image. C'est ce qu'illustre une scène fameuse d'un film des Marx Brothers où l'un des protagonistes, ayant brisé un miroir, cherche à dissimuler son forfait : il se met à la place

du miroir et imite les expressions et les gestes de celui qui s'y regarde. Le stratagème fonctionne jusqu'à ce qu'il commette une erreur et que son vis-à-vis s'aperçoive que ses propres gestes ne concordent plus avec ceux que le faux miroir lui renvoie.

Le plus souvent, la reconnaissance de soi par le mouvement fonctionne de façon entièrement automatique. Considérez par exemple le cas de deux chirurgiens opérant sur le même champ opératoire vu à travers une loupe grossissante : les mains des deux chirurgiens, recouvertes de gants identiques, ne sont pas identifiables visuellement et de plus, du fait du grossissement de la loupe, n'apparaissent pas en continuité directe avec leurs corps respectifs. Malgré ces difficultés, l'attribution à chacun d'entre eux de ses propres mains et de ses propres gestes n'est pas prise en défaut. Dans une telle situation, l'agent a recours, pour s'auto-identifier et se différencier de l'autre, à des indices lui permettant de s'approprier à la fois ses mains comme faisant partie de son corps et ses mouvements comme ayant leur origine à l'intérieur de lui-même. Comme la conscience de l'action, l'autoattribution repose sur la concordance temporelle entre les signaux de diverses origines produits au moment de l'exécution de l'action : signaux visuels, proprioceptifs et tactiles produits par les mouvements et leur interaction avec le monde environnant, auxquels s'ajoutent les signaux dérivés de la commande motrice. Ces signaux, on l'a déjà vu à plusieurs reprises, sont normalement synchrones et étroitement corrélés les uns avec les autres : le mouvement que détecte le système visuel ne fait qu'un avec celui que signale la proprioception et que commande le système moteur. Cette concordance temporelle est un puissant moyen de détermination du caractère autoproduit d'une action et constitue du même coup un critère d'autoattribution. Ce critère est d'ailleurs fonctionnel dès le début de la vie : des enfants âgés de 5 mois sont capables de discriminer leurs propres mouvements de ceux d'un autre enfant, dans une expérience où ils voient dans un

miroir soit leurs propres membres inférieurs, soit ceux d'un autre. On peut penser qu'ils se fondent sur la concordance entre les signaux d'origine endogène (proprioception, commande motrice) provoqués par leurs propres mouvements et les signaux visuels que le miroir leur renvoie⁵.

La « capture » de la perception du corps par le mouvement, comme on a pu parler ci-dessus d'une « capture » des autres informations sensorielles par la vision, joue un rôle essentiel dans le processus d'autoattribution. Les expériences qui visent à déterminer le rôle des facteurs de l'autoattribution exploitent ce principe en réalisant une rupture artificielle de la concordance entre les signaux en rapport avec l'action et en testant la réponse de sujets confrontés à des conflits d'attribution. Il s'agit de dispositifs voisins de ceux qui ont été utilisés pour tester la conscience de l'action, sauf que l'ambiguïté de la situation ne porte plus sur le résultat de l'action ni sur la façon dont il est obtenu, mais sur celui ou celle qui l'exécute. Bien que largement automatique, le processus d'autoattribution est en effet accessible à l'expérience consciente : l'agent a la possibilité de porter un jugement sur ce qu'il croit lui appartenir et sur ce dont il pense être l'auteur. La dissociation qu'on observe alors entre la réalité objective des mécanismes automatiques et la réalité consciente ne porte plus, cette fois, sur la conscience de l'action, mais sur un autre aspect de la vie consciente : la conscience de soi comme agent de l'action. Les incertitudes d'attribution engendrées par cette dissociation provoquent chez un sujet sain des illusions passagères. Ce n'est plus le cas lorsque le fonctionnement normal n'est plus assuré du fait d'une atteinte directe du système de traitement du niveau de concordance des informations sensorielles. C'est alors qu'apparaissent, comme on le verra au chapitre suivant, différentes formes de méconnaissance de soi ou de délire d'attribution.

Dans son paradigme de substitution, Nielsen avait déjà introduit ce type de conflit entre la commande d'un mouvement et les signaux sensoriels qui résultent de son exécution :

même si la question qu'il posait portait sur l'exécution de la tâche motrice qui consiste à tracer une ligne droite et non sur l'auteur de cette action, les réponses des sujets démontraient clairement une tendance à s'autoattribuer des mouvements qui n'étaient pas les leurs. Toutefois, dans la tâche de Nielsen, une seule main, celle du sujet ou celle de l'expérimentateur, était visible à la fois. Le sujet, exécutant un mouvement et voyant se dérouler devant lui un mouvement qui ressemblait au sien, ne pouvait que se l'autoattribuer. Pour contourner cette limitation, une tâche modifiée a été mise au point où non plus une, mais deux mains, celle du sujet et celle d'un expérimentateur, sont présentées simultanément, situation qui suggère d'emblée l'existence de deux agents distincts et pose du même coup un problème d'attribution. Dans ce type de dispositif, un sujet et un expérimentateur sont assis face à face ; leurs mains droites posées côte à côte sur une table sont filmées, et leur image est projetée sur un écran placé devant le sujet. Des essais successifs sont réalisés où les deux mains sont visibles pendant une brève période (5 secondes). Pendant cette période d'exposition, le sujet reçoit l'instruction de faire un mouvement soit du pouce, soit de l'index. L'expérimentateur, selon une séquence définie à l'avance, exécute soit le même mouvement, soit un mouvement différent. En outre, un système électronique permet de présenter les mains sur l'écran soit dans leur position anatomique, la main du sujet et de l'expérimentateur apparaissant alors sur l'écran en continuité avec leurs bras respectifs, soit dans une orientation différente, après rotation de 90° ou même de 180° : dans ce dernier cas, la main du sujet apparaît en continuité avec le corps de l'expérimentateur et *vice versa*. À la fin de chaque essai, l'image des mains disparaît de l'écran, et un point lumineux est présenté au sujet à l'emplacement qu'occupait l'une des deux mains : l'instruction qui lui est donnée est d'indiquer verbalement quelle main, la sienne ou celle de l'expérimentateur, se trouvait à l'emplacement indiqué par le point lumineux (figure 8.2).

Cette expérience comporte donc la perturbation de plusieurs des facteurs pouvant intervenir dans le jugement d'attribution demandé au sujet. D'une part, lorsque la position de la main apparaît déplacée par rapport à celle du corps, les signaux proprioceptifs provenant de la main réelle du sujet sont en conflit avec les signaux visuels indiquant une position différente : ce conflit porte sur le sens de la possession de la main, l'information sur la main « sentie » étant différente de celle sur la main « vue ». D'autre part, lorsque le sujet effectue un mouvement, la commande motrice qu'il produit pour ce mouvement se trouve en conflit avec les signaux visuels provenant de la main qui paraît être la sienne : dans ce cas, le conflit porte sur le sens de l'origine du mouvement, l'information sur le mouvement effectué étant différente de celle sur le mouvement observé⁶. Les résultats font clairement apparaître la différence entre la contribution du sens de l'origine du mouvement et celle du sens de l'appartenance de la main dans le jugement d'autoattribution. Le conflit portant sur l'origine du mouvement est facilement résolu : lorsque les deux mains exécutent des mouvements différents, le sujet indique sans erreur quelle main est la sienne ou celle de l'expérimentateur, quelle que soit la position vue des mains par rapport à leur position réelle. Le sujet se réfère à la commande motrice qu'il a produite et s'autoattribue la main qui exécute le mouvement correspondant. En revanche, des erreurs d'attribution apparaissent lorsque les deux mains effectuent le même mouvement et que, par conséquent, l'information donnée par la commande motrice devient inutile. En d'autres termes, l'information sur le sens de la possession du corps fournit à elle seule moins d'indices pour l'autoattribution que celle sur l'origine du mouvement (figure 8.2).

La primauté du rôle du mouvement que démontrent ces expériences suggère que l'autoattribution se fait essentiellement à partir des signaux dérivés de la commande motrice. Cette interprétation semble à première vue en contradiction avec les observations que j'ai rapportées au chapitre précé-

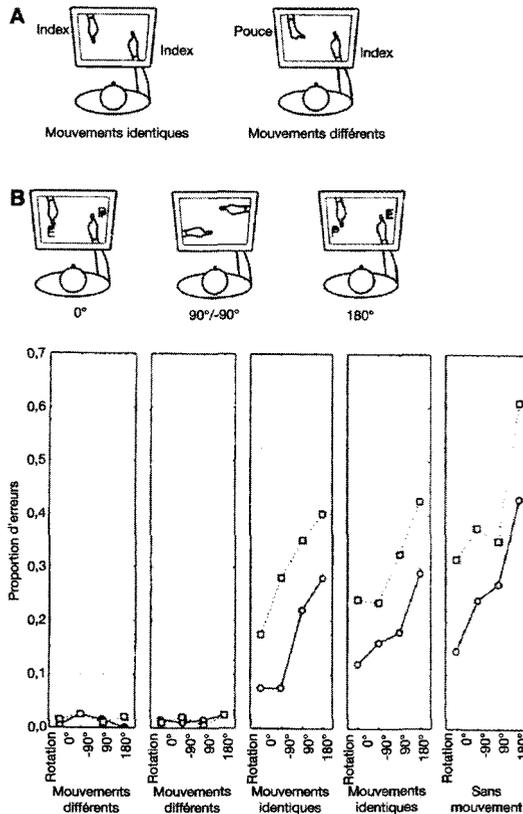


Figure 8.2. Rôle du mouvement dans l'autoattribution d'une partie du corps.

Le sujet est face à un écran où apparaissent, en grandeur réelle, d'un côté de l'écran, sa propre main droite et, du côté opposé, la main droite d'un expérimentateur assis en face de lui. Ce dispositif peut subir différents degrés de rotation, si bien que les mains peuvent être dissociées de leurs propriétaires respectifs : 0° , pas de rotation, situation normale ; $+90^\circ$ et -90° , rotation de 90° vers la droite ou vers la gauche ; 180° , la position des mains est inversée par rapport aux propriétaires. Pendant les 5 secondes d'exposition, les deux protagonistes reçoivent l'instruction de faire un mouvement soit du pouce, soit de l'index. Selon les essais, les mouvements sont soit les mêmes pour les deux mains, soit des mouvements différents. Après que les mains ont disparu de l'écran, un indice lumineux est positionné sur l'une des deux mains, et le sujet doit donner une réponse verbale : « moi » ou « autre ».

La partie inférieure de la figure montre les résultats obtenus chez un groupe de sujets sains. Chaque cadre représente le taux d'erreurs en fonction de la situation : les deux cadres de droite correspondent à des mouvements différents exécutés par les deux mains ;

les deux cadres suivants correspondent à des mouvements identiques ; le cadre de gauche, à l'absence de mouvement. Notez l'absence d'erreur, quel que soit le degré de rotation, lorsque les mouvements sont différents ; lorsque les mouvements sont identiques ou absents, des erreurs apparaissent en fonction du degré de rotation, jusqu'à des réponses données au hasard pour la rotation de 180°. Ce résultat traduit l'importance du mouvement pour l'attribution de la main à son propriétaire. Lorsque les mouvements (identiques ou absents) ne permettent plus de différencier les deux mains, les réponses traduisent le rôle peu efficace de la position anatomique des mains par rapport à leur propriétaire. Notez enfin que, lorsque la tâche devient plus difficile, les erreurs sont plus nombreuses dans le sens de la surattribution (attribution à soi-même, traits discontinus) que dans le sens de la sous-attribution (traits continus) (d'après van den Bos et Jeannerod, 2002).

dent au sujet de la conscience de l'action : en décrivant le cas de la patiente GL, privée d'informations proprioceptives mais capable de produire normalement des commandes motrices, j'avais en effet montré qu'elle ne possédait pas d'accès conscient au déroulement de ses actions. En fait, la patiente GL, tout en demeurant non consciente de ses mouvements et des corrections qu'elle avait faites pour atteindre la cible, n'éprouvait pas de difficulté à se reconnaître l'auteur du mouvement. De la même façon, un autre patient désafférenté, le patient IW, tout en ignorant le « comment » de ses mouvements, garde la conviction qu'il en est l'auteur⁷. La conclusion à laquelle j'étais arrivé sur le rôle conjoint de la proprioception et de la commande motrice dans la conscience de l'action reste donc valide : les patients désafférentés n'ont pas conscience du contenu de leurs actions du seul fait que cette conjonction ne peut être réalisée. Pour reprendre la distinction entre agent et auteur qui a été faite au début de ce chapitre, nous nous trouvons ici devant une situation où un sujet désafférenté, tout en perdant le sens d'être un agent, conserve celui d'être un auteur.

L'autre enseignement que l'on peut tirer de ces expériences de rupture artificielle de la concordance entre les signaux en rapport avec l'action est donné par l'analyse des erreurs d'attribution commises par les sujets. De manière prévisible, les erreurs sont plus nombreuses dans les conditions

les plus difficiles de l'expérience, celles où les indices sur l'appartenance de la main et l'origine des mouvements sont le plus fortement perturbés. Le point important, toutefois, est la « direction » de ces erreurs. Le sujet peut en effet se tromper de deux façons : soit en attribuant sa propre main et ses propres mouvements à l'expérimentateur (erreurs par sous-attribution), soit au contraire en s'attribuant à lui-même la main et les mouvements de l'expérimentateur (erreurs par surattribution). Dans les résultats de l'expérience comportant la présentation de deux mains, les erreurs constatées sont clairement plus fréquentes dans la direction d'une surattribution. Les erreurs d'autoattribution par défaut observées dans l'expérience de Nielsen, où une seule main était présentée, étaient également orientées dans la même direction. Dans tous ces cas, devant l'incertitude causée par le manque d'indices, le sujet tend à s'autoattribuer des mains et des mouvements qui ne sont pas les siens. Il existe en revanche des situations où le sujet attribue ses propres actions à d'autres agents. C'est ce qu'on observe dans le phénomène dit de « communication facilitée » (*facilitated communication*). Pour l'étudier, le sujet doit placer ses doigts sur les touches d'un clavier d'ordinateur, tandis qu'un comparse place ses doigts sur ceux du sujet. Le sujet doit détecter la réaction du comparse à des questions posées par l'expérimentateur en appuyant sur une des touches : en fait, il est seul à entendre les questions, tout en croyant que le comparse les entend également, ce qui n'est pas le cas. Les résultats montrent que le sujet appuie systématiquement sur la touche chaque fois que la réponse à la question posée est évidente, convaincu que le comparse connaît aussi la réponse et que la réaction de ce dernier a déclenché son propre mouvement. Si le sujet avait suivi la consigne, il n'aurait pas dû répondre, et, s'il a répondu, c'est qu'il a attribué au comparse une réponse que celui-ci n'a pas donnée. Il s'agit là d'une fausse attribution, due à la croyance que le comparse savait la réponse, alors qu'il ne connaissait même pas la question⁸.

Les fausses attributions d'une partie du corps

Une forme relativement courante d'altération locale du sens de la possession d'une partie du corps, en l'absence de lésion neurologique, est représentée par le phénomène de membre fantôme observé chez les sujets amputés. Le sujet amputé d'un bras, par exemple, peut ressentir l'impression d'une présence de son membre absent, dont il peut décrire la posture, ou qu'il peut « bouger » volontairement. Le membre fantôme est souvent le siège de douleurs (les douleurs fantômes) ou de spasmes au cours desquels le sujet a l'impression que les doigts s'enfoncent dans la paume de la main amputée. Ces phénomènes ont donné lieu à une abondante littérature anecdotique qui traduit clairement la sensation de présence du membre amputé : ainsi, un patient amputé de la jambe en dessous du genou réclamait des massages pour soulager une douleur fantôme localisée au niveau du pied. Lorsque le massage était appliqué sur le moignon, il demandait qu'il soit appliqué « plus bas », là où il localisait son pied douloureux.

Ramachandran a particulièrement étudié le phénomène de « contrôle volontaire » des mouvements du membre fantôme⁹. Ce phénomène se produit en général précocement après l'amputation et tend ensuite à disparaître. Le patient a d'abord l'impression de pouvoir bouger volontairement son membre, tandis qu'il ressent par la suite l'impression d'un membre fantôme paralysé. Cette séquence s'expliquerait par une sorte d'« apprentissage » localisé au niveau des structures de commande du membre. Au début, l'émission volontaire de commandes motrices par le cortex moteur donnerait lieu à une sensation de mouvement du fait de la propagation d'une copie d'efférence vers d'autres régions du cortex, comme le cortex pariétal postérieur. Toutefois, l'absence de réafférences

sensorielles venant confirmer la réalisation de ces « mouvements » finirait par induire une « paralysie apprise » du membre amputé. On peut se demander avec Ramachandran s'il ne serait pas possible de restaurer le contrôle volontaire du membre fantôme chez certains amputés présentant des douleurs fantômes importantes. Certains auteurs ont en effet formulé l'hypothèse que ces douleurs fantômes seraient dues à la chute de l'activité de la région correspondante du cortex moteur et à la levée de l'inhibition que cette région exerce normalement sur la région homologue du cortex somesthésique¹⁰. En restaurant le contrôle volontaire du membre amputé, et donc en réactivant le cortex moteur correspondant, on pourrait ainsi rétablir une situation proche de la normale. La méthode pour y parvenir consisterait donc, logiquement, à produire l'illusion d'une réafférence sensorielle due au mouvement du membre fantôme. Cet effet peut être obtenu à l'aide d'un jeu de miroirs, en transposant optiquement l'image de la main valide du sujet à l'emplacement de sa main amputée. En bougeant sa main valide, le patient éprouve l'illusion de voir et de sentir bouger sa main amputée, comme ressuscitée. Cette illusion d'attribution provoquée par un phénomène de capture visuelle ressemble à l'illusion de la main de caoutchouc chez le sujet sain. Chez l'amputé, cette manœuvre, répétée plusieurs jours de suite, peut aboutir à restaurer l'activité du cortex moteur et à réduire ou faire disparaître les douleurs¹¹.

Neuroanatomie des illusions d'attribution

Les aires qui semblent intervenir dans le processus d'auto-attribution se concentrent dans deux régions particulières de l'hémisphère droit : la région pariétale postérieure et la région prémotrice du cortex frontal. Ces régions, comme on l'a vu ailleurs, présentent en commun la particularité d'être des zones de convergence d'informations sur la production et

l'exécution des mouvements : afférences sensorielles proprioceptives et visuelles, ainsi que copies des commandes motrices se retrouvent à ce niveau. Le rôle fonctionnel de ces régions dans la genèse de la conscience de nos états corporels et de nos mouvements, ce que j'ai appelé la conscience minimale de soi, est bien illustré par deux expériences récentes de neuroanatomie fonctionnelle chez des sujets sains.

La première de ces expériences, déjà brièvement mentionnée à la fin du chapitre 3, porte sur l'activité du cortex pariétal postérieur lors d'une tâche où le sujet est confronté à un conflit sensori-moteur : le feed-back visuel qu'il reçoit des mouvements qu'il produit ne concorde ni avec les informations proprioceptives qui en résultent ni avec les commandes motrices qui en sont à l'origine. Dans l'expérience telle qu'elle a été réalisée par Chloé Farrer et ses collègues, le sujet doit pointer avec un levier en direction d'une cible visuelle. Sa main est cachée à sa vue et remplacée par l'image d'une main virtuelle étroitement synchronisée avec les mouvements de la main réelle (ce dispositif est illustré dans la figure 9.1. au chapitre suivant). Lorsque le sujet déplace le levier en direction d'une cible, la main virtuelle peut suivre soit la même trajectoire, soit une trajectoire différente : dans ce dernier cas, le mouvement que le sujet observe ne concorde pas avec celui qu'il a réellement produit. Enfin, l'expérimentateur peut faire varier le degré de discordance entre le mouvement observé et le mouvement réellement exécuté¹². Le sujet, malgré la complexité de ce dispositif expérimental, s'attribue sans difficulté les mouvements de la main virtuelle tant qu'ils concordent avec ceux qu'il a exécutés, mais ne les reconnaît plus comme les siens propres et refuse de se les attribuer lorsqu'une discordance importante apparaît. La neuro-imagerie réalisée au cours de cette expérience a montré que l'activité du cortex pariétal postérieur, essentiellement du côté droit, se modifie en fonction du degré de discordance : elle est d'autant plus élevée que la discordance est plus importante. Il se peut que cette augmentation de l'acti-

tivité neuronale traduit une sorte d'emballement du comparateur chargé de vérifier la corrélation entre les signaux sensoriels produits par le mouvement et la copie de la commande motrice correspondante. Toujours est-il que cette activité exagérée pourrait constituer un indice du caractère étranger de l'action observée, alors qu'une activité non modifiée signifierait au contraire que la corrélation entre les signaux s'est réalisée comme prévu. L'autoattribution d'une action se ferait ainsi de manière automatique, en quelque sorte par défaut. D'autres résultats obtenus avec un autre type de conflit sensori-moteur vont d'ailleurs dans la même direction. Dans l'expérience réalisée par Leube et ses collègues, un délai est introduit entre l'exécution d'un mouvement de la main et sa restitution visuelle : cette situation crée pour le sujet l'impression bizarre d'avoir une main « anarchique », n'obéissant plus à ses commandes ; l'enregistrement de l'activité cérébrale pendant le conflit montre l'activation d'un réseau fronto-pariétal incluant le cortex pariétal postérieur (aire 7)¹³.

L'autre expérience porte sur une autre des illusions examinées ci-dessus, celle du bras de caoutchouc. Cette illusion, on se le rappelle, manipule le sens de la possession d'une partie du corps : en appliquant simultanément une stimulation tactile à l'avant-bras (masqué) d'un sujet et un simulacre de cette même stimulation au faux avant-bras (visible), le sujet éprouve l'illusion que le faux avant-bras lui appartient : lorsqu'on lui demande de pointer avec son autre main vers la position de son avant-bras masqué, il pointe en réalité vers la position du membre en caoutchouc. Henrik Ehrsson et ses collègues ont enregistré l'activité cérébrale de sujets soumis à cette illusion. Ils ont observé que l'activité du cortex prémoteur augmente dès que l'illusion apparaît et devient maximale lorsque le sujet éprouve la sensation que son avant-bras s'est transposé à la place du membre en caoutchouc. L'interprétation qu'ils ont proposée de ce résultat repose sur le rôle que joue le cortex prémoteur dans le calcul des coordonnées utilisées pour diri-

ger les mouvements vers les objets situés à l'extérieur du corps. La modification de l'activité de cette région du cortex pendant l'illusion aboutirait en quelque sorte à déplacer l'origine de ces coordonnées en dehors du corps qui, du même coup, perdrait son statut de référence. Cette interprétation est intéressante car elle suggère que la production d'un mouvement pourrait être, à l'état normal, le facteur déterminant du sens de la possession de la partie du corps qui participe à ce mouvement : ce qui serait une façon de rationaliser la notion de capture de la conscience du corps par le mouvement que j'ai évoquée plus haut dans ce chapitre¹⁴.

Le soi minimal dans le temps de l'action

Le fait de se sentir soi débute donc par la reconnaissance de la possession de son propre corps et de ses propres actions. Corps et action, comme l'ont montré les données expérimentales et cliniques que nous venons d'examiner, représentent en fait deux aspects d'une même réalité que seules des situations de laboratoire permettent de dissocier. La conscience minimale de soi réunit les deux en une seule entité, ce qui peut se résumer en une formule : être agent, c'est nécessairement être en possession d'un corps.

Le fonctionnement de ce « soi minimal » est pour l'essentiel de nature automatique. Pour reprendre ce qui a été dit au début du chapitre, le « Je » de l'agent, lorsqu'il s'exprime, reflète une forme de conscience de soi qui a pour objet des états corporels, des sensations en relation ou non avec des mouvements, le « soi immergé », selon les termes d'Anthony Marcel¹⁵. Son expression dépend le plus souvent de circonstances nées de l'interaction avec l'environnement ou avec d'autres individus et qui peuvent perturber son fonctionnement automatique. En ce sens, la conscience minimale

de soi ne procède pas de façon différente de la conscience de l'action que nous avons examinée au chapitre précédent : elle ne représente qu'un degré supplémentaire de la connaissance de l'origine de l'action volontaire, en attribuant l'action à un agent identifié.

L'expérience consciente de soi que procure le soi minimal est nécessairement une expérience momentanée et discontinue, qui s'efface et disparaît dès que le fonctionnement automatique se rétablit. Cette remarque est là pour rappeler que la prise de conscience, dans la mesure où elle résulte d'un calcul du degré de corrélation entre des signaux liés au mouvement, ne peut être qu'une conscience *post-hoc*. La connaissance qu'elle procure se réfère à l'action qui vient d'être exécutée : si le résultat constaté concorde avec le résultat désiré reflété par la commande motrice, le critère d'attribution est atteint. Il n'est dès lors plus nécessaire de conserver en mémoire cette opération réussie, d'autant moins que d'autres éléments d'action viennent rapidement occuper la scène. C'est le principe même d'un fonctionnement automatique où l'expérience consciente, quand elle existe, ne sert qu'à confirmer un état de fait. La situation peut devenir différente si la concordance n'a pu être réalisée et si l'opération a échoué. Dans ce cas, la mémoire du système de calcul reste chargée, le temps pour la conscience de remettre en cause le caractère automatique de l'attribution.

Ce propos peut être illustré par une expérience imaginée par Patrick Haggard : le sujet exécute un mouvement de l'index qui est suivi d'un son après un délai fixe de 250 millisecondes. L'expérience consiste à demander au sujet de déterminer, dans des sessions séparées, à quel moment il pense avoir exécuté son mouvement ou à quel moment il a entendu le son. En combinant les réponses, on peut calculer le temps subjectif qui sépare l'action de son effet : on constate que ce temps est plus court que la durée réelle (figure 8.3). Pour Haggard et ses collaborateurs, la compres-

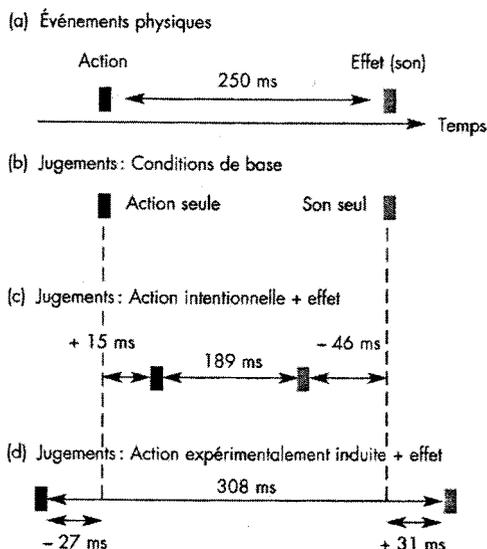


Figure 8.3. Surattribution des conséquences de sa propre action volontaire.

Le sujet reçoit pour instruction d'effectuer un mouvement volontaire d'un doigt (appuyer sur un bouton). Cette action déclenche un son qui survient 250 millisecondes plus tard (a). Au cours de séries d'essais différentes, le sujet doit juger, d'après le déplacement d'un indice visuel sur un écran, soit à quel moment il a perçu le son, soit à quel moment il a décidé de réaliser le mouvement. En reconstruisant a posteriori la séquence des événements, on constate que la durée estimée par le sujet entre son action et le son est inférieure à 250 millisecondes (c). Le contraire se produit si le mouvement du doigt, au lieu d'être volontaire, est déclenché par une cause extérieure, comme une stimulation du cortex moteur : dans ce cas, la durée estimée est supérieure à 250 millisecondes. Ce résultat traduit la tendance du sujet à lier entre eux les événements qui se trouvent dans le voisinage temporel de son action volontaire et donc à estimer plus court le temps qui les sépare (d'après Haggard et al., 2002, et avec l'aimable autorisation de J. Proust pour la traduction en français).

sion du temps subjectif traduit une tendance à s'autoattribuer les événements qui entourent une action volontaire et à les considérer comme des conséquences de cette action¹⁶.

La reconnaissance de la possession de son propre corps est un premier stade du sens d'être l'auteur de ses propres actions. Cette prise de conscience (la conscience minimale de

soi) est en réalité facultative et retardée, ce qui exclut qu'elle puisse jouer un rôle dans la détermination du comportement. Son rôle spécifique est plutôt d'assurer un contrôle en ligne, au fur et à mesure, de l'identification de soi comme agent et de l'autoattribution des événements corporels qui constituent une action en cours. Le soi minimal est un arrière-fond tacite et instantané pour le contrôle et le suivi de la fonction d'agent, pour le bon déroulement d'événements planifiés et décidés à un autre niveau. Les deux chapitres suivants traitent du problème central de la conscience d'être la cause de nos actions.

La conscience d'être l'auteur de ses propres actions

« Quand je lève mon bras, mon bras se lève. Et la question est : Que reste-t-il si je soustrais le fait que mon bras se lève du fait que je lève mon bras ? »

Ludwig WITTGENSTEIN,
Investigations philosophiques, 1953, 1, § 621.

Au chapitre précédent, j'ai analysé ce qui caractérise le sens d'être l'agent d'une action : être capable de s'autoattribuer ce qui constitue l'action visible, c'est-à-dire les mouvements et les parties du corps qui les expriment. Mais la genèse d'une action ne se limite pas à la seule opération d'un exécutant. Au-delà du rôle d'agent, le sujet est aussi un auteur qui possède sa propre ontologie, qui a son histoire, ses intentions, ses raisons d'agir. Le sentiment d'être l'auteur d'une action tire son origine de processus qui se situent bien en deçà de l'action elle-même, là où se constitue sa représentation, là où s'élabore sa raison. Le sens, ou la croyance, d'être la cause d'un phénomène, et non plus seulement le lieu où ce phénomène se déroule, donne accès à un autre niveau de la conscience de soi, bien différent de celui du soi minimal. La conscience d'être un agent, comme on l'a vu, surgit au moment de l'exécution et ne lui survit que pendant une brève période ; l'agent ne peut remonter à la source de son action ni en reconstituer l'historique. La conscience d'être un auteur, au contraire, se

situé dans une continuité qui traverse les états mentaux et corporels et donne à l'auteur la possibilité de faire le lien entre l'avant et l'après de l'action.

L'auteur d'une action est-il immunisé contre les erreurs d'identification ?

Je reviens d'abord, pour les besoins de cette discussion, sur le problème de la représentation de l'action au point où je l'avais laissé au chapitre 4. À ce stade, j'avais délibérément centré la discussion sur la partie motrice de la représentation et sur son contenu cinématique, étape indispensable pour aborder les problèmes posés par la préparation de l'exécution, la conscience et la non-conscience de l'action, l'autoattribution et l'identification de soi. La définition de la représentation que j'avais alors donnée impliquait une continuité entre représentation et action, au sens où la représentation constituait déjà une action de plein droit, que l'exécution ait lieu ou non. L'argument principal en faveur de cette hypothèse était que la représentation, du moins pour ce qui concerne sa partie motrice, contient les règles et les instructions qui anticipent la cinématique de l'action elle-même. C'est ce qui fait que l'action, lorsqu'elle reste masquée et ne passe pas au stade visible, peut être simulée selon les mêmes règles et les mêmes contraintes que lorsqu'elle est exécutée.

Le problème soulevé ici est de déterminer si ce modèle, élaboré dans le cadre d'un fonctionnement automatique et non conscient de la représentation motrice, peut s'étendre à la partie de la représentation de l'action qui possède un contenu conceptuel et dont le fonctionnement est soumis à un contrôle conscient. La méthode qui a été utilisée dans le cadre de la description de la représentation motrice, qui consistait à s'affranchir du passage à l'acte et à se limiter au stade où l'action existe par sa seule représentation, peut-elle encore se

révéler utile ici ? En analysant le contenu de ce que j'ai appelé une action masquée, peut-on effectivement remonter aux sources de l'action, au début de la chaîne causale qui va de la construction d'une représentation au comportement ? Et, au-delà, peut-on légitimement penser qu'il devrait exister un passage direct de l'état mental qui contient déjà le but final de l'action, à l'état cinématique qu'est la traduction de cet état mental en commandes motrices ? La réponse à ces questions va nous occuper jusqu'à la fin de ce livre.

Le premier point à discuter est donc celui de l'autoattribution d'une représentation à un stade où les informations sensorielles issues de l'exécution n'existent pas encore et où, par conséquent, le mécanisme de comparaison qui assure l'identification de l'agent ne peut opérer. C'est en somme le problème de savoir comment se constitue le sens d'être l'auteur d'une action avant de pouvoir s'en reconnaître l'agent. Si l'agent ne peut exister sans un passage par le corps, sans la mise en jeu de son système moteur qui simule et éventuellement réalise l'action, l'auteur, quant à lui, peut-il exister déjà au stade encore invisible de la seule réalité mentale ? Il s'agit là du problème philosophique de l'identification de soi comme auteur d'un état mental. Il est de tradition depuis Descartes d'admettre que celui qui dit « je pense que... » ne peut être autre que lui-même : « je pense que..., donc je suis nécessairement celui qui pense cela¹ ». Selon ce raisonnement, l'auteur d'une action en pensée ou d'une pensée d'action serait par définition autodésigné, le « je fais » d'une action étant en quelque sorte identifié et attribué d'office à celui qui ferait cette action. Pour Sidney Shoemaker, la connaissance introspective de soi est gouvernée par ce qu'il nomme le principe de « l'immunité à l'erreur d'identification » : les états psychologiques représentés dans la conscience introspective de soi seraient tacitement accompagnés d'un sentiment de copyright². Cette explication circulaire de l'autoattribution, bien que correcte sur le plan théorique, ne peut satisfaire un physiologiste, pour au moins deux raisons :

d'une part, celui-ci ne peut faire l'économie d'un mécanisme spécifique générateur de signaux d'identification ; d'autre part, comme nous le verrons plus loin, des situations pathologiques sont là pour montrer que cette attribution ne va pas de soi et peut être l'objet de convictions erronées.

Les données acquises au cours des quinze dernières années grâce aux techniques de neuro-imagerie chez des sujets sains montrent que les actions en pensée sous la forme d'intentions, de plans, d'images mentales motrices correspondent à l'activation d'un vaste réseau au sein du cortex cérébral. Comme je l'ai décrit au chapitre 4, ce réseau comprend le cortex moteur primaire et le cortex prémoteur dorsal (SMA) et ventral, la région pariétale postérieure, ainsi que certaines régions du cortex préfrontal. En d'autres termes, le réseau cortical impliqué dans une action imaginée se superpose en partie à celui qui serait impliqué dans son exécution. De plus, l'observation de la même action exécutée par une autre personne donne lieu, elle aussi, à l'activation d'un réseau semblable. J'ai interprété ces données à l'aide du concept de représentations partagées : selon ce concept, action en pensée, action exécutée et action observée partagent les mêmes localisations fonctionnelles, à ceci près que chacune de ces modalités se différencie des autres par des localisations qui lui sont propres : c'est ainsi que certaines régions du cortex préfrontal sont impliquées dans l'action imaginée, mais non dans l'action observée. L'activité de ces zones de non-recouvrement pourrait donc constituer un indice, tacite mais bien réel, d'autoattribution à son auteur d'une action qui en est encore au stade de la représentation. L'existence d'un tel mécanisme « central » d'autoattribution, ne nécessitant pas l'intervention d'une boucle de réafférence provenant de la périphérie, constituerait une alternative au principe d'immunité au cas où celui-ci se trouverait remis en cause par des arguments objectifs. J'examine au paragraphe suivant un de ces arguments fondé sur les cas d'attribution délirante observés dans différentes conditions pathologiques.

Les attributions délirantes

La perspective de disposer d'un indice mesurable d'auto-attribution « introspective » donnée par l'hypothèse des représentations partagées est une incitation, pour le physiologiste, à remettre en cause le principe d'immunité. Les mécanismes qui sont responsables de l'attribution sont en effet susceptibles, comme n'importe quel autre mécanisme neuronal, d'altérations pathologiques qui, dans le cas présent, peuvent être génératrices d'erreurs d'identification. Les troubles fonctionnels ou les lésions focales qui altèrent le processus d'auto-attribution provoquent des fausses attributions et des attributions délirantes autrement plus durables et surtout plus profondes que les illusions qu'on peut créer de manière artificielle chez un sujet sain, ou qui surviennent dans des conditions particulières, comme l'illusion du membre fantôme chez les sujets amputés.

DÉLIRE D'ATTRIBUTION CHEZ LES PATIENTS SCHIZOPHRÈNES

La schizophrénie est une maladie de l'esprit qui se manifeste par un cortège de symptômes qui témoignent d'une atteinte de la capacité des patients à s'autoattribuer leurs propres pensées ou leurs propres actions. Le malade vit une expérience de perte du contrôle de lui-même et de soumission à des influences extérieures incontrôlables. Ces symptômes que sont les hallucinations acoustico-verbales, les impressions de vol de la pensée, les impressions de pensée imposée ou de contrôle de ses propres actions par des forces étrangères, sont regroupés sous le terme générique de délire d'influence. Ils constituent les symptômes « de premier rang » de la schizophrénie et sont considérés depuis longtemps

comme des critères de diagnostic de la maladie dans sa forme la plus caractéristique³. Notez que l'aspect le plus fréquent de ce délire d'attribution est celui de la sous-attribution : les patients attribuent leurs propres actions à d'autres ; toutefois, l'aspect inverse, celui de la surattribution, s'observe également, par exemple dans les délires où le patient a l'impression d'être capable d'influencer le cours des événements extérieurs ou de déterminer le comportement d'autres personnes, ce qui constitue le tableau de la mégalomanie⁴.

Une explication classique de ces symptômes de premier rang est que le système de contrôle en ligne ou de suivi des mécanismes de la production des actions – le système de *self-monitoring*, ou de suivi de ses propres actions, dont j'ai déjà abondamment parlé – serait atteint chez les patients schizophrènes. De ce fait, la distinction entre une action autoproduite et une perturbation d'origine extérieure leur deviendrait impossible : l'action autoproduite ne pourrait plus être étiquetée comme telle et serait interprétée comme étant d'origine étrangère⁵. Cette explication n'est toutefois pas entièrement satisfaisante, puisqu'elle ne tient pas compte du fait que les attributions délirantes des patients schizophrènes concernent aussi bien des actions exécutées que des actions en pensée, pour lesquelles il n'existe pas de réafférences sensorielles et donc pas de possibilité de contrôle en ligne de l'identité de l'auteur. C'est pourquoi une autre explication a été proposée à partir des notions de simulation et de représentations partagées évoquées au paragraphe précédent. Si en effet, du fait de modifications pathologiques, les réseaux nerveux activés respectivement lors de la simulation d'une action autoproduite, y compris une action en pensée, et lors de la simulation d'actions observées chez d'autres personnes venaient à se confondre les uns avec les autres, les indices permettant d'attribuer l'intention à son véritable auteur s'estomperaient et finiraient par disparaître. La conséquence inévitable de cet effacement des différences serait l'installation d'une confusion entre soi et l'autre, et l'apparition d'un délire d'attribution⁶.

Une autre raison de rejeter l'explication des symptômes de premier rang par une altération du mécanisme de *self-monitoring* est que cette explication ne fait pas la distinction entre les deux processus différents, sur lesquels j'insiste ici, que sont, d'une part, la reconnaissance automatique de soi comme agent d'une action (le soi minimal) et, d'autre part, le sens d'être l'auteur et la cause de cette action. La dissociation entre ces deux processus est pourtant clairement attestée par de nombreuses descriptions cliniques de patients schizophrènes. J'en donne ici quelques exemples illustratifs :

« Ne faites pas attention à ce que je dis, c'est une autre personne qui agit et qui parle à ma place, je ne suis qu'un pauvre mannequin tiré par des ficelles de tous les côtés. On me vole ma pensée, on me vole mon âme, on me prête l'âme d'un autre. Je change à chaque instant de propriétaire. »

« Tout ce que je dis ne vient pas de moi. Non, je ne parle plus, je ne pense plus moi-même. »

« Il s'échappe des mots de ma bouche que je ne connais pas, ce n'est pas moi qui les dis, il y a quelqu'un dans ma bouche. »

« Je suis une automate. Tous les mouvements que je fais viennent de lui (le démon), tous ceux que je ne fais pas sont arrêtés par lui⁷. »

« Je ne contrôle pas [les mouvements de mon bras et de mes doigts]. Je suis assis là et je les regarde bouger, ils sont complètement indépendants, ce qu'ils font n'a rien à voir avec moi... Je ne suis qu'un pantin qui est manipulé par des ficelles cosmiques. Quand les ficelles sont tirées, mon corps se met en mouvement et je ne peux l'en empêcher⁸. »

Un point commun à toutes ces déclarations provenant de patients différents est le sentiment que leurs mouvements et leurs intentions, bien que produits par leur propre corps, échappent à leur contrôle volontaire. Comme l'expriment bien les termes de mannequin, d'automate ou de pantin

qu'ils utilisent pour décrire leur expérience, ils se sentent davantage « agis » de l'extérieur que capables d'agir de leur propre initiative.

Ces descriptions cliniques de patients schizophrènes sont corroborées, au moins partiellement, par les résultats d'expériences de laboratoire. Comme celles qui ont été réalisées chez des sujets sains et dont j'ai décrit plusieurs versions aux chapitres précédents, ces expériences utilisent des méthodes d'exposition à des conflits visuo-moteurs ou des méthodes de substitution des actions du sujet par celles d'un expérimentateur. D'une manière générale, les patients schizophrènes réussissent la plupart des tests comportant un conflit visuo-moteur : leur capacité à réaliser la compensation de ces conflits est proche de la normale. En revanche, ils échouent dans les tests comportant un jugement conscient d'autoattribution. Ainsi, lors de la présentation d'une image déformée de leurs propres mouvements – à l'aide d'un dispositif de réalité virtuelle, par exemple –, les patients ont tendance à s'autoattribuer des mouvements très différents de ceux qu'ils ont réellement produits (figure 9.1). Cette tendance à la surattribution est nettement plus marquée que celle qui est couramment observée chez des sujets sains⁹. Il faut cependant reconnaître que ce résultat, bien qu'il témoigne d'une difficulté à identifier le « Qui ? » de l'action, ne permet pas, contrairement aux descriptions cliniques, de distinguer clairement ce qui relève d'un déficit de la conscience de soi comme simple agent ou d'un déficit de la conscience de soi comme auteur causal d'une action.

De nouvelles expériences seraient sans doute nécessaires pour pouvoir affirmer cette distinction. Les situations expérimentales telles qu'elles ont pu être utilisées ont néanmoins apporté une contribution importante à la compréhension des difficultés d'attribution observées chez les patients schizophrènes : associées à des études de neuro-imagerie, elles ont en effet permis de mettre en évidence des altérations du réseau cortical en rapport avec la conscience de soi. Une première

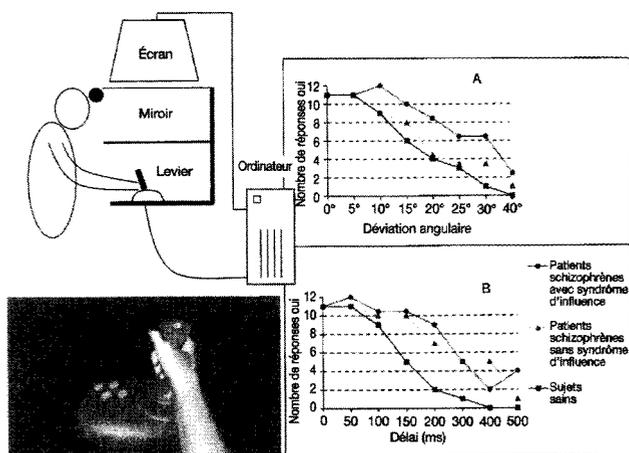


Figure 9.1. Méconnaissance de leurs propres actions chez les patients schizophrènes.

Le sujet reçoit pour instruction de déplacer un levier dans une direction donnée. Sa main est invisible, cachée par une scène de réalité virtuelle reproduisant l'image de sa main et du levier (en bas à gauche). Dans la condition de contrôle, les mouvements exécutés par le sujet sont fidèlement reproduits en durée, amplitude et direction. Dans les conditions expérimentales, des perturbations sont introduites : soit déviation de la direction du mouvement de 5° à 40° , soit décalage temporel de 50 à 500 millisecondes. Dans ces conditions, le sujet voit un mouvement soit différent de celui qu'il fait, soit un mouvement retardé. Après chaque mouvement, l'image disparaît, et le sujet doit répondre par « oui » ou par « non » si le mouvement qu'il a vu correspondait à celui qu'il a fait.

La partie droite de la figure montre les résultats (le nombre de réponses « oui ») pour les mouvements comportant une déviation angulaire (A) ou un décalage temporel (B). Chez les sujets sains (carrés pleins), le nombre de réponses « oui » reste majoritaire pour les déviations de faible amplitude ou les décalages de courte durée, mais elles sont à égalité avec les réponses « non » à partir de 15° pour les déviations et 150 millisecondes pour les décalages. Chez les patients schizophrènes présentant un syndrome d'influence (cercles pleins), ces valeurs sont fortement décalées vers la droite, jusqu'à 30° pour les déviations angulaires. Les patients ne présentant pas de syndrome d'influence se comportent comme les sujets sains pour les déviations et comme les autres patients pour les décalages temporels (d'après Franck et al., 2001).

série d'études concerne le cortex pariétal postérieur : plusieurs auteurs ont remarqué que l'activité spontanée de cette région, dans une condition dite de repos où aucune tâche particulière n'est demandée au sujet, est sensiblement plus

élevée chez les patients présentant des symptômes de premier rang que chez les sujets sains ; cette élévation de l'activité spontanée est plus marquée dans l'hémisphère droit¹⁰. De plus, lorsque l'activité de cette même région pariétale postérieure est examinée chez des patients au cours d'une tâche d'attribution de mouvements dans l'expérience de Farrer et collaborateurs déjà décrite au chapitre précédent, où les mouvements que le sujet voit ne correspondent pas à ceux qu'il a faits, on constate des différences importantes par rapport aux sujets sains. Alors que, chez les sujets sains, l'activation augmente avec la discordance entre mouvement vu et mouvement exécuté, elle reste stable chez les patients schizophrènes en dépit d'une très forte discordance¹¹. Ce résultat suggère que la région pariétale postérieure serait responsable de l'élaboration des indices normalement utilisés pour produire le jugement d'autoattribution et que, du fait de son dysfonctionnement, les patients seraient privés de ces indices. J'aurai à revenir sur le rôle de cette région dans la conscience de soi à propos d'une autre catégorie de patients.

Une autre série d'études concerne le cortex temporal et les hallucinations acoustico-verbales. Un des symptômes les plus courants parmi les symptômes de premier rang est la présence d'hallucinations au cours desquelles les patients entendent des voix, qu'ils localisent soit à l'extérieur, soit à l'intérieur d'eux-mêmes, qui s'adressent à eux, commentent leurs actions ou profèrent des injures à leur endroit. Ces hallucinations sont d'un intérêt particulier pour la présente discussion, du fait qu'elles concernent la fausse attribution d'une activité mentale et non plus d'une activité motrice extériorisée. Les hallucinations acoustico-verbales sont en effet en relation avec la production par le patient de son « langage intérieur », qu'il ressent comme si sa propre pensée lui devenait audible et provenait d'un locuteur étranger situé à l'extérieur de lui-même (ce qui, remarquez-le, constitue un exemple paradigmatique de sous-attribution). Il n'est pas surprenant que ce phénomène puisse donner lieu de la part

du patient à des interprétations délirantes de pensée volée ou au contraire imposée. Le mécanisme responsable de ce signe pathologique a été démonté récemment grâce à des études du métabolisme cérébral chez des patients enregistrés pendant la survenue de leurs hallucinations. Il faut d'abord savoir que, chez le sujet sain, les zones corticales spécialisées dans le traitement du langage, situées dans le lobe temporal gauche, s'activent pendant l'audition de sons de langage provenant de l'extérieur, mais sont au contraire inhibées pendant le langage intérieur. Chez le patient halluciné, au contraire, ces régions restent activées alors même qu'aucun son ne provient de l'extérieur : tout se passe donc comme si l'inhibition survenant normalement pendant la pensée verbale ne se produisait plus¹².

On peut être tenté de faire un pas supplémentaire dans cette explication, en remontant plus en amont dans le processus et en se demandant quelle serait la structure, corticale ou sous-corticale, qui ne jouerait plus son rôle protecteur. La même question se pose à propos de l'activité exagérée de la région pariétale postérieure droite observée, comme nous venons de le voir, chez ces mêmes patients au cours du jugement d'attribution d'une action : dans les deux cas, des régions spécialisées dans le traitement de l'information sensorielle, dans le cortex temporal et dans le cortex pariétal, sont hyperactives. Ce fait, qui témoigne d'une désorganisation de la répartition de l'activité au sein du réseau cortical, pourrait trouver son explication dans une défaillance du rôle protecteur du cortex préfrontal. Comme je l'ai mentionné au chapitre 5, le cortex préfrontal exerce en effet un contrôle inhibiteur sélectif sur d'autres régions du cortex : la perte de ce contrôle, matérialisée par une baisse de son activité de base (l'« hypofrontalité » observée chez les patients schizophrènes¹³), pourrait donc rendre compte de la « libération », par désinhibition, de l'activité des régions temporales et pariétales : à son tour l'hyperactivité de ces régions, conséquence de la désinhibition, s'exprimerait par des hallucinations et des erreurs

d'attribution. En tout état de cause, pour revenir au début de la discussion, ces fausses attributions portent sur des états mentaux où aucune activité motrice manifeste n'est présente, ce qui est bien en contradiction avec l'hypothèse, évoquée plus haut pour rendre compte des symptômes de premier rang, d'une déficience d'un mécanisme de *self-monitoring* fondé sur une comparaison entre l'action et les réafférences qu'elle provoque. Les réafférences issues de l'exécution motrice sont absentes des états mentaux¹⁴.

DÉLIRE D'ATTRIBUTION APRÈS LÉSION HÉMISPHERIQUE DROITE

D'autres formes d'attribution délirante peuvent également être observées au cours de lésions focales, situées en général au niveau de la jonction temporo-pariétale ou du lobe frontal de l'hémisphère droit. Les lésions de la jonction temporo-pariétale droite provoquent fréquemment le syndrome classique de la « négligence spatiale unilatérale gauche », associée ou non à une hémiplégie et à une « asomatognosie » portant sur la moitié du corps du même côté. Typiquement, le patient tend à méconnaître sa propre main gauche et à en dénier l'appartenance. Ce tableau clinique aboutit souvent à un véritable état de « somatoparaphrénie », du fait d'une confabulation de la part du patient qui attribue sa main à d'autres personnes de son entourage immédiat (médecin, infirmière, voisin de chambre), parfois même à une personne familière absente lors de l'examen. La méconnaissance et la confabulation peuvent s'étendre à la moitié du corps, ressentie alors par le patient comme un objet étranger (un morceau de bois, une autre personne, voire un cadavre) qu'on aurait introduit dans son lit. Ces manifestations, on le voit, vont dans le sens d'une sous-attribution, le patient attribuant à d'autres personnes une partie de son propre corps. L'épreuve inverse, si l'on peut dire, peut être fournie par

l'excitation de cette même région soit par des décharges pathologiques lors de crises d'épilepsie focalisées, soit par des stimulations électriques lors d'investigations cliniques. On peut alors voir apparaître des manifestations de surattribution, qui peuvent aller, pour le patient, jusqu'à l'impression d'avoir un membre surnuméraire¹⁵.

Le délire d'attribution peut aussi concerner le corps entier. Il s'agit en général de cas d'épilepsie affectant la région du carrefour pariéto-occipito-temporal droit : lors de la crise, le patient éprouve l'impression d'un déplacement ou d'un dédoublement de l'ensemble de son corps. Cette impression a pu être reproduite par la stimulation électrique de cette région au moyen d'électrodes implantées en vue d'une exploration fonctionnelle du foyer épileptique. Au cours de la stimulation, le patient ressent l'impression d'être déplacé vers un lieu élevé, de flotter en l'air et de voir son propre corps d'en haut, étendu sur le lit. Il distingue clairement le corps qu'il voit et qu'il a l'impression d'avoir quitté du corps à l'intérieur duquel il se sent déplacé (*out of body experience* , impression d'être hors de son corps)¹⁶ (figure 9.2). L'impression de dédoublement se rencontre également dans une autre forme d'hallucination, l'hallucination « autoscopique », où le patient, de façon paroxystique ou permanente, voit son double près de lui, comme dans un miroir. Le trouble peut parfois prendre une forme « négative », lorsque, dans certaines formes d'épilepsie, le patient a l'impression de ne pas voir son propre reflet dans un miroir ou de se voir amputé d'un membre ou même de la moitié de son corps¹⁷.

Les délires d'attribution décrits ci-dessus sont caractérisés, par définition, par une adhésion du patient à son idée délirante. En ce sens, ces manifestations pathologiques comportent toutes une part d'« anosognosie » ou de déni d'un état pathologique. Ce phénomène n'est pas propre à ce genre de patients et se rencontre fréquemment en psychiatrie. La notion même d'anosognosie est éclairée par le cas particulier du déni de la paralysie observé chez certains patients atteints

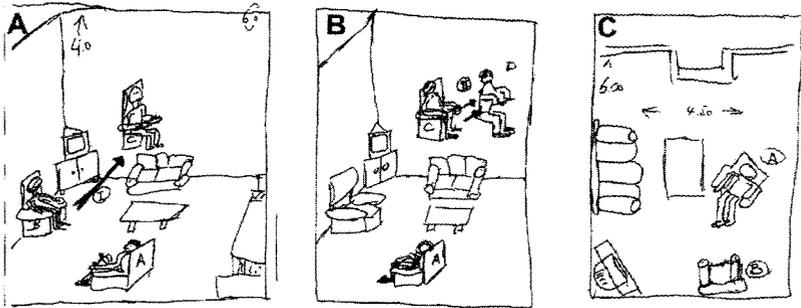


Figure 9.2. Impression d'être hors de son corps chez un patient épileptique.

Lors d'une crise d'épilepsie partielle à point de départ pariétal postérieur droit, le patient, assis dans son salon, ressent brusquement l'impression de se dédoubler et de flotter dans l'air. Après la crise, il est capable d'en décrire les différentes étapes qu'il illustre par des dessins. Il se voit d'abord s'élever dans l'air (A et B), puis peut contempler la pièce du haut de sa position élevée (C). Pendant cet épisode, il ressent une impression générale de légèreté, de bonheur (dans Blanke et al., 2004. Reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur).

d'une hémiplégié gauche et qui affirment, contre toute évidence, qu'ils pourraient bouger leur main gauche, marcher, etc. s'ils en prenaient la décision. Anna Berti et ses collaborateurs ont étudié un groupe de trente patients présentant une hémiplégié gauche avec déni de la paralysie, dont la plupart présentaient aussi une négligence spatiale pour le côté gauche, association fréquemment observée à la suite d'une lésion de l'hémisphère droit. Les patients anosognosiques étaient porteurs, en plus de la lésion de la région de la jonction temporo-pariétale typique de la négligence spatiale et de la lésion de l'aire 4 responsable de l'hémiplégié, de lésions de la région prémotrice et frontale inférieure. Ces lésions du cortex prémoteur étaient absentes chez d'autres patients hémiplégiés qui ne présentaient pas d'anosognosie¹⁸. La conclusion logique qui peut être tirée de ces observations est que le déni de la paralysie serait en rapport avec la lésion de régions qui participent à la commande motrice, dont le cortex prémoteur fait partie. Selon cette interprétation, le patient ano-

sognosique, du fait de la désorganisation de son système de représentations partagées, aurait perdu la possibilité de différencier une action simulée d'une action réellement exécutée : il construirait des représentations d'action, se les attribuerait et s'en considérerait comme l'auteur, bien que ses intentions ne puissent aboutir, du fait de l'impossibilité de produire les commandes motrices correspondantes.

Ces exemples tirés de la pathologie montrent clairement que les fausses croyances à l'origine de l'attribution délirante ou de l'anosognosie ne relèvent pas d'une altération du niveau des systèmes sensoriels ou moteurs où on les observe. De nombreuses manifestations pathologiques, apparemment semblables à celles qui viennent d'être décrites, ne donnent pas lieu à la création de fausses croyances. C'est le cas de « mouvements anormaux » comme les tics de la maladie de Gilles de La Tourette, où le patient s'entend proférer des obscénités ou se voit faire des mouvements non désirés : il sait qu'il ne peut les éviter, mais il reconnaît en même temps leur origine anormale et involontaire. C'est également le cas des mouvements de la main devenue « anarchique » à la suite d'une lésion de la région médiane du cortex prémoteur (la SMA). Le patient assiste aux mouvements d'une de ses mains qui peuvent interférer avec les mouvements volontaires de l'autre main, ou même les contredire : il reconnaît la bizarrerie de ce comportement sans chercher à l'attribuer à une cause extérieure à son propre corps¹⁹. Dans les deux cas, le patient est un observateur passif des dérèglements de son système moteur. Il est intéressant de noter que ces mouvements anormaux, à la différence des mouvements volontaires spontanés, ne sont pas précédés d'un potentiel de préparation²⁰.

Les fausses croyances qui entraînent les attributions délirantes attirent l'attention sur l'organisation relativement fragile des réseaux nerveux contrôlant la reconnaissance de soi comme auteur de ses pensées et de ses actions. Max Coltheart, dans une méta-analyse récente portant sur la croyance délirante en neuropsychiatrie, propose une expli-

cation à deux niveaux. À un premier niveau siégerait le déficit primaire responsable de la symptomatologie spécifique : dans le cas de la somatoparaphrénie, par exemple, la lésion pariétale serait responsable des troubles de la reconnaissance des membres du côté opposé à la lésion. Mais ce déficit ne serait pas suffisant en lui-même pour produire la croyance délirante que ces membres appartiennent à quelqu'un d'autre, puisque cette croyance ne se manifeste pas chez de nombreux patients atteints de lésions situées au même endroit. Il faut pour cela, selon lui, que le déficit primaire soit associé à un autre déficit portant sur un système d'évaluation des croyances, déficit qui serait commun aux différentes formes de croyance délirante rencontrées en pathologie. Coltheart, sur la base de nombreuses observations de la littérature, localise la lésion responsable de ce déficit dans la région frontale de l'hémisphère droit. Quelle que soit la validité de cette localisation lésionnelle, la proposition de Coltheart a le mérite de pointer une nouvelle fois dans la direction du cortex préfrontal comme une des régions critiques pour l'élaboration du contenu conceptuel des représentations d'action²¹.

La remise en cause du principe d'immunité

Les délires d'attribution tels que nous les avons rencontrés aux paragraphes précédents, qu'il s'agisse du délire d'influence des patients schizophrènes, de la somatoparaphrénie ou du déni de paralysie, impliquent l'adhésion du patient à une réalité perçue comme faussée ou déformée : à la différence des illusions d'agentivité qui sont rapidement dissipées par un changement de leurs conditions de survenue, la conviction délirante est imperméable à l'évidence et stable dans la durée. C'est ce qui autorise à mettre sur le même plan

le délire d'influence du patient schizophrène et les dénégations du patient paralysé anosognosique.

Contrairement à la conscience de soi comme agent, qui reste transitoire et révisable, la conscience de soi comme auteur et cause de ses actions émane de processus cognitifs intervenant dans le long terme pour la formation de représentations de plus haut niveau. C'est à ce niveau, peut-on penser, que se forment et s'évaluent les croyances, que se réalisent les choix, que s'élaborent les stratégies exécutives. Son atteinte entraîne donc inévitablement une altération de l'ensemble des mécanismes conscients de contrôle de la pensée et du comportement. La suggestion qu'une pensée qui se forme à ce niveau serait d'emblée attribuée sans possibilité d'erreur à son auteur (le principe d'immunité aux erreurs d'identification) peut donc sembler légitime, mais seulement à la condition que le système de formation de la pensée en question ne soit pas lui-même erroné ou faussé. C'est ce qui se passe dans l'attribution délirante. Si je pense (faussement) que je ne suis pas l'auteur d'un mouvement de mon propre bras, je suis sans aucun doute celui qui pense cela : mais l'autoattribution systématique de cette même pensée me convainc du même coup que je ne suis pas l'auteur de ce mouvement. Autrement dit, je suis immunisé contre le doute sur ma qualité d'auteur d'une pensée, mais non contre les erreurs que peut véhiculer cette pensée. C'est là un point critique pour notre recherche de l'auteur d'une action, puisqu'il suggère que la conscience d'être l'auteur et la cause d'une action relève de la formation d'une croyance et non d'un constat objectif : or une croyance peut être vraie ou fausse.

La conscience de soi comme auteur possède les mêmes attributs que tout autre phénomène conscient : elle ne peut être connue de l'extérieur qu'au travers du rapport que le sujet en fait, par la voie verbale ou par tout autre moyen²². Mais le contenu de ce rapport, s'il décrit bien l'expérience consciente du sujet, ne recopie pas la réalité observable de

l'extérieur : Je peux être intimement convaincu que mon acte de vouloir est la cause de telle action sans que cette impression décrive ce qui s'est réellement passé dans mon cerveau, de la même façon qu'un patient schizophrène rapporte l'impression que les mouvements qu'il exécute sont l'effet de forces extérieures, ou qu'un patient anosognosique affirme qu'il peut bouger son bras paralysé. Le contenu rapportable décrit un monde intérieur, autonome, fait de croyances « individuelles » et non de faits communs à plusieurs individus. Sa fonction régulatrice apparaîtra clairement au chapitre suivant.

Vouloir et avoir voulu

Le moment semble donc venu d'examiner la question des relations entre l'auteur et son action : relation à double sens, dans la mesure où l'auteur se veut la cause de l'action et où l'action volontaire implique nécessairement l'existence d'un auteur. Cette question ne se poserait évidemment pas si l'action n'était que le résultat d'un enchaînement causal entre un stimulus et une réponse. Le béhaviorisme et la physiologie du réflexe avaient résolu le problème d'une manière radicale, en ignorant l'existence de l'auteur et en ne considérant que l'adéquation de la réponse motrice à la sollicitation de l'environnement. Mais c'est précisément parce que l'action est spontanée et surtout qu'elle est revendiquée par son auteur qu'elle ne peut être réduite à un simple enchaînement sensori-moteur. Si la question se pose en effet, c'est parce que l'auteur est un être conscient et que la conscience, même incomplète, qu'il a des actions que son cerveau produit est la condition même de son existence en tant qu'auteur.

On sait à quel point cette question des rapports entre conscience et fonctionnement cérébral a été débattue au sein même des neurosciences. Marcel Gauchet rappelle à ce propos la controverse, dans les années 1870, entre Thomas Laycock et William Carpenter. Laycock était partisan d'une conception « continuiste » des états cérébraux, sans possibilité pour la conscience d'intervenir directement sur ce fonctionnement continu : la conscience, pensait-il, est un accompagnement des états cérébraux, mais ne peut en être la source. Il s'opposait à

Carpenter qui défendait la conception « discontinuiste » plus traditionnelle d'une efficience causale de la conscience dans la détermination des états cérébraux, en particulier ceux en rapport avec les actions, ce que Laycock considérait déjà comme une « illusion métaphysique¹ ». Un siècle plus tard, les mêmes discussions resurgissent à propos de la thèse du « dualisme interactionniste » de John Eccles proposant une interaction, sous la forme d'un transfert d'information au niveau synaptique, entre les deux « mondes », celui du cerveau et celui de l'esprit. Cette thèse, on s'en doute, sera vite balayée par la réaffirmation militante, au cours des années 1980, de la théorie de l'identité des états mentaux et des états cérébraux².

Le point de vue qui va être défendu ici se situe donc à l'opposé de la position défendue par Carpenter et Eccles, qui voulait que ce soit l'auteur qui crée l'action ; au contraire, et de façon quelque peu paradoxale, l'accent sera mis sur le rôle que joue l'action dans l'émergence de la conscience d'auteur. Comme je l'ai affirmé à maintes reprises, je ne conçois pas l'existence d'une influence causale de la volonté consciente sur les mécanismes cérébraux : je pense que c'est à l'intérieur de ces mécanismes, ceux qui ont été décrits dans les chapitres précédents et ceux qui restent encore à décrire, que doit être discutée la genèse des actions volontaires. J'aborderai donc en premier lieu la nature de l'expérience consciente que procurent les états mentaux qui entourent et accompagnent l'élaboration d'une action. Par la suite, je chercherai à déterminer la place de ces états mentaux conscients dans la régulation du système cognitif qui gère nos intentions, nos croyances et nos désirs.

L'état mental et cérébral de vouloir

Les états mentaux conscients se manifestent, pour celui ou celle qui les éprouve, par un « ressenti » particulier : je suis conscient du fait que je pense, que je veux, que je souhaite,

etc., et je sais faire la distinction entre ces différents états³. L'état mental de vouloir peut même prendre la forme du sentiment d'« effort mental ». Chacun de nous connaît cette expérience d'effort intense, de concentration, de fatigue, voire d'épuisement lorsqu'il est placé face à un problème à résoudre, à une décision à choix multiples, à une résolution difficile à tenir, même si aucune action n'est impliquée dans l'immédiat⁴. Ce sentiment présente de nombreuses similitudes avec les sensations de résistance et de fatigue ressenties lors d'un effort physique, ne serait-ce que le besoin, comme pour l'effort physique, d'une période de repos pour « récupérer ». La fatigue mentale a même pu être mesurée expérimentalement : des sujets préalablement fatigués par une tâche mentale difficile ont de moins bonnes performances dans une seconde tâche nécessitant un effort mental que des sujets reposés⁵. Enfin, de même que l'effort physique, l'effort mental est ressenti comme ayant une origine interne et comme étant autoproduit, ce qui peut en faire un puissant facteur d'autoattribution, assurément plus efficace que la problématique « immunité aux erreurs d'identification » dont il a été question au chapitre précédent. Certains auteurs font de ces sensations, lorsqu'elles sont liées à des actions (les sensations d'innervation, la sensation d'effort), un instrument d'autorégulation et de *self-control* qui serait à la disposition du sujet pour freiner ou inhiber des pensées, des émotions ou des comportements. Ces sensations donneraient au sujet conscient l'impression de pouvoir contrôler volontairement les processus cognitifs de délibération et de réflexion qui accompagnent la mise en place d'une action. Ce serait aussi une des sources du sentiment de volonté causale éprouvé par l'auteur de cette action, dont je reparlerai plus longuement.

Du point de vue physiologique, chacun de ces états correspond à une « signature » cérébrale spécifique : chaque état mental est en réalité la manifestation d'un état cérébral complexe mettant en jeu des réseaux neuronaux où différents niveaux du système nerveux sont impliqués. On sait encore

peu de chose sur la répartition et sur le fonctionnement précis de ces réseaux « cognitifs ». Une piste de recherche intéressante s'est ouverte depuis quelques années grâce à la neuro-imagerie, en révélant l'existence, chez le sujet normal au repos complet (sujet étendu, yeux ouverts, dans une ambiance calme), d'une activité soutenue répartie dans de vastes zones du cortex cérébral, en particulier dans les régions médianes (cortex préfrontal médian, cortex cingulaire postérieur, précuneus). Cette activité soutenue, qualifiée par Markus Raichle d'« activation par défaut » (*default activation*), s'atténue ou disparaît lorsque le sujet focalise son attention sur une tâche particulière : à ce moment, au contraire, apparaît l'activation localisée caractéristique de la tâche en question. Une des fonctions possibles de ce système cortical « intrinsèque » tourné vers l'intérieur du sujet pourrait être de surveiller et d'évaluer le flux d'information naissant en permanence dans le milieu extérieur comme dans le milieu intérieur, jouant en quelque sorte le rôle de « sentinelles » de la conscience, pour utiliser une expression de William James⁶. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que les zones où siège cette activité sont les plus vulnérables aux atteintes pathologiques (ischémie, processus dégénératifs) et que la baisse de l'activation par défaut est un des signes précoces de la maladie d'Alzheimer. L'ensemble de ces constatations suggère fortement que l'activation par défaut et son alternance avec les activations focalisées pourraient jouer un rôle déterminant dans la genèse de l'activité mentale et des *cognitive feelings*. C'est là que pourrait s'élaborer ce domaine « virtuel » de la pensée dont Ivan Pavlov avait eu une vision quelque peu prémonitoire : « Si l'on pouvait voir à travers la voûte crânienne, et si la zone à excitabilité maxima était lumineuse, on pourrait discerner, sur un homme pensant, le déplacement incessant de ce point lumineux, changeant continuellement de forme et de dimensions et entouré d'une zone d'ombre plus ou moins épaisse occupant tout le reste des hémisphères⁷. » Ce cheminement inconscient parvient

épisodiquement à la conscience sous la forme de pensées, de souvenirs, d'intuitions, voire de traits de génie...

La dissociation du vouloir et du faire

L'état mental conscient de vouloir se réfère à l'action qui mettra en œuvre ce qui est voulu : c'est par définition un état mental prédictif, en ce sens qu'il anticipe la réalisation d'un but. Mais anticiper n'est pas causer : l'anticipation est présente dans la représentation de l'action, elle constitue la référence à laquelle le résultat final sera comparé, mais elle ne le détermine pas.

La proximité du vouloir et du faire entretient à ce sujet une confusion : d'un côté, le langage et le sens commun séparent clairement les deux⁸ ; d'un autre côté, le vouloir est vécu par le sujet comme l'instrument de sa liberté d'agir. Cette confusion, cependant, paraît se dissiper en transposant le problème sur un autre plan, celui des relations entre état cérébral, comportement, et état mental. Les auteurs du XIX^e siècle qui avaient entrepris d'expliquer les troubles du comportement nouvellement décrits (hystérie, névroses) voyaient déjà dans la volonté consciente un « épiphénomène » du processus de génération de l'action. Je citerai pour illustration l'ouvrage classique de Théodule Ribot, sur *Les Maladies de la volonté*, publié en 1883⁹. Ribot voyait déjà, « dans tout acte volontaire, deux éléments bien distincts : l'état de conscience, le "Je veux", qui constate une situation, mais qui n'a par lui-même aucune efficacité ; et un mécanisme psychophysiologique très complexe, en lequel seul réside le pouvoir d'agir ou d'empêcher ». Pour lui, l'état mental de « je veux » constate une situation mais ne la constitue pas, c'est un effet et non une cause. Ribot continuait par une série d'affirmations qui, dans le contexte de ce chapitre, prennent une tonalité étonnamment moderne : « En réalité,

une idée ne produit pas un mouvement : ce serait une chose merveilleuse que ce changement total et soudain de fonction. Une idée, telle que les spiritualistes la définissent, produisant subitement un jeu de muscles, ne serait guère moins qu'un miracle. Ce n'est pas l'état de conscience, comme tel, mais bien l'état physiologique correspondant, qui se transforme en un acte. Encore une fois, la relation n'est pas entre un événement psychique et un mouvement, mais entre deux états de même nature, entre deux états physiologiques, entre deux groupes d'éléments nerveux, l'un sensitif, l'autre moteur. Si l'on s'obstine à faire de la conscience une cause, tout reste obscur ; si on la considère comme le simple accompagnement d'un processus nerveux, qui lui seul est l'événement essentiel, tout devient clair¹⁰. »

L'idée d'une dissociation entre les mécanismes responsables de la représentation consciente et ceux qui sont responsables de la production de l'action n'est donc pas nouvelle. L'impression qui prévaut aujourd'hui est celle d'une séparation entre des niveaux de fonctionnement relativement indépendants les uns des autres, de telle sorte que l'état cérébral responsable des manifestations comportementales ne serait en réalité pas le même que celui qui serait responsable de l'état mental correspondant. L'anatomie (en particulier grâce à la neuro-imagerie chez l'homme) nous a appris que les connexions entre régions corticales constituent des réseaux fonctionnels spécifiques. Le réseau qui interconnecte le cortex préfrontal au cortex prémoteur et au cortex moteur est responsable de la production du comportement moteur ; celui qui interconnecte les aires « cognitives » du cortex préfrontal et du cortex pariétal est responsable de la production d'états mentaux conscients. La relation qui semble intuitivement exister entre ces deux réseaux ne serait donc qu'une apparence, comme s'il s'agissait de systèmes parallèles approximativement synchronisés entre eux, mais n'ayant pas de relation causale l'un avec l'autre. Nous disposons, pour valider cette

hypothèse, des faits expérimentaux qui ont été rapportés dans les chapitres précédents : nous avons ainsi pu repérer des situations où la prise de conscience d'un événement est dissociée de la réponse à cet événement, comme dans les situations de perturbation d'une action visuo-motrice, par exemple. D'autres faits semblables pourraient être relevés dans les travaux suscités par le modèle des deux systèmes visuels, déjà mentionné à plusieurs reprises, et qui est un exemple type de parallélisme entre deux systèmes de traitement de la même information. Une telle dissociation n'est d'ailleurs pas propre aux mécanismes de l'action : les réponses émotionnelles se décomposent aussi en une composante motrice et végétative d'apparition rapide et immédiate, et une composante affective d'apparition plus tardive¹¹. Les effets de la stimulation électrique de certaines régions cérébrales apportent des arguments dans le même sens, en provoquant des états mentaux « vides », détachés du comportement avec lequel ils sont généralement associés : impression de « vouloir bouger » sans raison lors de la stimulation de régions du cortex prémoteur ; sentiment de joie ou au contraire de tristesse sans contenu lors de la stimulation du cortex cingulaire, etc.

L'étude détaillée de la représentation d'une action au cours des chapitres précédents nous a d'ailleurs clairement montré que celle-ci n'est pas une structure homogène, mais qu'on peut y distinguer deux composantes, motrice et conceptuelle, qui correspondent à des niveaux de fonctionnement différents et qui ne remplissent pas les mêmes fonctions : la composante motrice fonctionne de manière automatique pour la préparation de l'action, alors qu'à l'opposé la composante conceptuelle est en relation avec les états mentaux conscients qui anticipent la survenue de l'action. Cette dualité explique les fréquents décalages entre états conscients et comportement : j'ai montré dans de nombreuses expériences qu'on peut être conscient de vouloir une action et d'en être l'auteur alors que cette action appartient en réalité à quelqu'un d'autre, et inversement, jusqu'au point

où la dissociation prend une forme pathologique, chez les patients schizophrènes en proie au délire d'influence : leurs actions ne sont plus accompagnées de l'état mental de vouloir qui confère normalement à un auteur sa conscience (et sa liberté) d'agir. Des croyances délirantes apparaissent alors, à la recherche d'influences extérieures, ondes, dispositifs mécaniques, machines électroniques.

Enfin, l'état mental de vouloir peut être entièrement détaché de l'action : on peut envisager une action sans éprouver le besoin de passer à l'acte, avec un sentiment de « si je voulais, je le ferais » ; on peut même vouloir au second degré (« vouloir vouloir », « vouloir ne pas vouloir », « résister à la tentation », etc.), former des volitions « potentielles » qui, sans aller jusqu'à la décision entière, considèrent l'action comme possible et même légitime (des velléités). On pénètre ici dans le domaine des métareprésentations où chacun élabore sa « théorie de l'esprit » en tentant de se représenter ses propres états mentaux et ceux des autres.

*En aval de l'action :
l'état mental conscient d'avoir voulu*

À quoi servent les représentations conscientes qui précèdent le passage à l'acte si elles n'ont pas de rôle causal direct sur l'apparition de l'action ? L'hypothèse que je propose ici est que leur fonction dans le cycle de l'action n'apparaît clairement que dans leur confrontation avec les autres événements conscients qui émergent une fois l'action exécutée. C'est au moment où l'auteur dispose des informations issues de l'exécution de l'action qu'il devient capable d'établir une relation entre les deux épisodes conscients du cycle, celui du « je veux » d'avant l'action et celui du « c'est moi qui l'ai fait » d'après l'action. C'est alors qu'il tire de cette relation la certitude de son rôle causal.

Considérons d'abord le problème à son niveau le plus simple, celui du déroulement de chacune des actions élémentaires. À ce niveau de la composante motrice de la représentation, les réafférences confirment ou infirment les anticipations qui s'étaient formées dans le modèle interne de l'action, selon que ces anticipations concordent, ou non, avec le résultat obtenu. Cette fonction, on le sait, se réalise de manière automatique, du fait des contraintes inhérentes à la rapidité et à la précision des mouvements. Si la concordance est réalisée, la confirmation de l'anticipation s'opère sans même de prise de conscience de telle sorte que l'action peut se dérouler sans être interrompue. La prise de conscience ne survient qu'en cas de désaccord, en vue de corrections éventuelles ou de modifications de la stratégie. L'hypothèse que je propose est qu'un enchaînement du même ordre se produit au niveau le plus élevé, celui où le résultat global de l'action est confronté à la partie consciente de sa représentation, là où le « je veux » laisse place au « c'est moi qui l'ai fait ». Ce passage est vécu comme la satisfaction d'un désir, la concrétisation d'une intention, la validation d'un choix. Là est le point important de la présente discussion : c'est la confirmation de l'anticipation qui, bien qu'elle repose sur des informations postérieures à l'événement, devient le fondement du sentiment d'être l'auteur de l'action, en d'autres termes, du sentiment de l'avoir volontairement causée. Le sentiment d'être la cause d'une action ne daterait donc pas des états mentaux qui l'ont précédée, mais d'états mentaux qui se seraient formés après son exécution.

Ce paradoxe, qui donne à un effet l'apparence d'une cause, a fait dire à plusieurs, notamment à Daniel Wegner, que le sens causal qu'éprouve l'auteur d'une action s'apparente à une illusion. J'ai rapporté ailleurs des observations sur les illusions perceptives. Dans l'illusion de Titchener, par exemple, le jugement conscient du sujet sur la taille des disques juxtaposés ne correspond pas à la réalité physique ; et, de plus, ce jugement erroné est contredit par le fait que le

mouvement automatique dirigé vers un de ces disques ignore l'illusion (voir chapitre 7). Dans le cas de l'action volontaire, le terme d'illusion se justifie également, puisque l'expérience causale perçue par l'auteur, qui impliquerait une influence directe du phénomène conscient sur l'activité cérébrale, ne correspond pas aux données physiologiques : le phénomène causal siège à un autre niveau, dans le système nerveux et dans les muscles où se produisent des modifications qui sont effectivement la cause de l'apparition de l'action. Mais, comme le dit Wegner : « Il est sans importance que les intentions d'agir que nous avons puissent, ou non, être des causes : ce qui est important, c'est que nous les *percevions* comme des causes pour pouvoir éprouver le sentiment de volonté consciente¹². » Ce qui est en question ici, ce n'est donc pas la réalité, c'est l'apparence : et l'apparence, pour être compatible avec une interprétation causale, doit effectivement être celle d'une séquence où le sentiment de vouloir précède celui d'avoir fait. La relation de juxtaposition vaut alors relation de causalité. Les situations de la vie courante sont en général compatibles avec cette interprétation, puisque les actions paraissent survenir « après » la délibération et la décision conscientes. Ce n'est que dans les situations de laboratoire inventées pour les besoins de la cause par les psychologues, ou dans les cas pathologiques, que l'apparence de juxtaposition se modifie et que l'illusion devient patente. Chez le patient schizophrène, le constat d'« avoir fait » sans « avoir voulu » engendre la conviction délirante d'être sous l'influence de forces extérieures.

*Le temps de la représentation conceptuelle.
Le présent narratif*

L'action visible n'est qu'une étape dans un cycle dynamique. Les chapitres précédents nous ont montré que l'expérience consciente n'est pas répartie de manière égale tout au

long du cycle. La répartition de la conscience au cours du temps peut être comparée à celle du sable dans un sablier (figure 10.1) ; dans le réservoir de sable, c'est-à-dire dans la phase qui précède l'apparition de l'action, la conscience qu'on peut en avoir est de type « prédictif » : le sujet a dans son champ de conscience le futur de l'action, sous la forme d'une représentation du but et du plan dont il anticipe la réalisation ; dans le réceptacle où s'accumule le sable qui tombe, autrement dit dans la phase qui suit l'action, la conscience devient « rétrodictive » : l'auteur a dans son champ de conscience l'action au passé, qu'il peut alors s'attribuer et dont il peut constater l'efficacité et le degré de concordance avec le but anticipé ; entre les deux, dans le goulot d'étranglement où s'écoulent les grains de sable, pendant ce qui correspond à la préparation et à l'exécution de l'action, les changements sont trop rapides pour qu'une expérience consciente puisse apparaître.

Il existe donc une sorte d'anisochronie de l'expérience consciente au cours du cycle de l'action. Le temps subjectif du soi cognitif n'a pas la même durée que le temps neuro-physiologique du soi minimal. Le présent de l'action proprement dite colle de près aux événements sensori-moteurs qui la composent : il n'excède pas quelques centaines de millisecondes et ne laisse que très peu de temps pour un accès conscient (voir chapitre 6). Au contraire, le présent de l'auteur conscient est un présent étendu qui contient l'historique de l'action en cours : il s'étend vers le passé, aux raisons, intentions et désirs qui l'ont motivée, et vers le futur, aux conditions et aux conséquences de son achèvement. Ce présent « narratif » étalé dans le temps permet avant tout d'établir la continuité d'une étape à l'autre de l'action. Le fait qu'il déborde de chaque côté l'instant objectif donne à l'auteur une vision d'ensemble, à la fois rétrospective et prospective, de sa position dans le cycle de l'action.

Une action en cours doit pouvoir être suspendue une fois commencée, reprise ultérieurement, modifiée en fonc-

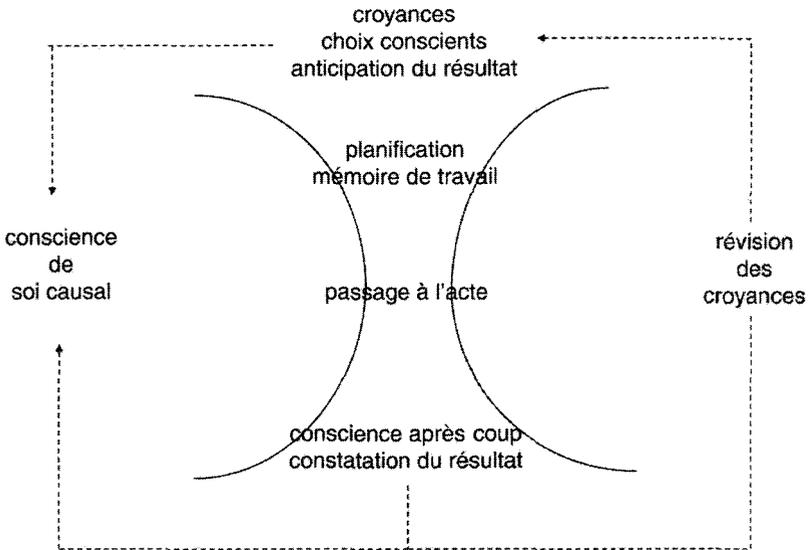


Figure 10.1. Répartition de l'expérience consciente au cours du cycle de l'action.

Les deux lignes courbes figurent la forme d'un sablier où s'écoule l'action. L'amplitude de l'expérience consciente (l'écartement entre les deux lignes) diminue depuis la période précédant l'action (en haut) jusqu'au passage à l'acte, où elle est pratiquement absente, pour réaugmenter lorsque l'action est achevée (en bas). La confrontation entre l'expérience consciente avant et après l'action joue un rôle dans le maintien de la consonance cognitive et l'élaboration d'une conscience de soi comme agent causal.

tion du contexte et des événements intercurrents. Ces opérations supposent l'existence d'une rétention du plan d'action sur une durée indéterminée, et donc à plus long terme que la mémoire de travail classiquement considérée en neuropsychologie, qui ne peut en principe assurer de rétention au-delà de quelques minutes. En réalité, la mémoire de travail, une mémoire à court terme, n'intervient pas que comme une simple mémoire tampon chargée d'assurer la complétion d'une action en cours : elle intervient aussi comme interface avec la mémoire à long terme : elle est en somme la partie momentanément « activée » de la mémoire personnelle (épisodique) où sont stockés de façon permanente les évé-

ments successifs qui assurent notre continuité autobiographique. Des échanges se produisent entre le compartiment activé et le compartiment de stockage en fonction des informations provenant de l'extérieur et en fonction des traitements cognitifs qui donnent naissance à des représentations d'actions nouvelles. Cette notion de continuité narrative est essentielle pour établir la permanence de soi comme auteur d'actions passées et initiateur d'actions potentielles, et pour donner à l'ensemble du comportement sa rationalité et sa cohérence. Ce mécanisme, on le sait, est particulièrement vulnérable aux atteintes pathologiques. En clinique, les altérations du cortex préfrontal peuvent occasionner la perte de la mémoire de travail et de la fixation de nouveaux souvenirs, avec pour conséquence une profonde désorganisation du comportement. Le patient perd de vue le but de ses actions, oublie à mesure les consignes qui lui sont données, ne se rappelle pas le résultat qu'il vient d'obtenir, refait la même chose ou repose la même question plusieurs fois de suite. Privé de continuité narrative entre ses intentions et ses actions, il risque alors de perdre son identité d'auteur. Les intentions et désirs eux-mêmes finissent par disparaître à leur tour, ce qui se traduit par la perte de l'initiative, l'apathie et la soumission aux incitations extérieures (voir chapitre 5).

La perte de la mémoire d'auteur cohabite, chez ces patients, avec une préservation paradoxale de la « mémoire motrice », encore appelée mémoire « procédurale ». Il s'agit essentiellement, comme son nom l'indique, du stockage de procédures apprises (gestes professionnels, sportifs, etc.) que le sujet peut restituer instantanément lorsqu'il est placé dans le contexte approprié, mais qui ne font pas l'objet d'un rappel conscient. Le contenu de la mémoire procédurale est au contraire un contenu implicite, peu verbalisable, et sa fixation dépend étroitement de l'exécution préalable de l'action¹³. Les patients devenus amnésiques et présentant tous les symptômes de l'oubli à mesure peuvent néanmoins conserver une mémoire procédurale relativement intacte. On

cite fréquemment le cas du fameux patient HM rendu amnésique à la suite d'une intervention chirurgicale sur ses lobes temporaux : alors qu'il ne pouvait retenir un souvenir conscient plus de quelques minutes, il était cependant resté bon joueur de tennis¹⁴. Ce genre d'observation montre clairement que la mémorisation du « Comment » des actions ne peut assurer la conscience d'être un auteur : il faut pour cela connaître le « Pourquoi » auquel seul celui qui a choisi le but et voulu l'atteindre peut avoir accès.

Dissonance et consonance cognitives

Le système cognitif possède une propension remarquable, celle qui consiste à tenter de maintenir une cohérence et une rationalité au travers de ses multiples représentations. Pour Léon Festinger, un des premiers expérimentateurs à avoir attiré l'attention sur ce phénomène, le sujet conscient cherche à éviter ou à réduire les conflits qu'il peut constater entre ses idées ou ses croyances et la réalité de son comportement¹⁵. Cette lutte contre la « dissonance cognitive », maintenant bien connue des psychologues cognitifs et des sociologues, est motivée par les affects négatifs que peut produire la contradiction entre son propre comportement et ses propres idées : dégradation de l'image de soi, de l'amour-propre au sens littéral du terme. Elle se traduit par des tentatives de rationalisation et de réarrangement cognitif permettant d'éviter ces conflits, y compris au prix de justifications contraires à l'évidence, aboutissant soit à des changements d'attitudes ou d'opinions, soit à une modification de la perception de soi-même. La théorie de la dissonance cognitive a inspiré de nombreuses expériences sur la dynamique de la décision et sur la formation des croyances qu'un sujet peut avoir sur le monde et sur lui-même : ainsi, dans une de ces expériences, des sujets adultes étaient forcés de choisir entre

deux objets identiques ; alors qu'on leur demandait ensuite de justifier leur choix, ils « inventaient » des arguments pour prouver que l'objet qu'ils avaient choisi était bien supérieur à celui qu'ils avaient rejeté. Autrement dit, les sujets se persuadaient eux-mêmes de la justesse d'un choix qu'ils avaient en réalité fait au hasard, comme s'ils inféraient la raison de leur choix à partir de leur comportement. (« C'était le meilleur parce que je l'ai choisi ».)

Le point qui m'intéresse dans ce genre d'expériences est que le sujet, qui n'a connaissance que du produit final de son processus mental et qui ignore les étapes intermédiaires qui l'ont déclenché, cherche néanmoins à justifier son comportement par le récit d'une histoire fictive. Richard Nisbett et Timothy Wilson, dans un article célèbre publié en 1977, tiraient de ce constat une conclusion qu'ils qualifiaient de « pessimiste » sur notre capacité à décrire avec précision nos propres processus cognitifs. Ils suggéraient que, « lorsqu'on demande à des gens d'expliquer comment tel stimulus a pu produire telle réponse, ils ne le font pas en consultant une mémoire du processus en cause, mais en appliquant ou en inventant une théorie causale sur la façon dont ce type de stimulus produit ce type de réponse¹⁶ ». Une théorie implicite des relations de cause à effet pourrait naître tout simplement de l'observation répétée d'une survenue conjointe du stimulus et de la réponse. Ces remarques, me semble-t-il, s'appliquent directement à notre problème de l'action volontaire. Comme je l'ai suggéré plus haut, la relation de juxtaposition entre l'état mental de vouloir et la constatation de la réalisation de l'action correspondante vaudrait relation de causalité. On va voir que l'intérêt de cette hypothèse est double puisque, d'une part, elle propose un mécanisme susceptible de préserver la consonance cognitive entre état mental et réalité objective et que, d'autre part, elle donne un véritable rôle fonctionnel aux croyances sur la cause des actions. C'est ce point que je souhaite développer en conclusion de ce chapitre.

Le processus de validation de la croyance causale

Contrairement à la vision négative de la contribution de la conscience à l'action volontaire propagée par de nombreux auteurs, selon lesquels la conscience serait peu fiable, qu'elle serait la source d'erreurs d'attribution et d'illusions, qu'elle ne donnerait lieu qu'à des interprétations et non à des informations, je propose ici une vision positive qui place la conscience au centre d'un processus de validation.

Le principe de base est, une fois de plus, celui de la comparaison entre un état anticipé – « désiré », comme le disent les modélisateurs – et un état obtenu. Dans le cas qui nous intéresse, la comparaison porte sur l'accord entre action voulue et action constatée : si la comparaison révèle un niveau élevé d'accord entre les deux, la justesse de la prédiction qui avait été faite est confirmée, et la représentation de cette action se trouve validée et étiquetée comme un succès du processus volontaire. Les traces laissées par les succès de ce genre deviennent progressivement un matériau pour l'élaboration de nouvelles représentations, lesquelles vont ensuite orienter dans la bonne direction les choix et les décisions que l'environnement sollicite en permanence. Le sujet n'aura alors pas de difficulté à endosser les actions conditionnées par ces représentations préalablement validées, qui lui apparaîtront en accord avec ses choix conscients. Il pourra se les approprier et s'en considérer comme l'auteur au sens plein du terme, et sa croyance d'être un agent causal s'en trouvera renforcée et justifiée.

Dans le cas contraire, où la comparaison révèle un désaccord et où la validation n'a pas lieu, une dissonance apparaîtra, avec les conséquences que l'on sait sur le réarrangement cognitif et la révision des croyances. Qu'on se rappelle les « justifications » données par les sujets de

Nielsen dans l'expérience où ils s'attribuaient des mouvements qui ne correspondaient pas à ceux qu'ils avaient volontairement exécutés. Ils donnaient de cette discordance une interprétation qui tentait de sauvegarder leur croyance d'avoir été les auteurs de ces mouvements, tout en sacrifiant en partie l'image qu'ils se faisaient d'eux-mêmes, s'accusant de fatigue, d'inattention ou de maladresse (chapitre 7). Chez le sujet sain, la conséquence de ce genre de situation peut être un sentiment de regret ou encore la révision des choix et des raisons d'agir, entraînant la modification du plan de l'action ou même son abandon. Chez les patients délirants, chez qui le processus de validation dans son ensemble est perturbé, la conséquence en est encore plus radicale : la discordance persiste, la conscience de soi est altérée, et le sentiment de dépersonnalisation apparaît. Le délire, dans ce cas, devient une tentative (certes désespérée) de lutter contre la dissonance cognitive que provoque l'impossibilité de faire cadrer ses actions et les états conscients qui leur sont normalement associés.

Le processus de validation d'une représentation par le succès, ou de son invalidation par l'échec, s'étend, bien entendu, aux effets de l'action sur l'environnement social. Nos actions sont souvent dirigées vers des congénères dont nous faisons l'objet de nos intentions et de nos désirs ; en retour, l'effet attendu est une réponse du ou des destinataires, réponse dont le contenu peut correspondre ou non à l'attente. J'ai décrit ailleurs les mécanismes qui nous permettent de nous représenter les actions des autres : c'est parce que ces représentations ont un format commun (le format moteur) que des individus différents peuvent accéder à la compréhension mutuelle de leurs actions. La figure 10.2. tente de représenter la nature circulaire de l'interaction entre deux individus, où les représentations de l'action de chacun d'entre eux se chevauchent partiellement, selon le concept souvent évoqué de représentations partagées. Au cours de son développement, l'enfant apprend la vie sociale en vali-

dant et en stabilisant les représentations nées de ses interactions avec ses congénères. L'ensemble de ce processus d'interaction sociale a été en outre largement exploité par diverses formes de psychothérapie dans le but de modifier des représentations et des croyances qui se sont fixées de manière déviante.

L'existence du processus de validation dans son ensemble soulève néanmoins un sérieux problème physiologique : comment, en effet, envisager la naissance du sentiment de consonance, ou au contraire de dissonance ? Il faudrait pour cela pouvoir comparer l'activité cérébrale de sujets placés dans des conditions de succès ou d'échec d'actions volontaires, c'est-à-dire d'actions dont ils auraient eux-mêmes eu l'intention et qu'ils auraient eux-mêmes voulues. J'ai donné quelques indications dans ce sens au chapitre 5, lorsqu'il était question de motivation et de raisons d'agir. Une explication possible serait que l'accord ou le désaccord entre action voulue et action constatée provoqueraient respectivement l'activation ou la désactivation de régions corticales et sous-corticales impliquées dans la régulation des affects. Le succès serait marqué d'un affect positif, lu par le système cognitif comme un sentiment de plaisir et de soulagement, alors qu'à l'inverse l'échec serait marqué d'un affect négatif se traduisant par un sentiment caractérisant la dissonance, comme la colère, la honte ou l'embarras. Une des régions candidates pour déclencher les états affectifs en relation avec l'accord ou le désaccord pourrait être celle du cortex cingulaire antérieur, déjà mentionnée au chapitre 5. Les connexions de cette région du cortex, avec le reste du cortex préfrontal d'une part et avec le système limbique d'autre part, pourraient rendre compte de manière satisfaisante du marquage affectif et émotionnel des états cognitifs liés à la consonance ou à la dissonance¹⁷. À la différence des formes de plus bas niveau de ce mécanisme où la comparaison se fait de manière automatique, ici la comparaison aurait lieu entre les contenus conscients de deux états cognitifs, entre la conscience d'avoir

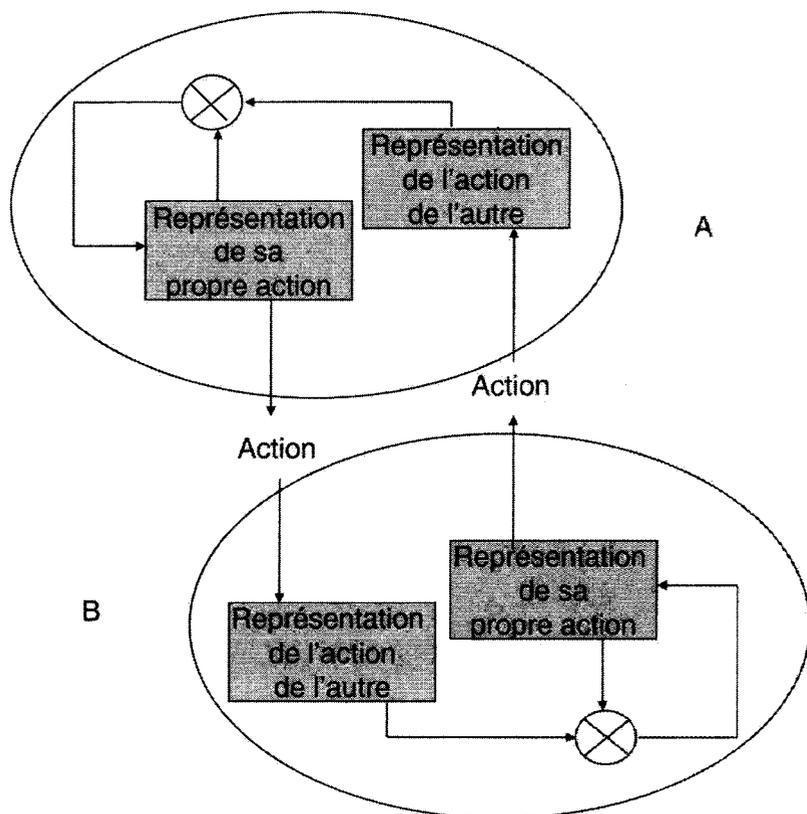


Figure 10.2. Processus de validation réciproque de la conscience de soi dans l'interaction entre deux individus.

Lors d'une interaction entre deux individus A et B, chacun d'entre eux élabore une représentation des effets de sa propre action sur la réponse de l'autre, et inversement. Dans les deux cas, la réponse de l'autre valide ou non cette représentation. La confrontation, dans chacun des deux cerveaux, entre la représentation de l'action émise et celle de l'action reçue permet de valider ou d'invalider les attentes respectives. Ce processus de validation aboutit à modifier la représentation que chaque individu se fait de l'autre et à ajuster son comportement en conséquence.

voulu obtenir un résultat et la conscience du résultat obtenu : du degré de concordance entre ces deux contenus dépendrait le taux de satisfaction de nos désirs et, au-delà, le maintien de l'équilibre de notre système cognitif.

Épilogue

« Russell resta seul avec lady Ottoline. Ils s'assirent devant le feu jusqu'à quatre heures du matin. Russell, se rappelant la scène quelques jours plus tard, écrivit : "Je ne savais pas que je vous aimais jusqu'à ce que je me sois entendu vous le dire – pendant un instant je pensais : 'Dieu tout-puissant, qu'ai-je dit là ?' – et je sus alors que c'était la vérité". »

R. CLARK, *The Life of Bertrand Russell*,
1975, p. 176.

Vouloir et faire

Le principal enseignement qu'on peut tirer de ce travail est que vouloir et faire sont deux choses indépendantes l'une de l'autre. On peut, bien évidemment, vouloir sans faire ; on peut aussi faire sans vouloir, chaque fois qu'une action est exécutée de manière automatique et routinière. Cette indépendance n'est que la traduction en termes du langage commun de l'organisation des réseaux nerveux responsables de la genèse de ce que j'ai appelé l'action volontaire. L'action volontaire, nous l'avons vu, met en jeu simultanément plusieurs sous-systèmes de traitement. Celui qui contrôle la formation de la représentation motrice, puis la préparation, la simulation et éventuellement l'exécution de l'action fonctionne de manière automatique, c'est-à-dire à l'insu du sujet. Les informations qu'il traite concernent les propriétés des

objets, les contraintes des mouvements, l'état de la musculature ; il est responsable de la rapidité, de la précision, en un mot, de la dynamique temporo-spatiale de l'action dirigée vers son but. Le sous-système qui contrôle la partie conceptuelle de la représentation, en revanche, aboutit à une expérience consciente, rapportable et verbalisable, sur le sens d'être l'auteur de l'action. L'information qu'il traite concerne les raisons d'agir, les perspectives à long terme, le contexte individuel et social dans lequel se déroule l'action. Ces deux sous-systèmes ont des caractéristiques différentes. Ils diffèrent non seulement par leur localisation et leur organisation anatomique, mais aussi, et surtout, par leur modalité de fonctionnement : le réseau automatique est contraint par la durée et par l'organisation séquentielle de l'action proprement dite, alors que le réseau conscient fonctionne dans une durée plus longue, un temps narratif dont l'origine indéfinie remonte loin avant le début de l'action, et dont le terme se prolonge après son exécution.

Pour ces raisons, les relations de causalité entre les états cérébraux et leur produit final doivent être envisagées séparément pour chacun des deux sous-systèmes. En simplifiant, l'activité nerveuse au sein du sous-système automatique a pour conséquence la contraction des muscles, tandis que l'activité au sein du sous-système conscient a pour conséquence les expériences subjectives que sont la conscience de soi et le sentiment de vouloir. Cette « division du travail » entre deux modalités de traitement de l'information n'a rien d'unique dans le fonctionnement cérébral : nous en avons rencontré d'autres exemples, en particulier dans le système visuel où une séparation du même ordre se retrouve entre deux voies : une voie ventrale à contenu conceptuel et une voie dorsale dédiée à la fonction visuo-motrice. Les deux modalités, dans le système de l'action volontaire comme dans le système visuel, ont des fonctions complémentaires. Aucune des deux ne peut être considérée comme un épiphénomène de l'autre (figure 11.1).

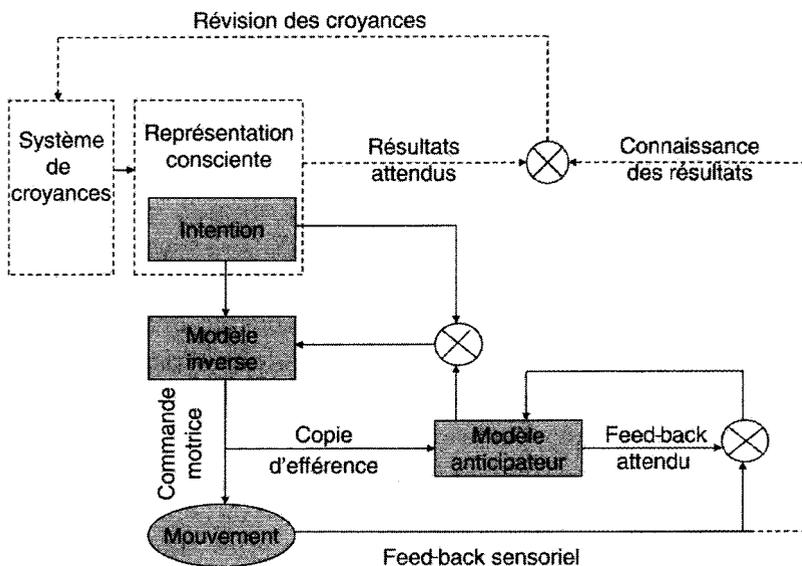


Figure 11.1. Indépendance mutuelle et complémentarité des sous-systèmes responsables respectivement de l'exécution motrice et de l'expérience subjective lors d'une action volontaire.

Dans les deux cas, une confrontation a lieu entre résultat attendu et résultat obtenu. Dans le sous-système de l'exécution motrice (traits continus), cette confrontation porte sur l'atteinte du but ; dans le sous-système de la représentation consciente (traits discontinus), elle porte sur la validation des croyances.

Cette conception exclut l'existence d'une relation de subordination entre les deux niveaux de traitement : l'activité du niveau conscient ne détermine pas plus l'activité du niveau automatique que l'inverse. C'est en ignorant ce point que l'expérience consciente d'être la cause directe de ses actions a pu être interprétée comme une sorte d'illusion : c'en est une en effet si cette expérience ne concerne que l'enchaînement des événements qui composent telle action particulière, ce qui reviendrait à invoquer une improbable influence directe de l'expérience consciente sur le niveau automatique. Mais l'illusion redevient réalité si l'on prend en compte non pas le présent immédiat où se déroule l'action

proprement dite, mais le présent narratif qui englobe l'ensemble du processus, là où s'opère le réarrangement cognitif après l'exécution et la mise en place des états mentaux qui influenceront les actions futures. Les modèles de la neuropsychologie et de la psychologie cognitive, qui ont placé les deux niveaux dans une relation hiérarchique, où le sous-système automatique serait en dessous du sous-système conscient, sont en partie responsables de cette confusion. Nous avons trouvé à plusieurs reprises des traces de cette tradition dans les concepts de superviseur ou d'administrateur central. Mais il faut savoir résister, comme le dit Daniel Dennett, à la tentation d'expliquer l'action comme un produit des impératifs d'un « commandant interne des actions », ce qu'il appelle ailleurs le Grand Intentionneur¹. Si hiérarchie il y a, ce devrait être non pas entre les sous-systèmes, mais entre les différentes étapes qui se succèdent à l'intérieur de chacun d'eux, à l'intérieur du plan d'action par exemple, ou encore à l'intérieur du système de croyances.

Avoir voulu et avoir fait

Une des constatations les plus surprenantes que nous ayons faites en analysant dans le détail la répartition de la conscience dans le cycle de l'action est son caractère tardif et décalé par rapport au déroulement de l'action elle-même. Cette constatation exclut certes la possibilité, dans la genèse de l'action, d'une interaction entre les deux niveaux de traitement du haut vers le bas (*top-down*), c'est-à-dire du plus conscient vers le plus automatique ; mais elle n'interdit pour autant pas d'envisager une interaction en sens inverse, du bas vers le haut (*bottom-up*), c'est-à-dire, dans le cas présent, de l'action visible vers son origine abstraite. Dans cette perspective, c'est l'action qui devient le véritable point de rencontre et de convergence des deux sous-systèmes : le passage à l'acte

rend visible le contenu de la représentation, l'auteur prend connaissance de ce qu'est devenue son intention. Il peut même s'identifier sur des enregistrements vidéo qui lui sont présentés longtemps après, comme l'a montré Wolfgang Prinz : des sujets filmés au cours d'une action (le lancement de fléchettes où seul le mouvement de lancer du bras est visible) sont capables de distinguer leur performance de celles d'autres lanceurs. C'est le fait d'avoir voulu cette action, d'en avoir une fois formé la représentation qui me la rend familière et me permet de me l'attribuer. Elle porte ma marque².

C'est alors que le processus de validation peut commencer. La présence, à tous les niveaux du système de l'action, de mécanismes de comparaison entre le but poursuivi et sa réalisation est là pour nous rappeler la nécessité, dans les systèmes biologiques, d'un contrôle de la cause par son propre effet, notion fondatrice en physiologie développée par Claude Bernard pour rendre compte de la stabilité de l'organisme vis-à-vis des modifications de son environnement. La fonction de tels mécanismes de comparaison (copie d'efférence, modèle interne, boucles de feed-back) se conçoit aisément au niveau de l'exécution de l'action, ne serait-ce que pour compenser la non-linéarité de l'ensemble neuromusculaire lors de la transformation du signal de commande en mouvements. Le fait qu'on les retrouve également au niveau de la régulation d'un phénomène comme la conscience de soi pose un problème plus général. La particularité de la régulation et de la stabilisation du système cognitif de l'action de ne pas être dictées par l'urgence – il ne s'agit pas de modifier des commandes ni de rectifier des erreurs – confère nécessairement au mécanisme de comparaison un rôle à plus long terme. Si j'utilise pour le définir le terme de validation, c'est pour indiquer que l'effet obtenu par l'exécution de l'action (interaction avec les objets, interactions sociales avec d'autres individus, etc.) devient un matériau pour valider le contenu des stades les plus précoces de la représentation, ceux précisément qui anticipaient cet effet. C'est grâce à ce « travail » de réarrangement cognitif,

dont la révision des croyances et la prévention de la dissonance font partie, que, finalement, « nos actions nous satisfont, en règle générale ; nous reconnaissons qu'elles sont, dans l'ensemble, cohérentes, et qu'elles contribuent de façon adéquate et synchrone à nos projets, tels que nous les comprenons. C'est pourquoi nous supposons en confiance qu'elles résultent de processus qui sont sensibles de façon fiable aux fins et aux moyens. C'est-à-dire qu'elles sont rationnelles, en un certain sens³ ». Dennett exprime ici une vision pragmatique de la genèse de nos actions volontaires qui, bien qu'elles émergent le plus souvent de processus auxquels nous n'avons pas accès, nous paraissent familières.

L'important, pour pouvoir s'approprier ses propres actions, n'est donc pas ce qui se passe avant, puisque délibérations, décisions et motivations ne représentent pas un point de départ fixe auquel on pourrait se référer. Au contraire, la complexité des mécanismes en jeu rend impossible la supervision consciente qui permettrait de maîtriser et de diriger l'ensemble du processus. C'est pourquoi le facteur décisif qui donne à la conscience son rôle dans le sentiment d'être l'auteur d'une action est la connaissance de son résultat. La conscience est là pour éclairer, par la connaissance des résultats, les effets de mécanismes endogènes qui nous sont restés inconnus, pour assurer la compatibilité avec le reste de notre être cognitif et en définitive pour maintenir notre continuité narrative.

À la recherche de l'équilibre

Une bonne partie de ce livre a été consacrée à définir le rôle singulier de la conscience dans l'économie du mouvement volontaire. Pour rester dans le cadre que je me suis imposé, celui de la physiologie de l'action, je cherche à situer ce rôle dans la continuité des autres mécanismes régulateurs de l'action, ceux qui fonctionnent selon le mode automatique et ne font pas, ou très peu, appel au contrôle conscient.

Le problème est relativement simple lorsque la régulation opère à partir de points de repère bien identifiés. Dans le cas de l'exécution d'une sous-action, la référence est la représentation motrice qui définit les moyens de parvenir au but assigné. Une fois le but atteint, le déséquilibre qui s'était créé entre l'état désiré et l'état obtenu disparaît, la représentation s'efface, et une autre sous-action s'engage. La progression se fait ainsi, de sous-action en sous-action, par le rétablissement de l'équilibre rompu transitoirement par la présence de chaque nouvelle représentation motrice.

Ce modèle de la recherche d'une stabilité du système de l'action peut-il s'envisager pour le niveau où s'élabore la conscience d'en être l'auteur ? À ce niveau, la référence (la formation de l'intention) est de nature cognitive : elle se construit de manière autonome en fonction des événements et du contexte, à partir de connaissances, de croyances, de valeurs qui sont le fruit de l'expérience préalable de chacun. Par sa présence même, elle produit une rupture d'équilibre au sein du système cognitif, qui ne sera véritablement compensée que par sa concrétisation sous la forme d'une réalisation conforme à l'intention. La conscience devient ici l'instrument d'évaluation de cette conformité. Par la suite, comme dans tout processus d'apprentissage, c'est la répétition des mêmes effets produits par les mêmes causes qui stabilise les nouvelles acquisitions. On conçoit bien la différence avec la stabilisation automatique du système d'exécution, où le processus est asservi à une référence *imposée* par les contraintes de l'exécution, alors que, dans le cas du système conscient, la référence, si on peut encore utiliser ce terme, est *choisie* parmi de multiples possibilités.

La conscience est donc au centre du processus de validation qui suit l'action. Ce processus est avant tout un retour sur soi : j'apprends à me connaître en me regardant agir, j'apprends à me sentir un auteur de plein droit, à pouvoir « répondre » de mes actes et, en définitive, à m'en désigner librement comme la cause.

Notes

Avant-propos

1. Voir M. Jeannerod, *Le Cerveau-Machine*, 1983.
2. Proust, 2005.
3. Searle, 2004, p. 73.

CHAPITRE 1

Le cerveau de l'action

1. François Pourfour du Petit (1664-1741), chirurgien du roi.
2. Pour les références concernant l'historique de la découverte du cortex moteur, consulter Jeannerod, 1996.
3. Cité par Ottfried Foerster dans sa « Jackson Lecture »; voir Foerster, 1936.
4. Jackson, 1873.
5. La scissure de Rolando est l'équivalent humain du sillon central commun aux cerveaux des mammifères. Dans la suite de ce livre, je conserverai cette appellation de préférence à celle de scissure de Rolando.
6. Charcot et Pitres, 1895.
7. Grunbaum et Sherrington, 1901.
8. Penfield et Boldrey, 1937.
9. Pons *et al.*, 1991.
10. Giraux *et al.*, 2001.
11. Voir les références complètes dans Jeannerod, 1996.
12. Cushing, 1909.
13. Evarts, 1968.
14. Jeannerod, 1997 ; Rizzolatti et Matelli, 2003.
15. Rizzolatti et Sinigaglia, 2008.
16. Mountcastle *et al.*, 1975 ; Mountcastle, 1995 ; Sakata *et al.*, 1992.
17. Fogassi *et al.*, 2005.
18. Ces travaux sont l'œuvre de Joachim Fuster et Patricia Goldman-Rakic aux États-Unis, et de Jean-Paul Joseph en France. Voir Fuster, 1989 ; Barone et Joseph, 1989 ; Funahashi *et al.*, 1990.
19. Barone et Joseph, 1989.

CHAPITRE 2

La naissance de l'action

1. Cette technique permet d'appliquer un stimulus très bref (de l'ordre de la microseconde) à une zone limitée du cortex cérébral. Elle est devenue un outil diagnostique d'usage courant dans les services de neurologie.

2. Lashley, 1950.

3. Bastian, 1887.

4. Pour une analyse détaillée des différentes écoles, voir Meyer, 1978.

5. Mott et Sherrington, 1885.

6. Bizzi *et al.*, 1971 ; Polit et Bizzi, 1978.

7. Pour un exposé complet de cette théorie, voir Romand et Jeannerod, 2005.

8. William James était partagé entre la thèse périphéraliste de l'origine de l'action et ses idées libérales : il affirmait l'existence d'une force intérieure, d'un pouvoir d'agir (*driving force*) permettant au sujet d'exercer sa liberté d'agir. Voir à ce sujet Jeannerod, 2008.

9. James, 1908/1932, p. 555.

10. Liepmann, 1905.

11. Grillner, 1985.

12. Voir revue dans Bandler, 1988.

13. Bernstein, 1967.

14. *Ibid.*, p. 39.

15. Keele, 1968.

16. Head, 1920.

17. Bartlett, 1932.

18. Neisser, 1976, p. 54.

19. *Ibid.*, p. 57.

20. Arbib, 1981 ; Arbib et Hesse, 1986.

21. Liepmann, 1905; Heilman *et al.*, 1982.

22. Rumiati *et al.*, 2004.

23. Hamilton et Grafton, 2006.

CHAPITRE 3

Le modèle interne de l'action

1. J'ai longuement développé ce point dans *La Nature de l'esprit* (Jeannerod, 2002, p. 86-87). Voir aussi Gibson, 1979.

2. Charles Bell (1806), cité par Phillips, 1986. Voir aussi Jones, 1972.

3. Bell, 1826.

4. Il ne faudrait pas voir dans cette formulation une référence, même implicite, à Maine de Biran. Ce dernier, on le sait, n'a pratiquement pas publié de textes de son vivant, et sa pensée n'a été découverte que tardivement. Il est néanmoins intéressant de noter la convergence. Maine de Biran, autour de 1805, établissait une distinction radicale entre « le sentiment intérieur qui accompagne les opérations de la volonté » et « les modifications toutes passives

d'une sensibilité externe ou interne dépendant de l'action des objets matériels », distinction qui allait prendre chez lui une valeur ontologique. Maine de Biran attribuait donc le rôle principal dans la connaissance de nos mouvements à la conscience du degré d'effort. Le sentiment que nous avons de nos mouvements, disait-il, est constitué de deux éléments indissociables : d'une part, « le sentiment intime de la cause ou force productive du mouvement qui est le moi-même identifié à son effort » et, d'autre part, « la sensation particulière qui correspond dans l'ordre naturel à la contraction de l'organe musculaire ». La sensation musculaire sans les efforts volontaires qui la causent « ne serait plus alors qu'une affection purement organique ou demeurerait obscure ou inaperçue, comme ces mouvements vitaux qui s'accomplissent dans l'intérieur du corps, hors des limites du vouloir [...], impression complètement passive comme le sont les battements du cœur ».

5. Mach, 1922.

6. Jackson, 1875. Il a toutefois été montré par la suite que les sensations de mouvement du membre fantôme s'accompagnent souvent de contractions musculaires dans le moignon, et qu'elles disparaissent si on bloque ces contractions par un agent pharmacologique.

7. Duchenne de Boulogne, 1855.

8. Helmholtz, 1867, p. 245-246.

9. Cette discussion est résumée dans une analyse du chapitre « Will » de l'ouvrage classique de W. James (James, 1890) par Jeannerod, 2008a.

10. Lashley, 1917.

11. Gandevia, 1987 ; Rode *et al.*, 1996.

12. Gandevia et McCloskey, 1977. Ces résultats sont en accord général avec l'affirmation de Holmes selon qui les forces exercées par des muscles affaiblis sont surestimées. Holmes avait en effet constaté, chez des malades présentant un syndrome cérébelleux unilatéral, une surestimation systématique des poids soulevés par le bras asthénique. L'explication qu'il donnait de cet effet était que les sujets, devant produire davantage de force pour surmonter l'asthénie, attribuent à des modifications du poids des objets des impressions qui correspondent en fait au fonctionnement exagéré de leurs mécanismes centraux. Si le jugement porté par le sujet était fondé sur la tension musculaire (comme le voudrait une théorie proprioceptive), on ne devrait pas observer de surestimation, mais bien plutôt une sous-estimation du poids (Holmes, 1922).

13. Gandevia et Rothwell, 1987.

14. Gandevia, 1982.

15. Cité dans Gallistel, 1980, p. 107.

16. Von Holst et Mittelstaedt, 1950.

17. Sperry, 1950.

18. Feldman, 1981 ; Polit et Bizzi, 1978.

19. Freud, 1895.

20. L'expression « suivi continu » cherche ici à rendre le sens du terme anglais *monitoring*.

21. Wolpert *et al.*, 1995.

22. Je mentionne ici pour la première fois le terme de *simulation*, qui sera abondamment repris par la suite. Ce terme est utilisé dans le sens de la simulation d'un processus, comme on peut dire d'un modèle mathématique qu'il *simule* le processus qu'il modélise pour en déterminer les caractéristiques.
23. Muller-Preus et Ploog, 1981.
24. Blakemore *et al.*, 1999.
25. Teuber, 1966.
26. Haggard et Whitford, 2004.
27. Kawato, 1999.
28. Fink *et al.*, 1999 ; Farrer *et al.*, 2003.

CHAPITRE 4

L'action vue de l'intérieur

1. Searle, 1983.
2. Cette distinction entre traitement sémantique et traitement pragmatique des objets (Jeannerod, 1997) recoupe certaines des caractéristiques de ce que Milner et Goodale (1995) appellent respectivement la « vision pour la perception » et la « vision pour l'action ».
3. Voir une discussion complète de cette question dans Jacob et Jeannerod, 2003.
4. Frak *et al.*, 2001. Ces résultats sont en faveur d'un codage, dans la représentation, de la posture finale du membre lorsque le but du mouvement a été atteint (voir Rosenbaum *et al.*, 2001).
5. Marteniuk *et al.*, 1987.
6. Fitts, 1954 ; voir Jeannerod, 1986.
7. Decety et Jeannerod, 1996 ; Sirigu *et al.*, 1996.
8. Georgopoulos *et al.*, 1989. Le paradigme de « rotation mentale » utilisé ici par Georgopoulos a été introduit au cours d'études sur l'imagerie mentale visuelle. Les expériences de Shepard et Metzler (1971) ont abondamment montré que l'information manipulée lors de l'imagination d'objets visuels conserve les propriétés métriques que possèdent ces objets dans la réalité. Dans ces expériences classiques, des paires d'objets tridimensionnels sont présentées au sujet pendant un bref intervalle de temps lors d'essais successifs. Un des objets se trouve dans la position « canonique », l'autre est incliné d'un certain angle par rapport à cette position. Dans certains essais, les deux objets sont identiques et ne se distinguent que par l'angle d'inclinaison ; dans d'autres essais, les deux objets, en plus de l'inclinaison, sont différents, l'un étant l'image en miroir de l'autre. Le sujet doit déterminer aussi vite que possible, alors que les objets ont disparu de sa vue, s'ils sont identiques ou non : le temps mis pour répondre à cette question est fonction de l'angle d'inclinaison. Pour Shepard et Metzler, ce temps reflète la durée nécessaire à la rotation mentale de l'un des objets de façon qu'il puisse être superposé et comparé à l'autre : cette rotation prend d'autant plus de temps que l'angle est plus important. En d'autres termes, la manipulation mentale d'un objet représenté se ferait selon une cinétique qui respecterait les contraintes physiques (rigidité, volume, etc.) de l'objet réel.

9. Binet, 1886.
10. On distingue depuis quelques années, au sein des phénomènes classés sous la rubrique d'imagerie motrice, une imagerie dite « interne » et une imagerie dite « externe ». Alors que l'imagerie externe est un processus vécu subjectivement « en troisième personne », comme une représentation de l'action vue à distance où l'imageur est autant spectateur qu'acteur, l'imagerie interne est au contraire un processus « en première personne » constitué à partir d'une représentation kinesthésique de l'action où le sujet se concentre sur les sensations provoquées par ses propres mouvements.
11. Yue et Cole, 1992 ; Allami *et al.*, 2008. Des objections ont été formulées contre l'hypothèse d'un rôle direct de l'entraînement mental sur le réseau nerveux. Pour certains, l'entraînement mental trouverait son efficacité dans la mobilisation de l'attention ou de la motivation. Pour d'autres, elle serait due à la présence d'une activité musculaire de faible intensité dans les muscles correspondant aux mouvements imaginés, qui serait suffisante pour envoyer des messages proprioceptifs vers les centres moteurs et renforcer leur activité. Les résultats récents décrits ci-dessus remettent en cause cette hypothèse qui, on l'aura remarqué par ailleurs, est d'inspiration ouvertement périphéraliste.
12. Decety *et al.*, 1991.
13. Krogh et Lindhardt, 1913.
14. Il s'agit ici des unités de volumes (les voxels) activées au cours d'une expérience de neuro-imagerie. L'activation des mêmes voxels au cours de l'exécution et de la simulation ne signifie pas nécessairement qu'il s'agit des mêmes neurones.
15. Decety *et al.*, 1994 ; Ehrsson *et al.*, 2003.
16. Fadiga *et al.*, 1995 ; Pascual-Leone *et al.*, 1995 ; DeCharms *et al.*, 2003.
17. Velliste *et al.*, 2008.
18. Boulenger *et al.*, 2006 ; Jeannerod, 2008b.
19. Kosslyn *et al.*, 1993.
20. Comme l'ont mis en évidence les travaux de David Perrett depuis les années 1980, la région du sillon temporal supérieur (STS) est spécialisée dans la détection des mouvements produits par un congénère : mouvements des yeux, de la face, de la tête, etc. (Perrett *et al.*, 1989). Plus récemment, d'autres travaux ont mis en évidence dans la région occipitale latérale (en arrière du STS) l'existence d'une *extra-striate body area* (EBA) où sont représentés les mouvements des membres et de l'ensemble du corps.
21. Decety *et al.*, 1997.
22. Johansson, 1973 ; Grèzes *et al.*, 2004.
23. Gibson, 1979.
24. Stevens *et al.*, 2000.
25. Paccalin et Jeannerod, 2000. Le téléspectateur qui, regardant un match de rugby, « court » en même temps que les joueurs peut s'essouffler (ou faire une crise cardiaque) si la course simulée est trop rapide.
26. Calvo-Merino *et al.*, 2005.
27. Martin, 1991.

28. Lipps, 1903.
29. Gallese et Goldman, 1998. Pour une critique de cette thèse, voir Jacob et Jeannerod, 2003.
30. Kandel *et al.*, 2000.
31. Iacoboni *et al.*, 2004 ; Shubotz et von Cramon, 2002.
32. Freud, 1905.

CHAPITRE 5

La planification de l'action

1. Ce sont les *basic actions* ou les *elementary actions*, termes utilisés par des auteurs comme Davidson pour les définir. Voir Davidson, 1973.
2. La pathologie frontale relève en partie de la classique « dissociation automatico-volontaire » bien connue des neurologues. C'est ainsi qu'un patient incapable d'exécuter une action simple sur commande l'exécutera correctement de manière automatique lorsque l'occasion s'en présentera dans le contexte habituel. Cette dissociation s'observe fréquemment dans des syndromes neurologiques causés par des lésions corticales (aphasie, apraxie, etc.).
3. Voir Shallice, 1988. D'autres tests sont utilisés pour observer les capacités « exécutives » chez les patients frontaux : capacité à adapter sa stratégie, à changer de règle. Un de ces tests est le Wisconsin Card Sorting Test, introduit par Brenda Milner en 1963 (Milner, 1963).
4. Grafman et Krueger, 2006.
5. Habib et Poncet, 1988 ; DeLange *et al.*, 2004. On utilise également le terme « akinésie psychique ». Ces états se différencient du tableau de la dépression par l'absence, chez les patients frontaux, de sentiment d'autodépréciation, caractéristique majeure des états dépressifs. La plupart des éléments de ces tableaux cliniques font partie du cadre plus général des « déficits moteurs de haut niveau » (*higher order motor disorders*, HOMD) et relèvent de lésions impliquant non seulement différentes régions du cortex préfrontal, mais également les ganglions de la base. On peut trouver une revue complète de cette question dans Manes et Leigarda, 2005.
6. Frith *et al.*, 1991.
7. Badre, 2008.
8. Koechlin *et al.*, 2003 ; Botwinick, 2008 ; Fuster, 2001.
9. Jacobsen *et al.*, 1935. Pour un historique plus complet de la découverte du rôle du lobe frontal, voir Jeannerod, 1996.
10. Mishkin *et al.*, 1969 ; Passingham, 1975.
11. Baddeley, 1986.
12. Luria, 1966 ; Shallice, 1988. Le concept de schéma utilisé ici est voisin de celui des schémas moteurs d'Arbib évoqués dans un chapitre précédent. Les schémas selon Shallice ont un contenu moins détaillé, plus représentationnel que ceux d'Arbib.
13. Shallice, *op. cit.*, p. 422-423 de la traduction française.

14. Le rôle du réseau d'interconnexion incluant les aires corticales associatives et le thalamus dans le traitement conscient de l'information a fait l'objet d'une modélisation neurocomputationnelle (Dehaene *et al.*, 2003).
15. Hikosaka et Wurtz, 1989 ; Kermadi et Joseph, 1995.
16. Seitz et Roland, 1992.
17. Dominey et Jeannerod, 1997.
18. Schultz *et al.*, 1997.
19. Schroeder, 2004.
20. Bechara, 2006.
21. Damasio, 1994.
22. Camille *et al.*, 2004.
23. Greene *et al.*, 2001.
24. Ferrier, 1876.
25. Lhermitte, 1983. D'autres formes d'imitation compulsive (échopraxie, écholalie) peuvent s'observer dans d'autres pathologies, en particulier chez des patients autistes. Il existe par ailleurs une pathologie des mouvements « involontaires », dont une des manifestations les plus spectaculaires est la « maladie des tics » décrite par le neurologue G. Gilles de La Tourette. Les sujets atteints de cette affection présentent des mouvements qu'ils ne peuvent contrôler (mouvements des membres, de la face, émission de cris ou de mots scatologiques). Ils sont conscients de ces mouvements, en éprouvent de la gêne, mais les attribuent à une cause pathologique indépendante de leur volonté. Pour une description de cas cliniques, voir M. Jeannerod, *L'Homme sans visage*, 2006c, p. 76-81.
26. Ingvar et Franzen, 1975.
27. Brass *et al.*, 2001.

CHAPITRE 6

Le passage à l'acte

1. Requin *et al.*, 1977.
2. Bonnet *et al.*, 1998.
3. Grey Walter *et al.*, 1964 ; Kornhuber et Deecke, 1965.
4. Libet *et al.*, 1982.
5. Kilner *et al.*, 2004.
6. Eccles, 1979/1981, p. 255.
7. Libet *et al.*, 1983. Libet, après une carrière dans le domaine de la neurophysiologie cellulaire au cours de laquelle il avait collaboré avec Eccles, s'était intéressé à la neurophysiologie clinique et en particulier aux effets subjectifs des stimulations cérébrales pratiquées chez des patients de neurochirurgie.
8. Libet *et al.*, 1983 ; voir aussi Libet, 1985, 2004.
9. Haggard et Heimer, 1999.
10. Des doutes ont cependant été émis sur la validité des délais rapportés par Libet. En effet, si on tient compte du temps mis par le sujet pour traiter l'information visuelle de la position du point lumineux sur le cadran, l'instant W recule et se trouve nettement moins en retard par rapport au début du poten-

tiel de préparation. Il ne peut donc être exclu que la prise de conscience de l'intention (l'instant W) soit plus ou moins contemporaine du potentiel de préparation. Cette rectification des délais rapportés par Libet, si elle devait être faite, ne changerait pas les données du problème : comme on va le voir en effet, les phénomènes physiologiques annonciateurs de l'action spontanée ont eux aussi reculé dans le temps, jusqu'à plusieurs secondes avant l'instant W dans certaines expériences récentes.

11. Frith *et al.*, 1991.
12. Touge *et al.*, 1995.
13. Lau *et al.*, 2004 ; Haynes *et al.*, 2007.
14. Fried *et al.*, 1991.
15. Pour la distinction entre akinésie, apathie, mutisme akinétique, etc., consulter Manes et Leigarda, 2005.
16. Nikulin *et al.*, 2008.
17. Voir Libet, 2004.
18. Voir à ce sujet la discussion suivant l'article de Libet dans *Behavioral and Brain Sciences* (Libet, 1985).
19. Libet, 2004, p. 142.

CHAPITRE 7

La conscience dans l'action

1. Castiello *et al.*, 1991.
2. Jacob et Jeannerod, 2003.
3. LeDoux, 1998.
4. Libet, 1992, p. 264–265.
5. Ungerleider et Mishkin, 1982 ; Milner et Goodale, 1995 ; Jacob et Jeannerod, 2003.
6. Humphrey et Weiskrantz, 1967.
7. Weizkrantz *et al.*, 1974 ; Weizkrantz, 1986 ; Perenin et Rossetti, 1996.
8. Agliotti *et al.*, 1995.
9. Stratton, 1896 ; Held, 1961.
10. Nielsen, 1963.
11. Nielsen, 1965.
12. Fournier et Jeannerod, 1998 ; Slachewsky *et al.*, 2001 ; Knoblich et Kircher, 2004.
13. Baars, 1993.
14. Le terme de « spoonérisme » fait référence au révérend Spooner, chapelain d'un collège à Oxford, célèbre pour ses sermons qui étaient émaillés de jeux de mots involontaires.
15. Voir le chapitre 3.
16. Voir Cole et Paillard, 1995. Le terme « haptique » est formé à partir d'un mot grec qui signifie « tangible » ou « palpable ».
17. Lafargue *et al.*, 2003.
18. Fournier *et al.*, 2002.
19. Velmans, 1991.

CHAPITRE 8

La conscience minimale de soi

1. Gallagher, 2000.
2. Botvinick et Cohen, 1998.
3. Lenggenhager *et al.*, 2007.
4. Lackner et Levine, 1979.
5. Bahrick et Watson, 1985.
6. Van den Bos et Jeannerod, 2002.
7. Cole et Paillard, 1995.
8. Voir Wegner, 2002.
9. Ramachandran et Hirstein, 1998.
10. Flor *et al.*, 1995.
11. Giraux et Sirigu, 2003.
12. Farrer *et al.*, 2003.
13. Leube *et al.*, 2003.
14. Ehrsson *et al.*, 2004.
15. Marcel, 2003.
16. Haggard *et al.*, 2002.

CHAPITRE 9

La conscience d'être l'auteur de ses propres actions

1. « Il est de soi si évident que c'est moi qui doute, qui entends et qui désire qu'il n'est pas besoin de rien ajouter pour l'expliquer. » René Descartes, 2^e Méditation.
2. Shoemaker, 1996 ; Jacob, 2004.
3. Janet, 1937 ; Schneider, 1955.
4. Je me limite ici volontairement aux symptômes en rapport avec l'action, souvent décrits comme des symptômes « positifs ». Le tableau symptomatique peut aussi comporter des symptômes « négatifs » : émoussement des affects, appauvrissement du discours, apathie, aboulie, asociabilité.
5. Frith, 1992 ; Feinberg, 1978.
6. Pour une discussion détaillée de ces deux explications, voir Jeannerod et Pacherie, 2003 ; Pacherie *et al.*, 2006.
7. Ey, 1934.
8. Spence, 1996.
9. Daprati *et al.*, 1997 ; Franck *et al.*, 2001.
10. Spence *et al.*, 1997 ; Whealey *et al.*, 2004.
11. Farrer *et al.*, 2004.
12. Dierks *et al.*, 1999.
13. Ingvar et Franzen, 1974.
14. On a pu enregistrer des contractions de faible intensité des muscles du tractus vocal au cours des hallucinations acoustico-verbales, qui pourraient donner naissance à des réafférences proprioceptives. Toutefois, ce phénomène n'a été

observé que chez un petit nombre de patients (David, 1994). Il n'en reste pas moins que les voix des schizophrènes constituent une forme exagérée de simulation motrice du langage intérieur, comme si le processus de la pensée verbale obéissait aux mêmes mécanismes que ceux de la représentation de l'action (voir chapitre 10, note 2). Les patients peuvent faire cesser leurs voix, paraît-il, en gardant la bouche grande ouverte, ce qui s'expliquerait par une compétition entre des commandes motrices simulées de sens opposé.

15. Blanke, 2008.

16. Blanke *et al.*, 2002.

17. Hécaen et Ajuriaguerra, 1952. Ces manifestations cliniques ont été exploitées dans des œuvres littéraires. Voir en particulier l'utilisation de l'autoscopie qui est faite par Alfred de Musset dans son poème *La Nuit de décembre*. Un cas très frappant d'attribution négative est décrit par Guy de Maupassant dans *Le Horla*.

18. Berti *et al.*, 2005.

19. Della Sala et Marchetti, 2005.

20. Obeso *et al.*, 1982.

21. Coltheart, 2007.

22. Le critère de « rapportabilité » est fréquemment utilisé pour caractériser un état conscient : ce qui est conscient est, d'une manière ou d'une autre, rapportable. Le fait de pouvoir rapporter verbalement le contenu d'un état mental par introspection donne du même coup à l'introspection une validité pour l'étude, voire la mesure de cet état mental.

CHAPITRE 10

Vouloir et avoir voulu

1. Voir Gauchet, 1992.

2. Eccles, 1979 ; Popper et Eccles, 1977. Cette discussion est retracée dans Jeannerod, 2004.

3. Je retiendrai pour les définir le terme de « sentiment » malgré son caractère polysémique et faute de trouver une meilleure traduction du terme anglais de *feeling*.

4. Sans l'épouser entièrement, je ne peux m'empêcher d'évoquer ici la théorie qui voudrait faire des actes mentaux et de la pensée des formes d'activité motrice, et donc justiciables des mêmes processus d'autoattribution que les actions. Voir Feinberg, 1978.

5. Bayne et Levy, 2006 ; Baumeister, 2002.

6. Raichle *et al.*, 2001 ; Goldberg *et al.*, 2008.

7. Pavlov, 1927/1977, p. 217.

8. Une analyse du sens commun du mot « volonté » peut ici se révéler utile pour mieux cerner le contenu de l'état mental de vouloir. Cette analyse peut être faite au moyen d'un outil informatique, fondé sur le « calcul du sens » d'un mot et de ses synonymes, c'est-à-dire en mesurant la distance entre différents synonymes et en regroupant ceux qui sont les plus proches les uns des autres (Ji *et al.*, 2003 ; consulter www.isc.cnrs.fr). Les synonymes du mot volonté se

répartissent en plusieurs groupes. Dans un premier groupe, la volonté côtoie le bon plaisir, le caprice, le choix, la fantaisie, le souhait, le désir (lorsqu'on parle des « quatre volontés » de quelqu'un) ; un autre groupe fait référence au dessein, à la disposition, l'idée, l'initiative, l'intention ; un troisième inclut les termes de courage, décision, détermination, effort, fermeté, obstination, persévérance, résolution, énergie. Ce qui surprend le plus dans cette analyse du sens de termes utilisés dans le langage courant, c'est que la volonté, si elle apparaît bien comme une qualité que l'on attribue à l'état mental de vouloir, n'apparaît pas comme une force causale qui déterminerait la réalisation de l'action voulue. La volonté ne renvoie pas à une action donnée, elle ne fait pas référence à un but précis. Le but d'une action est l'objet d'un plan, d'une intention qui décrit les moyens à mettre en œuvre pour y parvenir ; la volonté, elle, traduit la capacité à mobiliser des ressources telles que ce processus puisse avoir lieu. Autrement dit, une action volontaire n'est pas une action déclenchée par l'état mental de vouloir et dont la cause serait la « volonté » : c'est seulement une action qui est exécutée en conformité avec une délibération ou un choix.

9. Ribot, 1883. Un autre de ces auteurs est J. Dallemagne : « Les processus cérébraux marqués de conscience ne sont qu'une très minime partie de ceux qui se produisent dans ces régions supérieures, où la conscience a coutume d'intervenir. Nous réfléchissons, associons, classons, synthétisons dans une mesure bien supérieure à celle que nous fournit la conscience. [...] Quand la volonté éclate spontanément, cette spontanéité ne nous apparaît telle que par suite du caractère inconscient des opérations qui l'ont précédée. » (Dallemagne, 1887, p. 117-118.)

10. Ribot, 1883, p. 8-9.

11. Voir à ce sujet LeDoux, 1996.

12. Wegner, 2002, p. 65.

13. Johannes Engelkamp a mis en évidence le rôle de ce qu'il appelle *enactment*, c'est-à-dire de la trace laissée par l'exécution d'un acte moteur dans l'acquisition et le maintien en mémoire des événements qui entourent cet acte. Voir Engelkamp, 1998.

14. Milner *et al.*, 1968.

15. Festinger, 1957.

16. Nisbett et Wilson, 1977, p. 248.

17. Schneider, 2006 ; Paus, 2001 ; Carter *et al.*, 1998 ; Bush *et al.*, 2000. Dans la dépression, ce mécanisme cesse de fonctionner : l'érousement affectif ne permet plus l'étiquetage des actions volontaires, ce qui entraîne à la fois l'aboulie, l'autodépréciation et la perte de l'estime de soi.

Épilogue

1. Dennett, 1991.

2. Knoblich et Prinz, 2001.

3. Dennett, 1991, p. 313-314.

Références bibliographiques

- AGLIOTI, S., DESOUSA, J. F. X. & GOODALE, M. A. (1995), « Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand », *Current Biology*, 5, p. 679-685.
- ALLAMI, N., PAULIGNAN, Y., BROVELLI, A. & BOUSSAOU, D. (2008), « Visuomotor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice », *Experimental Brain Research*, 184, p. 105-113.
- ARBIB, M. A. (1981), « Perceptual structures and distributed motor control », in V. B. Brooks (éd.), *Handbook of Physiology, section I : The nervous system, vol. 2 : Motor control*, Baltimore, Williams and Wilkins, p. 1449-1480.
- ARBIB, M. A. & HESSE, M. B. (1986), *The Construction of Reality*, Cambridge, Cambridge University Press.
- BAARS, B. J. (1993), « Why volition is a foundation issue for psychology », *Consciousness and Cognition*, 2, p. 281-309.
- BADDELEY, A. D. (1986), *Working Memory*, Oxford, Clarendon Press.
- BADRE, D. (2008), « Cognitive control, hierarchy, and the rostro-caudal organization of the frontal lobes », *Trends in Cognitive Science*, 12, p. 193-200.
- BANDLER, R. (1988), « Brain mechanisms of aggression as revealed by electrical and chemical stimulation : Suggestion of a central role for the midbrain periaqueductal grey region », *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*, 13, p. 67-154.
- BAHRICK, L. E. & WATSON, J. S. (1985), « Detection of intermodal proprioceptive-visual contingency as a potential basis of self-perception in infancy », *Developmental Psychology* 21, p. 963-973.
- BARONE, P. & JOSEPH, J. P. (1989), « Prefrontal cortex and spatial sequencing in macaque monkey », *Experimental Brain Research*, 78, p. 447-464.
- BARTLETT, F. C. (1932), *Remembering : A study in experimental and social psychology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- BASTIAN, C. (1897), « The “muscular sense”, its nature and cortical localization », *Brain*, 10, p. 1-137.
- BAUMEISTER, R.F. (2002), « Ego-depletion and self-control failure. An energy model of the self's executive function », *Self and Identity*, 1, p. 129-136.
- BAYNE, T. & LEVY, N. (2006), « The feeling of doing : Deconstructing the phenomenology of agency », in N. Sebanz & W. Prinz (éd.), *Disorders of Volition*, Cambridge, MIT Press, p. 49-68.

- BECHARA, A. (2006), « Broken willpower. Impaired mechanisms of decision making and impulse control in substance abusers », in N. Sebanz & W. Prinz (éd.), *Disordes of volition*, Cambridge, MIT Press, p. 397-418.
- BELL, C. (1826), « On the nervous circle which connects the voluntary muscles with the brain », *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 116, p. 163-173.
- BERNSTEIN, N. (1967), *The Coordination and Regulation of Movements*, Oxford, Pergamon Press.
- BERTI, A., BOTTINI, G., GANDOLA, M., PIA, L., SMANIA, M., STRACCIARI, A., CASTIGLIONI, I., VALLAR, G. & PAULESU, E. (2005), « Shared cortical anatomy for motor awareness and motor control », *Science*, 309, p. 488-491.
- BINET, A. (1886), *La Psychologie du raisonnement. Recherches expérimentales par l'hypnotisme*, Paris, Alcan.
- BIZZI, E., KALIL, R. E. & TAGLIASCO, V. (1971), « Eye-head coordination in monkeys. Evidenced for a centrally patterned organization », *Science*, 173, p. 452-454.
- BLAKEMORE, S. J., FRITH, C. & WOLPERT, D. (1999), « Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli », *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, p. 551-559.
- BLANKE, O., ARZY, S. & LANDIS, T. (2008), « Illusory perceptions of the human body and self », in G. Goldenberg & B. Miller (éd.), *Handbook of Clinical Neurology. Vol. 88 : Neuropsychology and behavioral neurology*, Elsevier, p. 429-458.
- BLANKE, O., ORTIGUE, S., LANDIS, T. & SEECK, M. (2002), « Stimulating illusory own-body perceptions. The part of the brain that can induce out-of-body experiences has been located », *Nature*, 419, p. 269.
- BLANKE, O., LANDIS, T., SPINELLI, L. & SEECK, M. (2004), « Out-of-body experience and autopsy of neurological origin », *Brain*, 127, p. 243-258.
- BONNET, M., DECETY, J., REQUIN, J. & JEANNEROD, M. (1997), « Mental simulation of an action modulates the excitability of spinal reflex pathways in man », *Cognitive Brain Research*, 5, p. 221-228.
- BOTVINICK, M. M. (2008), « Hierarchical models of behavior and prefrontal function », *Trends in Cognitive Science*, 12, p. 201-208.
- BOTVINICK, M. M. & COHEN, J. (1998), « Rubber hands "feel" touch that eyes see », *Nature*, 391, p. 756.
- BOULENGER, V., ROY, A. C., PAULIGNAN, Y., DEPPEZ, V., JEANNEROD, M. & NAZIR, T. (2006), « Cross-talk between language processes and overt motor behaviour in the first 200 msec of processing », *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, p. 1607-1615.
- BOUSSAOU, D., UNGERLEIDER, L. & DESIMONE, R. (1990), « Pathways for motion analysis : Cortical connections of the medial superior temporal sulcus and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque monkey », *Journal of Comparative Neurology*, 296, p. 462-495.
- BRASS, M., ZYSSET, S. & CRAMON, Y. von (2001a), « The inhibition of imitative response tendencies », *NeuroImage*, 14, p. 1416-1423.
- BUSH, G., LUU, P. & POSNER, M. I. (2000), « Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex », *Trends in Cognitive Science*, 6, p. 215-222.

- CALVO-MERINO, B., GLASER, D. E., GRÈZES, J., PASSINGHAM, R. E. & HAGGARD, P. (2005), « Action observation and acquired motor skills : An fMRI study with expert dancers », *Cerebral Cortex*, 15, p. 1243-1249.
- CAMILLE, N., CORICELLI, G., SALLET, J., PRADAT-DIEHL, P., DUHAMEL, J. R. & SIRIGU, A. (2004), « The involvement of the orbitofrontal cortex in the experience of regret », *Science*, 304, p. 1167-1170.
- CARTER, C. S., BRAVER, T. S., BARCH, D. M., BOTWINICK, M. M., NOLL, D. & COHEN, J. D. (1998), « Anterior cingulate cortex, error detection and the on-line monitoring of performance », *Science*, 280, p. 747-749.
- CASTIELLO, U., PAULIGNAN, Y. & JEANNEROD, M. (1991), « Temporal dissociation of motor responses and subjective awareness. A study in normal subjects », *Brain*, 114, p. 2639-2655.
- CHARCOT, J. M. & PITRES, A. (1895), *Les Centres moteurs corticaux chez l'homme*, Paris, Rueff et Cie.
- COLE, J. & PAILLARD, J. (1995), « Living without touch and peripheral information about body position and movement : Studies with deafferented subjects », in Bermudez J. L., Marcel A. & Eilan N. (éd.), *The Body and the Self*, Cambridge (Mass.), MIT Press, p. 245-266.
- COLTHEART, M. (2007), « Cognitive neuropsychiatry and delusional belief », *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 60, p. 1041-1062.
- CUSHING, H. (1909), « A note upon the faradic stimulation of the postcentral gyrus in conscious patients », *Brain*, 32, p. 44-53.
- DALLEMAGNE, J. (1887), *Physiologie de la volonté*, Paris, Masson.
- DAMASIO, A. R. (1994), *Descartes'Error. Emotion, reason and the human brain*, New York, Putnam Books. Trad. fr. : *L'Erreur de Descartes. La raison des émotions*, Paris, Odile Jacob, 1995.
- DAPRATI, E., FRANCK, N., GEORGIEFF, N., PROUST, J., PACHERIE, E., DALERY, J. & JEANNEROD, M. (1997), « Looking for the agent. An investigation into consciousness of action and self-consciousness in schizophrenic patients », *Cognition*, 65, p. 71-86.
- DAVID, A. S. (1994), « The neuropsychological origin of auditory hallucinations », in A. S. David, J. C. Cutting (éd.), *The Neuropsychology of Schizophrenia*, Hove, Lawrence Erlbaum, p. 269-313.
- DAVIDSON, D. (1973), « Freedom to act », in T. Honderich (éd.), *Essays on Freedom of Action*, Londres, Routledge.
- DECETY, J. & JEANNEROD, M. (1996), « Fitts'law in mentally simulated movements », *Behavioral Brain Research*, 72, p. 127-134.
- DECETY, J., JEANNEROD, M., GERMAIN, M. & PASTENE, J. (1991), « Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort », *Behavioural Brain Research*, 42, p. 1-5.
- DECHARMS, R. C., CHRISTOFF, K., GLOVER, G. H., PAULY, J. M., WHITFIELD, S. & GABRIELI, J. D. E. (2004), « Learned regulation of spatially localized brain activation during real-time fMRI », *NeuroImage*, 21, p. 436-443.
- DE LANGE, F. P., KALKMAN, J. S., BLEIJENBERG, G., HAGOORT, P., VAN DER WERT, S. B., VAN DER MEER, J. W. M. & TONI, I. (2004), « Neural correlates of the chronic fatigue syndrome. An fMRI study », *Brain*, 127, p. 1948-1957.

- DELLA SALA, S. & MARCHETTI, C. (2005), « Anarchic hand », in H. J. Freund, M. Jeannerod, M. Hallett & R. Leiguarda (éd.), *Higher Order Motor Disorders*, Oxford, Oxford University Press, p. 292-301.
- DENNETT, D. C. (1991), *Consciousness Explained*, Little, Brown Co. Trad. fr. : *La Conscience expliquée*, Paris, Odile Jacob, 1993.
- DIERKS, T., LINDEN, D. E. J., JANDL, M., FORMISANO, E., GOEBEL, R., LANFERMAN, H. & SINGER, W. (1999), « Activation of the Heschl's gyrus during auditory hallucinations », *Neuron*, 22, p. 615-621.
- DI PELLEGRINO, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. & RIZZOLATTI, G. (1992), « Understanding motor events : A neurophysiological study », *Experimental Brain Research*, 91, p. 176-182.
- DOMINEY, P. F. & JEANNEROD, M. (1997), « Contribution of frontostriatal function to sequence learning in Parkinson's disease. Evidence for dissociable systems », *NeuroReport*, 8, p. 3-9.
- DUCHENNE DE BOULOGNE, G. (1862), *L'Électrisation localisée. Son application à la pathologie et à la thérapeutique*. Paris, Baillière.
- ECCLES, J. C. (1979), *The Human Mystery*, Berlin, Springer. Trad. fr. : *Le Mystère humain*, Bruxelles, Mardaga, 1981.
- EHRSSON, H., GEYER, S. & NAITO, E. (2003), « Imagery of voluntary movements of fingers, toes and tongue activates corresponding body-part specific motor representations », *Journal of Neurophysiology*, 90, p. 3304-3316.
- EHRSSON, H., SPENCE, S. & PASSINGHAM, R. E. (2004), « That's my hand ! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb », *Science*, 305, p. 875-877.
- ENGELKAMP, J. (1998), *Memory for Actions*, Hove, Psychology Press.
- EVARTS, E. V. (1968), « Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement », *Journal of Neurophysiology*, 31, p. 14-27.
- EY, H. (1934), *Hallucinations et délires. Les formes hallucinatoires de l'automatisme mental*, Paris, Alcan.
- FADIGA, L., FOGASSI, L., PAVESI, G. & RIZZOLATTI, G. (1995), « Motor facilitation during action observation. A magnetic stimulation study », *Journal of Neurophysiology*, 73, p. 2608-2611.
- FARRER, C., FRANCK, N., GEORGIEFF, N., FRITH, C. D., DECETY, J. & JEANNEROD, M. (2003), « Modulating the experience of agency : A PET study », *NeuroImage*, 18, p. 324-333.
- FARRER, C., FRANCK, N., GEORGIEFF, N., FRITH, C. D., DECETY, J., GEORGIEFF, N., D'AMATO, T. & JEANNEROD, M. (2004), « Neural correlates of action attribution in schizophrenia », *Psychiatry Research : Neuroimaging*, 131, p. 31-44.
- FEINBERG, I. (1978), « Efference copy and corollary discharge. Implications for thinking and its disorders », *Schizophrenia Bulletin*, 4, p. 636-640.
- FELDMAN, A. G. (1981), « The composition of central programs subserving horizontal eye movements », *Biological Cybernetics*, 42, p. 107-116.
- FERRIER, D. (1876), *The Functions of the Brain*, Londres, Smith Elder. Trad. fr. : *Les Fonctions du cerveau*, Paris, Baillière, 1878.
- FESTINGER, L. (1957), *Cognitive Dissonance*, Stanford (Cal.), Stanford University Press.

- FINK G. R., MARSHALL, J. C., HALLIGAN, P. W., FRITH, C. D., DRIVER, J., FRAKOWIACK, R. S. J. & DOLAN R. J. (1999), « The neural consequences of conflict between intention and the senses », *Brain*, 122, p. 497-512.
- FITTS, P. M. (1954), « The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement », *Journal of Experimental Psychology*, 47, p. 381-391.
- FLOR, H., ELBERT, T., KNECHT, S., WEINBRUCH, C., PANTEV, C., BIRBAUMER, N., LARBIG, W. & TAUB, E. (1995), « Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation », *Nature*, 375, p. 482-484.
- FOERSTER, O. (1936), « The motor cortex in man in the light of Hughlings Jackson's doctrines », *Brain*, 59, p. 135-149.
- FOGASSI, L., FERRARI, P. F., GESIERICH, B., ROZZI, S., CHERSI, F. & RIZZOLATTI, G. (2005), « Parietal lobe : From action organization to intention understanding », *Science*, 308, p. 662-666.
- FOURNERET, P. & JEANNEROD M. (1998), « Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects », *Neuropsychologia*, 36, p. 1133-1140.
- FOURNERET, P., PAILLARD, J., LAMARRE, Y., COLE, J. & JEANNEROD, M. (2002), « Lack of conscious recognition of one's own actions in a haptically deafferented patient », *NeuroReport*, 13, p. 541-547.
- FRAK, V. G., PAULIGNAN, Y. & JEANNEROD, M. (2001), « Orientation of the opposition axis in mentally simulated grasping », *Experimental Brain Research*, 136, p. 120-127.
- FRANCK, N., FARRER, C., GEORGIEFF, N., MARIE-CARDINE, M., DALERY, J., D'AMATO, T. & JEANNEROD, M. (2001), « Defective recognition of one's own actions in patients with schizophrenia », *American Journal of Psychiatry*, 158, p. 454-459.
- FREUD, S. (1895/1973), « Esquisse d'une psychologie scientifique », traduction française, in *La Naissance de la psychanalyse*, Paris, Presses universitaires de France, 3^e éd., p. 307-396.
- FREUD, S. (1905), *Der Witz und seine Beziehung zum Unbewussten*, Leipzig, Deuticke. Trad. fr. : *Le Mot d'esprit et sa relation avec l'inconscient*, Paris, Gallimard, 1988.
- FRIED, I., KATZ, A., MCCARTHY, G., SASS, K. J., WILLIAMSON, P., SPENCER, S. S. & SPENCER, D. D. (1991), « Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation », *Journal of Neuroscience*, 11, p. 3656-3666.
- FRIED, I., WILSON, C. L., MACDONALD, K. A. & BEHNKE, E. J. (1998), « Electric current stimulates laughter », *Nature*, 391, p. 650.
- FRITH, C. D. (1992), *The Cognitive Neuropsychology of Schizophrenia*, Hove, Lawrence Erlbaum Associates.
- FRITH, C. D., FRISTON, K., LIDDLE, P. F. & FRACKOWIAK, R. S. J. (1991), « Willed action and the prefrontal cortex in man. A study with PET », *Proceedings of the Royal Society*, 244, p. 241-246.
- FUNAHASHI, S., BRUCE, C. J. & GOLDMAN-RAKIC, P. S. (1989), « Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex », *Journal of Neurophysiology*, 61, p. 331-349.

- FUSTER, J. M. (1989), *The Prefrontal Cortex. Anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*, New York, Raven.
- FUSTER, J. M. (2001), « The prefrontal cortex. An update : Time is of the essence », *Neuron*, 30, p. 319-333.
- GALLAGHER, S. (1995), « Body schema and intentionality », in J. L. Bermudez, A. Marcel & N. Eilan (éd.), *The Body and the Self*, Cambridge (Mass.), MIT Press, p. 225-244.
- GALLAGHER, S. (2000), « Philosophical conceptions of the self: Implications for cognitive science », *Trends in Cognitive Science*, 4, p. 14-21.
- GALLAGHER, S. (2008), *Brainstorming. Views and interviews on the mind*, Charlottesville, Imprint Academic.
- GALLAGHER, S. & JEANNEROD, M. (2002), « From action to interaction », *Journal of Consciousness Studies*, 9, p. 3-26.
- GALLESE, V. & GOLDMAN, A. (1998), « Mirror neurons and the simulation theory of mind reading », *Trends in Cognitive Science*, 2, p. 493-501.
- GALLISTEL, C. R. (1980), *The Organization of Action. A new synthesis*, Hillsdale, Erlbaum.
- GANDEVIA, S. G. & MCCLOSKEY, D. I. (1977), « Changes in motor commands, as shown by changes in perceived heaviness, during partial curarization and peripheral anaesthesia in man », *Journal of Physiology*, 272, p. 673-689.
- GANDEVIA, S. C. (1982), « The perception of motor commands of effort during muscular paralysis », *Brain*, 105, p. 151-159.
- GANDEVIA, S. C. (1987), « Roles for perceived voluntary commands in motor control », *Trends in Neuroscience*, 10, p. 81-85.
- GANDEVIA, S. C. & ROTHWELL, J. (1987), « Knowledge of motor commands and the recruitment of human motoneurons », *Brain*, 110, p. 1117-1130.
- GAUCHET, M. (1992), *L'Inconscient cérébral*, Paris, Seuil.
- GEORGOPOULOS, A. P., LURITO, J. T., PETRIDES, M., SCHWARTZ, A. B. & MASSEY, J. (1989), « Mental rotation of the neuronal population vector », *Science*, 243, p. 234-236.
- GIBSON, J. J. (1979), *The Ecological Approach to Visual Perception*, Boston, Houghton-Mifflin.
- GIRAUX, P. & SIRIGU, A. (2003), « Illusory movements of the paralyzed limb restore motor cortex activity », *NeuroImage*, 20, p. 107-111.
- GIRAUX, P., SIRIGU, A., SCHNEIDER, F. & DUBERNARD, J. M. (2000), « Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands » *Nature Neuroscience*, 4, p. 691-692.
- GOLDBERG, I., ULLMAN, S. & MALACH, R. (2008), « Neuronal correlates of "free will" are associated with regional specialization in the human intrinsic/default network », *Consciousness and Cognition*, 17, p. 587-601.
- GOLDMAN-RAKIC, P. S. (1995), « Architecture of the prefrontal cortex and the central executive », in J. Grafman, K. Hollyoak & F. Boller (éd.), *Structure and Functions of the Human Prefrontal Cortex*, Annals of the New York Academy of Sciences, 279, p. 71-83.
- GRAFMAN, J. & KRUEGER, F. (2006), « Volition and the human prefrontal cortex », in N. Sebanz & W. Prinz (éd.), *Disorders of Volition*, Cambridge (Mass.), MIT Press, p. 346-371.

- GREENE, J. D., NYSTROM, L. E., ENGELL, A. D., DARLEY, J. M. & COHEN, J. D. (2004), « The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment », *Neuron*, 44, p. 389-400.
- GRÈZES, J., FRITH, C. D. & PASSINGHAM, R. E. (2004), « Inferring false beliefs from the actions of oneself and others », *NeuroImage*, 21, p. 744-750.
- GREY WALTER, W., COOPER, R., ALDRIDGE, V. J., MCCALLUM, W. C. & WINTER, A. L. (1964), « Contingent negative variation : An electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain », *Nature*, 203, p. 380-384.
- GRILLNER, S. (1985), « Neurobiological basis of rhythmic motor acts in vertebrates », *Science*, 228, p. 143-149.
- GRUNBAUM, A. S. F. & SHERRINGTON, C. S. (1903), « Observations on the physiology of the cerebral cortex of the anthropoid apes », *Proceedings of the Royal Society*, 72, p. 62-65.
- HABIB, M. & PONCET, M. (1988), « Loss of vitality, of interest and of the affect (athymhormia syndrome) in lacunar lesions of the corpus striatum », *Revue neurologique*, 144, p. 571-577.
- HAGGARD, P. & HEIMER, M. (1999), « On the relation between brain potentials and the awareness of voluntary movements », *Experimental Brain Research*, 126, p. 128-133.
- HAGGARD, P. & WHITFORD, B. (2004), « Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression », *Cognitive Brain Research*, 19, p. 52-58.
- HAGGARD, P., CLARK, S. & KALOGERAS, J. (2002), « Voluntary action and conscious awareness », *Nature Neuroscience*, 5, p. 282-285.
- HAMILTON, A. & GRAFTON, S. (2006), « Goal representation in human anterior intraparietal sulcus », *Journal of Neuroscience*, 26, p. 1133-1137.
- HAYNES, J. D., SAKAI, K., REES, G., GILBERT, S., FRITH, C. & PASSINGHAM, R. E. (2007), « Reading hidden intentions in the human brain », *Current Biology*, 17, p. 323-328.
- HEAD, H. (1920), *Studies in Neurology*, Londres, Hodder and Stoughton.
- HÉCAEN, H. & AJURIAGUERRA, J. de (1952), *Méconnaissances et hallucinations corporelles*, Paris, Masson.
- HEILMAN, K., ROTH, L. J. G. & VALENSTEIN, E. (1982), « Two forms of ideomotor apraxia », *Neurology*, 32, p. 342-346.
- HELD, R. (1961), « Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination », *Journal of Nervous and Mental Diseases*, 132, p. 26-32.
- HELMHOLTZ, H. (1860), *Handbuch der physiologischen Optik*, Hambourg, Voss. Trad. fr. : *Optique physiologique*, Paris, Masson, 1867.
- HIKOSAKA, O. & WURTZ, R. H. (1989), « The basal ganglia », in R. H. Wurtz & M. E. Goldberg (éd.), *The Neurobiology of Saccadic Eye Movements*, Amsterdam, Elsevier, p. 257-281.
- HOLMES, G. (1922), « The Croonian Lectures on the clinical symptoms of cerebellar disease and their interpretation », *The Lancet*. Repris in C. G. Phillips (éd.), *Selected Papers of Gordon Holmes*, Oxford, Oxford University Press, 1979, p. 186-247.
- HUMPHREY, N. K. & WEISKRANTZ, L. (1967), « Vision in monkeys after removal of the striate cortex », *Nature*, 215, p. 595-597.

- IACOBONI, M., MOLNAR-SZAKACS, I., GALLESE, V., BUCCINO, G., MAZZIOTTA, J. C. & RIZZOLATTI, G. (2005), « Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system », *PLoS Biology*, 3, p. 529-535.
- INGVAR, D. H. & FRANZEN, G. (1974), « Abnormalities of cerebral blood flow distribution in patients with chronic schizophrenia », *Acta Psychiatrica Scandinavica*, 50, p. 425-462.
- JACKSON, H. (1873), « Observations on the localisation of movements in the cerebral hemispheres, as revealed by cases of convulsions, chorea and "aphasia" », *West Riding Asylum Medical Reports*, 3, p. 175-195.
- JACKSON, H. (attribué à) (1875), « Psychology and the nervous system », *British Medical Journal*, 2, p. 462-463.
- JACOB, P. (2004), *L'Intentionnalité. Problèmes de philosophie de l'esprit*, Paris, Odile Jacob.
- JACOB, P. & JEANNEROD, M. (2003), *Ways of Seeing. The scope and limits of visual cognition*, Oxford, Oxford University Press.
- JACOB, P. & JEANNEROD, M. (2005), « The motor theory of social cognition : A critique », *Trends in Cognitive Science*, 9, p. 21-25.
- JACOBSEN, C. F., WOLFE, J. B. & JACKSON, T. A. (1935), « An experimental analysis of the functions of the frontal association areas in primates », *Journal of Nervous and Mental Diseases*, 82, p. 1-14.
- JAMES, W. (1890), *Principles of Psychology*, Londres, MacMillan. Nouvelle édition, New York, Dover, 1950.
- JAMES, W. (1908), « *Textbook of Psychology. Briefer course* », Londres, McMillan. Trad. fr. : *Précis de psychologie*, Paris, Marcel Rivière, 1932, 9^e édition.
- JANET, P. (1937), « Les troubles de la personnalité sociale », *Annales médico-psychologiques*, tome II, p. 149-200.
- JEANNEROD, M. (1983), *Le Cerveau-Machine. Physiologie de la volonté*, Paris, Fayard. Trad. angl. : *The Brain-Machine. The development of neurophysiological thought*, Cambridge (Mass.), Harvard University Press, 1985.
- JEANNEROD, M. (1988), *The Neural and Behavioural Organization of Goal-directed Movements*, Oxford, Oxford University Press.
- JEANNEROD, M. (1994), « The representing brain. Neural correlates of motor intention and imagery », *Behavioral and Brain Sciences*, 17, p. 187-245.
- JEANNEROD, M. (1996), *De la physiologie mentale. Histoire des relations entre la psychologie et la biologie*, Paris, Odile Jacob.
- JEANNEROD, M. (1997), *The Cognitive Neuroscience of Action*, Oxford, Blackwell.
- JEANNEROD, M. (2001), « Neural simulation of action : A unifying mechanism for motor cognition », *NeuroImage*, 14, p. 103-109.
- JEANNEROD, M. (2002), *La Nature de l'esprit. Sciences cognitives et cerveau*, Paris, Odile Jacob.
- JEANNEROD, M. (2003a), « The mechanisms of self-recognition in humans », *Behavioral Brain Research*, 142, p. 1-15.
- JEANNEROD, M. (2003b), « Consciousness of action and self-consciousness. A cognitive neuroscience approach », in J. Roessler & N. Eilan (éd.), *Agency and Self-awareness. Issues in philosophy and psychology*, New York, Oxford University Press, p. 128-149.

- JEANNEROD, M. (2004), « Les neurosciences et la philosophie », in E. Pacherie & J. Proust (éd.), *La Philosophie cognitive*, Paris, Ophrys, p. 185-199.
- JEANNEROD, M. (2006a), *Motor Cognition. What actions tell the self*, Oxford, Oxford University Press.
- JEANNEROD, M. (2006b), « The origin of voluntary action. History of a physiological concept », *C.R. Biologies*, 329, p. 354-362.
- JEANNEROD, M. (2006c), *L'Homme sans visage et autres récits de neurologie quotidienne*, Paris, Odile Jacob.
- JEANNEROD, M. (2008a), « Lectures sur la volonté. James et Ribot », in C. Debru, C. Chauviré et M. Girel (éd.), *William James. Psychologie et Cognition*, Paris, Petra, p. 135-149.
- JEANNEROD, M. (2008b), « Language, perception and action. How words are grounded in the brain », *European Review*, 16 (4), p. 1-10.
- JEANNEROD, M. & PACHERIE, E. (2004), « Agency, simulation and self-identification », *Mind and Language*, 19, p. 113-146.
- Ji, H., PLOUX, S. & WEHRLI, E. (2003), « Lexical knowledge representation with contextonyms », *Proceedings of the 9th MT Summit*, p. 194-201.
- JOHANSSON (1973), « Visual perception of biological motion and a model for its analysis », *Perception and Psychophysics*, 14, p. 201-211.
- JONES, E. G. (1972), « The development of the “muscular sense” concept during the nineteenth century and the work of H. Charlton Bastian », *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences*, 27, p. 298-311.
- KANDEL, S., ORLIAGUET, J.-P. & BOË, J.-L. (2000), « Detecting anticipatory events in handwriting movements », *Perception*, 29, p. 953-964.
- KAWATO, M. (1999), « Internal models for motor control and trajectory planning », *Current Opinion in Neurobiology*, 9, p. 718-727.
- KEELE, S. W. (1968), « Movement control in skilled motor performance », *Psychological Bulletin*, 70, p. 387-404.
- KERMADI, I. & JOSEPH, J. P. (1995), « Activity in the caudate nucleus of monkey during spatial sequencing », *Journal of Neurophysiology*, 74, p. 911.
- KILNER, J. M., VARGAS, C., DUVAL, S., BLAKEMORE, S. J. & SIRIGU, A. (2004), « Motor activation prior to observation of a predicted movement », *Nature Neuroscience*, 7, p. 1299-1301.
- KNOBLICH, G. (2002), « Self recognition : Body and action », *Trends in Cognitive Science*, 6, p. 447-449.
- KNOBLICH, G. & PRINZ, W. (2001), « Recognition of self-generated actions from kinematic displays of drawing », *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 27, p. 456-465.
- KNOBLICH, G. & KIRCHER, T. T. J. (2004), « Deceiving oneself about being in control : Conscious detection of changes in visuomotor coupling », *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 30, p. 657-666.
- KOECHLIN, E. (2008), « The cognitive architecture of the human lateral prefrontal cortex », in P. Haggard, Y. Rossetti & M. Kawato (éd.), *Sensorimotor Foundations of Higher Cognition. Attention and performance XXII*, Oxford, Oxford University Press, p. 483-509.

- KOECHLIN, E., ODY, C. & KOUNEIH, F. (2003), « The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex », *Science*, 302, p. 1181-1185.
- KORNHUBER, H. H. & DEECKE, L. (1965), « Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen : Bereitschaftspotential und reafferente potentiale », *Pflügers Archiv für Gesamte Physiologie*, 284, p. 1-17.
- KOSSLYN, S. M., ALPERT, N. M., THOMPSON, W. L., MALJKOVIC, V., WEISE, S. B., CHABRIS, C. F. *et al.* (1993), « Visual mental imagery activates topographically organized visual cortex : PET investigations », *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, p. 263-287.
- KOSSLYN, S. M., DIGIROLAMO, G. J., THOMPSON, W. L. & ALPERT, N. M. (1998), « Mental rotation of objects versus hands : Neural mechanisms revealed by positron emission tomography », *Psychophysiology*, 35, p. 151-161.
- KROGH, A. & LINDHARD, J. (1913), « The regulation of respiration and circulation during the initial stages of muscular work », *Journal of Physiology*, 47, p. 112-136.
- LACKNER, J. R. & LEVINE, M. S. (1979), « Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles : Vibratory myesthetic illusions », *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 50, p. 346-354.
- LAFARGUE, G., PAILLARD, J., LAMARRE, Y. & SIRIGU, A. (2003), « Production and perception of grip force without proprioception : Is there a sense of effort in deafferented subjects ? », *European Journal of Neuroscience*, 17, p. 2741-2749.
- LENGGENHAGER, B., TADI, T., METZINGER, T. & BLANKE, O. (2007), « Video ergo sum : Manipulating bodily self-consciousness », *Science*, 317, p. 1096-1099.
- LASHLEY, K. S. (1917), « The accuracy of movement in the absence of excitation from the moving organ », *American Journal of Physiology*, 43, p. 169-194.
- LASHLEY, K. S. (1950), « In search of the engram », *Symposia of the Society of Experimental Biology*, 4, p. 454-482.
- LASHLEY, K. S. (1951), « The problem of serial order in behavior », in L. A. Jeffress (éd.), *Cerebral Mechanisms and Behavior* (p. 112-136), New York, Wiley.
- LAU, H. C., ROGERS, R. D., HAGGARD, P. & PASSINGHAM, R. E. (2004), « Attention to intention », *Science*, 303, p. 1208-1210.
- LEDoux, J. (1998), *The Emotional Brain. The mysterious underpinnings of emotional life*, New York, Touchstone.
- LEMON, R. N., MANTEL, G. W. H. & MUIR, R. B. (1986), « Corticospinal facilitation of hand muscles during voluntary movements in the conscious monkey », *Journal of Physiology*, 381, p. 497-527.
- LEUBE, D. T., KNOBLICH, G., ERB, M. & KIRCHER, T. J. (2003), « Observing one's hand become anarchic. An fMRI study of action identification », *Consciousness and Cognition*, 12, p. 597-608.
- LHERMITTE, F. (1983), « Utilization behavior and its relation to lesions of the frontal lobes », *Brain*, 106, p. 237-255.
- LIBET, B. (1985), « Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action », *Behavioral Brain Science*, 6, p. 529-566.
- LIBET, B. (1991), « Conscious or unconscious ? », *Nature*, 351, p. 195.
- LIBET, B. (1992), « The neural time-factor in perception, volition and free will », *Revue de métaphysique et de morale*, p. 255-272.

- LIBET, B. (2004), *Mind Time. The temporal factor in consciousness*, Cambridge (Mass.), Harvard University Press.
- LIBET, B., GLEASON, C. A., WRIGHT, E. W. & PEARL, D. K. (1983), « Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act », *Brain*, 106, p. 623-642.
- LIEPMANN, H. (1905), *Ueber Störungen des Handelns bei Gehirnkranke*, Berlin, S. Karger.
- LIPPS, T. (1903), *Aesthetik : Psychologie des Schönen und der Kunst*, Hamburg, Voss.
- LURIA, A. (1966), *The Higher Cortical Functions of Man*, New York, Basic Books.
- MACH, E. (1922), *Analyse der Empfindungen*. Trad. fr. : *L'Analyse des sensations. Le rapport du physique au psychologique*, Nîmes, Jacqueline Chambon, 1996.
- MANES, F. & LEIGUARDA, R. (2005), « Frontostriatal circuits and disorders of goal-directed actions », in H. J. Freund, M. Jeannerod, M. Hallett & R. Leiguarda (éd.), *Higher Order Motor Disorders*, Oxford, Oxford University Press, p. 413-439.
- MARCEL, A. (2003), « The sense of agency : Awareness and ownership of action », in J. Roessler & N. Eilan (éd.), *Agency and Self-Awareness*, Oxford, Oxford University Press, p. 48-93.
- MARTENIUK, R. G., MACKENZIE, C. L., JEANNEROD, M., ATHENES, S. & DUGAS, C. (1987), « Constraints on human arm movement trajectories », *Canadian Journal of Psychology*, 41, p. 365-378.
- MARTIN, J. (1991), *La Danse moderne*, Arles, Actes Sud.
- MCCLOSKEY, D. I., EBELING, P. & GOODWIN, G. M. (1974), « Estimation of weights and tensions and apparent involvement of a "sense of effort" », *Experimental Neurology*, 42, p. 220-232.
- MEYER, A. (1978), « The concept of a sensorimotor cortex. Its early history, with special emphasis on two early experimental contributions by W. Bechterew », *Brain*, 101, p. 673-685.
- MILNER, B. (1963), « Effects of different brain lesions on card sorting », *Archives of Neurology*, 9, p. 90-100.
- MILNER, B., CORKIN, S. & TEUBER, H. L. (1968), « Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome : 14-year follow-up of H. M. », *Neuropsychologia*, 6, p. 215-234.
- MILNER, A. D. & GOODALE, M. A. (1995), *The Visual Brain in Action*, Oxford, Oxford University Press.
- MISHKIN, M., VEST, B., WAXLER, M. & ROSVOLD, H. E. (1969), « A re-examination of the effects of frontal lesions in object alternation », *Neuropsychologia*, 7, p. 357-363.
- MOTT, F. W. & SHERRINGTON, C. S. (1885), « Experiments upon the influence of sensory nerves upon movement and nutrition of the limbs », *Proceedings of the Royal Society*, B57, p. 481-488.
- MOUNTCASTLE, V. B., LYNCH, J. C., GEORGOPOULOS, A., SAKATA, H. & ACUNA, C. (1975), « Posterior parietal association cortex of the monkey : Command functions for operations within extra-personal space », *Journal of Neurophysiology*, 38, p. 871-908.

- MULLER-PREUS, P. & PLOOG, D. (1981), « Inhibition of cortical neurons during phonation », *Brain Research*, 215, p. 61-76.
- NEISSER, U. (1976), *Cognition and Reality*, San Francisco, Freeman.
- NIELSEN, T. I., (1963), « Volition : A new experimental approach », *Scandinavian Journal of Psychology*, 4, p. 225-230.
- NIELSEN, T. I., PRAETORIUS, N. & KUSCHEL, R. (1965), « Volitional aspects of voice performance : An experimental approach », *Scandinavian Journal of Psychology*, 6, p. 201-208.
- NISBETT, R. & WILSON, T. (1977), « Telling more than we can know : Verbal reports on mental processes », *Psychological Review*, 84, p. 231-259.
- NIKULIN, V. V., HOHLEFELD, F. U., JACOBS, A. M. & CURIO, G. (2008), « Quasimovements : A novel motor-cognitive phenomenon », *Neuropsychologia*, 46, p. 727-742.
- OBESO, J. A., ROTHWELL, J. C. & MARSDEN, C. D. (1982), « The neurophysiology of Tourette syndrome » (*Advances in Neurology*, 35, p. 105-114), in A. J. Friedhoff & T. N. Chase (éd.), *Gilles de La Tourette Syndrome*, New York, Raven Press.
- PACCALIN, C. & JEANNEROD, M. (2000), « Changes in breathing during observation of effortful actions », *Brain Research*, 862, p. 194-200.
- PACHERIE, E. (2008), « The phenomenology of action : A conceptual framework », *Cognition*, 107, p. 179-217.
- PACHERIE, E., GREEN, M. & BAYNE, T. (2006), « Phenomenology and delusions : Who put the "alien" in alien control ? », *Consciousness and Cognition*, 15, p. 566-577.
- PASCUAL-LEONE, A., DANG, N., COHEN, L. G., BRASIL-NETO, J., CAMMAROTA, A. & HALLETT, M. (1995), « Modulation of motor responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills », *Journal of Neurophysiology*, 74, p. 1037-1045.
- PASSINGHAM, R. (1975), « Delayed matching after selective prefrontal lesions in monkeys », *Brain Research*, 92, p. 89-102.
- PAUS, T. (2001), « Primate anterior cingulate cortex : Where motor control, drive, and cognition interface », *Nature Neuroscience*, 2, p. 417-424.
- PAVLOV, I. P. (1927/1977), *Les Réflexes conditionnés. Étude objective de l'activité nerveuse supérieure des animaux*, Paris, Presses universitaires de France.
- PENFIELD, W. & BOLDREY, E. (1937), « Somatic motor end sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation », *Brain*, 60, p. 389-443.
- PERENIN, M. T. & ROSSETTI, Y. (1996), « Residual grasping in an hemianopic field. A further instance of dissociation between perception and action », *NeuroReport*, 7, p. 793-797.
- PERRETT, D. I., HARRIS, M. H., BEVAN, R., THOMAS, S., BENSON, P. J., MISTLIN, A. J., CITY, A. J., HIETANEN, J. K. & ORTEGA, J. E. (1989), « Framework of analysis for the neural representation of animate objects and actions », *Journal of Experimental Biology*, 146, p. 87-113.
- PHILLIPS, C. G. (1985) *Movements of the Hand*, Liverpool, Liverpool University Press.

- POLIT, E. & BIZZI, E. (1978), « Processes controlling arm movements in monkeys », *Science*, 201, p. 1235-1237.
- PONS, T. P., GARRAGHTY, P. E., OMMAYA, A. K., KASS, J. H., TAUB, E. & MISHKIN, M. (1991), « Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques », *Science*, 252, p. 1857-1860.
- PROUST, J. (2005), *La Nature de la volonté*, Paris, Gallimard.
- RAICHEL, M. E., MACLEOD, A. M., SNYDER, A. Z., POWERS, W. J., GUSNARD, D. A. & SHULMAN, G. L. (2001), « A default mode of brain function », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, p. 676-682.
- RAMACHANDRAN, V. S. & HIRSTEIN, W. (1998), « The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb Lecture », *Brain*, 121, p. 1603-1630.
- REQUIN, J., BRENER, J. & RING, C. (1991), « Preparation for action », in J. R. Jennings & M. G. H. Coles (éd.), *Handbook of Cognitive Psychophysiology. Central and autonomic nervous system approaches*, New York, John Wiley & Sons Ltd.
- RIBOT, T. (1894), *Les Maladies de la volonté*, Paris, Alcan.
- RICŒUR, P. (1950), *Philosophie de la volonté*, t. 1 : *Le Volontaire et l'Involontaire*, Paris, Aubier.
- RIZZOLATTI, G. & MATELLI, M. (2003), « Two different streams for the dorsal visual system : Anatomy and functions », *Experimental Brain Research*, 153, p. 146-157.
- RIZZOLATTI, G. & SINIGAGLIA, C. (2006), *So quel che fai. Il cervello che agisce e i neuroni specchio*, Milan, Raffaele Cortina. Trad. fr. : *Les Neurones miroirs*, Paris, Odile Jacob, 2008.
- RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G. & MATELLI, M. (1988), « Functional organization of area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements », *Experimental Brain Research*, 71, p. 491-507.
- RODE, G., ROSSETTI, Y. & BOISSON, D. (1996), « Inverse relationship between sensation of effort and muscular force during recovery from a pure motor hemiplegia. A single-case study », *Neuropsychologia*, 34, p. 87-95.
- ROMAND, D. & JEANNEROD, M. (2005), « De la conception du mouvement à la théorie des schémas. Évolution des idées sur la planification de l'action », in J.-C. Dupont (éd.), *Histoires de la mémoire. Pathologie, psychologie et biologie*, Paris, Vuibert, p. 215-240.
- ROSENBAUM, D. A., MEULENBROECK, R. G. J., VAUGHAN, J. & JANSEN, C. (2001), « Posture based motion planning : Applications to grasping », *Psychological Review*, 108, p. 709-734.
- ROSENBAUM, D. A., MARCHAK, F., BARNES, H. J., VAUGHAN, J., SLOTTA, J. D. & JORGENSEN, M. J. (1990), « Constraints for action selection. Overhand versus underhand grips », in M. Jeannerod (éd.), *Motor Representation and Control. Attention and performance XIII*, Hillsdale, Erlbaum, p. 321-342.
- RUMIATI, R. I., WEISS, P. H., SHALLICE, T., OTTOBONI, G., NOTH, J., ZILLES, K. & FINK, G.R. (2004), « Neural basis of pantomiming the use of visually presented objects », *NeuroImage*, 21, p. 1224-1231.
- SAKATA, H. & TAIRA, M. (1994), « Parietal control of hand action », *Current Opinions in Neurobiology*, 4, p. 847-856.

- SAKATA, H., TAIRA, M. MURATA, A. & MINE, S. (1995), « Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey », *Cerebral Cortex*, 5, p. 429-438.
- SCHNEIDER, K. (1955), *Klinische Psychopathologie*, Stuttgart, Thieme Verlag.
- SCHNEIDER, W. X. (2006), « Action control and its failure in clinical depression : A neurocognitive theory », in N. Sebanz & W. Prinz (éd.), *Disorders of Volition*, Cambridge (Mass.), MIT Press, p. 274-306.
- SCHROEDER, T. (2004), *Three Faces of Desire*, Oxford, Oxford University Press.
- SCHUBOTZ, R. J. & CRAMON, Y. VON (2002), « Predicting perceptual events activates corresponding motor schemes in lateral premotor cortex : An fMRI study », *NeuroImage*, 15, p. 787-796.
- SCHULTZ, W., DAYAN, P. & MONTAGUE, R. R. (1997), « A neural substrate of prediction and reward », *Science*, 275, p. 1593-1599.
- SEARLE, J. R. (1983), *Intentionality. An essay in the philosophy of mind*, Cambridge, Cambridge University Press. Trad. fr. : *L'Intentionnalité. Essai de philosophie des états mentaux*, Paris, Éditions de Minuit, 1985.
- SEARLE, J. R. (2004), *Liberté et neurobiologie. Réflexions sur le libre arbitre, le langage et le pouvoir politique*, Paris, Grasset.
- SEITZ, R. J. & ROLAND, P. E. (1992), « Learning of sequential finger movements in man : A combined kinematic and positron emission tomography (PET) study », *European Journal of Neuroscience*, 4, p. 154-165.
- SHALLICE, T. (1988), *From Neuropsychology to Mental Structure*, Cambridge (Mass.), Cambridge University Press. Trad. fr. : *Symptômes et modèles en neuropsychologie. Des schémas aux réseaux*, Paris, Presses universitaires de France, 1995.
- SHEPARD, R. N. & METZLER, J. (1971), « Mental rotation of three-dimensional objects », *Science*, 171, p. 701-703.
- SHOEMAKER, S. (1996), *The First Person Perspective and Other Essays*, Cambridge (Mass.), Cambridge University Press.
- SIRIGU, A., DUHAMEL, J.-R., COHEN, L., PILLON, B., DUBOIS, B. & AGID, Y. (1996), « The mental representation of hand movements after parietal cortex damage », *Science*, 273, p. 1564-1568.
- SLACHEWSKY, A., PILLON, B., FOURNERET, P., PRADAT-DIEHL, P., JEANNEROD, M. & DUBOIS, B. (2001), « Preserved adjustment but impaired awareness in a sensory-motor conflict following prefrontal lesions », *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13, p. 332-340.
- SOON, C. S., BRASS, M., HEINZE, H. J. & HAYNES, J. D. (2008), « Unconscious determinants of free decisions in the human brain », *Nature Neuroscience*, 11, p. 543-545.
- SPENCE, S. A. (1996), « Free will in the light of neuropsychiatry », *Philosophy, Psychiatry and Psychology*, 3, p. 75-100.
- SPENCE S. A., BROOKS D. J., HIRSCH S. R., LIDDLE P. F., MEEHAN J. & GRASBY P. M. (1997), « A PET study of voluntary movement in schizophrenic patients experiencing passivity phenomena (delusions of alien control) », *Brain*, 120, p. 1997-2011.

- SPERRY, R.W. (1950), « Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion », *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 43, p. 482-489.
- STEVENS, J. A., FONLUPT, P., SHIFFRAR, M. & DECETY J. (2000), « New aspects of motion perception : Selective neural encoding of apparent human movements », *NeuroReport*, 11, p. 109-115.
- STRATTON, G. M. (1896), « Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image », *Psychological Reviews*, 3, p. 611-617.
- TEUBER, H. L. (1966), « The frontal lobes and their function : Further observations on rodents, carnivores, subhuman primates and man », *International Journal of Neurology*, 5, p. 282-300.
- TOUGE, T., WERHAHN, K. J., ROTHWELL, J. C. & MARSDEN, C. D. (1995), « Movement-related cortical potentials preceding repetitive and random-choice hand movements in Parkinson's », *Annals of Neurology*, 37, p. 791-799.
- VAN DEN BOS, E. & JEANNEROD, M. (2002), « Sense of body and sense of action both contribute to self-recognition », *Cognition*, 85, p. 177-187.
- VAN SCHIE, H. T., MARS, R. B., COLES, M. G. H. & BEKKERING, H. (2004), « Modulation of activity in medial frontal and motor cortices during error observation », *Nature Neuroscience*, 7, p. 549-554.
- VELLISTE, M., PEREL, S., SPALDING, M. C., WHITFORD, A. S. & SCHWARTZ, A. B. (2008), « Cortical control of a prosthetic arm for self-feeding », *Nature*, 453, p. 1098-1107.
- VELMANS, M. (1991), « Is human information processing conscious ? », *Behavioral and Brain Sciences*, 14, p. 651-726.
- VON HOLST, E. & MITTELSTAEDT, H. (1950), « Das Refferenzprinzip Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie », *Naturwissenschaften*, 37, p. 464-476. Trad. angl. : « The refference principle. Interaction between the central nervous system and the periphery », in C. R. Gallistel (1980), *The Organization of Action. A new synthesis*, Hillsdale, Lawrence Erlbaum, p. 176-209.
- WEGNER, D. (2002), *The Illusion of Conscious Will*, Cambridge (Mass.), MIT Press.
- WEISKRANTZ, L. (1986), *Blindsight. A case study and implications*, Oxford, Oxford University Press.
- WEISKRANTZ, L., WARRINGTON, E. R., SANDERS, M. D. & MARSHALL, J. (1974), « Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation », *Brain*, 97, p. 709-728.
- WITTGENSTEIN, L. (1953), *Philosophical Investigations*, Oxford, Blackwell.
- WOLPERT, D. M., GHAHRAMANI, Z. & JORDAN, M. I. (1995), « An internal model for sensorimotor integration », *Science*, 269, p. 1880-1882.
- WOLPERT, D. M., DOYA, K. & KAWATO, M. (2003), « A unifying computational framework for motor control and social interaction », *Proceedings of the Royal Society*, B358, p. 593-602.
- YUE, G. & COLE, K. J. (1992), « Strength increases from the motor program : Comparison of training with maximal voluntary and imagined muscle contractions », *Journal of Neurophysiology*, 67, p. 1114-1123.

Remerciements

Le contenu de ce livre a bénéficié des conseils de nombreux amis. Je tiens particulièrement à remercier Alexandre Ganoczy, Patrick Haggard, Jacques Hochmann, Pierre Jacob, pour leurs éclairantes discussions à différents stades de son élaboration.

Je remercie également mes collègues de l'Unité 94 de l'Inserm, puis de l'Institut des sciences cognitives qui ont réalisé la plupart des expériences que je décris dans ce livre : Umberto Castiello, Jean Decety, Chloé Farrer, Pierre Fournieret, Nicolas Franck, Yves Paulignan, Esther Van den Bos.

Enfin, je remercie chaleureusement Odile Jacob pour sa confiance renouvelée et Jean-Luc Fidel pour son patient travail éditorial.

Table

AVANT-PROPOS.....	7
CHAPITRE 1	
Le cerveau de l'action	
<i>La découverte du cortex moteur</i>	15
<i>Le cortex moteur dans la continuité évolutive</i>	23
<i>Le cortex moteur en situation</i>	25
Les connexions avec le cortex pariétal antérieur (25) – Le cortex pré-moteur (27) – Le cortex pariétal postérieur (34) – Le cortex préfrontal (36) – Connexions de la région préfrontale (37) – Les neurones pré-frontaux (40).	
CHAPITRE 2	
La naissance de l'action	
<i>La conception périphéraliste des représentations d'action</i>	48
Les images kinesthésiques (48) – L'idée motrice chez William James (51).	
<i>Les « formules de mouvement » de Liepmann</i>	54
<i>La théorie des schémas</i>	59
<i>Les représentations d'action et le lobe pariétal</i>	64
CHAPITRE 3	
Le modèle interne de l'action	
<i>Les sensations d'innervation</i>	70
<i>Le sens du mouvement</i>	76
<i>La copie d'efférence</i>	80
<i>La représentation anticipatrice</i>	87
<i>Neuroanatomie des modèles internes</i>	90

CHAPITRE 4

L'action vue de l'intérieur

<i>Représentation et intention</i>	94
<i>Action visible, action masquée</i>	100
<i>Le contenu cinématique de la représentation motrice</i>	103
<i>La simulation de l'action des autres</i>	114
<i>Au-delà du miroir ?</i>	121

CHAPITRE 5

La planification de l'action

<i>Le cortex préfrontal et la planification de l'action volontaire</i>	126
Difficultés de planification chez les patients frontaux (127) – Neuro-anatomie de la planification (131).	
<i>L'organisation hiérarchisée du plan d'action</i>	133
L'organisation temporelle (134) – Au sommet de la hiérarchie, le superviseur (136).	
<i>Le rôle des ganglions de la base dans la planification des actions</i> ..	139
<i>Motivation et raisons d'agir</i>	141
Volition et plaisir (142) – Deux exemples illustrant le rôle du lobe frontal dans la gestion des émotions (146)	
<i>L'inhibition de l'action</i>	148

CHAPITRE 6

Le passage à l'acte

<i>La période préparatoire</i>	156
<i>De l'action induite à l'acte spontané</i>	160
<i>L'agent au plus près de son action</i>	165
<i>L'intention suspendue</i>	172

CHAPITRE 7

La conscience dans l'action

<i>La conscience du but de l'action</i>	178
<i>La conscience des moyens de l'action</i>	185
<i>Facteurs qui déterminent la prise de conscience des moyens d'une action</i>	190
<i>Les sources de la conscience de l'action : afférentes ou efférentes ?</i> ..	196
<i>La conscience après coup</i>	201

CHAPITRE 8

La conscience minimale de soi

<i>Avoir un corps. Illusions d'attribution du corps et de ses parties chez le sujet sain</i>	205
<i>La capture de la conscience du corps par le mouvement</i>	209
<i>Les fausses attributions d'une partie du corps</i>	217
<i>Neuroanatomie des illusions d'attribution</i>	218
<i>Le soi minimal dans le temps de l'action</i>	221

CHAPITRE 9

La conscience d'être l'auteur de ses propres actions

<i>L'auteur d'une action est-il immunisé contre les erreurs d'identification ?</i>	226
<i>Les attributions délirantes</i>	229
Délire d'attribution chez les patients schizophrènes (229) – Délire d'attribution après lésion hémisphérique droite (236).	
<i>La remise en cause du principe d'immunité</i>	240

CHAPITRE 10

Vouloir et avoir voulu

<i>L'état mental et cérébral de vouloir</i>	244
<i>La dissociation du vouloir et du faire</i>	247
<i>En aval de l'action : l'état mental conscient d'avoir voulu</i>	250
<i>Le temps de la représentation conceptuelle. Le présent narratif</i>	252
<i>Dissonance et consonance cognitives</i>	256
<i>Le processus de validation de la croyance causale</i>	258

Épilogue

<i>Vouloir et faire</i>	263
<i>Avoir voulu et avoir fait</i>	266
<i>À la recherche de l'équilibre</i>	268
NOTES	271
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	283
REMERCIEMENTS	299

CET OUVRAGE A ÉTÉ TRANSCODÉ
ET MIS EN PAGES CHEZ NORD COMPO (VILLENEUVE-D'ASCQ)
ET ACHÉVÉ D'IMPRIMER
PAR L'IMPRIMERIE FLOCH À MAYENNE
EN OCTOBRE 2009

N° d'impression : 74766
N° d'édition : 7381-2357-X
Dépôt légal : octobre 2009
Imprimé en France

LE CERVEAU VOLONTAIRE

La volonté est au cœur de la réalité humaine, elle est la manifestation de notre être intérieur. Comment le cerveau assure-t-il sa mise en œuvre ? Paradoxalement, il semblerait que son activité se développe à l'insu de l'auteur et anticipe l'apparition de l'expérience consciente. La conscience d'être l'auteur d'une action ne serait-elle donc qu'une illusion ? Ce livre défend au contraire l'idée que son rôle est d'assurer le lien entre le moment où une action est voulue et celui où le but a été atteint. C'est par ce lien que l'auteur peut s'identifier lui-même comme la cause de ses actions. La déficience pathologique de ces mécanismes dans la démence et la psychose aboutit à la perte de la conscience de soi, à la croyance délirante d'être sous la dépendance de forces extérieures et au déni de sa propre responsabilité.

Marc Jeannerod développe ici une nouvelle théorie de l'action fondée à la fois sur l'observation clinique et sur les acquisitions les plus récentes des neurosciences. Fidèle à sa méthode, il intègre sa théorie dans une tradition scientifique interdisciplinaire en la confrontant aux travaux de la psychologie cognitive, de la psychiatrie et de la philosophie de l'esprit.

MARC
JEANNEROD

Auteur notamment du *Cerveau intime* et de *L'Homme sans visage*, Marc Jeannerod est professeur émérite de physiologie à l'université Claude-Bernard et fondateur de l'Institut des sciences cognitives. Il est membre de l'Académie des sciences.

713973.6



ISBN 978-2-7381-2357-2



9 782738 123572

25 €

www.odilejacob.fr

En couverture : © Images.com/Corbis.