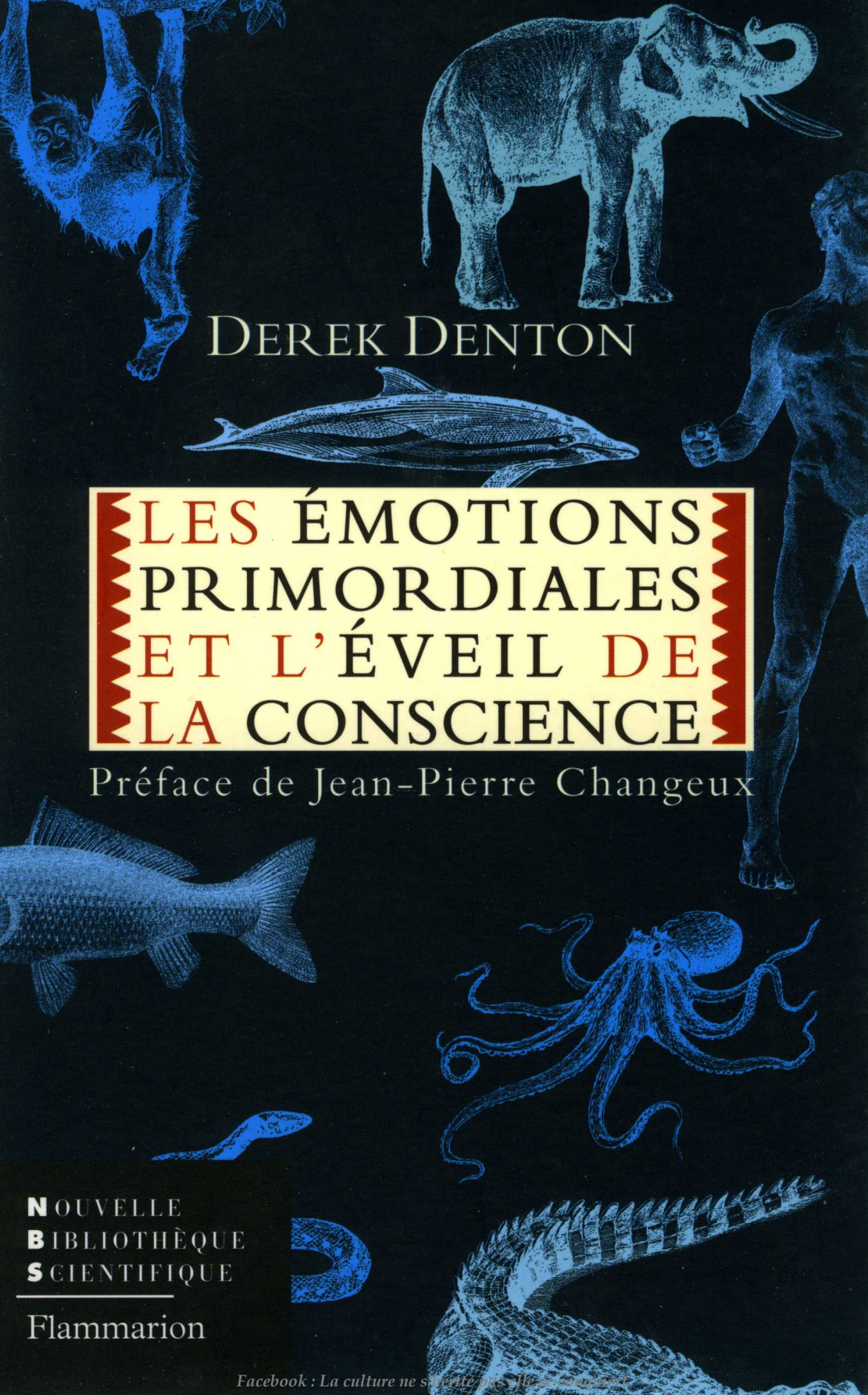




DEREK DENTON

LES ÉMOTIONS
PRIMORDIALES
ET L'ÉVEIL DE
LA CONSCIENCE

Préface de Jean-Pierre Changeux

NOUVELLE
BIBLIOTHÈQUE
SCIENTIFIQUE

Flammarion

LES ÉMOTIONS PRIMORDIALES ET L'ÉVEIL DE LA CONSCIENCE

DU MÊME AUTEUR
EN FRANÇAIS

L'Émergence de la conscience, de l'animal à l'homme, Flammarion,
1995 ; coll. « Champs », 1998.

DEREK DENTON

LES ÉMOTIONS PRIMORDIALES ET L'ÉVEIL DE LA CONSCIENCE

Traduit de l'anglais (australien)
par Martine Devillers-Argouarc'h

Préface de Jean-Pierre Changeux

Flammarion

Le lecteur trouvera en fin d'ouvrage, p. 317, un glossaire des termes spécialisés. Ceux-ci sont signalés par un astérisque à leur première occurrence dans le texte.

Lorsqu'il est fait référence à l'édition originale d'un ouvrage ou d'un article de langue anglaise, les citations qui en sont extraites ont été traduites par Martine Devillers-Argouarc'h.

© Éditions Flammarion, Paris, 2005.

ISBN : 2-08-210292-0

PRÉFACE

Le thème de la conscience occupe activement depuis des millénaires le cerveau des théologiens, des philosophes et des scientifiques. Il ne cesse de donner lieu à des débats, souvent passionnés, sur sa nature même et sur ses origines. Je me rappellerai toujours avec une émotion affectueuse un colloque à Venise et un dialogue avec l'éminent sir John Eccles qui faillit tourner mal. La discussion était fort vive et portait sur la matérialité de la conscience. Il était sur un vaporetto prêt à quitter la rive alors que je restais à quai. Sir John soudain me saisit par les revers de ma veste en me secouant pour me convaincre de l'immatérialité de la conscience. À ce moment précis le vaporetto quitte le quai : il s'en est fallu d'une seconde pour que je n'échappe à la réalité, bien matérielle celle-là, d'un plongeon dans la lagune. Sur le fond de toutes ces discussions à bâtons rompus sur la conscience, il y a le présupposé indéracinable que l'homme n'arrivera jamais à pénétrer ce trait si singulier qui le distingue de toutes les espèces animales vivant sur notre planète. La science atteint là des limites qui ne seront jamais franchies. La connaissance objective se confronte à un inconnaissable substantiel : *ignoramus ignorabimus*, écrivaient de forts distingués scientifiques de la fin du XIX^e siècle. Serions-nous condamnés à l'ignorance éternelle ?

Bien entendu il n'en est rien. Le passionnant ouvrage du professeur Derek Denton, spécialiste mondialement reconnu des instincts animaux et de la physiologie intégrative, on s'y attend, se situe radicalement à l'antipode de cette position. Même si Sigmund Freud, dans son *Esquisse d'une psychologie scientifique* (qu'il ne publiera pas), se déclare délibérément physicaliste, sa réflexion

prendra rapidement ses distances avec la biologie du cerveau de son temps. Et cette tradition se poursuit malheureusement chez ceux qui de nos jours se considèrent dans le sillage de sa pensée. Depuis le temps de Freud, nos connaissances sur le cerveau – la neuroscience – ont heureusement progressé et de manière fulgurante sur le plan de la chimie et de la génétique ou de la biologie de l'apprentissage mais aussi sur celui des fonctions cognitives et de leur physique avec en particulier les progrès spectaculaires de l'imagerie cérébrale. Vers les années 1980, *L'Homme neuronal*, puis *L'Hypothèse stupéfiante* de Francis Crick, les ouvrages de Gerald Edelman, ont irrémédiablement posé l'étude scientifique des bases neurales de la conscience comme empiriquement possible et directement abordable sur le plan théorique et expérimental. D'importantes recherches et plusieurs ouvrages de réflexion y ont été consacrés depuis. Citons par exemple les textes d'Antonio Damasio, ceux de Christof Koch ou bien encore *L'Homme de vérité* parmi d'autres. Derek Denton se situe bien sûr dans ce courant de pensée, mais va plus loin. À la question « qu'est-ce que l'esprit ? », il répond avec sérénité – la formule est magnifique par sa simplicité : « Ce que fait le cerveau. » Mais Derek Denton soulève la question fondamentale : nous avons à comprendre comment se développe la conscience à partir de l'organisation du cerveau et aussi d'où elle vient, et quelles sont ses origines évolutives. Il se démarque de tous ses prédécesseurs par une prise de position théorique radicalement originale qu'il va, au fil du livre, démontrer de manière convaincante. Il possède en effet une expertise unique dans des champs de connaissance peu familiers de ceux qui s'intéressent à la conscience : d'abord l'étude expérimentale de l'instinct animal, ensuite une expertise inégalée sur la physiologie de l'eau et du sel. Quelle relation tout cela peut-il avoir avec la conscience ?

La thèse de Derek Denton est qu'il faut se pencher sur les premiers signes de la conscience qui apparaissent très tôt dans le règne animal et qui pour lui sont ce que l'on peut appeler les « émotions primordiales ». La soif, la faim, le besoin d'air, le besoin en minéraux, le désir sexuel sont tous indispensables à la survie des organismes vivants. On peut difficilement concevoir de vie sur terre sans s'alimenter et sans se reproduire. Il s'agit de nécessités impérieuses. Pour les satisfaire, il existe des dispositifs neurobiologiques particuliers qui incitent l'organisme à agir rapidement. Prenons le cas de la soif. Elle est causée par une montée rapide de sodium sanguin. Celle-ci entraîne l'émotion primordiale de soif, qui incite l'animal à boire. En trois-quatre minutes l'organisme n'a plus soif : une gratifi-

cation qui assure la survie de l'organisme. Les régions du cerveau qui interviennent dans cette « conscience » de la soif sont différentes de celles qui contrôlent la régulation du taux de sodium sanguin. Pour Derek Denton, la mise en place de ces processus de gratifications au cours de l'évolution se situerait dans la voie royale qui conduit à la conscience chez les organismes supérieurs. J'y ajouterai le commentaire suivant. Lorsque l'animal ressent ce type d'émotion primordiale, la source d'eau, la nourriture ou encore le partenaire sexuel ne sont le plus souvent pas immédiatement accessibles et encore moins disponibles. Pour réussir à les obtenir, il doit prendre un peu de temps. Christof Koch suggère que l'existence de ce *délai*, pris entre le stimulus sensoriel et l'exécution de la tâche, est un test spécifique – le test de Turing – de la conscience chez l'animal. Les nombreux exemples que choisit Derek Denton, des insectes à la pieuvre et du poisson aux vertébrés supérieurs, vont certes dans ce sens. Mais il est clair, à la lecture de ces merveilles du monde animal, qu'un délai seul ne suffit pas pour comprendre comment la conscience se construit. L'organisme doit faire plus : s'en servir pour élaborer une stratégie, un plan, organiser un comportement, qui lui permette de répondre avec succès aux émotions primordiales qu'il ressent intérieurement. J'y reviendrai. Un premier test minimum pour la conscience animale sera donc, selon moi, « délai plus choix d'un plan ».

Cette manière de voir tranche avec la conception avancée par l'éminent scientifique Gerald Edelman selon laquelle les premiers signes de la conscience se manifesteraient par l'élaboration d'une « scène » intérieure où figureraient les représentations, par exemple visuelles, du monde extérieur. S'y opposant avec vivacité, Derek Denton en profite pour proposer une distinction majeure. Il faut séparer la perception des émotions primordiales par des récepteurs intérieurs appelés intéroceptifs – qui constitueraient en quelque sorte un premier « soi » – de la perception des signaux du monde extérieur, par exemple visuels, par des récepteurs extéroceptifs tournés vers l'extérieur, comme l'œil. Il rejoint la définition proposée au début du siècle passé, par Brentano, de la conscience de soi comme la capacité de reconnaître la différence entre ses propres pensées et l'information sensorielle venue du monde extérieur. On voit tout de suite se dégager l'apport original de l'expérience de Derek Denton à cette distinction.

D'abord il examine ces questions chez l'animal : l'abeille possède-t-elle une conscience collective ? le poisson a-t-il la capacité de souffrir ? comment se compare la conscience du poulpe à celle d'un

mammifère ? Les observations, toutes aussi rigoureuses, se suivent, qui piquent et renouvellent sans cesse notre curiosité. Comment réagit un chimpanzé devant un miroir déformant ? Comment se fait-il que les éléphants du mont Elgon au Kenya se soient transformés en mineurs de fond creusant une caverne en flanc de montagne jusqu'à en user leurs défenses et abraser leurs molaires cependant indispensables à leur survie pour broyer la pierre et en extraire le sel ? Derek Denton nous propose une analyse précise et détaillée de ces divers comportements et souligne la multitude de faits qui viennent à l'appui de sa thèse. Il démontre le rôle central pris par les émotions primordiales, comme la faim de sel pour les éléphants du mont Elgon, jointe à l'occurrence d'une représentation primitive de soi, comme chez le chimpanzé, qui suffit à contrôler programmes d'action innés et actions intentionnelles.

La démonstration se poursuit désormais à un niveau à la fois plus intégré et plus « physique » si je peux dire. Le lecteur accède au privilège d'être mis au courant, avec beaucoup de clarté, des travaux d'imagerie cérébrale les plus récents sur le thème des émotions primordiales et auxquels Derek Denton a directement participé. Il y a certes changement de style, le lecteur doit s'y préparer. Mais il prendra plaisir à comprendre comment est conduite l'expérience dans le détail, comment est capturée la matérialité de nos états mentaux. Que se passe-t-il dans notre cerveau lorsque nous avons la sensation consciente d'avoir soif, lorsque nous buvons de l'eau et lorsque nous sommes désaltérés ? Les mêmes territoires s'allument-ils lorsque nous avons faim ou lorsque nous sommes rassasiés ? Qu'en est-il de l'orgasme, cet état de conscience si constamment recherché par l'humanité tout entière ? A-t-il ou non des traits communs avec la satisfaction de la soif ?... Autant de questions essentielles dont le lecteur curieux trouvera la réponse sous la plume de Derek Denton !

Le bilan de ces travaux d'imagerie, certes encore préliminaires, est déjà fort instructif. Les émotions primordiales mobilisent, il fallait s'y attendre, les territoires les plus anciens de la base de notre cerveau : la moelle, le cerveau moyen, l'hypothalamus ainsi que le système limbique avec les cortex cingulaire, parahippocampique et de l'insula, le claustrum. La conscience s'éveille dans l'histoire des espèces avec la différenciation des premières émotions. Et cet éveil intérieur a pu se produire plusieurs fois au cours de l'évolution comme par exemple chez le poulpe ou chez les vertébrés. Mais il ne suffit pas, à lui seul, pour comprendre les conséquences comportementales de cette conscience en devenir.

Derek Denton cite une observation remarquable qui va nous éclairer. Une grenouille en état de déshydratation est placée à sec, à quelques centimètres d'une pièce d'eau ; sauf par chance, elle ne la trouvera pas et se laissera mourir sur place. Un lézard, en revanche, dans les mêmes conditions, partira à la recherche de l'eau, la découvrira et la boira. Les stratégies d'exploration construites par un petit mammifère seront encore plus élaborées que celles du lézard. Néanmoins, les structures neurales engagées dans les émotions primordiales changeront peu au cours de l'évolution. Ce ne sera pas le cas du cortex cérébral qui enveloppe ces structures archaïques et se développe de manière fulgurante, chez les vertébrés, depuis les reptiles jusqu'à l'homme. Derek Denton enrichit désormais la question de la motivation consciente par celle de l'exploration du monde, du *plan* des conduites à tenir. La recherche d'un point d'eau requiert de multiples connaissances que l'animal doit intégrer pour réussir à boire : la carte de l'environnement, là où se trouve la source d'eau, le trajet à faire pour y accéder, sa propre position à chaque instant par rapport au but, la présence éventuelle de prédateurs qu'il faut fuir... Le développement d'un système intégrateur qui centralise, globalise ces informations devient indispensable.

Le cortex cérébral va jouer ce rôle. Plus précisément et avec une grande ouverture d'esprit, Derek Denton mentionne la thèse que Stanislas Dehaene et moi-même avons proposée, il y a quelque temps, de la contribution de connexions corticales à longue distance qui « mettent ensemble » les multiples territoires cérébraux concernés. Ce réseau, à l'échelle du cerveau, crée un espace de travail dans lequel s'élabore une planification consciente des conduites à venir. À ce stade un nouveau clivage conceptuel doit être introduit : la distinction entre l'« état » de cet espace conscient et son « contenu », l'ensemble des représentations qui s'y forment. Considérons d'abord l'état, ou plutôt les états, de l'espace conscient. Derek Denton adopte le point de vue du psychologue Baars, et pose qu'un système de neurones du tronc cérébral, lui aussi fort archaïque, appelé la formation réticulée ascendante, assure l'éveil, l'accès de l'espace conscient aux informations sensorielles, mais contrôle également le sommeil et le rêve. Je l'avais comparé, il y a quelques années, à la console du grand orgue cortical. Par contre, le contenu de l'espace conscient sera différent : il correspondra à la mobilisation, de tout-ou-rien, d'ensembles de neurones distribués à travers le cortex, qui implémenteront les connaissances, les perceptions actuelles, les plans et les actions sur le monde tout comme les émotions primordiales.

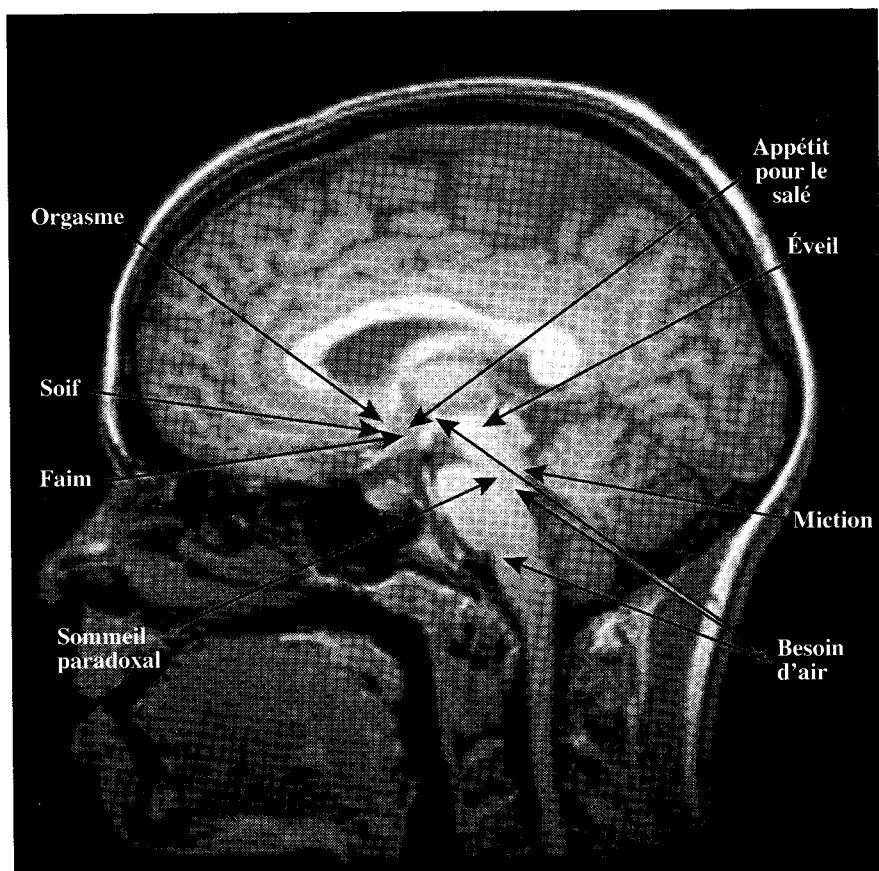
Derek Denton revient pour conclure à ses thèses initiales. Il montre comment, dans l'espèce humaine infiniment complexe et diverse, les émotions primordiales vont jouer un rôle central dans les états de conscience : depuis l'accès impérieux, quasi totalitaire, de l'espace conscient aux signaux indicateurs du remplissement de la vessie ou de la distension du rectum, jusqu'aux émotions si subtiles et parfois si prégnantes de la rencontre de l'être aimé ou de la contemplation de l'œuvre d'art. Réexaminant les thèses de Damasio sur les émotions, et les confrontant aux siennes, Derek Denton achève son ouvrage brillamment par une théorie, scientifiquement fondée et fort agréablement nuancée, de la diversité, souvent considérée comme si mystérieuse, des sentiments et émotions proprement humains.

Un livre d'une richesse exceptionnelle, à la fois profond et constamment renouvelé, qu'il faut lire et méditer.

Jean-Pierre Changeux

PREMIÈRE PARTIE

L'HYPOTHÈSE



Chapitre premier

L'HYPOTHÈSE ET SON CONTEXTE

Comprendre ce qui se passe dans le cerveau au moment où l'on décide, tout à fait délibérément, de rappeler à la conscience le souvenir d'un air de Mozart ou de prendre une longue inspiration, c'est comme essayer d'attraper un fantôme par la queue. Voilà, en substance, ce qu'a écrit Virginia Woolf dans son essai sur Montaigne, à propos de l'acte de pensée. La romancière a ensuite réfléchi à la façon dont nous traduisons notre pensée pour quelqu'un qui se trouve en face de nous : « Le fantôme, dit-elle, traverse l'esprit et sort par la fenêtre avant qu'on ait eu le temps de lui poser un grain de sel sur la queue, ou alors il disparaît en s'affaissant lentement pour retourner dans la profonde obscurité qu'il a un moment éclairée d'une lueur vagabonde ¹. »

L'objet essentiel du présent ouvrage est la toute première apparition, au cours de l'évolution, d'une vague conscience, la conscience primaire*. Gerald Edelman, neurobiologiste brillant et lauréat du prix Nobel de médecine pour ses travaux en immunologie, s'intéresse à la question depuis plus d'une vingtaine d'années. Il dirige le « monastère de l'esprit », ou plus exactement l'Institut de neurosciences de La Jolla en Californie et il a développé sa théorie sur la première émergence de la conscience – la conscience primaire, comme il l'a appelée – dans quatre ouvrages auxquels il sera fait référence ici. La théorie d'Edelman repose sur la capacité du cerveau à « créer une scène ».

Nous proposons une alternative à cette théorie : la conscience aurait émergé dans l'évolution animale sous la forme d'émotions

1. *The Common Reader* (2nd série), « Montaigne », The Hogarth Press, Londres, 1953.

primordiales, déclenchées pour la plupart par des récepteurs internes, que l'on appelle intérocepteurs*. Une émotion primordiale* est une forme impérieuse d'excitation accompagnée d'une intention* compulsive, qui serait apparue au cours de l'évolution en raison de sa grande pertinence pour la survie de l'organisme. Des émotions primordiales comme la soif, la faim, le besoin d'air et la douleur signalent que l'existence même de l'animal se trouve immédiatement menacée. Cette idée a été développée dans une série d'articles publiés dès 1996, dans les actes de l'Académie nationale des sciences, aux États-Unis, et qui se rapportent, entre autres, à l'imagerie cérébrale d'émotions primordiales comme la soif et le besoin d'air.

Dévoiler les mystères de la création de la conscience immédiate à partir des fonctions des cellules nerveuses du cerveau est sans doute le plus grand défi intellectuel que doit relever la science d'aujourd'hui. Qu'est-ce que l'« esprit », sinon ce que fait le cerveau ? Les discussions et les études consacrées à cette question essentielle ont fleuri sur des terrains aussi divers que l'échange de correspondance entre la princesse Palatine et Descartes, et les travaux expérimentaux de Roger Sperry et de ses collaborateurs sur des patients « au cerveau dédoublé », travaux dont les répercussions ont été considérables. Les patients concernés avaient subi une intervention chirurgicale au cours de laquelle on avait sectionné les deux cents millions de fibres du corps calleux* qui réunit les deux hémisphères cérébraux. Ils avaient donc deux esprits séparés.

L'une des questions posée par la Palatine à Descartes était celle-ci : « Si l'âme possède la faculté et l'habitude du raisonnement correct, comment se fait-il que cette faculté puisse être perturbée par une crise de vapeurs ? » La question force à considérer que la conscience est réglée par les états physiques du cerveau, celui-ci étant par exemple fortement « perturbé » par l'alcool et les hallucinogènes. C'est là une idée radicalement différente de celle qui veut qu'un esprit distinct perçoive et agisse par le biais du cerveau. Pour Stephen Walker, de l'University College de Londres, il est évident que la conscience est réglée par les états physiques du cerveau et non logée dans un esprit distinct qui percevrait et agirait par l'intermédiaire de celui-ci. Walker a étudié ces questions d'une manière approfondie dans un ouvrage remarquable intitulé *Animal Thought*¹.

La conscience est apparue au cours de l'évolution parce que son émergence constituait un avantage considérable en termes de

1. Routledge & Kegan Paul, Londres, 1983.

survie. Elle s'est forgée sur l'enclume de la sélection naturelle. Aujourd'hui, cette thèse n'a plus rien d'original. Chez la plupart des spécialistes des neurosciences, l'idée qui prédomine – formulée sans aucune ambiguïté – est que l'esprit, c'est ce que fait le cerveau. Francis Crick et son ami James Watson ont changé le cours de l'histoire humaine en révélant la structure de l'ADN. Cette découverte a déclenché la révolution biologique moléculaire et lancé l'ingénierie génétique. Au cours des deux ou trois dernières décennies, Crick a abordé la question de la conscience et de la fonction cérébrale, et il en a conclu, comme la petite Alice de Lewis Carroll ¹ aurait pu le faire, que nous ne sommes « rien qu'un paquet de neurones ». « Vous-mêmes, a-t-il écrit, vos joies et vos peines, vos souvenirs et vos ambitions, le sens que vous avez de votre identité personnelle et de votre libre arbitre, n'êtes en fait rien de plus que le comportement d'une vaste assemblée de cellules nerveuses et des molécules qui leur sont associées ². »

Cette déclaration limpide, qui figure dans son introduction à *L'Hypothèse stupéfiante*, Crick la fait contraster avec les affirmations du catéchisme catholique romain :

Question – Qu'est-ce que l'âme ?

Réponse – L'âme est un être vivant sans corps, doté d'une raison et d'un libre arbitre.

Gerald Edelman appuie sa théorie de la conscience sur trois hypothèses, et l'une d'elles stipule que « les lois de la physique sont respectées. [...] Les esprits et les fantômes en sont exclus. [...] Les épouvantails n'ont pas droit de cité. [...] La conscience, ou l'esprit, est incarnée ³ ».

L'éminent philosophe britannique John Searle, maintenant professeur à l'université de Berkeley, en Californie, affirme que « les processus cérébraux causent l'état de conscience », mais cet état, dit-il, ne constitue ni une substance ni une entité supplémentaire. Il s'agit simplement d'une « caractéristique d'ordre supérieur » de l'ensemble du système ⁴.

1. Lewis Carroll, *Alice au pays des merveilles* : « “Je me nomme Alice, s'il plaît à votre Majesté”, répondit très poliment la fillette ; mais elle ajouta à part soi : “Ma foi, ces gens-là, après tout, ne sont qu'un jeu de cartes. Je n'ai nulle raison d'avoir peur d'eux !” »

2. Francis Crick, *L'Hypothèse stupéfiante*, traduit par H. Prouteau, Paris, Plon, 1994, p. 3.

3. *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of Man*, chapitre intitulé « The Remembered Present », New York, Basic Books, 1992 (traduit en français par Ana Gerschenfeld, Paris, Odile Jacob, 1992).

4. *The Mystery of Consciousness*, NYREV Inc., 1997.

Dans mon exposé des théories relatives aux émotions primordiales et à l'origine de la conscience, je m'efforcerai de rendre le texte accessible au commun des lecteurs que le sujet intéresse, c'est-à-dire que j'éviterai tout jargon technique, dans la mesure du possible, ou que j'essaierai au moins de l'expliquer, s'il s'avère inévitable d'y avoir recours pour présenter les faits.

L'une des premières ambitions du présent ouvrage a été de poser les questions essentielles dans le contexte élargi de la biologie. Ainsi certains matériaux sont-ils constitués d'idées originales, tandis que d'autres parties du texte visent à situer ces idées dans le contexte des connaissances et des opinions actuelles, de façon à en donner un aperçu général.

Nous savons que nous sommes conscients parce que, entre autres choses, nous pouvons faire la distinction entre les pensées qui circulent dans notre tête, nos désirs éventuels et les informations qui nous parviennent de l'extérieur. Si la conscience est apparue au cours du développement progressif du cerveau, depuis les animaux primitifs jusqu'à l'homme, c'est pour la simple raison qu'elle comporte des avantages importants en termes de survie. Pour un animal, c'est un atout considérable que d'être capable de former des images mentales et de choisir une façon d'agir appropriée, à la lueur de sa propre évaluation de la situation immédiate dans laquelle il se trouve et des souvenirs qu'il a de son expérience passée. Un tel comportement peut s'avérer bien plus utile qu'une réponse instinctive, qui suivrait des automatismes rigides inadaptés aux circonstances. C'est ce qui peut faire la différence entre rester en vie et être tué. La survie d'un individu permet de transmettre à ses descendants la structure génétique particulière qui a codé l'organisation des neurones* favorable à l'analyse consciente des situations.

Nous pouvons nous faire une idée de ce à quoi pensent les autres membres de notre espèce, et ensuite voir ces présomptions confirmées par des actions. Nous pouvons aussi poser des questions : le langage le permet, et ce qui nous vient à l'esprit peut dans une certaine mesure être détaillé. La thèse opposée à celle-ci veut que personne ne sache réellement si quelqu'un d'autre a une conscience : c'est ce qu'on appelle le solipsisme*, mais personne n'y croit vraiment. En revanche, il est difficile de décider si le comportement des animaux traduit l'existence de processus conscients, plus simples que les nôtres mais similaires, et il nous faut alors recourir à des moyens de déduction autres que le langage. Pourtant, Donald Griffin, professeur à Harvard et auteur de recherches sur les processus cognitifs chez l'animal, insiste sur le fait que les animaux

disposent de nombreux moyens pour communiquer ce qui se passe dans leur cerveau, à travers leur comportement et leur gestuelle, et aussi par des vocalisations.

Anticipant l'analyse approfondie que nous ferons plus loin de la nature « opérationnelle » des concepts (opérationnel signifiant ici l'exécution de quelque chose de nature pratique ou mécanique, selon la définition de l'*Oxford English Dictionary*), nous citerons Bernard Baars qui, dans un ouvrage très remarqué intitulé *A Cognitive Theory of Consciousness*, propose une définition opérationnelle de la conscience. Baars demande à partir de quand toute personne douée de raison dirait de quelqu'un qu'il vient de vivre une expérience : quelle preuve objective a-t-on que telle ou telle personne a vu une banane, par exemple ? Pour Bernard Baars, il y a conscience d'un événement, (a) si les personnes concernées peuvent dire tout de suite après qu'elles en ont eu conscience, et (b) s'il est possible de vérifier, indépendamment d'elles, l'exactitude des faits rapportés. La capacité à rendre compte d'un acte conscient immédiat et vérifiable est, certes, un critère très communément utilisé, mais Baars précise que, appliqué à l'homme, ce critère se subdivise en quatre composantes : la conscience de l'événement, la capacité rétrospective d'en effectuer à volonté le rappel à la conscience, la capacité de recoder – de symboliser – cet événement avec des mots ou par des gestes et enfin, la capacité de donner suite volontairement à ces paroles ou à ces gestes.

Pour en revenir aux animaux, je me référerai une nouvelle fois à Griffin qui cite le philosophe britannique Anthony Kenny, pour qui l'une des qualités essentielles de l'esprit est d'avoir la faculté d'utiliser des symboles de sorte que ce soit l'activité symbolique elle-même qui en fasse des symboles et leur confère du sens. Griffin évoque à ce sujet l'exemple bien connu du symbolisme de la « danse » chez l'abeille, animal qui possède juste un peu moins d'un million de neurones. C'est l'activité même de l'abeille qui fait des frémissements de sa danse un mécanisme de communication symbolique.

Peut-être est-ce au moment de l'essaimage que cela paraît le plus évident, lorsque les abeilles se mettent à la recherche d'une nouvelle ruche. Les éclaireuses partent visiter les endroits creux transmettent à leurs congénères des indications sur la distance, la direction et l'intérêt présenté par tel ou tel site. La communication symbolique se fait loin de l'objet des descriptions. Parfois, la danse se rapporte à des cavités ou à l'emplacement d'une source de nourriture que l'éclaireuse a vus quelques heures auparavant. La recherche

porte essentiellement sur un endroit sec, sombre, non fréquenté par les fourmis, et les danses des abeilles éclaireuses transmettent les informations relatives à la qualité du lieu qu'elles ont choisi – la décision finale relevant plus ou moins d'une décision de groupe, d'un consensus auquel elles mettent un certain temps à parvenir.

Le marquage des abeilles éclaireuses par Martin Lindauer, le chercheur qui a réalisé cette étude, a montré que lorsque l'une d'elles avait opté pour une certaine cavité mais visité ensuite un autre site indiqué par les mouvements vigoureux d'une autre éclaireuse, il lui arrivait de se mettre à danser juste après en faveur du nouvel emplacement, renonçant à celui qu'elle avait défendu précédemment. Pour Griffin, cette versatilité de la communication montre que les abeilles savent exprimer des pensées très simples.

Objectif de la présente étude

Nous allons d'abord réfléchir à la première apparition de la conscience immédiate, c'est-à-dire de la conscience primaire, au cours du processus évolutif.

Gerald Edelman définit la conscience primaire comme la capacité de construire une scène mentale dans le présent. Elle ne requiert ni langage, ni véritable sens de soi. Elle est fondée sur la *catégorisation perceptive* des influx visuels et des autres informations sensorielles concernant le monde extérieur.

Edelman définit ensuite la *perception* comme le fait de discriminer un objet ou un événement particulier par l'intermédiaire d'un ou plusieurs sens. Cette discrimination dépend de l'aptitude d'un sujet à distinguer cet objet ou cet événement parmi tous ceux du monde extérieur qui ont été détectés par ses yeux, ses oreilles et son nez à un instant donné.

La *catégorisation*, nous dit encore Edelman, traite certains objets ou événements non identiques comme des équivalents. Par exemple, une chaise est un objet qui, selon l'avis général, comporte un dossier et une assise, mais elle peut avoir trois ou quatre pieds, ou encore deux ou quatre barres transversales. Ainsi la catégorisation perceptive désigne-t-elle la capacité à morceler le monde des signaux (de perception) en catégories susceptibles de s'adapter aux différentes espèces. La démonstration en est facile chez les espèces animales. Le professeur Herenstein a étudié les aptitudes cognitives des pigeons. Ces volatiles sont capables de repérer, parmi une douzaine de photographies, celles qui montrent un être humain, qu'il

s'agisse d'un enfant, d'une personne vue de profil, de quelqu'un qui tourne le dos à l'objectif, qui est nu ou habillé, sous un arbre ou dans de nombreuses autres situations. Si l'oiseau donne un coup de bec à la photo sur laquelle est représenté un être humain, on lui donne de la nourriture. S'il se trompe, on ne lui donne rien. Le pigeon réussit l'exercice dans 80 % des cas.

La théorie d'Edelman est fondée sur les *récepteurs à distance** de l'organisation neurophysiologique qui, selon lui, sous-tend l'émergence de la conscience primaire. La théorie des récepteurs à distance s'appuie sur l'information transmise par les organes sensoriels qui détectent les choses à distance, c'est-à-dire les yeux, les oreilles et le nez.

Pour ma part, je considère que la toute première conscience est apparue différemment.

Je pense en effet que ce sont les excitations impérieuses et les intentions compulsives des *émotions primordiales* qui ont été à l'origine de la conscience. Le terme « primordial » appliqué à ces émotions traduit *l'élément subjectif** du comportement instinctif* qui sous-tend le contrôle du système végétatif. Les mécanismes instinctifs sont, bien sûr, génétiquement programmés. William James, philosophe et titulaire de la chaire de psychologie à Harvard, affirmait dans ses *Principles of Psychology*, véritable monument publié il y a plus de cent ans (1890), qu'émotion et instinct étaient inexorablement liés par une relation structurelle génétiquement déterminée : « Lorsque nous avons traité des instincts, a-t-il écrit, il a été impossible de les séparer des excitations émotionnelles qui les accompagnent. » Et plus loin, il a ajouté : « Tout objet qui réveille un instinct réveille aussi une émotion. »

Une émotion primordiale, lorsqu'elle se produit, indique que l'existence même de l'organisme est menacée. Parmi les émotions primordiales, on trouve la soif, qui provient de la déshydratation de l'organisme, et la sensation d'étouffement ou le « besoin d'air », que l'on ressent lorsqu'on s'étrange ou que l'on ne parvient plus à inspirer pour une raison ou pour une autre. Ces sensations accablantes qui mobilisent entièrement le courant de la conscience sont orchestrées à partir des régions inférieures ou basales du cerveau. Les signaux d'amorce proviennent de détecteurs chargés de surveiller la composition physico-chimique du sang affluant à la base du cerveau et de réagir en conséquence. *Les détecteurs en question, qui se situent à l'intérieur du corps, sont appelés récepteurs intéroceptifs ou intérocepteurs, par opposition aux récepteurs extéroceptifs, ou extérocepteurs**, qui sont les récepteurs à distance. Toutes ces opérations sont

réalisées par ce que l'on appelle les systèmes neurovégétatifs, qui servent de régulateurs et veillent à maintenir l'équilibre de l'environnement interne de toutes les cellules de l'organisme.

A. D. Craig, du Barrow Neurological Institute de Phoenix, dans l'Arizona, voit par exemple la douleur comme une émotion homéostatique* reflétant un mauvais état de l'organisme – à l'instar de la soif, du besoin d'air ou des variations de température – et requérant une réponse comportementale adaptée (le terme « homéostatique » renvoie aux processus qui maintiennent l'équilibre des constantes physiologiques). Dans son analyse générale de cette question essentielle de l'utilité de la conscience, William James affirmait que « le lien empirique entre la sensation subjective de la douleur et la réalité objective de la blessure d'une part, et entre la sensation de plaisir et les activités roboratives d'autre part, ne pouvait s'expliquer que si l'évolution avait donné aux états subjectifs la capacité d'adapter les animaux à leur environnement. En d'autres termes, si la conscience n'avait pas servi quelque dessein utile, elle n'aurait pas évolué ¹ ».

Les intérocepteurs « sentent » (ou détectent), en quelque sorte, une modification de la concentration en sodium dans le sang qui afflue vers le cerveau, ou de sa teneur en dioxyde de carbone, ou encore de la température corporelle ou du taux de sucre, etc. De manière plus explicite, on peut dire que si le taux de sodium sanguin augmente, la sensation de soif apparaît. À l'inverse, chez certaines espèces animales, notamment chez les herbivores, c'est-à-dire tout ce que la planète compte de gibier et de bétail, lorsque la concentration en sodium chute, elle déclenche une très forte envie de consommer du sel. Les herbivores sont en effet les animaux les plus susceptibles de souffrir d'une carence en sodium. Ils subissent les conséquences directes de l'insuffisance de sel dans les vastes espaces de l'intérieur des continents et des régions montagneuses.

La plus grande partie des cellules nerveuses et des connexions qui sous-tendent ces émotions primordiales végétatives est génétiquement « câblée* ». Cela veut dire que les composants cellulaires sont mis en place et reliés entre eux par l'action des gènes lors du développement embryonnaire. Il s'agit donc, pour les émotions primordiales, d'une organisation neuronale génétiquement déterminée, située dans le cerveau basal, d'origine évolutive ancienne. Parmi les émotions primordiales autres que celles déjà mentionnées, on compte la faim, la douleur, l'envie de dormir consécutive à la privation de sommeil, la sensation produite par les fortes variations de tempéra-

1. *Ibid.*

ture – de la température interne du corps notamment – et enfin l'orgasme sexuel et les « contrariétés » viscérales.

Ainsi la majeure partie des systèmes végétatifs* et de leurs intérocepteurs est-elle organisée dans ce que l'on pourrait appeler les « soubassements » du cerveau (le bulbe rachidien*, le mésencéphale* ou cerveau moyen et l'hypothalamus*), et il en est de même pour les processus élémentaires de l'excitation sexuelle et du sommeil. En revanche, les activités d'ordre supérieur comme la vision, l'ouïe et les processus cognitifs sont principalement organisées dans la matière grise* des lobes occipitaux, pariétaux, temporaux et frontaux du néocortex*, c'est-à-dire à des niveaux supérieurs.

Deux grandes questions émergent de ce point de vue évolutionniste :

– premièrement, à quel stade – ou à quels stades, au pluriel – de l'évolution animale la conscience primaire est-elle apparue pour la première fois ?

– deuxièmement, comment le cerveau s'est-il organisé, au plan anatomique comme au plan fonctionnel, pour servir d'étai à la conscience primaire lorsque celle-ci est apparue ?

Ce sont là deux questions ardues, mais fascinantes, et qui ouvrent de nombreuses perspectives à la biologie. Comme il se doit, la première est axée sur le comportement animal et la façon d'interpréter celui-ci à différents stades du développement phylogénétique (de l'évolution). La seconde concerne les changements neuroanatomiques (de la structure du cerveau) et neurophysiologiques (des fonctions cérébrales) qui accompagnent le développement d'un cerveau plus complexe. Ces changements se sont produits de manière progressive au cours de l'évolution, c'est-à-dire au fur et à mesure des divisions de l'arbre phylogénétique*. La réponse à ces deux questions a permis à la science de faire un bond spectaculaire au cours du siècle dernier. La présente analyse nous mènera à l'étude par imagerie cérébrale de ce qui se passe dans la conscience lors d'une émotion primordiale comme la soif et le besoin d'air, lors de l'hyper- ou de l'hypothermie, de l'orgasme sexuel et des divers états de colère, d'angoisse et de haine, ainsi que lors de processus cognitifs et intellectuels d'ordre supérieur.

Nous ne pourrions cependant aborder ici que certaines parties d'un domaine dont l'étendue est immense. Une place centrale sera accordée à des questions qui ne font pas souvent l'objet des discussions sur la conscience. En regardant dans le détail l'index des ouvrages contemporains remarquables qui ont paru sur le sujet,

comme ceux de Gerald Edelman, Francis Crick, Antonio Damasio, Roger Penrose et également John Ledoux, on voit en effet que ceux-ci renvoient rarement, voire jamais, à des sujets comme la soif, la faim, le besoin d'air, l'appétit spécifique pour les sels minéraux, et encore moins souvent à la douleur ou aux « contrariétés » des fonctions viscérales, comme l'envie pressante d'uriner. Cette dernière, activée par des intérocepteurs spécifiques, s'accompagne de sensations pouvant s'intensifier au point de devenir un besoin impérieux et, comme la plupart d'entre nous en ont déjà fait l'expérience, la sensation ressentie finit par être presque douloureuse.

Dans un ouvrage intitulé *Affective Neuroscience*, Jaak Panksepp, de l'université de Bowling Green State (Ohio), évoque les sensations associées à la distension de la vessie et du rectum. « Il est évident, dit-il, que toute situation motivationnelle forte donne lieu à plusieurs sortes d'excitations cognitives et émotionnelles. Prenons le cas tout simple des distensions de la vessie et du rectum : la sensation peut devenir extrêmement pressante et occuper tout notre esprit, qui devient alors obnubilé par un besoin urgent de soulagement. Elle est si vive qu'il est difficile de penser à autre chose. La connaissance que nous avons des systèmes neuronaux qui sous-tendent ce genre de sensations est malheureusement assez limitée, mais il est possible que ceux-ci soient organisés dans la partie basse du tronc cérébral*. Si nous pouvions les déterminer de manière précise, nous en saurions probablement beaucoup plus sur la conscience que tout ce que l'on peut lire aujourd'hui dans les articles les plus documentés sur le sujet ¹. »

Quant à la soif et à sa classification au rang des émotions primordiales, nous nous référerons ici à James Fitzsimons, de l'université de Cambridge, qui affirme, dans l'ouvrage le plus spécialisé à l'heure actuelle sur la question, que « nous pourrions effectivement parler d'une sensation de soif lorsque la déshydratation est modérée, mais [qu']il ne fait aucun doute qu'un état de déshydratation sévère provoque une sensation autrement pénible qui déclenche une forte émotion ² ». De même, Panksepp affirme que la présence d'un syndrome de détresse respiratoire ou de troubles de la respiration provoque l'apparition d'un état émotionnel intense. Il ajoute que les troubles paniques ou « crises de panique », que l'on rencontre chez

1. *Affective Neuroscience. The Foundations of Human and Animal Emotions*, New York, Oxford University Press Inc., 1998.

2. *Physiology of Thirst and Sodium Appetite*, Cambridge, Cambridge University Press, 1979.

l'homme, peuvent résulter en partie de l'activation de ce puissant système de réponse émotionnelle. Nous étudierons au chapitre XII la question de l'utilisation précise des mots décrivant les états émotionnels suscités par la perturbation de l'équilibre dynamique des systèmes végétatifs situés dans l'hypothalamus, le mésencéphale et le cerveau postérieur, et les intentions qui en résultent, mais pour l'essentiel, notre approche et son rapport avec le point de vue de William James ont d'ores et déjà été évoqués.

Les spécialistes des neurosciences qui s'intéressent à l'analyse de la conscience se sont pour la plupart fixé des objectifs plus nobles et plus difficiles que l'étude des systèmes neurovégétatifs. Beaucoup d'entre eux se sont concentrés sur la conscience visuelle ou sur d'autres modes de perception du monde extérieur, avec tous les processus cognitifs et intellectuels que cela implique. L'émotion a également fait l'objet d'études approfondies (nous citerons à ce propos le travail remarquable d'Antonio Damasio et de son équipe de l'Iowa), mais les émotions primordiales ont été oubliées. Celles-ci offrent un contraste relatif avec d'autres émotions comme la colère, la haine, l'amour et la peur, qui sont en grande partie déclenchées par des influx nerveux provenant des yeux et des oreilles et qui permettent une évaluation de la situation. C'est la perception de cette situation telle qu'elle est déterminée par les récepteurs à distance qui constitue le facteur déclenchant de l'émotion.

Les émotions comme la colère, l'amour et la haine, peuvent être rappelées volontairement à la conscience et analysées ensuite à l'aide des techniques de neuro-imagerie. C'est ce que l'on appelle l'« émotion induite par scénario ». En revanche, il est fort douteux que l'on puisse de la même façon choisir de se remémorer, à volonté, la sensation éprouvée lorsqu'on est sous l'emprise de la soif, du besoin d'air, de la faim ou de la douleur. De toute évidence, ces émotions-là sont organisées différemment dans le cerveau.

Il est peu probable également que l'on puisse, à volonté, faire l'expérience consciente d'un orgasme sexuel, bien que l'excitation du désir sexuel puisse amener une personne à imaginer des circonstances susceptibles de mener à un orgasme. Peut-être ne serait-ce pas bon pour la survie de l'espèce si de telles choses pouvaient se produire avec facilité. Il est tout à fait possible, en revanche, de vivre un orgasme pendant le sommeil, au cours d'un rêve.

Chez les animaux supérieurs, une fois que les émotions primordiales ont envahi le courant de la conscience, les processus de catégorisation perceptive et de mémoire entrent en jeu et pèsent sur les intentions de l'animal alors à la recherche de la gratification

immédiate du besoin signalé par la forte sensation éprouvée. L'expérience passée de l'organisme va contribuer à lui permettre de choisir une solution appropriée. Ainsi, au cours de l'évolution, les deux processus – émotion primordiale et catégorisation perceptive – se sont progressivement entrecroisés et transformés, pour offrir aux différents organismes l'avantage considérable de la sélection naturelle.

Ce qui est intéressant, néanmoins, c'est de chercher à savoir lequel des deux processus est apparu en premier. Ou peut-être y a-t-il eu une contemporanéité phylogénétique suivie, à un stade très précoce, d'une fusion des fonctions ? Pour Edelman, avec le contrôle moteur, la catégorisation perceptive est le processus fondamental par excellence du système nerveux des vertébrés. C'est une idée très intéressante a priori, lorsqu'on étudie l'organisation du développement du cerveau au cours de l'évolution. Toutefois, il y a lieu de penser que ce sont peut-être les émotions primordiales qui sont apparues en premier. En effet, celles-ci sont orchestrées à partir des systèmes intéroceptifs génétiquement programmés – « câblés » – dans le cerveau basal, là où se situent également, comme nous l'avons indiqué précédemment, les commandes d'excitation de l'organisme – de son éveil à proprement parler – et du sommeil. L'émergence des émotions primordiales comme conscience première a impliqué une évolution progressive de la structure du cerveau vers l'avant (vers la partie rostrale). À la suite de cela, on peut penser que les systèmes « câblés » de réflexes complexes situés dans l'hypothalamus, le mésencéphale et le cerveau postérieur ont rejoint, par des voies de passage, le grand centre relais du thalamus*. Ce faisant, ils se sont mêlés aux tout premiers éléments corticaux de l'histoire évolutive. Les structures corticales primitives sont l'allocortex* et le cortex transitionnel*, structures à trois et à cinq couches cellulaires comprenant les régions cingulaire*, parahippocampique* et insulaire*. Le cortex associatif (isocortex*), d'ordre supérieur, comporte les lobes frontaux, pariétaux, temporaux et occipitaux, apparus plus récemment dans l'histoire évolutive, et il est constitué de six couches de cellules. Nous verrons plus loin que la neuro-imagerie des émotions primordiales révèle une organisation fonctionnelle dans laquelle les aires cérébrales évolutivement plus anciennes jouent un rôle dominant.

Descriptif du champ de l'étude

Jusqu'à présent, l'introduction a pu laisser penser que l'analyse du thème principal de ce livre et de certains de ses aspects s'inscrirait dans un courant de pensée psychophysiologique comme celui dont William James a été la grande figure. Nous allons maintenant donner un aperçu des autres aspects qui seront étudiés, en espérant que cela aidera le lecteur à faire le lien entre les différentes idées et à comprendre les raisons pour lesquelles certaines parties ont été incluses.

Le chapitre II sera d'abord une réflexion sur la formation des concepts en science. La chose est pertinente à cause de la grande difficulté posée par les définitions dans le domaine de l'analyse de la conscience. Les idées développées par Percy William Bridgman, lauréat du prix Nobel de physique, sont à cet égard essentielles. Puis, en raison de l'intérêt intrinsèque qu'elle présente dans tout traité sur la conscience, nous étudierons la question de la conscience de soi*, c'est-à-dire du fait d'être l'objet de sa propre attention. De toute évidence, il s'agit là d'une fonction d'ordre supérieur. Savoir jusqu'où il faut aller dans l'arbre phylogénétique pour en trouver l'origine relève de la question plus générale de la continuité dans l'évolution de la conscience telle que l'a présentée Thomas Henry Huxley. À cet égard, il est très probable que la conscience perceptive est apparue longtemps avant toute forme de conscience de soi.

Dans le même ordre d'idées, et bien que notre thème principal concerne les aspects primordiaux de la conscience, il nous a semblé important de rappeler les réflexions de quelques éminents scientifiques et philosophes sur la nature générale de la conscience. Cela fera l'objet du chapitre III, qui situera les choses dans leur contexte historique et donnera au lecteur une idée de la perspective générale dans laquelle s'inscrit le contenu plus particulier du présent ouvrage.

Au chapitre IV, nous aborderons la question de la conscience animale en insistant sur les preuves expérimentales qui démontrent l'existence d'un état de conscience à des niveaux différents de l'arbre phylogénétique, notamment pour les calmars, les poissons, les serpents et les souris. Nous attirerons également l'attention du lecteur sur des résultats qui sont compatibles avec le test de Turing, tel qu'il a été présenté par Christof Koch et Francis Crick, et décrit dans un récent ouvrage, remarquable, de Christof Koch, *The Quest for Consciousness*¹. Le chapitre V nous apprendra comment des

1. Colorado, Roberts & Co. Publishers, 2004.

éléphants ont réussi à transformer en mine de sel les profondes parois de la sombre caverne de Kitum, sur le mont Elgon, au Kenya. Le comportement des pachydermes nous conduit à supposer l'existence d'une transmission culturelle des connaissances.

Les chapitres VI et VII traitent de l'émergence de la conscience au cours de l'évolution, à partir de la théorie d'Edelman et de celle que j'ai moi-même construite. Comme l'exemple retenu pour illustrer l'imagerie cérébrale d'une émotion primordiale a été celui de la conscience de la soif, il a été préalablement question, avant l'analyse des images, des mécanismes de base et de la régulation de la circulation et des échanges de l'eau dans l'organisme. Le lecteur profane trouvera dans certaines parties du chapitre VIII des informations intéressantes qui le renseigneront d'une manière générale sur une sensation qu'il a lui-même déjà éprouvée, en se demandant comment elle parvenait à la conscience. Il est cependant tout à fait possible de sauter ce passage et de passer directement au chapitre suivant, qui traite de l'exploration de la sensation de soif par les techniques d'imagerie cérébrale. Le chapitre X expose les résultats obtenus lors de la neuro-imagerie de plusieurs autres émotions primordiales ainsi que de certaines émotions déclenchées par des récepteurs à distance et impliquant une perception de la situation, comme dans le cas de la colère ou de la peur.

Au chapitre XI, comme au chapitre III, nous nous sommes efforcés de dresser un panorama des travaux sur la conscience. On y trouve les idées de Stanislas Dehaene, de Jean-Pierre Changeux et de Michel Kerszberg, ainsi qu'un aperçu des travaux de Bernard Baars et de James Newman sur l'organisation hiérarchique de la conscience supérieure. Un espace de travail global composé de neurones, sorte de système intégrateur, en est le haut lieu activateur. Des processeurs spécialisés correspondant aux fonctions clés comme la perception ou la mémoire par exemple envoient des messages dans l'espace de travail, où certains d'entre eux bénéficient d'un accès privilégié selon leur pertinence et l'expérience passée. De toute évidence, les émotions primordiales, lorsqu'elles ont occupé de manière si impérieuse le courant de la conscience, ont bénéficié de cet accès privilégié à l'espace de travail neuronal, grâce aux processeurs perceptifs.

Le dernier chapitre traite du mystère de la nature de l'émotion. On ne comprend pas encore très bien ce qui se passe réellement lorsque des sensations brutes et impérieuses parviennent à la conscience et s'accompagnent d'intentions compulsives. Il existe manifestement une gamme extrêmement variée d'émotions différentes et

si leur hiérarchie était représentée par un triangle, les émotions primordiales en constitueraient la base et les émotions esthétiques, comme le plaisir d'écouter Bach par exemple, en seraient le sommet. Des hypothèses assez différentes ont été émises quant à la nature de l'émotion, et bon nombre d'entre elles ont été analysées dans ce chapitre, notamment celles d'Antonio Damasio.

Certaines parties du texte sont composées en retrait et dans un corps inférieur à celui utilisé principalement dans l'ouvrage. Il s'agit de paragraphes concernant l'anatomie du cerveau et les mécanismes physiologiques, ou encore de l'exposé détaillé d'une discussion. Le lecteur non spécialiste pourra ne pas les lire sans rien perdre de l'essentiel de mon argumentation. En revanche, ces passages peuvent présenter un certain intérêt pour un public de lecteurs initiés, particulièrement dans le domaine des neurosciences. Ils figurent généralement dans les chapitres qui traitent de l'imagerie cérébrale des émotions, mais aussi, parfois, dans certaines parties consacrées au comportement animal et au mécanisme physiologique de la soif.

Chapitre II

CONSCIENCE ET CONSCIENCE DE SOI

Lorsque des scientifiques, ou toute autre assemblée réunissant quelques personnes, se regroupent autour du thème de la conscience, l'une des premières questions abordées est souvent celle de sa définition : qu'entend-on exactement par le terme « conscience » ? Selon le point de vue de chacun, répondre à cette question sera extrêmement difficile ou au contraire relativement simple.

De nombreux aspects fondamentaux de la biologie ont été mis en lumière au cours des tentatives de définition de la conscience. Certains spécialistes cherchent à exprimer ce qu'ils considèrent comme son essence. D'autres se tournent plutôt vers le listage d'éléments qu'ils reconnaissent comme étant concrétisés dans un « courant de conscience ».

Gerald Edelman aime citer William James, qui disait de la conscience que « nous en comprenons la signification tant qu'on ne nous demande pas de la définir, mais c'est une tâche extrêmement difficile pour le philosophe que d'en rendre compte avec précision ». Dans *Principles of Psychology* (1890), James ajoute que la conscience « ne s'apparaît pas à elle-même comme morcelée : elle n'est pas articulée, elle suit son cours ». Selon lui, une « rivière » ou un « courant » sont les métaphores qui la décrivent le plus naturellement. « Lorsque nous en parlerons désormais, continue-t-il, nous l'appellerons le courant de la pensée, de la conscience ou de la vie subjective. » Plus loin, James poursuit son analyse du courant de pensée en précisant que la conscience « s'intéresse toujours plus à un aspect de son objet qu'à un autre, et elle accueille, rejette, ou choisit en suivant le fil de sa pensée ¹ ».

1. *Principles of Psychology*, op. cit.

L'attention sélective et la volonté délibérée illustrent parfaitement cette idée de choix.

Il est un dernier point de l'analyse de William James que je voudrais évoquer ici. Le philosophe considère que, d'une manière générale, l'ensemble de l'espèce humaine s'accorde sur le fait de « remarquer les mêmes choses et leur donner les mêmes noms, [user] des mêmes critères pour faire en ce qui nous intéresse le départ de l'important et de l'accessoire, de l'utile et du nuisible. Il se trouve cependant un cas tout à fait extraordinaire où jamais deux hommes ne s'entendront dans leur choix : nous divisons tous l'univers en deux moitiés dont l'une accapare presque tout notre intérêt mais jamais nos lignes de divisions ne coïncident... Nous donnons tous à ces deux moitiés les mêmes noms de *moi* et de *non-moi* ». James précise encore : « L'intérêt tout à fait unique de tout homme porte à cette partie de la création qu'il peut appeler *moi* ou *mienne* est peut-être une énigme morale, mais c'est un fait psychologique fondamental ¹ ! »

Grand spécialiste britannique de la zoologie et des neurosciences, J. Z. Young est d'accord avec le philosophe autrichien Franz Brentano pour dire que des êtres ayant des intentions conscientes sont capables de faire la différence entre leurs propres pensées et l'information sensorielle qui leur parvient de l'extérieur ². Cela implique l'existence d'une conscience de soi. Young cite la position de Searle : « La deuxième caractéristique irréductible de l'esprit est ce que les philosophes et les psychologues appellent l'intentionnalité, cette propriété en vertu de laquelle les états mentaux sont dirigés vers, ou concernent, ou renvoient à, ou encore portent sur des objets ou des choses du monde distincts d'eux-mêmes ³. »

Young met l'accent sur un point essentiel qu'il est important de rappeler : l'intentionnalité est une propriété de la vie mentale qui peut renvoyer à des objets qui ne sont pas observables dans l'immédiat. Ainsi les pensées intentionnelles peuvent-elles être différentes des pensées finalitaires, dont le but est clairement visible. Le cerveau peut être le dépositaire d'attentes ou d'espérances mises en mémoire et tirées de l'expérience passée. Chez l'animal, ce corps de désir et d'intention peut être mis en mouvement, nous l'avons vu, par des changements de nature chimique. Lorsque la concentration

1. William James, *Précis de psychologie*, traduit de l'anglais par E. Baudin et G. Berthier, Paris, Librairie Marcel Rivière, 1946, p. 108 et suivantes.

2. Franz Brentano affirme que la particularité de la conscience est qu'elle est toujours conscience de quelque chose (*NdT*).

3. *Philosophy and the Brain*, Oxford, Oxford University Press, 1986, p. 51.

en sodium sanguin augmente, par exemple, les récepteurs intéroceptifs responsables de la conscience de la soif reçoivent des décharges neuronales. En s'appuyant sur une collection de souvenirs, notamment la géographie de l'endroit où il se trouve, un animal pourra former l'intention de rechercher avec opiniâtreté un trou où il se souviendra avoir vu de l'eau à un moment où il n'en avait pas besoin. Il se peut aussi qu'il ait mémorisé l'endroit où il est allé boire un peu plus tôt. Cette situation-là est différente de celle où l'on a soif mais où l'eau est réellement à portée de vue.

D'une manière générale, nos considérations sur la soif situent celle-ci au bas de l'échelle de l'expérience consciente. À un niveau beaucoup plus élevé, nous trouverons l'intuition et le génie. Don Watson rappelle que Freud se refusait à croire que Shakespeare avait pu pressentir la psychologie de Hamlet sans avoir vécu une expérience analogue. Il semble toutefois que dans l'écriture, la peinture et la danse, le génie individuel dévoile des réalités de la conscience dont nous ignorions jusque-là l'existence. Bien souvent en effet, ce qui apparaît comme un éclair de génie dans l'expérience créatrice s'avère avoir été mûrement réfléchi, préalablement à toute « illumination » subite. L'exemple classique est celui de la solution aux problèmes mathématiques. C'est d'ailleurs le sujet du livre *Matière à pensée*, transcription d'une série d'entretiens entre Jean-Pierre Changeux, professeur au Collège de France et à l'Institut Pasteur, et Alain Connes, brillant mathématicien français.

Les idées de William James et de J. Z. Young, formulées il y a déjà quelque temps, peuvent servir de préambule à toute une série de points de vue que je voudrais rapporter ici et qui traitent de la définition de la conscience par d'autres spécialistes contemporains des neurosciences. Dans ce chapitre, je donnerai également les grandes lignes de l'analyse de la nature des concepts en science telle que l'a pensée Percy William Bridgman.

Dans un ouvrage intitulé *L'Hypothèse stupéfiante*, Francis Crick affirme que « la conscience est un sujet qui est loin de faire l'objet d'un consensus, même par rapport au problème qu'elle pose. Tout le monde, dit-il, a une vague idée de ce que l'on entend par conscience. Il vaut donc mieux éviter de définir ce terme de façon précise, à cause des risques liés au caractère prématuré d'une définition qui pourrait être trompeuse ou excessive, ou peut-être les deux ».

Et il ajoute entre parenthèses : « Si quelqu'un trouve que je triche, qu'il essaie de me donner une définition du mot "gène". On connaît maintenant tellement de choses sur les gènes que toute

définition simple risquerait d'être insuffisante. On voit donc à quel point il serait difficile de définir un terme biologique dont on sait fort peu de chose. »

Crick pose ensuite une question essentielle : « Il paraît probable qu'à tout moment, certains processus neuronaux actifs dans le cerveau entrent en corrélation avec la conscience, alors que pour d'autres, ce n'est pas le cas. Quelle différence y a-t-il entre eux ¹ ? »

On constatera avec intérêt et non sans amusement que cent cinquante ans auparavant, un homme qui a lui aussi changé le cours de l'histoire humaine, comme Crick et son ami Jim Watson, travaillait déjà sur la définition de ce qui était, dans le fond, un comportement génétiquement déterminé. Charles Darwin a écrit, au début du chapitre consacré à l'instinct dans son *Origine des espèces*, qu'il n'entreprendrait pas d'en donner une définition, mais d'une certaine façon, c'est exactement ce qu'il a fait par la suite. Pour Darwin, il existait tant d'instincts si « merveilleux » que ses lecteurs avaient, disait-il, « probablement déjà pensé que leur développement devait constituer une difficulté suffisante pour renverser toute [sa] théorie ». « Je n'entreprendrai aucune définition de l'instinct, a-t-il écrit. Il serait aisé de montrer qu'on comprend ordinairement sous ce terme plusieurs actes intellectuels distincts, mais chacun sait ce qu'on entend lorsqu'on dit que c'est l'instinct qui pousse le coucou à émigrer et à pondre des œufs dans le nid d'autres oiseaux. Un acte qui exige de notre part, pour être exécuté, une certaine pratique, est dit ordinairement instinctif lorsqu'il est accompli par un animal, surtout jeune et sans expérience, ou par beaucoup d'individus, de la même manière, sans qu'ils sachent dans quel but ils le font. Mais aucun de ces caractères de l'instinct n'est universel et, selon l'expression de Pierre Huber, on peut constater fréquemment, même chez les êtres peu élevés dans l'échelle, l'intervention d'une petite dose de jugement ou de raison ². »

À ce stade de notre analyse, il est utile de réfléchir à une manière de définir les concepts.

1. *L'Hypothèse stupéfiante*, op. cit.

2. Charles Darwin, *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou Lutte pour l'existence dans la nature*, traduit par J.-J. Moulinié, Paris, C. Reinwald, 1873.

Bridgman et les concepts

La signification ou la définition d'un concept a été analysée en détail par le physicien Percy William Bridgman dans un ouvrage intitulé *The Logic of Modern Physics* ¹. Pour lui, le contenu d'un concept, base de toutes les connaissances en physique, doit être ramené à une série d'opérations concrètes. Bridgman illustre cette attitude « opérationnaliste ² » vis-à-vis du concept en étudiant la notion de *longueur* et en prenant pour exemple la mesure d'une maison. « On commence par prendre une règle, dit-il. On la pose sur l'objet de façon que l'une de ses extrémités coïncide avec celle de l'objet à mesurer, puis on marque sur celui-ci la position de l'autre extrémité de la règle et l'on déplace cette dernière en ligne droite jusqu'à ce que sa première extrémité coïncide avec ce qui était précédemment la position de la deuxième. On répète ensuite l'opération aussi souvent que nécessaire et l'on appelle *longueur* le nombre de fois où la règle a été appliquée sur l'objet – en réalité, on calcule combien cet objet "fait" de règles. » Bridgman constate que cette procédure apparemment simple « est en fait d'une très grande complexité. Il faut être certain notamment que la règle est à la température normale à laquelle sa longueur est définie, ou alors il faut appliquer une correction. Si l'on mesure un objet vertical, il faut aussi corriger la déformation liée à la gravitation. Il est également nécessaire de s'assurer que la règle n'est pas aimantée, ni soumise à des forces électriques. Ces précautions viendront à l'esprit de tout physicien ».

En principe, les opérations de mesure de longueur devraient être détaillées de manière très précise. Les choses sont assez compliquées pour les objets statiques, mais, ajoute Bridgman, « lorsqu'on en arrive à mesurer la longueur d'un objet de très grande dimension comme une vaste étendue de terrain par exemple, il faut avoir recours à un théodolite, instrument généralement utilisé par les géomètres. Cela implique d'étendre à toute la surface un système de

1. New York, The Macmillan Company, 1927.

2. La thèse « opérationniste » (ou « opérationnaliste »), en philosophie des sciences, est la suivante : le physicien américain Percy Williams Bridgman (1882-1961) considère que la définition d'un concept ne peut être que de type opératoire. Selon lui, « la signification de chaque terme scientifique doit pouvoir être déterminée en spécifiant une opération de vérification bien définie qui lui fournit un critère d'application ». Les concepts scientifiques ne sont donc pas définis en tant que tels, mais à travers un ensemble de procédures particulières, qui délimitent les conditions de leur application (*NdT*).

coordonnées à partir d'une base que l'on mesure de façon traditionnelle, à l'aide d'un mètre à ruban. On effectue des visées vers des points distants des extrémités de la base et on mesure les angles ». Mais, nous dit Bridgman, « un changement fondamental est apparu : les angles formés par les droites reliant les points distants sont désormais des angles formés par des rayons lumineux. On suppose que la lumière voyage en ligne droite. Donc, en étendant ce système de triangulation à toute la surface de la Terre, on utilise une géométrie euclidienne des rayons lumineux. Lors de la vérification de cette hypothèse, l'expérience de Michelson a montré que la direction de propagation du rayon lumineux par rapport à la rotation de la Terre avait une incidence sur le résultat ». L'idée avancée par Bridgman est que *le concept de longueur a subi un changement fondamental dans son caractère, même en ce qui concerne les mesures terrestres*. Au concept tactile a été substitué un concept optique, rendu encore plus complexe par une nouvelle hypothèse sur la nature de notre géométrie.

Bridgman fait remarquer que le processus est entièrement optique lorsqu'on étend la mesure au système solaire et aux étoiles. Si l'on veut mesurer la longueur d'objets se déplaçant à grande vitesse, tels qu'on en trouve dans la nature, il faut adopter une autre définition parce qu'on a alors recours à d'autres opérations. C'est ce qu'a fait Einstein. Bridgman affirme que, puisque la procédure utilisée par Einstein est différente de la série d'opérations décrites plus haut, sa « longueur » à lui n'est pas la même que la nôtre. L'observateur qui s'apprête à mesurer la longueur d'un objet en mouvement doit d'abord étendre à tout son plan de référence un système de coordonnées temporelles. À chaque point de son plan de référence doit se trouver une horloge, et toutes les horloges doivent être synchronisées.

Sans aller plus loin dans l'analyse que Bridgman a faite des mesures de longueur stellaires et subatomiques et des opérations qu'elles impliquent, on voit clairement que le physicien part du principe qu'en changeant la procédure opérationnelle, on change réellement le concept. En conséquence, l'utilisation systématique des mêmes termes pour des concepts différents ne peut être dictée que par des considérations de convenance. Bridgman ajoute que le prix à payer pour lever l'ambiguïté ainsi créée est parfois trop élevé. Nous devons rester vigilants, dit-il, car « deux séries d'opérations qui donnent des résultats identiques dans un certain contexte peuvent déboucher sur quelque chose de tout à fait différent dans un autre. Et nous ne devons surtout pas perdre de vue l'existence de ces "articulations" de notre structure conceptuelle »...

Du point de vue « opérationnaliste », la nature des concepts est la même que la nature des connaissances expérimentales, souvent floues. Selon Bridgman, « la découverte d'opérations qui peuvent être utilement employées à décrire la nature permet de percer à jour le mystère de presque toutes les expériences physiques de l'univers. Si une question particulière a du sens, il doit être possible de trouver des opérations qui permettront peut-être de lui apporter une réponse. » En résumé, Bridgman dit que nous ne devrions pas nous permettre d'utiliser comme outils des concepts que nous ne pouvons pas définir convenablement en termes d'opérations. C'est pour illustrer son argumentation que j'ai évoqué, très brièvement, la façon dont le physicien a utilisé le concept de longueur.

Pour Bridgman, la découverte du résultat obtenu en comptant le nombre de fois qu'un bâton d'une longueur arbitraire a pu être appliqué sur un objet et utilisé d'une manière toute simple pour décrire des phénomènes naturels a constitué l'une des découvertes les plus importantes, voire fondamentales, de l'homo sapiens.

Le concept de conscience de soi et sa définition opérationnelle

Nous pourrions étendre le champ d'application de cette analyse du concept scientifique à notre domaine de recherches et plus particulièrement à la conscience de soi. La conscience de soi est la forme achevée de la conscience, qui a été décrite de manière très variée : selon les uns ou les autres, il s'agit d'une sorte de conscience introspective, du simple fait d'être soi-même l'objet de sa propre attention, de la contemplation de sa propre existence, d'une conscience réfléchie, de la conscience d'être conscient. Comme Shakespeare faisait dire à la reine dans *Hamlet* : « Oh Hamlet, n'en dis pas plus. Tu tournes mes yeux vers le fond de mon âme, et là, je vois des taches tellement noires et profondément entrées qu'elles ne perdront plus jamais leur teinte ¹. »

Le langage permet aux membres de l'espèce humaine de ne pas douter que leurs congénères possèdent à la fois la conscience et la conscience de soi. Toutefois, pour les animaux situés à un niveau inférieur de l'échelle évolutive et ne disposant pas du langage, le problème est de savoir s'il existe une base opérationnelle pour mesurer leur conscience de soi.

1. *Hamlet*, acte III, scène IV, traduit de l'anglais par A. Lorant, Paris, Aubier, 1988.

La conscience de soi chez les singes : reconnaissance de soi dans le miroir et effet de « cirque », miroirs déformants

Gordon Gallup a été l'un des premiers à étudier la reconnaissance de soi à partir d'un miroir.

Pour de nombreuses espèces animales, être confronté à son image dans le miroir, c'est se trouver en présence d'un congénère, et cela engendre souvent une réaction plutôt agressive. On retrouve le même type de comportement chez des espèces aussi différentes que les poissons, les oiseaux, les lions de mer et les primates. Un oiseau sera capable de combattre jusqu'à épuisement le reflet de son image dans une vitre ou un enjoliveur. D'une façon similaire, un bébé réagira à son reflet comme s'il s'agissait d'un autre enfant. Il tentera de le prendre dans ses bras et de l'embrasser – comme si c'était un nouveau compagnon de jeu ! À l'instar des animaux, les tout-petits essaient d'aller derrière le miroir pour chercher « l'autre ». Vers l'âge de dix-huit mois environ, on constate un changement dans le comportement du jeune enfant en face de son reflet spéculaire : il commence à s'auto-examiner, et son comportement devient orienté vers lui-même. C'est seulement vers l'âge de deux ans que commencent à apparaître les indications verbales de l'existence d'un concept de soi stable, avec emploi d'un pronom autoréférentiel (« moi ») ou usage du prénom.

Gallup a réalisé quelques expériences astucieuses et désormais bien connues qui pourraient être utiles à l'élaboration d'une définition opérationnelle du concept de conscience de soi.

Il a étudié quatre chimpanzés mâles et femelles d'âge préadolescent, nés dans la brousse, puis élevés en groupe. Chacun d'eux a été laissé seul huit heures par jour dans une pièce meublée uniquement d'un miroir placé devant la cage. En dix jours, on a assisté à un changement radical de comportement. Au début, les chimpanzés réagissaient comme s'ils se trouvaient face à un rival. Ils donnaient des coups de tête, poussaient des petits cris et se montraient menaçants. Au bout de trois jours, tout cela disparut pour laisser place à un comportement autocentré. Les animaux se servirent alors du miroir pour accéder à des informations autrement inaccessibles. Ils cherchaient à retirer des morceaux d'aliments coincés entre leurs dents, se livraient à une exploration manuelle de la région anogénitale en se laissant guider par leur reflet, faisaient des bulles et des grimaces, retroussaient les lèvres pour inspecter l'intérieur de leur bouche, etc. Manifestement, les chimpanzés reconnaissaient que ce reflet était le leur.

Pour définir leur comportement d'une manière plus rigoureuse, on a alors pratiqué une anesthésie générale. Une fois que les animaux ont été bien endormis, on a dessiné une marque rouge, inodore, au-dessus du sourcil et sur l'oreille, endroits qu'il leur est impossible d'apercevoir sans l'aide d'un miroir. Au cours des quelques heures qui ont suivi l'anesthésie et précédé le test, on a relevé soigneusement, en l'absence de tout miroir, les gestes dirigés vers les zones de marquage, qu'ils soient spontanés ou aléatoires. Je voudrais mentionner ici que lors d'expériences similaires réalisées avec mes collaboratrices Ann Kitchen et Linda Brent (expériences que je relaterai un peu plus loin) nous avons attendu vingt-deux heures avant de réintroduire le miroir. Comme Gallup, nous avons découvert que la réintroduction du miroir dans la cage entraînait une augmentation considérable du nombre de gestes désignant la tache de couleur : celui-ci était plus de vingt-cinq fois supérieur au test de référence, sans tache. Ensuite, le chimpanzé inspectait ses doigts ou les reniflait. S'il avait attribué le reflet à un autre animal, il aurait peut-être tendu la main vers le miroir et cherché à toucher la tache rouge, mais l'excellente coordination de ses mouvements lorsqu'il cherchait des doigts la tache rouge, *en se laissant guider par son reflet*, paraît tout à fait concluante.

Or, manifestement, pour pouvoir examiner, en s'aidant d'un miroir, des parties de son propre corps impossibles à observer autrement, *il faut nécessairement savoir qui l'on est – en d'autres termes, il faut que l'animal possède une conscience de soi*.

En utilisant ce critère opérationnel précis, il apparaît que les chimpanzés et les orangs-outans possèdent cette faculté. En revanche, avec les gorilles, les résultats sont équivoques, même si des expériences plus probantes ont été réalisées en Californie par Francine Patterson, avec Koko, un gorille femelle. Les résultats obtenus avec les macaques, les singes rhésus, les singes cynocéphales et les gibbons ont tous été négatifs. Marc Hauser et ses collègues de Harvard ont réalisé une étude pour laquelle ils ont utilisé la crinière caractéristique d'un primate, le tamarin soyeux, qu'ils ont teinté. Le résultat montre qu'*en s'appuyant sur le critère énoncé ci-dessus*, on retrouve le même comportement d'auto-examen chez certains primates inférieurs aux grands singes anthropoïdes. Gallup m'a confié que Povinelli et lui n'avaient pas pu reproduire ces résultats avec les ouistitis.

L'analyse de la conscience est d'une telle complexité que depuis des années, la conscience de soi est évaluée uniquement en termes de présence ou d'absence. Pourtant, il n'y a aucune raison

a priori de penser qu'il s'agit d'une faculté individuelle dont disposerait ou non un organisme donné, ni d'espérer la voir distribuée d'une manière égale chez tous les organismes qui la possèdent. Chez l'enfant par exemple, le sentiment de soi se développe progressivement et les manifestations de l'identité personnelle varient avec l'âge, d'une manière qualitative. Le schéma corporel se construit petit à petit, à force d'essais et d'erreurs. Il est également probable que chez les primates non humains la conscience de soi, lorsqu'ils en ont une, varie d'une manière quantitative.

Les chimpanzés et les miroirs déformants

Pour approfondir la question, je voudrais parler d'une autre expérience réalisée sur des chimpanzés à la Southwest Foundation for Biomedical Research (à San Antonio, au Texas) par Ann Kitchen, Linda Brent et moi-même. Pour cette expérience, nous avons placé six sujets, l'un après l'autre, devant un miroir convexe, puis devant un autre, concave, et enfin devant un troisième, triptyque. De cette façon, les animaux étaient confrontés pendant plusieurs jours de suite à l'image d'un chimpanzé déformé, court sur pattes, puis à un autre très grand, filiforme, et enfin à trois chimpanzés en même temps. Tous avaient déjà été soumis à l'expérience du miroir et au test de la marque rouge. Les résultats ont été très clairs, avec enregistrement vidéo à l'appui.

Comme lors de l'expérience avec le miroir normal, tous les sujets ont montré un comportement autoréférentiel à partir de leur reflet spéculaire lors de la première exposition à chacun des trois miroirs déformants. Nous avons mesuré le temps écoulé avant que se produise la première attitude autoréférentielle. Sur les dix-huit premières expositions, nous en avons compté huit où ce laps de temps a été inférieur à celui qui avait été observé avec le miroir normal.

Placés devant les miroirs déformants, les chimpanzés ont présenté un comportement « social » moins prononcé que ce à quoi l'on assiste habituellement lors de la toute première exposition au miroir (moins de coups de tête, d'invitations à jouer, de sollicitations et d'exhibitions sexuelles, notamment), ce qui montre clairement qu'ils ne confondaient pas les images renvoyées avec l'un de leurs congénères. Chez tous les sujets, l'exposition aux miroirs déformants et au triptyque a induit un comportement autoréférentiel guidé par le reflet spéculaire. En effet, les chimpanzés ont commencé à se

balancer en regardant intensément l'image qu'ils avaient en face d'eux. La parfaite simultanéité des balancements volontaires et des mouvements observés dans le miroir leur a permis de déterminer rapidement l'origine de l'image. Par la suite, les chimpanzés ont porté beaucoup moins d'intérêt à la chose, preuve supplémentaire qu'ils avaient résolu le problème. En fait, lorsqu'ils se sont trouvés confrontés à l'image déformée, *ils se sont balancés délibérément d'un côté à l'autre en regardant fixement le reflet en train de faire la même chose*. On peut donc présumer que même si l'image renvoyée montrait une déformation flagrante et vraisemblablement impossible à assimiler à toute représentation d'un autre chimpanzé qu'ils auraient connu, il n'en demeurerait pas moins qu'elle se mouvait en même temps qu'eux lorsqu'ils décidaient de le faire, et qu'ils reconnaissaient ses mouvements comme étant les leurs.

On peut interpréter ces observations comme un signe de reconnaissance de soi, chez tous les sujets qui ont été placés devant les miroirs déformants.

Pour R. W. Mitchell, les êtres dotés d'une conscience de soi sont ceux qui ont « une représentation mentale de leur corps implicitement présente ¹ ». Lorsque c'est le cas, les animaux que l'on met devant un miroir comparent l'image à laquelle ils sont confrontés à la représentation mentale qu'ils ont de leur corps, dans le but de déterminer exactement l'origine de l'image renvoyée. L'expérience que nous avons réalisée testait la capacité des sujets à reconnaître une image très différente de toute forme de représentation mentale qu'ils pouvaient avoir de leur corps, comme de celui de tout autre de leurs congénères. *La démonstration de la reconnaissance de soi dans un miroir déformant implique que le sujet possède des capacités d'abstraction*. En effet, pour qu'il y ait reconnaissance de soi lors d'une exposition à un miroir déformant, il faut non seulement que le sujet se serve d'un ou de plusieurs autres signaux, mais aussi qu'il soit capable de rationalisation, en mettant de côté l'aspect déformant pour valider l'image par d'autres moyens, c'est-à-dire, dans le cas qui nous occupe, par des mouvements imprévus. Le chimpanzé semble donc avoir la capacité de recourir à plus d'une opération pour décider que « ça, c'est moi ».

1. « Mental Models of Mirror-Self-Recognition : Two Theories », *New Ideas in Psychology*, 11 : 295-325, 1993.

Les dauphins

Une découverte très intéressante dans le domaine de la reconnaissance de soi dans un miroir a eu lieu à partir d'une expérience réalisée par Diana Reiss et Lori Marino sur deux dauphins souffleurs de l'aquarium de New York. Un miroir en plexiglas a été placé au fond du bassin des dauphins, qui n'ont montré aucun comportement social indiquant une réaction à la présence d'un congénère. Puis les animaux ont été marqués en plusieurs endroits, visibles uniquement à l'aide d'un miroir. Les marques colorées mesuraient à peu près six centimètres et avaient la forme d'un triangle ou d'un cercle. Elles avaient été faites sur le flanc de l'animal ou derrière ses nageoires de sorte que le dauphin devait orienter son corps d'une certaine façon pour les apercevoir. On avait d'abord procédé à un faux marquage à l'endroit qui devait être coloré, produisant ainsi une sensation tactile, sans qu'il subsiste de trace visible. Le faux marquage n'avait entraîné aucune sorte d'examen spéculaire ou de schéma comportemental pouvant être interprété comme auto-orienté. Une fois la couleur appliquée, les dauphins ont passé plus de temps devant le miroir, cherchant à se positionner de manière à présenter la partie marquée de leur corps, puis ils ont effectué des mouvements répétitifs ou tenté de s'orienter de façon à voir la marque dans leur reflet. Ils sont ensuite revenus beaucoup plus vite vers le miroir, présentant chaque fois la partie colorée de leur corps pour procéder à l'examen spéculaire. L'expérience a comporté une autre phase, au cours de laquelle les animaux ont été cette fois soumis à un faux marquage, postérieur celui-là au marquage réel. Après quelques autres tests, les dauphins ont beaucoup utilisé le miroir pour examiner les parties stimulées par le toucher. Ne trouvant aucune marque, ils ont fini par abandonner tout comportement autoréférentiel.

Pour les auteurs de cette étude, ces résultats ont montré que les dauphins utilisaient le miroir afin d'examiner les parties de leur corps qui avaient été marquées et leur étaient invisibles autrement. La fois où l'on marqua un dauphin sur la langue, il s'empressa d'aller devant le miroir et se mit à ouvrir et à fermer le rostre plusieurs fois de suite, chose qu'il n'avait jamais faite jusque-là. À l'instar des chimpanzés, les dauphins ne sont pas restés concentrés sur les marques colorées lors des séances ultérieures, ce qui évoque une habitude et une perte d'intérêt, mais en revanche ils n'ont prêté aucune attention aux marques faites sur leurs congénères. L'explication proposée est que la pratique de l'« épouillage » mutuel, répandue chez les chimpanzés, est inconnue chez les dauphins.

Ken Marten et Suchi Psarakos ont utilisé la vidéo en temps réel pour essayer d'éliminer le rôle des comportements sociaux dans la façon dont les dauphins réagissaient devant le miroir. Quand ils se voyaient en direct, ceux-ci ouvraient et fermaient le rostre d'une manière très sophistiquée, alors qu'ils se contentaient d'être spectateurs lorsqu'on passait la vidéo en différé. Une fois marqués, ils allaient présenter les parties colorées de leur corps à l'écran vidéo et se contorsionnaient devant. Pour les auteurs de l'expérience, ces observations permettent de penser que les dauphins pratiquent un auto-examen.

Dans ses commentaires des résultats, Anderson, de Strasbourg, note avec intérêt que les dauphins à qui l'on a présenté un miroir ou leur image télévisée en direct ont accompli d'eux-mêmes des gestes très spécifiques comme tendre un poisson qu'ils tenaient dans le rostre et se rétracter ensuite tout en se regardant simultanément sur l'écran vidéo. Anderson remarque toutefois que les études publiées n'évoquent pas les expériences de contrôle comme le calcul du nombre de torsions effectuées en l'absence de miroir par les dauphins marqués. Il pense également que si, entre deux inspections spéculaires, les dauphins marqués étaient allés se frotter contre un objet ou une paroi pour essayer d'effacer la tache, leur comportement correspondrait beaucoup plus à celui des singes qui touchaient la tache colorée avec le doigt.

Ce dernier point suscite une interrogation : est-il possible en effet que l'élément de l'organisation cérébrale qui sous-tend la reconnaissance de soi dans le miroir ne soit pas uniquement l'apanage des grands singes anthropoïdes et que cette capacité de reconnaissance qu'ont les dauphins reflète aussi le degré de développement de leur cerveau ? Les dauphins ont un coefficient d'encéphalisation élevé et une grande capacité cognitive. Ils possèdent une mémoire très développée et peuvent reproduire un enchaînement de mouvements complexes (comme les « tours » que l'on voit dans les spectacles) à partir de la seule observation, sans qu'on le leur ait enseigné. Tout cela laisse supposer qu'ils ont une certaine connaissance de leur image corporelle et montre bien en même temps la complexité de leur comportement social.

Les dauphins se sont écartés de la lignée des primates il y a environ soixante-dix millions d'années, et leur cerveau diffère pour ce qui est de l'architecture et de l'organisation cellulaire corticale. Pour Reiss et Marino, malgré les différences constatées dans la neuroanatomie des uns et des autres et dans l'histoire de leur évolution,

il existerait néanmoins une forme de convergence en matière de processus cognitifs.

Les animaux et leur image corporelle

Il arrive que des circonstances naturelles viennent souligner la complexité de l'analyse opérationnelle d'un concept biologique. Même si cela se produit hors du cadre de l'expérience, le fait n'en est pas moins bien réel. Ainsi, pour en revenir au problème de l'attention évoqué précédemment, on peut se demander s'il est possible que des animaux situés à un niveau inférieur à celui des grands singes anthropoïdes dans « l'échelle évolutive » possèdent une forme rudimentaire du sentiment de soi. Supposons qu'au cours d'un acte intentionnel un singe frappe un objet de la main (ou qu'un autre animal, un chien ou un chat, tape sur quelque chose avec sa patte antérieure) et qu'une forte douleur s'ensuive. La sensation douloureuse pourra être associée au bruit que la main a fait en frappant l'objet, cela s'étant produit dans le champ de vision de l'animal, et il y aura alors *contemporanéité de la douleur et de l'intention*. L'animal est-il conscient que c'est sa patte à lui qui est à l'origine de la douleur, et dans ce cas, a-t-il conscience de cette partie de lui-même et donc de lui-même ? Ou bien s'agit-il simplement d'un cas similaire à ce que l'on rencontre chez l'homme dans certains types bien particuliers de lésions cérébrales où le patient ne se rend pas compte que le côté gauche, paralysé, de son corps est le sien ?

Pour développer ce dernier point, je me référerai à *L'Erreur de Descartes*¹, d'Antonio Damasio, et à la description que ce dernier a faite de l'anosognosie* et de ses remarquables implications. Forgé à partir du grec *nosos*, qui veut dire « maladie », et *gnosis*, « connaissance », le terme « anosognosie » désigne l'incapacité du patient à se percevoir comme malade. Une personne entièrement paralysée du côté gauche à la suite d'un accident vasculaire ayant touché le cerveau droit – et qui ne peut donc absolument pas bouger ce côté de son corps, ni se tenir debout, ni marcher – répondra tout de même à la question : « Comment vous sentez-vous ? » par « Très bien, merci ». Le patient pourra se rendre compte visuellement de son incapacité à remuer le bras gauche, mais il constatera alors que celui-ci « n'a pas l'air de bouger beaucoup tout seul ». En revanche,

1. Paris, Odile Jacob, 1997 (*Descartes'Error*, New York, Avon Books, 1994).

les personnes qui ont eu le côté droit paralysé à cause d'une attaque cérébrale à gauche sont tout à fait conscientes de leur état. L'anosognosie est un trouble causé par une lésion particulière du cerveau droit. Elle se manifeste également par l'absence de réaction émotionnelle des patients devant leur état. Ceux-ci demeurent totalement indifférents au fait qu'un accident cérébral comme celui qu'ils ont eu peut être le signe avant-coureur d'autres problèmes et que leur vie ne sera plus jamais comme avant.

Cette pathologie surprenante semble causée par une lésion de certaines aires particulières du cortex somatosensoriel* de l'hémisphère droit, notamment dans la partie antérieure du lobe pariétal (*figure 1*).

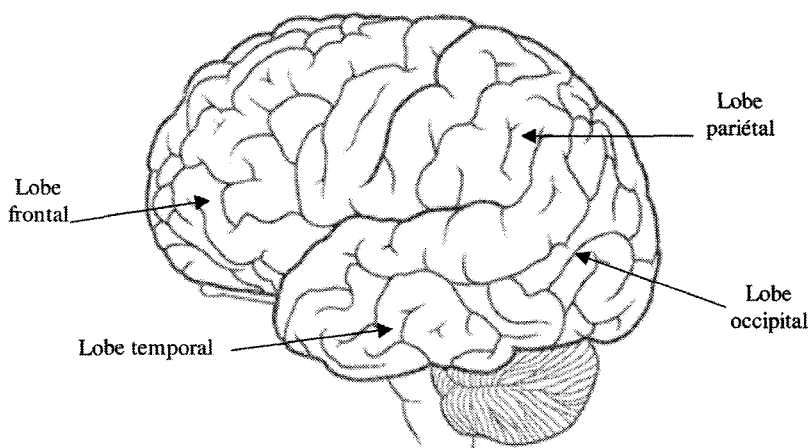


Figure 1. Vue latérale de la surface du cortex cérébral : les différents lobes.

Le système somatosensoriel est responsable à la fois des sensations externes, relatives au toucher, à la température et à la douleur, et des sensations internes, relatives à la position des articulations, à l'état des viscères et à la douleur également ; les aires cérébrales concernées incluent celles qui reçoivent l'influx sensoriel, à la limite postérieure de la scissure centrale du lobe pariétal (S1), ainsi que les aires sensorielles secondaires (S2) de la paroi supérieure du sillon latéral, situé en grande partie derrière le cortex sensoriel primaire (*figure 21*, p. 222). L'autre élément majeur du groupe est l'insula, enfouie au fond du sillon latéral (*figure 21*). La lésion implique aussi les faisceaux de fibres qui composent la matière blanche*. Elle interrompt les connexions entre les différentes régions citées précédemment,

qui reçoivent normalement des signaux de toutes les parties du corps et sont reliées au thalamus, aux ganglions basaux et aux cortex moteur et préfrontal*. Selon Damasio, les interactions entre toutes ces aires cérébrales serviraient de base à la « carte » qui intègre les données relatives à l'état physiologique de l'organisme. Sa théorie est que cette carte est restreinte à l'hémisphère droit à cause de la nécessité fonctionnelle d'un seul centre de décision final. C'est la raison pour laquelle les conséquences des lésions de droite sont très différentes de celles des lésions de gauche. Damasio voit l'ensemble comme « une carte dynamique et coordonnée ¹ ». Il n'y a pas de contiguïté, mais plutôt une interaction et une coordination entre les signaux de plusieurs cartes distinctes. Les messages provenant des deux côtés convergent tous dans l'hémisphère droit. Dans l'hémisphère gauche, en revanche, les représentations du côté droit du corps sont probablement partielles et ne constituent pas un système intégré.

Cette lésion structurelle, qui révèle un démantèlement de l'intégration et une perte de la conscience de cette partie du corps comme partie de soi, pourrait laisser supposer qu'à un stade plus précoce de l'histoire de l'évolution, il n'existait pas de sentiment de soi « intégré ». Certes, un animal ne reconnaît pas forcément que sa conscience de la douleur lui vient d'une partie spécifique de lui-même, mais quiconque a eu l'occasion de s'amuser avec un chat ou un chien, en le pinçant légèrement ou en le taquinant un peu et en répondant à ses rapides contre-attaques, serait bien incapable d'en jurer. De même, aucun de ceux qui ont pu voir des jeunes chiots jouer ensemble et se mordiller l'un l'autre sans se faire mal ne pourra affirmer avec certitude qu'il n'existe chez ces animaux aucune sorte d'inhibition autoréférentielle les empêchant de mordre trop fort, un message comme : « Si tu mords trop fort, tu seras mordu féroce-ment en retour, et tu auras vraiment mal. »

La question de la conscience de soi chez les animaux se pose de manière encore plus directe lorsqu'il s'agit d'actes intentionnels portant sur une partie du corps.

Mon collaborateur Michael McKinley, qui connaît bien les Alpes australiennes, m'a raconté comment les renards se retrouvent parfois avec les pattes des membres inférieurs prises dans des pièges à mâchoires utilisés pour les lapins. Les pauvres animaux tournent alors désespérément autour du point d'ancrage en tirant sur la chaîne. Comme ils sont malheureusement incapables de se libérer de cette façon, ils en viennent à ronger complètement le membre prisonnier

1. *Ibid.*

et s'échappent en laissant leur patte dans le piège. Sont-ils alors conscients d'être retenus complètement par la patte, et ont-ils *l'intention* de se libérer ? Se ronger la patte jusqu'à l'os dans ce seul but est un acte calculé et très probablement extrêmement douloureux. On pourrait voir là beaucoup plus que la théorie béhavioriste* classique de la boîte noire avec stimuli et réponses de l'ordre de la récompense ou de la punition. En tout état de cause, il paraît effectivement plausible que, d'une part, l'animal possède un sens de son « image corporelle » suffisamment développé pour voir que sa patte est une partie de lui-même maintenue prisonnière, et que d'autre part, il a l'intention de se libérer. Même si la douleur et le stress provoquent une libération massive d'endorphine (l'opiacé naturel du cerveau), on peut légitimement admettre que l'animal a conscience que ce qui est retenu par le piège est une partie de son corps. En ce sens, on peut dire qu'il a conscience de lui-même, qu'il a un plan qui consiste à couper la partie de son corps qui le tient captif, malgré la douleur : « Si ta main ou ton pied sont pour toi une occasion de péché, coupe-les et jette-les loin de toi », dit l'Évangile selon saint Matthieu (18:8).

C'est mon ami Don Watson qui a attiré mon attention sur ce passage de la Bible et nous sommes tombés d'accord tous les deux pour dire qu'il y a peu de chances que le cerveau du renard ait assimilé la fin de la phrase : « Mieux vaut pour toi être entré borgne dans la Vie que d'être jeté avec tes deux yeux dans la géhenne de feu. »

Dans son ouvrage, *Animal Minds*¹, Donald Griffin traite de sujets comparables d'une manière très approfondie. Il affirme qu'un animal doué d'une conscience perceptive se rend probablement compte que l'un de ses congénères est en train de manger ou de s'enfuir. Autrement dit, l'animal est conscient du type d'action accomplie, et par qui. Un animal doué d'une conscience perceptive a donc forcément conscience de ses propres actes : il sait quand il mange et quand il prend la fuite. Nier toute forme de conscience réfléchie² (de conscience immédiate de soi) chez ce type d'animal, c'est supposer que ses expériences mentales entraînent chez lui un « trou noir perceptuel ». Griffin conclut qu'il y a là de quoi remettre en cause la forte tendance qu'ont les scientifiques à tenir la conscience de soi pour une faculté spécifiquement humaine.

1. Chicago, University of Chicago Press, 1992.

2. Réfléchie, en ce sens qu'elle se représente à elle-même, immédiatement, spontanément, ce qui est différent de la conscience réflexive, qui renvoie à l'acte réflexif permettant l'introspection (*NdT*).

Chapitre III

LA NATURE DE LA CONSCIENCE : JOHN SEARLE, HOMER SMITH, VERNON MOUNTCASTLE ET ROGER SPERRY

Nous allons exposer ici le point de vue de quelques sommités du monde scientifique sur la biologie de la conscience. Les uns et les autres ont parfois des conceptions assez disparates, mais cela donnera néanmoins une vue d'ensemble qui atténuera le caractère un peu décousu lié à la disposition séquentielle de mes exposés. Comme je l'ai dit précédemment, l'idée essentielle qui a émergé sans aucune ambiguïté des réflexions des spécialistes des neurosciences et des philosophes du siècle dernier est tout entière contenue dans cette petite phrase : « L'esprit, c'est ce que fait le cerveau. » Le dualisme* n'est plus de mise. Sir John Eccles, neurophysiologiste australien et lauréat du prix Nobel, en était l'un des derniers défenseurs. L'entretien que j'ai eu avec lui au sujet de ses convictions plutôt inhabituelles, dans le monde scientifique du moins, a été retranscrit dans mon précédent ouvrage : *L'Émergence de la conscience, de l'animal à l'homme*¹. Un extrait de cette discussion sera ajouté à la fin du présent chapitre.

1. Éditions Flammarion, Paris, 1995, traduit de l'anglais par Jean-Paul Mourlon (*The Pinnacle of Life : Consciousness and Self Awareness in Humans and Animals*, Allen & Unwin, Sydney, 1993 ; Harper Collins, San Francisco, 1994).

John Searle

Le philosophe américain John Searle estime qu'il n'est pas difficile de donner une définition de la conscience en accord avec le sens commun. Il faut simplement l'opposer à une définition analytique qui dévoilerait l'essence sous-jacente de l'expérience. Pour Searle, une définition fondée sur le sens commun serait celle-ci : « La conscience fait référence à ces états de sensibilité et de prise de conscience immédiate qui commencent généralement lorsque nous nous éveillons d'un sommeil sans rêve et se poursuivent jusqu'à ce que nous nous rendormions ou tombions dans le coma, ou jusqu'à la mort ou toute autre forme d'inconscience. Les rêves sont une forme de conscience, mais celle-ci est, bien sûr, très différente de celle que l'on connaît à l'état de veille. En se fondant sur cette définition, on peut dire de la conscience qu'elle s'allume et s'éteint ¹. »

Searle donne un aperçu très clair du point de vue matérialiste dans un article intitulé « Le mystère de la conscience ». Il y déclare notamment que la conscience est avant tout un phénomène biologique. « Elle fait partie, dit-il, de notre histoire biologique ordinaire au même titre que la digestion, la mitose et la méiose ². » Toutefois, elle présente des caractéristiques que les autres processus biologiques n'ont pas. La plus importante en est la subjectivité, car la conscience de tout individu lui est personnelle. Searle explique que les processus cérébraux « causent » les processus conscients, mais, selon lui, la conscience qui en découle ne constitue ni une substance ni une entité supplémentaire. Il s'agit simplement d'une caractéristique d'ordre supérieur qui s'applique à l'ensemble du système. Mais, dit-il encore, tout le problème est de savoir comment on en arrive à cette conscience. Pour le comprendre, il faudra peut-être passer par une révolution de la biologie. Entre autres choses, Searle insiste sur le fait que nos expériences sont structurées d'une manière caractéristique, qui dépasse le cadre du stimulus proprement dit, découverte fondamentale des psychologues de la Gestalt-théorie*. Pour Kandel et son équipe par exemple, l'importance particulière que Kant a accordée au problème de la connaissance a priori ³ aurait

1. *The Mystery of Consciousness*, op. cit.

2. *The Rediscovery of Mind*, Cambridge, Mass., MIT Press, 1992.

3. Kant, *Critique de la raison pure*, 1781, Introduction à la deuxième édition (1787) : « Par connaissance a priori nous entendrons désormais non point celles qui ne dérivent pas de telle ou telle expérience, mais bien celles qui sont absolument indépendantes de toute expérience. À ces connaissances a priori sont opposées les connaissances empiriques ou celles qui ne sont possibles qu'a posteriori, c'est-à-dire

eu une influence sur la naissance de la psychologie de la Gestalt, pour laquelle *les différents aspects de la perception reflètent une capacité innée du cerveau à organiser des sensations simples d'une manière caractéristique*. Nos sensations ne sont donc pas de simples enregistrements du monde qui nous entoure. L'ensemble organisé que nous percevons est bien plus que la somme de ses parties. Nos perceptions se construisent intérieurement, au moins en partie, selon des règles et des contraintes innées, imposées par les capacités de notre système nerveux. La perception n'a pas un caractère atomiste, mais holiste : c'est un processus actif et créatif qui implique bien plus que la simple information donnée par la rétine. On ne voit pas ce que l'on est en train de regarder, on regarde ce que l'on voit. Les psychologues allemands fondateurs du mouvement de la Gestalt, Max Wertheimer, Kurt Koffka et Wolfgang Köhler, ont été les premiers à insister là-dessus. Dans son livre, Francis Crick en a donné d'excellents exemples visuels. Les lecteurs seront peut-être nombreux à connaître celui du vase qui se change, selon la façon dont on le regarde, en deux profils opposés (*figure 2, page suivante*).

Selon Gerald Edelman, Searle s'est aussi opposé à l'idée que des spécifications purement computationnelles puissent fournir des conditions suffisantes à l'apparition de la pensée ou d'états intentionnels, c'est-à-dire à la conscience d'ordre supérieur, celle que l'on trouve chez les êtres humains. Selon lui, les programmes informatiques sont strictement définis par leur structure *syntaxique* formelle (c'est-à-dire, d'après la définition de l'*Oxford English Dictionary*, que les parties ou éléments constitutifs de l'ensemble sont disposés de manière ordonnée et méthodique). Or, la syntaxe ne suffit pas à couvrir *le champ de la sémantique*, et l'une des caractéristiques de l'esprit humain est précisément d'avoir un contenu sémantique. Le contenu sémantique relève du sens et la syntaxe en elle-même n'a pas le sens pour objet. Searle soutient que, dans la mesure où, chez l'homme, la conscience est identifiée à un type d'intentionnalité qui s'accompagne inévitablement d'expériences subjectives, alors, par définition, aucun organisme ne peut avoir d'états intentionnels s'il lui manque cette expérience subjective, et les ordinateurs n'ont pas cette expérience-là.

par expérience. Mais parmi les connaissances a priori celles-là sont appelées pures auxquelles n'est mêlé absolument rien d'empirique. Par exemple, cette proposition : tout changement a une cause, est bien a priori, mais n'est point pure cependant, puisque le changement est un concept qu'on ne peut tirer que de l'expérience. »

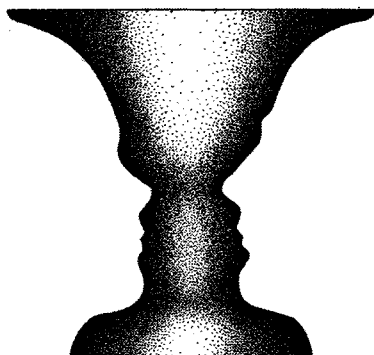


Figure 2. Un changement de perception. À première vue, il s'agit d'un vase, puis on distingue le profil de deux visages opposés.

Homer Smith

Lors d'une conférence sur la biologie de la conscience, Homer Smith, physiologiste réputé pour ses découvertes originales sur la fonction rénale, a présenté les choses sous un angle différent. Il a notamment déclaré qu'en 1842 le physiologiste allemand Carl Ludwig avait fait un grand pas dans le sens des antivitalistes*. Ludwig avait expliqué un processus physiologique aussi complexe que la formation de l'urine en se référant aux lois qui régissent la nature inorganique. D'après la théorie vitaliste, les phénomènes vivants sont l'œuvre d'une « âme sensible » qui règle directement les processus chimiques – une force immortelle, immatérielle, venue de loin et qui, après la mort, retourne d'où elle vient.

Au cours de sa conférence, Smith a rendu un vibrant hommage à Descartes pour sa contribution à la science. Il a également défini le mécanisme cartésien comme la croyance selon laquelle, en fin de compte, toutes les activités organiques des êtres vivants s'expliquent en termes de composantes moléculaires. Dans son *Traité de l'homme*, Descartes affirme que le corps n'est pas autre chose qu'une machine dont les fonctions « suivent tout naturellement de la seule disposition de ses organes ». Il n'est donc nullement nécessaire de « concevoir une autre âme végétative, ni sensitive » qui serait incorporée à la machine qu'il décrit. Selon Thomas Henry Huxley, cette doctrine s'inscrit dans l'esprit de la physiologie la plus avancée de son temps. Il fallait simplement la traduire dans le langage moderne. Pour Homer Smith, « au tout début du xx^e siècle, la biologie dans

son ensemble est passée à ce que sir Michael Forster, de Cambridge, nommait en 1885 la physiologie moléculaire, c'est-à-dire à des mécanismes cartésiens au niveau moléculaire ¹ ».

Pour Descartes, les animaux sont des machines curieusement conçues, sans âme et sans conscience. Alors, puisque le corps matériel de l'homme est une machine sans âme et dépourvue de pensées, à l'instar de celui de l'animal, c'est dans la glande pinéale que le philosophe va coupler l'esprit au corps, c'est là, dit-il, que l'esprit a rencontré la matière.

Smith pense qu'il peut comprendre, rétrospectivement, pourquoi Descartes a laissé à l'homme l'attribut de l'âme rationnelle, car l'homme était de toute évidence une créature rationnelle présentant, à ses yeux, des modes de comportement apparemment très éloignés de toute similitude avec les animaux.

Cela se passait deux siècles avant que le caractère unique du comportement humain ne soit confronté à une sérieuse remise en cause qui se trouva être, à bien des égards, un problème sans issue et qui fut la conséquence d'une théorie générale de l'évolution biologique – celle de Charles Darwin.

Les diverses influences qui ont poussé Descartes à se positionner en faveur d'une différence entre les êtres humains et les animaux ont été le sujet de bien des controverses. Homer Smith a écrit, dans une note de bas de page que je cite ici intégralement : « En 1633, alors qu'il s'apprêtait à publier son *Traité du monde* dans lequel il réaffirmait la théorie copernicienne, Descartes apprit la condamnation de Galilée par l'Inquisition. Il décida alors de renoncer à éditer son livre. À cet égard comme à bien d'autres, il est généralement admis que le savant philosophe a fait des compromis devant la menace de la haine théologique (*l'odium theologicum*). Quant à savoir s'il est juste de lui reprocher d'avoir privilégié son intérêt personnel, il peut y avoir là matière à discussion. »

En 1600, le philosophe Giordano Bruno avait été brûlé vif à Rome (Descartes n'avait alors que quatre ans), pour avoir rejeté les dogmes de l'Église catholique (sur la création, la Trinité, les miracles, etc.) et intégré la doctrine copernicienne à son panthéisme. En 1619, Lucilio Vanini était monté sur le bûcher à Toulouse, et en 1620 cela avait été le tour de Fontanié, de Montpellier, brûlé vif à Paris, pour athéisme. Descartes n'avait pas une envie irrésistible de

1. « The Biology of Consciousness », M. Chandler, C. Brooks, P. Cranefield (dir.), *The Historical Development of Physiological Thought*, New York, The Hafner Publishing Co., 1959, p. 109-136.

finir martyr. Il avait appris que Galilée avait été convoqué à Rome par le Saint-Office le 1^{er} octobre 1632. Galilée allait alors sur ses soixante-dix ans et ses essais, notamment le *Sidereus Nuncius* (*le Messager céleste*), paru en 1610, et le *Dialogue sur les deux principaux systèmes du monde* (*Dialogo sopra i due massimi sistemi del mondo, Ptolemaico e Copernico*), paru en 1632, faisaient l'admiration des savants depuis 1585. Galilée avait finalement été arrêté à Rome le 13 février 1633, pour être interrogé par l'Inquisition, et il avait été menacé de torture. Alors Descartes avait mis son *Traité du monde* de côté, tout en gardant l'espoir qu'un jour les autorités religieuses se montreraient plus favorables à sa publication. Ses amis jésuites le traitaient d'athée (parce qu'il éprouvait le besoin de prouver l'existence de Dieu) et les protestants de Hollande l'accusaient d'être à la fois jésuite et athée. Descartes finit par être obligé de demander l'appui du prince d'Orange. Il fallut attendre longtemps après la mort du savant, survenue en 1650, pour voir le *Traité du monde* enfin publié en 1701, car en 1663 ses ouvrages furent mis à l'Index. Il n'y a cependant aucune raison de penser que la peur de l'*odium theologicum* ait pu contribuer d'une manière quelconque à sa vision dualiste de l'homme.

En 1870, Thomas Henry Huxley a affirmé que, pour Descartes, les découvertes de Galilée impliquaient que les parties les plus reculées de l'univers étaient gouvernées par des lois physiques. Quant à la découverte de la circulation du sang par Harvey, elle signifiait que le corps humain était soumis aux mêmes lois. La science physique ne défiait pas seulement la philosophie et l'Église, *mais aussi cette ignorance générale qui passe pour être le sens commun*. Affirmer que la Terre tourne, c'était lancer un défi à toutes les trois. Huxley prétend que la science physique a jeté le gant que Galilée tenait dans la main. Les conséquences immédiates ne furent guère agréables. Le champion de la science, âgé, usé, se retrouva à genoux devant le grand inquisiteur et signa de son nom ce qu'il savait être un mensonge. « Mais deux cents ans ont passé, dit encore Huxley, et la science physique fait maintenant partie des souverains légitimes de la pensée. » Puis il ajoute : « Les cardinaux, eh bien, ils sont au Conseil œcuménique, toujours occupés à la même vieille affaire : tenter d'empêcher la Terre de tourner ¹. »

Smith pense qu'en présentant les animaux comme des automates inconscients, Descartes a commis une grave erreur, car, s'il avait agi

1. « On Descartes' Discourse Touching the Method of Using One's Reason Rightly and of Seeking Scientific Truth », *Method and Results*, New York, D. Appleton and Co., 1898, p. 166.

autrement, il aurait peut-être accéléré le développement de la biologie et de la philosophie et leur aurait fait gagner au moins un siècle. À cause de la position qu'il a adoptée, une grande partie de l'opinion est tombée plus tard dans l'autre extrême, c'est-à-dire que l'homme et l'animal sont tous deux devenus des automates conscients.

Homer Smith considère Thomas Henry Huxley comme l'un des plus grands scientifiques d'un grand siècle. En 1874, Huxley a déclaré, à propos de l'évolution : « La théorie de la continuité est trop bien établie pour qu'il me soit permis de supposer que tout phénomène naturel complexe voit le jour de façon soudaine sans qu'il y ait au préalable des modifications plus simples, et il faudrait de solides arguments pour prouver que des phénomènes aussi complexes que la conscience sont d'emblée apparus chez l'homme ¹. »

Il y a toutefois certains aspects de la position d'Huxley sur la conscience qu'Homer Smith trouve difficiles à comprendre.

« On peut supposer, a dit Huxley, que tous les états de conscience résultent de changements moléculaires dans le cerveau », mais, a-t-il ajouté, « existe-t-il une preuve quelconque que ces états de conscience puissent, à l'inverse, provoquer les changements moléculaires qui génèrent le mouvement des muscles » ? Il lui semblait que chez les animaux la conscience n'était liée au mécanisme du corps que par un simple rapport de *concomitance*, et qu'elle n'avait « guère plus de pouvoir sur celui-ci que le sifflement qui accompagne le fonctionnement de la locomotive n'en a sur la machine ² ».

Chose intéressante, Tolstoï a lui aussi utilisé l'image de la locomotive dans son analyse des forces qui déterminent le mouvement de l'humanité. « Une locomotive est en marche, écrit-il. On demande : pourquoi marche-t-elle ? Un paysan dit : c'est le diable qui la fait avancer. Un autre dit : la locomotive marche parce que les roues tournent. Un troisième : la cause du mouvement est dans la fumée qu'emporte le vent ³. » L'homme qui prétend que la cause est le mouvement des roues se réfute lui-même, en ce sens qu'une fois engagé dans ses explications il continuera jusqu'à ce qu'il arrive à la dernière cause du mouvement, à savoir la vapeur sous pression dans la chaudière. Tolstoï affirme que la seule notion susceptible d'expliquer « le mouvement total des peuples » est celle d'une force égale à

1. « On the Hypothesis that Animals are Automata and its History », *Methods and Results*, New York, D. Appleton and Co., 1898, p. 199.

2. *Ibid.*

3. Léon Tolstoï, *La Guerre et la Paix*, traduction de Boris de Schloezer, Paris, Gallimard, 2002, p. 944.

ce mouvement. Il remarque que les historiens se réfèrent à des forces qui ne sont pas « de même mesure que le mouvement total des peuples ». Pour certains, c'est une force « appartenant en propre au héros », pour d'autres, elle est « produite par d'autres forces, comme le mouvement des roues », pour d'autres encore, c'est « l'effet d'influences intellectuelles comme la fumée emportée par le vent »¹.

Pour Huxley, les états mentaux ne sont que les symboles, dans la conscience, des changements qui s'opèrent automatiquement à l'intérieur de l'organisme. Il va même encore plus loin : le sentiment que nous désignons par « volonté » n'est pas la cause d'un acte volontaire. C'est plutôt le symbole d'un état cérébral qui est la cause immédiate de l'acte. De nos jours, bien sûr, Huxley pourrait étayer sa théorie par la neuro-imagerie et par le fait que l'imagination volontive d'une intention motrice peut entraîner des changements directs dans les fonctions physiologiques à l'intérieur du cerveau, comme cela se produit lorsque l'on imagine une expérience visuelle ou auditive. On notera d'ailleurs avec intérêt que le fait d'imaginer les mouvements des joueurs pendant un match de tennis, tout en agissant sur l'aire corticale motrice, provoque des activations des parties médiane et caudale du cervelet*, bilatéralement.

Pour Homer Smith, le terme *conscience* se rapporte à une activité très particulière du système nerveux, sans aucune implication transcendante. Comme on peut le constater soi-même en toute subjectivité, la conscience ne fonctionne pas sur le mode du tout ou rien. Il est évident qu'à l'état de veille elle varie en intensité et en complexité comme dans les tracés qui la représentent. Elle croît et décroît, et cesse d'exister. Elle disparaît complètement dans le sommeil sans rêve. D'un point de vue neurophysiologique, la présence ou l'absence de conscience chez les animaux expérimentaux et chez l'homme se traduit en général par un tracé typique de l'électro-encéphalogramme*. Homer Smith pensait que l'émergence de la conscience dans le règne animal s'était faite de façon progressive, en relation étroite avec la mobilité de l'organisme, et la nécessité pour lui de se déplacer d'un lieu à un autre. Pour lui, tous les animaux dépendent soit des plantes, soit des autres animaux pour la nourriture. L'évolution du règne animal offre un spectacle qui a pour protagonistes un prédateur et une proie, et pour thème, manger ou être mangé ! Il était là, le problème de l'évolution de la conscience.

1. *Ibid.*, p. 945.

Ses habitudes prédatrices et nomades ont obligé l'animal victorieux à résoudre le problème cartésien du déplacement d'un corps en quatre dimensions. Il fallait impérativement tenir compte de l'espace et être extrêmement précis dans le temps. C'était là une condition sine qua non. Pour un minutage précis, il était nécessaire d'intégrer les événements du passé récent à ceux du moment présent afin de rendre possible l'extrapolation dans le futur. Pour Smith, étant donné la courte durée des événements neuraux individuels de la périphérie, les problèmes de déplacement ne pouvaient être résolus que par la fusion d'événements neuraux furtifs en une image persistante ou continue dans laquelle le temps écoulé apparaissait comme une dimension. Smith voyait dans cette fusion neurophysiologique l'essence même de la conscience. *Ainsi, l'unique trait caractéristique de la conscience serait sa qualité de liant temporel, sa persistance au-delà des millisecondes pour atteindre les secondes ou même les minutes.* Smith pensait que la conscience de soi ou de l'environnement n'était pas nécessaire à un organisme individuel tant que celui-ci ne serait pas développé au point d'avoir la liberté physique de se déplacer d'un endroit à un autre. Pour pouvoir profiter de cette liberté physique, l'organisme avait besoin du système neuromusculaire. Donc, concluait Smith, « il n'est pas nécessaire de chercher la conscience dans le règne végétal, où la motricité n'existe pas. De temps à autre, il arrive que l'évolution laisse traîner des choses inutiles dans son sillage, mais elle ne les crée pas de toutes pièces ¹ ».

L'intuition qu'avait eue Homer Smith au sujet de la nécessité de se rendre d'un endroit à un autre pour trouver de la nourriture fait penser aux propos qu'un autre scientifique, J. Z. Young, a tenus un peu plus tard. « Aucun animal ne peut vivre sans nourriture. Prenons le corollaire de cette affirmation : la nourriture constitue le facteur le plus important dans l'évolution du cerveau et du comportement qu'il commande ². »

Vernon Mountcastle

Vernon Mountcastle, de l'université Johns Hopkins de Baltimore, est un grand pionnier des études sur les cellules cérébrales. Il a découvert que les cellules nerveuses unitaires du cortex somato-

1. « The Biology of Consciousness », art. cit.

2. *Philosophy and the Brain*, op. cit.

sensoriel primaire répondent à des stimuli tactiles spécifiques. Ces cellules sont organisées en colonnes verticales d'une hauteur supérieure aux deux millimètres de profondeur qui séparent la surface corticale de la substance blanche. Chaque colonne est une unité intégratrice. David Hubel et Torsten Weisel ¹ ont découvert des colonnes verticales similaires dans le pôle occipital du cortex cérébral (l'aire visuelle). Celles-ci répondent à des lignes d'orientation particulière. La découverte de ces colonnes a permis de revoir entièrement l'organisation anatomique du cortex cérébral. Par la suite, des études sur la vision ont montré qu'une trentaine d'aires corticales environ, voire davantage, sous-tendent le processus visuel. Les informations qui arrivent initialement à l'aire V1*, située à l'arrière de la région occipitale, sont analysées dans deux voies de traitement parallèles. Le chemin dorsal sert à la représentation de la position des objets dans l'espace et au contrôle moteur des actions visant à les atteindre. Il s'étend de l'aire V1 au cortex pariétal. Le chemin ventral* aboutit au cortex temporal inférieur et concerne l'analyse de la forme visuelle et de la couleur des objets. La perception d'un objet dans l'espace mobilise un ensemble d'aires neuronales traitant les différents aspects de l'information visuelle. Comme le dit Semir Zeki, de l'University College de Londres : « Le percept visuel ne se situe pas dans une aire visuelle donnée, même si cette aire est d'une importance capitale pour définir certaines caractéristiques de l'image visuelle. Il est plutôt le résultat de l'activité en boucle de plusieurs aires visuelles avec des connexions réentrantes ². »

Cet arrière-plan général nous conduit à Vernon Mountcastle et à sa conception globale du problème de la conscience et de sa définition. Mountcastle pense que la conscience finira par être définie en termes de mécanismes neuronaux, puisque les organismes dépourvus de système nerveux ne manifestent aucun signe observable de phénomènes conscients. La conscience, dit-il, apparaît chez les animaux en même temps que le développement d'un système nerveux complexe. Pour Mountcastle, il est difficile de tracer une frontière entre les animaux qui ont une conscience et ceux qui n'en ont pas. Il est préférable de considérer que les espèces se répartissent sur un continuum de conscience dont le degré et la complexité vont croissant. Selon lui, « en s'appuyant sur une définition opérationnelle, on peut présumer du contrôle conscient d'une action lorsqu'un orga-

1. « The Ferrier Lecture : Functional Architecture of the *Macaque* Monkey Visual Cortex », *Proceedings of the Royal Society*, B, 198 : 1, 1997.

2. *A Vision of the Brain*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1993.

nisme fait preuve de sa capacité à choisir celle-ci parmi d'autres, de son aptitude à laisser de côté un objectif au bénéfice d'un autre et de la faculté de se retenir d'agir ou de réagir ¹ ».

Mountcastle estime qu'une conscience d'ordre supérieur est nécessaire à l'anticipation d'un plan d'action, à la modification de ce plan au vu d'événements nouveaux et à l'élaboration de choix possibles pour traiter les images mentales de ce qui pourrait éventuellement arriver. C'est cette propriété du cerveau que l'on nomme intelligence.

Selon lui, parmi les critères comportementaux publiquement observables qui permettent de supposer un état de conscience chez l'homme ou chez l'animal, on trouve notamment :

1. L'attention et la capacité de déplacer l'objet de l'attention de manière sélective.

2. La manipulation d'idées abstraites, avec usage de symboles et de mots, en particulier – une caractéristique des êtres humains, même si l'on a la preuve qu'une communication élaborée existe souvent entre les individus d'une même espèce animale ².

3. La faculté d'anticiper et, pour les animaux qui vivent à l'état sauvage, d'utiliser des outils, de se réunir en groupes organisés pour aller chasser, et de poster des sentinelles à certains endroits. Le directeur du département du comportement animal de l'université de Cambridge, William H. Thorpe, estimait que le meilleur exemple d'anticipation était celui qu'avait constaté Jane Goodhall chez un groupe de chimpanzés qui se préparait à aller chasser. Les animaux s'organisaient de façon que l'un ou plusieurs d'entre eux parvinssent à attirer l'attention d'un singe Colobe. Une fois qu'ils avaient réussi, un autre chimpanzé s'approchait par derrière et sautait sur le Colobe qui subissait ensuite l'assaut de tous les singes et se faisait mettre en pièces puis dévorer. Nous traiterons de l'anticipation au chapitre v, lors de l'étude du comportement des poissons.

Quant à la capacité de l'homme à fabriquer des outils, cela impliquait de faire un objet en pensant à une situation imaginaire. On rejoint là la définition de l'artiste tel que le voyait Aristote. Ce critère a d'ailleurs été retenu par Kenneth Oakley, du British Museum, pour dater l'apparition de l'espèce humaine.

Par ailleurs, si l'on reprend l'idée d'une répartition des espèces le long d'un continuum, la fabrication des outils par les chimpanzés

1. V. Mountcastle, « Sleep, Wakefulness and the Conscious State : Intrinsic Regulatory Mechanisms of the Brain », in V. Mountcastle, *Medical Physiology*, St-Louis, C.V. Mosby, 1980.

2. Rappelons que Donald Griffin voyait dans les « danses » des abeilles un exemple de communication symbolique.

(qui effeuillent une branche d'arbre pour attraper les fourmis dans une fourmilière) serait à mettre en parallèle avec les habitudes de la loutre qui va chercher un galet au fond de la mer et le ramène en le tenant sous sa patte en même temps qu'elle tient un clam, par exemple, sous l'autre patte. La loutre flotte sur le dos avec le galet sur le ventre et elle tape dessus avec le coquillage. Une fois qu'elle a brisé le clam et gobé son contenu, elle jette le coquillage, mais garde le galet et plonge à nouveau. Elle revient avec un autre clam qu'elle brise contre le même galet. Cette manœuvre implique une certaine anticipation de l'utilisation qui sera faite du galet.

4. La conscience de soi, qui apparaît dans le comportement social et « familial » des animaux, dans leur façon d'organiser leurs jeux, dans leur mimétisme ainsi que dans leur manière de copier des gestuelles ou des élocutions originales. Pour moi, l'insistance de Mountcastle sur ce type de comportement rend tout à fait pertinente l'idée que *l'imitation du geste inhabituel d'un congénère implique que son auteur ait conscience de sa propre image corporelle pour pouvoir volontairement modifier une séquence d'actions de manière appropriée, dans le but de réfléchir les gestes de l'autre*. On connaît des exemples remarquables de dauphins capables de faire des bulles et d'imiter les humains, comme les plongeurs en scaphandre autonome qui nettoient les parois de verre de leur bassin. Les dauphins sont capables d'imiter, sans que personne ne les leur enseigne, des tours compliqués que d'autres dauphins ont appris à exécuter.

5. Les valeurs esthétiques et éthiques, dont on peut considérer qu'elles ont précédé l'homo sapiens dans l'arbre phylogénétique. Le comportement des oiseaux jardiniers ¹ et l'épouillage réciproque des chimpanzés le montrent très clairement.

Mountcastle aborde également la question de la variabilité de l'intensité des états de conscience chez un individu donné. Cela va de la vigilance à la somnolence et, en règle générale, la diminution des influx sensoriels se traduit par un amoindrissement de la conscience, même si, dans les systèmes nerveux complexes, les images peuvent avoir un effet compensateur. La conscience présuppose l'existence d'une mémoire qui enregistre en continu des informations relatives aux événements internes et externes à la personne. C'est la base qui servira à la planification d'actions par anticipation.

Le niveau de conscience global dépend en général de l'excitabilité du cerveau, qui est elle-même déterminée par la formation

1. Les oiseaux jardiniers construisent de véritables arches de brindilles, des « berceaux », qu'ils décorent avec toutes sortes d'objets aux couleurs vives, pour impressionner les femelles et les attirer sur leur territoire (NdT).

réticulée. La formation réticulée* activatrice ascendante (FRAA) s'étend du bulbe rachidien au thalamus en passant par le mésencéphale (*figures 3, page suivante et 29, p. 262*). Elle est parallèle aux grandes voies afférentes (sensorielles) qui partent de la périphérie du corps et convergent dans le thalamus, et elle reçoit des messages sensoriels par des voies collatérales. Elle est activée de manière non sélective, bien que les influx soient organisés topographiquement, c'est-à-dire qu'ils partent de différents points du corps pour rejoindre des points différents de la formation réticulée. Elle régule en continu le niveau d'excitabilité des cellules du cortex cérébral, des ganglions de la base* et des autres noyaux gris centraux du télencéphale*. De façon générale, elle prépare le terrain qui va permettre la synthèse des actions. La destruction de la formation réticulée entraîne la perte de conscience.

Mountcastle va plus loin en disant que les voies sensorielles afférentes spécifiques (c'est-à-dire les grandes colonnes nerveuses qui transmettent au cerveau les sensations tactiles et les autres), qui fonctionnent en parallèle avec la formation réticulée, sont organisées très précisément pour le transfert de ces informations. Cette idée est en contradiction avec la fonction générale, excitatrice ou inhibitrice, de la formation réticulée. Sans l'influx sensoriel, l'animal est aveugle, sourd ou privé de toute sensation physique. Dans ce dernier cas, il ne peut pas se réveiller d'un état comateux. Presque toutes les aires du cortex cérébral reçoivent des fibres de projection des deux types. *Jean-Pierre Changeux a comparé la formation réticulée à la console d'un orgue (le cortex) que l'on peut jouer en dirigeant l'attention vers des aires corticales spécifiques.* Une étude de neuro-imagerie utilisant la tomographie par émission de positons* (TEP) et réalisée par Per Roland et ses collaborateurs du Karolinska Institute de Stockholm a montré que l'activation concomitante des régions réticulées du mésencéphale et des noyaux intrathalamiques apparaissait de façon très nette chez les êtres humains conscients lorsque leur attention était stimulée (*figure 22, p. 10 du cahier central*).

Ann Butler et William Hodos, spécialistes en anatomie comparative, ont donné une description détaillée de l'organisation de la formation réticulée activatrice chez des animaux aussi différents que la lamproie, le requin, le lézard et le rat (*figure 3*)¹. Il ressort de cette analyse que la formation réticulée est l'un des systèmes du cerveau primitif des vertébrés qui, dans la classification phylogénétique, ont été préservés jusqu'à l'homme. On en retrouve les principaux noyaux

1. *Comparative Vertebrate Neuroanatomy. Evolution and Adaptation*, New York, Wiley Liss, 1996.

chez tous les vertébrés à mâchoires et les voies chimiques libérant les neurotransmetteurs* (noradrénaline, sérotonine, dopamine et GABA) ont été également préservées (elles sont présentes partout). On peut conclure de ces résultats comparatifs que le système excitateur qui active le cerveau rostral (la partie antérieure du cerveau que l'on appelle télencéphale) est peut-être archaïque et qu'il fonctionne d'une manière comparable chez les animaux inférieurs.

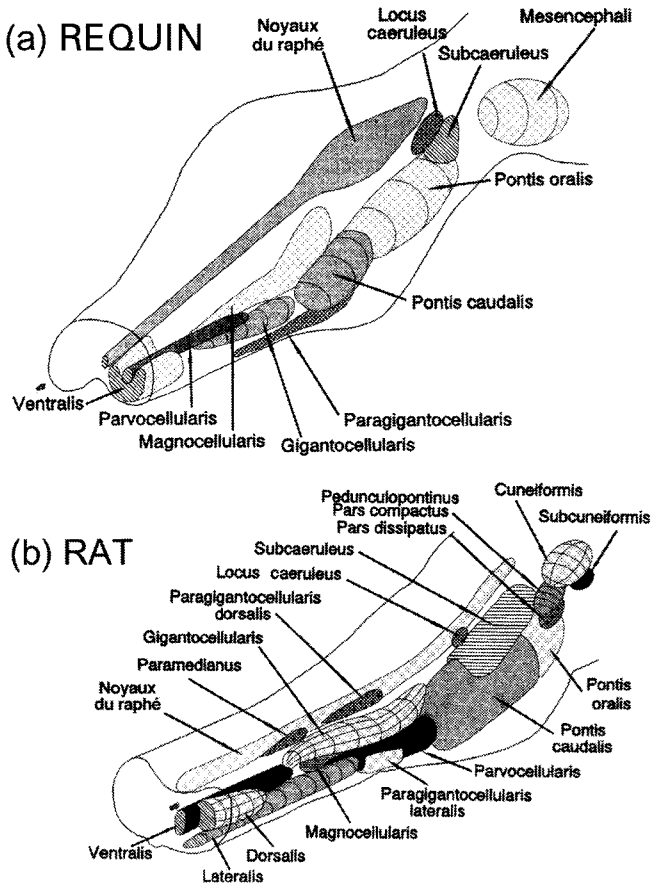


Figure 3. Similarité dans l'anatomie du tronc cérébral à des étapes différentes du processus évolutif.

(a) Principaux groupes cellulaires de la formation réticulée du requin.

(b) Principaux groupes cellulaires de la formation réticulée du rat. Comme les auteurs l'ont souligné, on retrouve cette structure et ses principaux éléments chez tous les vertébrés à mâchoires.

Roger Sperry et le « cerveau dédoublé »

Avant d'aborder notre thème principal, l'éveil de la conscience, et de remonter progressivement dans l'arborescence phylogénétique, il ne faut surtout pas négliger l'une des plus remarquables de toutes les études qui ont eu pour objet la conscience humaine, c'est-à-dire le dédoublement chirurgical du cerveau dans sa ligne médiane, qui a pour effet de diviser l'esprit en deux. Cette opération donne un formidable aperçu des fonctions cérébrales en même temps qu'elle a des répercussions directes et étonnantes sur certains aspects de la pensée théologique. Le cerveau est scindé en deux moitiés par division de la grande commissure interhémisphérique, le corps calleux. Le corps calleux est constitué de deux cents millions de fibres qui relient les deux hémisphères cérébraux. L'intervention a été pratiquée chez l'homme dans le but de prévenir la récurrence de crises d'épilepsie sévères. Certaines commissures moins importantes ont été également sectionnées – les commissures antérieure et hippocampique notamment. Les études expérimentales ont été réalisées par Roger Sperry et ses collaborateurs du California Institute of Technology, Michael Gazzaniga, Joseph Bogen, Philip Vogel, Evan et Dahlia Zaidel, entre autres. Sperry avait déjà montré que la division du corps calleux chez les singes et les chats permettait d'obtenir des réponses différentes pour chacun des deux hémisphères et parfois même des réponses contradictoires dans une même situation. Lorsque l'opération fut pratiquée sur les êtres humains, il déclara que les patients s'étaient réveillés avec deux esprits différents. Autrement dit, ils avaient désormais deux « sphères de la conscience », indépendantes l'une de l'autre. Ce qui se passait dans l'hémisphère droit restait totalement inconnu de l'hémisphère gauche pour tous les processus perceptifs, cognitifs et volitifs, ainsi que pour l'apprentissage et la mémoire. Chez les droitiers, l'hémisphère gauche est dominant. C'est le cerveau du langage et de la logique, alors que l'autre, l'hémisphère droit, est muet et ne s'exprime que par des réactions non verbales. Pour reprendre les termes de Sperry, l'opération donne au cerveau la possibilité de jouer un « double jeu », mais non de parler un « double langage ».

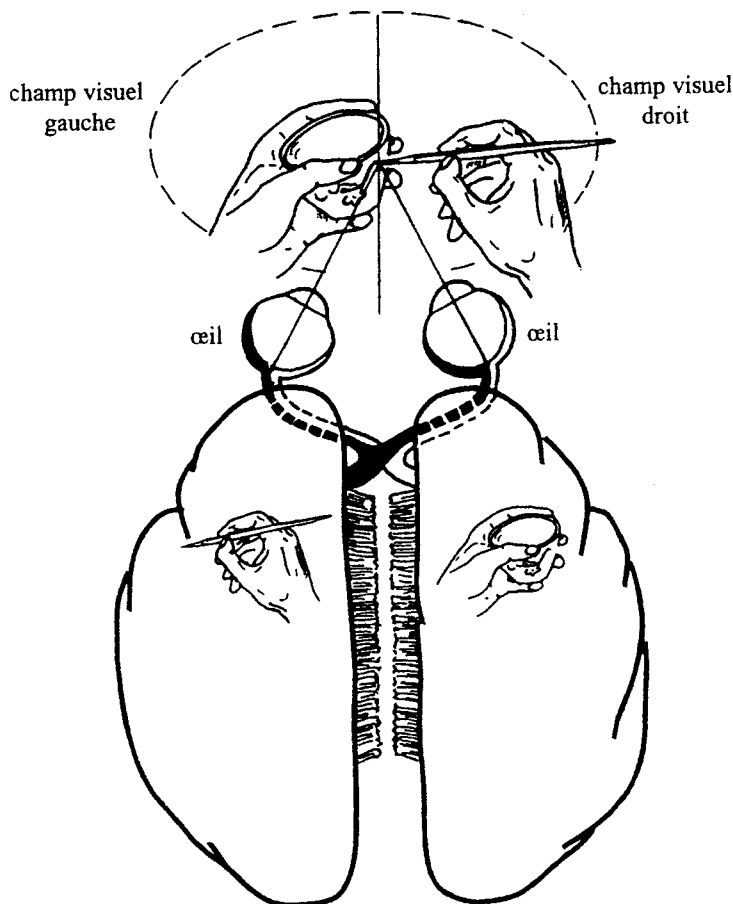


Figure 4. Diagramme d'un cerveau « dédoublé » (avec division du corps calleux) après intervention chirurgicale. Les informations parvenues à la rétine depuis le champ visuel droit sont transmises à l'hémisphère gauche par le nerf optique, alors que les stimuli du champ visuel gauche sont transmis à l'hémisphère droit. Les facultés dominantes ou privilégiées dans l'un ou l'autre des hémisphères d'une personne droitier sont également indiquées.

La division fonctionnelle entre les deux hémisphères est contrebalancée par de nombreux facteurs de cohésion qui poussent les deux moitiés du cerveau à faire la même chose, la plupart du temps. Néanmoins, lorsque l'on provoque délibérément, en situation expérimentale, le déclenchement d'activités différentes à gauche et à droite, il devient évident qu'aucun des hémisphères n'est conscient de ce que comprend l'autre. Par exemple, si l'on bande les yeux d'un

patient et qu'on lui met dans la main gauche un objet familier (crayon, cigarette, ou pièce de monnaie), sa main reliée à l'hémisphère droit (muet) perçoit l'objet et sait parfaitement de quoi il s'agit, mais lui-même est incapable de l'exprimer, par oral ou par écrit (car ces capacités sont commandées par l'hémisphère gauche). Il peut manipuler l'objet et montrer comment il est censé s'en servir, de même qu'il peut, de la main gauche, le retrouver parmi un ensemble d'autres objets, en se laissant guider par le toucher. Toutefois, si l'on « interroge » l'autre hémisphère, celui-ci « dit » qu'il ne sait pas de quoi il s'agit, ou alors il essaie de deviner. En revanche, si l'on permet à la main droite de tâter l'objet, elle peut immédiatement « dire » ce que c'est.

On assiste au même phénomène de division lors des tests visuels. La moitié droite du champ visuel projette ce qu'elle voit dans l'hémisphère gauche « parlant », tandis que la moitié gauche projette ce qu'elle voit à droite (*figure 4, ci-contre*). Chez ces patients-là, on constate que les stimuli visuels venus de la droite d'un point de fixation central, dont les informations ont ainsi été transmises au cerveau gauche parlant, font l'objet d'une description facile et d'un compte rendu correct. En revanche, tout ce qui est projeté dans le champ visuel gauche et transmis au cerveau droit est perdu pour l'hémisphère parlant. Le cerveau droit, muet, peut commander à la main gauche de prendre un objet dont on a brièvement projeté l'image ou le mot qui le désigne dans le champ visuel gauche. Si c'est l'objet qui est montré, il peut retrouver le mot qui lui correspond. On peut encore aller plus loin et diviser des photos en deux dans le sens de la longueur, puis accoler les moitiés de visage de deux personnes différentes. On obtient ainsi ce que l'on appelle une chimère. Si le regard est bien centré, le cerveau gauche voit un visage et le droit en voit un autre. Si l'on demande au patient de faire correspondre la photo à ce qu'il a vu, c'est l'hémisphère droit muet qui domine. Si on lui demande de nommer la photo, c'est le cerveau gauche qui domine. On a découvert que le cerveau droit n'était pas bon en arithmétique, mais la main gauche qu'il commande peut dessiner un objet comme un cube, par exemple, alors que le cerveau gauche est incapable de faire la même chose avec la main droite, pourtant plus habile chez les droitiers. Autre découverte intéressante, lorsqu'on projette des photos représentant quelqu'un de particulièrement beau ou laid, l'hémisphère droit muet se montre très compétent pour donner un jugement esthétique, tandis que le gauche en est incapable : il ne saurait pas distinguer la Belle de la Bête.

Sperry mentionne également certaines expressions faciales liées à des sentiments et générées par l'hémisphère droit muet, comme un sourire lorsque la main gauche parvient à accomplir une tâche spécifique, ou encore un froncement de sourcils en réaction à une réponse verbale incorrecte ou à un geste inopportun de la main droite lorsque seul l'hémisphère muet, « secondaire », connaît la réponse correcte.

Dès les premiers temps après l'opération, on a vu que chaque hémisphère avait une volonté propre et que les deux étaient parfois en conflit l'un avec l'autre. Sperry a décrit le cas précis d'un patient qui tentait d'enfiler son pantalon. La main gauche allait à l'encontre de ce que faisait la main droite et tentait à chaque fois de le rabaisser. Dans un autre cas, il arrivait à la main gauche, la *mano sinistra*, d'essayer de repousser la femme du patient avec agressivité en même temps que l'hémisphère qui commandait la main droite tentait de la faire venir pour se faire aider.

Malgré ce signe évident de dysfonctionnement, Dahlia Zaidel insiste fortement sur la cohérence du comportement des patients *split brain** (au cerveau dédoublé). Elle note, entre autres, que de nombreux canaux sous-corticaux sont susceptibles d'assurer la cohérence entre les deux hémisphères cérébraux, ce qui est apparemment le cas. En effet, dit-elle, les patients semblent se comporter comme s'il n'y avait aucune finalité évolutive à cette connexion neuronale majeure entre les deux cerveaux. Certaines fonctions comme la parole et la compréhension du langage semblent rester intactes. En outre, les acquis préalables qui requièrent une interaction entre les deux cerveaux, comme faire de la bicyclette, nager ou jouer du piano, ne semblent pas changer au fil des années. Les troubles de la personnalité ne sont pas marquants et l'intentionnalité n'est pas limitée à l'hémisphère dominant « parlant », c'est-à-dire que, dans la vie de tous les jours, on peut voir les deux mains ramasser quelque chose et le faire aussi bien l'une que l'autre. Il semblerait qu'elles aient toutes deux une conscience centrale unifiée, caractérisée par la prise de conscience immédiate de ce qu'elles font durant de courts laps de temps (ce que John Searle appelle la dimension horizontale de l'unité, ou encore l'unité horizontale), ainsi que par la conscience immédiate simultanée d'un certain nombre de perceptions, qui composent un état conscient (ce que Searle appelle l'unité verticale).

Toutefois, après la déconnexion des hémisphères, il se révèle exceptionnellement difficile pour le patient d'apprendre de nouveaux mouvements bimanuels. Dans son analyse de la façon dont sont commandés les comportements acquis, habituels et quotidiens, Dahlia Zaidel envisage la possibilité que ces comportements soient

intégrés dans des structures sous-corticales, et elle évoque l'éventualité intéressante d'un contrôle cérébelleux unifié en liaison avec d'autres structures sous-corticales.

Les études expérimentales menées par Michael Gazzaniga et ses collaborateurs ont permis d'en apprendre davantage. La période psychologiquement « réfractaire » s'avère manifeste lorsqu'on présente au sujet deux stimuli consécutifs et qu'on lui demande des explications pour chacun d'eux. Si l'on réduit l'intervalle de temps entre le premier et le second stimulus, le temps nécessaire à la deuxième réponse s'en trouve augmenté, parce qu'il faut alors attendre la fin de la première réponse pour l'obtenir. On observe la même chose chez les individus normaux, même si les deux tâches sont faciles et impliquent des hémisphères différents. Gazzaniga et ses collaborateurs ont comparé des individus normaux avec quatre sujets *split brain*. Ils ont supposé que si l'interférence de l'une des tâches avec l'autre impliquait l'existence de connexions cortico-corticales entre les deux hémisphères, comme cela pourrait se produire, par exemple, lors d'une réponse à des stimuli présentés à chacun des deux champs visuels et transmis à leurs hémisphères spécifiques, alors cette forme d'interférence ne devrait plus exister chez les sujets commissurotomisés ¹. Dans le cas contraire, ils auraient la preuve que les structures sous-corticales jouent un rôle capital dans la coordination et la séquentialisation des processus cognitifs. Or, l'étude réalisée avec les quatre patients au cerveau dédoublé a montré une interférence entre les deux tâches très similaire à celle qui a été observée chez les sujets normaux. On peut en déduire que les structures sous-corticales jouent un rôle dans la coordination des multiples flux de l'action sensorimotrice, et ce rôle pourrait être essentiel pour maintenir remarquablement intacte, au quotidien, la coordination bilatérale des comportements chez les patients *split brain*.

Les patients au cerveau dédoublé souffrent néanmoins de troubles évidents. La mémoire récente est considérablement altérée après l'intervention. La mémoire topographique (c'est-à-dire la reconnaissance des lieux et des endroits familiers) est particulièrement mauvaise, et les patients ont beaucoup de mal à retrouver l'endroit où ils ont garé leur voiture ou les affaires qu'ils ont posées quelque part près de leur maison. Ils ne trouvent plus aucun intérêt à lire les journaux ou à regarder la télévision, du fait probablement que leur mémoire a perdu sa faculté intégratrice. L'excitation du désir

1. Chez qui la grande commissure (substance blanche qui constitue le corps calleux) a été sectionnée (*NdT*).

sexuel à la suite de la transmission d'informations visuelles à l'un des hémisphères (le droit, par exemple) est « ressentie » par le cerveau gauche, mais celui-ci n'a pas la moindre capacité à traduire verbalement ce qui se passe.

On retrouve, dans la littérature médicale, des publications remontant à 1940 sur la « dyspraxie diagonistique », généralement définie comme un conflit intermanuel consécutif à une lésion du corps calleux. C'est un psychologue américain, A. J. Akelaitis, qui a proposé ce terme, dont le sens se rapproche de l'idée d'une division impliquant une lutte ou un combat. Les neurologues français M. Poncet, E. Barbeau et S. Joubert ont étudié plusieurs cas et publié un certain nombre d'articles sur le sujet. Il s'agit en fait d'un conflit entre les deux mains, que ce soit pour s'habiller – la main gauche essayant alors de retirer ce que la main droite tente d'enfiler – ou pour ouvrir une porte que l'autre main s'efforce de refermer. Les chercheurs français ont également décrit des comportements plus complexes où l'on voit le patient accomplir une action, comme enfiler ses chaussures et nouer ses lacets, pour ensuite les dénouer, les enlever et les jeter par terre. Un autre patient mettra le couvert pour le dîner et, une fois qu'il aura terminé, il enlèvera toutes les assiettes et tous les verres et couverts pour les ranger dans le tiroir du buffet. Le syndrome diagonistique entraîne souvent une paralysie de la capacité de décision entre deux choix possibles, lorsque le patient fait ses courses par exemple. Les résultats obtenus à partir de toute une série d'observations des effets de la section chirurgicale du corps calleux et de certaines lésions partielles occasionnées par un accident vasculaire cérébral (les travaux de Tanaka et de ses collègues au Japon ont été inclus), permettent de faire une généralisation : les comportements anormaux limités à l'action des mains seraient le résultat de lésions calleuses postérieures et ventrales. Des faisceaux associant les deux lobes pariétaux supérieurs passent à cet endroit. On pense que ces lobes seraient impliqués dans la sélection du mouvement. Les lésions de la partie antérieure du corps calleux, qui relie les deux lobes frontaux, sont cependant responsables d'une désorganisation des comportements directeurs – le sujet s'arrête au milieu de son repas ou de sa toilette, par exemple, ou présente un comportement anormalement désordonné, ou encore il commence une série d'actions et se retrouve tout à coup paralysé.

L'étude des patients au cerveau dédoublé a ouvert de nouvelles et intéressantes perspectives dans le domaine de la reconnaissance de soi. Un groupe de chercheurs de Harvard, Julian Paul Keenan, Aaron Nelson, Margaret O'Connor et Alvaro Pascual-Leone, a

montré que l'organisation neuronale de l'hémisphère droit semble être le lieu privilégié de la conscience de soi ¹. Les quatre chercheurs ont réalisé une étude chez des patients soumis au test de Wada, qui consiste à désactiver un hémisphère cérébral en l'anesthésiant, dans le but de déterminer celui des deux cerveaux qui est dominant pour le langage. Ce type d'exploration est utilisé dans le cadre du traitement de l'épilepsie. Le test consiste à injecter, pendant un laps de temps assez court, un barbiturique – en l'occurrence de l'amobarbital – dans la carotide, qui alimente en sang tout un côté de la tête. À chacun des cinq patients droitiers (chez qui l'hémisphère gauche est l'hémisphère dominant pour le langage), on a alors présenté une photo truquée, un mixage de la photo du patient avec celle d'un personnage célèbre. Les patients ont reçu pour consigne de mémoriser cette photo. Différentes photos leur ont ensuite été soumises. Une fois l'effet de l'anesthésie passé, on leur a demandé de sélectionner celle qu'ils avaient vue – on leur a proposé de choisir entre la leur et celle du personnage célèbre, c'est-à-dire les deux photos qui avaient servi au truquage. Aucun de ces visages, hormis celui de la photo transformée, ne leur avait été présenté pendant la durée de l'anesthésie de l'un ou de l'autre hémisphère.

Après l'anesthésie de l'hémisphère gauche, au cours de laquelle le cerveau droit était resté éveillé, les patients ont sélectionné tous les cinq leur propre image comme étant celle qui leur avait été présentée. En revanche, l'anesthésie de l'hémisphère droit, pendant laquelle le cerveau gauche était resté éveillé, a donné quatre choix sur cinq en faveur du personnage célèbre. Les résultats obtenus permettent de supposer que la partie antérieure de l'hémisphère droit jouerait un rôle capital dans la reconnaissance de l'image de soi. Les auteurs de l'étude pensent que ces résultats extrêmement intéressants correspondent assez bien aux aspects cliniques de l'anosognosie et de l'asomatognosie*, dont les signes sont la « négligence » du patient par rapport à l'un de ses membres et son incapacité à reconnaître celui-ci après avoir reçu un coup sur la tête, *du côté droit*. Les auteurs estiment que la possibilité de se reconnaître dans un miroir chez les êtres humains et les grands singes – reconnaissance impossible chez certaines espèces inférieures – pourrait indiquer que les circuits neuronaux sous-tendant cette capacité ne sont apparus que très récemment dans la chaîne de l'évolution.

1. « Self-Recognition and the Right Hemisphere », *Nature*, 409 : 305, 2001.

Lauréat du prix Nobel de médecine pour sa contribution à la découverte des mécanismes de la transmission synaptique, sir John Eccles s'est beaucoup intéressé au problème de la relation corps-esprit. Il s'est démarqué de la majorité des spécialistes des neurosciences en faisant siennes les idées d'autrefois sur l'existence d'un esprit transcendantal séparé du corps. Sa théorie est que le regroupement des dendrites (les prolongements arborescents des neurones) en faisceau dans les couches inférieures du cortex cérébral, au moment de leur remontée à la surface corticale, donne une entité fonctionnelle qu'il appelle le « dendrone ». Pour John Eccles, l'interaction cerveau-esprit s'exerce au niveau de la liaison de ces dendrones avec des unités qu'il désigne sous le nom de « psychons ». Les intentions mentales, qui sont des phénomènes immatériels, agiraient par l'intermédiaire de ces psychons. Le monde des événements mentaux aurait donc une existence aussi autonome que le monde de la matière-énergie.

En 1992, j'ai eu le plaisir de rencontrer sir John, alors retiré en Suisse, et de débattre avec lui du problème de la relation corps-esprit, et de son évolution depuis Descartes. En 1964, John Eccles avait présidé le symposium organisé par l'Académie pontificale des sciences sur le thème *Cerveau et conscience* et il en avait publié l'ensemble des communications ¹.

Le pape Paul VI avait fait à cette occasion un discours devant l'assemblée des scientifiques, au Vatican, et à son retour du symposium, Sperry avait confié à son collègue Michael Gazzaniga que le pape avait dit, en substance, que « les hommes de science pouvaient bien avoir le cerveau, l'Église, elle, garderait la conscience ».

Discussion avec sir John Eccles sur le dualisme

Lors de la discussion avec sir John Eccles ², l'analyse du problème cerveau-esprit nous a inévitablement conduits à Roger Sperry et à ses travaux.

Je retranscris cette discussion ci-dessous, mot pour mot, parce qu'il en émerge une question théologique fondamentale.

1. « Brain and Conscious Experience », Symposium de l'Académie des sciences pontificales, Berlin, Springer Verlag, 1986.

2. Voir *L'Émergence de la conscience, de l'animal à l'homme*, op. cit.

Derek Denton – À propos de l'hémisphère droit « muet », j'avais fait allusion au fait que les patients se comportaient parfois comme s'il y avait deux personnes en présence – la main « sinistre », la main gauche, se mettait alors à défaire les boutons à mesure que la main droite les boutonnait – comme s'il y avait en effet, comme vous le disiez à l'instant, deux personnes.

John Eccles – Oui, c'est bien cela. Mais il n'y a pas... Il n'y a pas d'hémisphère droit avec une « personne » muette. Le soi conscient n'est pas, à mon avis, un véritable soi au sens humain du terme, parce que ce n'est pas une personne. Il ne prend pas de décisions en fonction des choses qu'il prévoit, qu'il imagine ou à quoi il tient, etc. C'est ce qui manque dans ce que peut accomplir l'hémisphère droit.

D. D. – En matière de jugement esthétique, cependant, on ne peut nier qu'il soit capable de déclencher des actions en fonction des connaissances acquises – je parle d'objets, etc. En un sens, c'est un courant de conscience bien distinct...

J. E. – Certes, mais pour autant qu'on a pu le constater au cours de toutes ces expériences, il ne possède pas de système de valeurs proprement dit pour jauger ses actions. C'est pour ainsi dire une sorte d'automate, incapable d'émettre un jugement subtil. Dans son examen de la situation, il ne se préoccupe pas de l'avenir, ni des conséquences de ses actes, ou de choses de ce genre. C'est cela qui manque. Alors je dirai que...

D. D. – Est-on vraiment certain d'avoir localisé le siège réel de cette faculté ? Manifestement, chez les droitiers, elle s'articule dans l'hémisphère gauche, mais sommes-nous tout à fait sûrs que c'est dans cet hémisphère qu'est ancré ce type de jugements ?

J. E. – Ce que Sperry essaie de nous dire, en utilisant des techniques très avancées, c'est que la preuve existe que l'hémisphère droit se soucie bien de l'avenir, parce qu'il le soumet à toutes sortes de tests qui vont déterminer s'il croit aux polices d'assurance ou à des choses de ce genre, mais moi je ne suis pas du tout convaincu. Je ne crois pas que l'hémisphère droit sache ce qu'est une police d'assurance. Il n'a pas une assez bonne compréhension des subtilités du langage. Alors, globalement...

D. D. – Il n'est pas bon en mathématiques, c'est cela ?

J. E. – Exactement. En géométrie oui, mais pas en arithmétique. Il y a malgré tout une position que je crois pouvoir accepter, à savoir qu'il existe deux êtres conscients, pourrait-on dire ici, séparés par la section du corps calleux – mais pas deux personnes humaines dotées chacune d'un soi au sens ordinaire du terme... Responsables, pourrait-on dire... Des « soi » humains responsables et hautement motivés. L'autre est un exécutant, mais pas un soi.

D. D. – *Voulez-vous dire par là que vous situeriez l'âme dans l'hémisphère gauche, chez les droitiers ?*

J. E. – *Oui. Enfin non, non, seulement lorsqu'il y a section du corps calleux.* Autrement, les deux hémisphères travaillent beaucoup plus

ensemble. Nous sommes encore loin de le comprendre et de pouvoir l'admettre. On sectionne le corps calleux, et l'on croit que l'on a deux hémisphères distincts, indépendants l'un de l'autre. Dans la réalité, avec deux ou trois cents millions de fibres qui se bombardent réciproquement de tous les coins ou presque du cortex cérébral, on peut dire que le cortex est un, qu'il constitue une entité. Et la section du corps calleux, il faut bien le dire, est une manière très approximative de traiter cette question, qui ne permet pas un jugement subtil sur les fonctions de chacun des deux hémisphères.

D. D. – Vous étiez cependant d'accord pour dire que cela témoignait, en un sens, de l'existence de deux processus conscients distincts. Et en un sens – j'en reviens là au premier point abordé – ne pourrait-on pas dire que cela montre effectivement que la conscience résulte d'un enchevêtrement de neurones en action, et que l'on pourrait avoir deux sortes de tissus neuronaux relativement indépendants, avec des capacités et des courants de conscience différents ?

J. E. – Bien sûr, mais alors c'est mal comprendre, encore une fois, le problème de la relation cerveau-esprit dans l'interactionnisme dit dualiste qui veut que les processus mentaux et neuronaux soient si étroitement imbriqués et agissent les uns sur les autres d'une manière si subtile qu'aucune de nos astuces ne nous permettra de les séparer. L'interactionnisme dualiste ne dit pas que le mental et le neuronal sont indépendants dans la mesure où toutes nos prises de décision, l'initiative de l'action provient du mental, comme dans toute action humaine ordinaire. C'est le mental qui dirige le neuronal mais il y a une très forte interaction entre les deux. Et cela ne marche pas dans un seul sens. Il y a des va-et-vient. Je crois que les détracteurs du dualisme n'ont pas pris cela en considération.

J'ai noté, dans les commentaires ultérieurs que m'a inspirés cette discussion, que, si sir John avait d'abord accepté de situer l'âme dans l'hémisphère gauche moteur et « parlant » des patients droitiers chez qui l'on avait sectionné le corps calleux, il avait tout de suite après renoncé à cette idée, bien qu'il eût plutôt reconnu, à plusieurs reprises, l'existence de deux êtres conscients chez le patient *split brain*. Le problème de théologie morale qui se pose alors provient du fait qu'une personne vivant avec un cerveau dédoublé pourrait très bien être victime d'une attaque cérébrale détruisant le cortex gauche, interprète et « parlant ». Qu'advient-il alors ? Considérerait-on cette personne comme totalement dépourvue d'âme, alors même que son jugement esthétique et son appréciation du beau – qualités que l'on assimile parfois au sens des valeurs le plus noble qui soit chez l'homme – resteraient intacts et continueraient à fonctionner normalement dans l'hémisphère droit ?

Le cerveau droit, nous dit Sperry, peut juger des couleurs – de leurs qualia* ¹. Et si, comme sir John, nous abandonnons l'hypothèse de départ selon laquelle l'âme se situe dans l'hémisphère parlant, habile en mathématiques, alors doit-on en déduire – puisqu'il est convenu que les deux hémisphères sont conscients – que le patient est maintenant en possession de deux âmes ? Ou s'agirait-il d'un cas de dédoublement de l'âme ?

Nous disposons maintenant d'informations que sir John ne pouvait avoir à l'époque, lorsqu'il soutenait que l'hémisphère droit des droitiers n'est pas un véritable soi au sens ordinaire du terme, mais un simple exécutant. Je veux parler notamment des expériences faites à Harvard sur les photos transformées, qui situent la reconnaissance de soi dans l'hémisphère droit, et non dans celui de gauche, une conclusion que l'on tire également des études réalisées chez les patients atteints d'anosognosie ou d'héminégligence.

On peut aussi faire des conjectures intéressantes et plutôt amusantes juridiquement parlant. Les patients *split brain* ont d'assez bonnes facultés d'intégration, mais l'émotion peut être générée par l'un ou l'autre des deux hémisphères, et il est tout à fait concevable que les informations visuelles de nature à engendrer une forte émotion puissent être transmises en grande partie ou en totalité à un seul hémisphère. Nous pourrions ainsi bâtir une histoire invraisemblable qui mettrait en scène un patient (ou une patiente) jaloux, marchant le long d'un couloir jusqu'à une porte devant laquelle il s'arrêterait pour coller son œil gauche au trou de la serrure. Il apercevrait alors, dans son champ visuel droit, son épouse (ou si c'est une patiente, son époux) en train d'avoir une relation sexuelle avec quelqu'un d'autre. Fou de rage, le patient se saisirait d'un revolver posé à proximité, se précipiterait dans la pièce et tuerait les deux personnes allongées sur le lit. Dans la mesure où la main commandée par l'hémisphère récepteur de l'information a pu s'emparer de l'arme et tirer, on peut supposer que c'est cet hémisphère-là qui serait légalement tenu pour responsable. La question se poserait alors de savoir si le coupable est uniquement cet hémisphère-là, et si l'autre est innocent. Dans certains pays, heureusement peu nombreux, la réponse à cette question pourrait même permettre de déterminer l'hémisphère à exécuter.

1. Les qualia, au singulier *quale*, sont les effets subjectifs des expériences perceptives extéroceptives (des couleurs, du son, etc.) et proprioceptives (la douleur, la faim, etc.) (*NdT*).

Ces questions, qui présentent le même attrait ou presque que certains vieux problèmes comme le nombre d'anges pouvant tenir sur une tête d'épingle, montrent peut-être la relativité des jugements moraux. Dans le scénario envisagé, on pourrait arguer qu'aucune circonstance atténuante ne peut être retenue pour l'hémisphère exécutant puisque celui-ci connaissait parfaitement ses intentions. Le problème, c'est que l'autre moitié du cerveau n'était au courant de rien. On notera toutefois, pour inscrire ce scénario assez peu vraisemblable dans une possible perspective, ce que Dahlia Zaidel rapporte au sujet des patients au cerveau dédoublé : confrontés à un décès ou à un divorce ils ne semblent pas avoir les réactions typiques liées à l'amertume, la tristesse, la haine, la colère ou la violence. Ils ne parlent pas de se venger, ni de commettre des actes violents. Ils ont des réactions très factuelles (ils disent que « c'est comme ça, c'est tout »), et l'infidélité peut en faire partie. Il leur manque peut-être une certaine intuition, mais cela ne veut pas dire qu'ils ne font pas l'expérience de la tristesse, de l'infidélité, du deuil ou de la colère.

Chapitre IV

LA CONSCIENCE CHEZ LES ANIMAUX

« L'idée de but fait partie intégrante du concept d'esprit, et il en est de même pour l'idée d'intention. D'un organisme capable d'avoir des intentions, on peut dire, je pense, qu'il possède un esprit [...] pour élaborer un plan et prendre une décision – adopter ce plan. L'idée d'élaborer un plan exige à son tour la capacité de construire un modèle interne du monde. »

C. Longuet-Higgins
The Nature of Mind

« Le trait caractéristique de l'intentionnalité est qu'il s'agit d'une propriété de la vie mentale qui renvoie à des objets non observables dans l'immédiat. Les pensées intentionnelles sont différentes des pensées finalitaires ¹, dont le but est clairement visible... [...] C'est l'état mental d'un individu qui prépare ou se prépare à une action en réponse à une situation qui n'est pas d'actualité dans l'immédiat. »

J. Z. Young
Philosophy and the Brain

« Si nous pouvons constater un comportement orienté vers un but, chez l'homme ou chez l'animal, alors nous aurons provisoirement des raisons de penser qu'il se trouve dans l'organisme une forme d'anticipation de l'avenir qui entraîne ou implique des capacités d'idéation, d'intégration du passé et du futur aux idées présentes, et la faculté d'organiser ces idées de manière temporelle. »

D. O. Hebb
*The Organization of Behaviour :
a Neuropsychological Theory*

1. Qui tendent vers, qui sont orientées vers un but (*purposive*, en anglais) (NdT).

« Choisissez l'enchaînement sensorimoteur que vous préférez chez une espèce donnée, et imposez au sujet un temps d'attente de quelques secondes entre l'entrée sensorielle et l'exécution de l'action. Si le sujet ne parvient pas à accomplir la tâche après le délai, c'est que vous avez probablement affaire à un zombie. Si le délai n'affecte l'exécution de la tâche que d'une façon marginale, c'est que l'entrée sensorielle a probablement été enregistrée dans une sorte de mémoire tampon intermédiaire, ce qui implique un certain degré de conscience. Si le sujet peut accomplir l'enchaînement alors qu'il est soumis durant cet intervalle à l'action distrayante d'un stimulus caractéristique (comme une suite d'éclairs lumineux, par exemple), cela conforte l'idée qu'un processus attentionnel a été impliqué pour conserver activement le message sensoriel pendant le temps d'attente.

Les chiens, comme tous les mammifères probablement, réussissent facilement ce test. Il suffit de placer un os hors de leur champ de vision et de les faire attendre un peu avant de leur donner l'ordre d'aller chercher.

C. Koch

The Quest for Consciousness

Le comportement intentionnel à différents niveaux de l'arbre phylogénétique

Les quatre citations qui précèdent constituent une base fondamentale pour l'attribution de processus mentaux aux animaux. L'idée que la conscience pouvait faire l'objet d'une analyse physiologique directe a ouvert un champ d'investigation longtemps considéré comme réservé aux scientifiques qui s'étaient fourvoyés ou qui avaient glissé sur le versant philosophique, plutôt qu'aux partisans d'une recherche expérimentale méthodique. À cet égard, l'approche strictement béhavioriste de Skinner et Watson a eu une influence considérable. Le béhaviorisme a fait du cerveau une « boîte noire » : tout ce que nous savions n'était révélé que par des comportements répondant à des stimuli. Dans le domaine du comportement animal, cela permettait d'éviter toute explication anthropomorphique* des phénomènes observés. En effet, l'analogie avec l'expérience humaine aurait pu impliquer l'hypothèse d'une conscience réfléchie et souvent d'une intention autogénérée, avec l'élément subjectif essentiel que cela comporte. Le béhaviorisme de Skinner était extrêmement radical dans la mesure où étaient considérées comme impropres les questions concernant les mécanismes intérieurs, qu'il s'agisse des mécanismes neuronaux ou des états mentaux : « Les émotions, a-t-il écrit, constituent des exemples parfaits de causes imaginaires auxquelles on attribue généralement les comportements ¹. »

1. B.F. Skinner, *Beyond Freedom and Dignity*, New York, Knopf, 1971, p. 199.

Heureusement pour le progrès de la connaissance, la tendance s'est inversée au cours des dernières décennies. On a assisté à une véritable explosion de l'analyse de la conscience, avec la parution de nombreux ouvrages écrits par des sommités de la biologie et de la physique, et la création de revues spécialisées. Le paysage a considérablement changé. Le Suédois Yngve Zotterman, l'un des pionniers des neurosciences, a déclaré qu'en sciences « ce qui est excitant, c'est de chasser le gros gibier ». On constate en effet un réel enthousiasme pour l'actuelle chasse aux idées nouvelles dans le domaine de la conscience, à la fois sur le terrain expérimental et sur celui des débats théoriques.

Les progrès spectaculaires de l'analyse de la conscience ont permis, grâce à la tomographie par émission de positons et à l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle*, de découvrir, entre autres, qu'il était possible, chez l'homme, d'enregistrer les augmentations et les diminutions locales et ponctuelles du débit sanguin dans des zones cérébrales spécifiques, au cours de modifications flagrantes des états de conscience. Les variations de débit sont censées refléter les augmentations ou les diminutions de l'activité neuronale correspondant à ces modifications. Dans des conditions d'expérimentation adéquates, il a été possible d'établir un rapport avec une suite de changements enregistrés au même moment dans le courant de la conscience. Cette découverte a fait naître un certain optimisme chez tous ceux qui espèrent que des progrès réels sont possibles dans le domaine de la compréhension des bases neurophysiologiques de la conscience – un optimisme pourtant tempéré par la reconnaissance de l'incroyable complexité de la question. Francis Crick note que le problème principal est de déterminer, parmi les aires cérébrales qui s'enflamment ou s'inhibent dans une situation donnée, celles qui ont un rapport avec la conscience et celles qui n'en ont pas. Nous évoquerons un peu plus loin les principaux aspects de la complexité du problème. Certains en sont même venus à penser qu'il était impossible de le résoudre. Denis Horgan, journaliste du *Scientific American*, a écrit dans un ouvrage intitulé *The Undiscovered Mind* : « En ce qui concerne le cerveau humain, il se pourrait qu'il n'existe aucune idée unificatrice susceptible de transformer le chaos en chose ordonnée ¹ ».

Entre l'époque du béhaviorisme pur et dur et le début de la tendance actuelle, il y a eu une période de transition où l'on a vu se

1. *The Undiscovered Mind : How the Brain Defies Explanation*, Weidenfield & Nicholson, 1999.

profiler quelques nouvelles orientations. Il est maintenant assez courant de voir des scientifiques considérer les réactions animales en fonction des processus conscients susceptibles d'en être à l'origine et les termes désormais employés donnent une idée de la nature de ces processus.

Le but recherché, lors de cette période de transition, était d'avoir une certaine discipline dans l'analyse et d'utiliser une terminologie explicite. On admettait cependant que les comportements étaient extrêmement variés. La simple attribution du comportement à l'instinct avait été mise en doute, au motif que la force explicative dont on l'avait dotée avait masqué la nécessité d'aller plus loin dans l'analyse. Le lien entre comportement et instinct est pourtant réapparu sur le devant de la scène lorsqu'il a été reconnu que les états corporels internes (les changements hormonaux ou chimiques) jouaient un rôle majeur dans les mécanismes comportementaux et qu'ils pouvaient aussi déterminer l'effet ou l'absence d'effet des stimuli externes.

Les instincts ou schémas comportementaux génétiquement programmés ont été au centre des analyses du comportement qu'ont réalisées Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen, lauréats du prix Nobel de médecine en 1973. Lorenz et Tinbergen ont employé des termes comme « énergie d'action spécifique » pour décrire la montée d'une excitabilité du cerveau spécifiquement orientée. Cette excitabilité centrale déclenchait, selon eux, une activité motrice génétiquement programmée quand apparaissait le stimulus signal approprié, en rapport avec l'organisation génétiquement déterminée. Ce stimulus sensoriel spécifique qui générerait la réponse comportementale a été appelé « mécanisme inné de déclenchement* » (MID).

Parallèlement aux travaux des éthologistes, le grand pionnier de la psychobiologie, Curt Richter, de l'université Johns Hopkins, a montré comment, chez l'animal, les états de besoin pouvaient être à l'origine du développement de certains appétits ou comportements d'ingestion particulièrement appropriés. Les besoins ont été artificiellement créés par la privation de substances indispensables à la survie ou par l'ablation chirurgicale d'une glande endocrine entraînant un déficit en sels minéraux, ou encore par l'administration d'hormones. Le fait que l'animal a été capable de faire un choix spécifique approprié en l'absence de toute expérience antérieure de ce genre de situation a constitué un argument en faveur de la théorie de la programmation génétique du comportement.

Des études réalisées sur des moutons à l'Institut Howard Florey de Melbourne ont permis de déterminer quelques-uns des mécanismes chimiques du cerveau qui sous-tendent l'appétit spécifique

pour les sels minéraux essentiels. D'autres contributions à ces connaissances fondamentales ont été apportées en parallèle par Epstein, Stricker, Johnston et Schulkin aux États-Unis, et Fitzsimons au Royaume-Uni. Richter a également montré que d'autres formes de comportement, comme la manière de nidifier par exemple, peuvent apparaître lors des modifications de l'état hormonal de l'organisme.

Un essai consacré à l'analyse formelle du comportement, intitulé *Drive and Motivation*¹, écrit par Eliot Stellar, de l'université de Pennsylvanie, reflète tout à fait l'écart des tendances actuelles par rapport à la position béhavioriste. Donald Griffin avait donné au béhaviorisme le surnom de « science sans esprit ». Une grande partie de l'analyse de Stellar est axée sur les comportements autorégulateurs comme la faim et la soif. Selon lui, il est tout à fait possible d'établir une définition opérationnelle des concepts utilisés dans l'analyse du comportement en laboratoire. Pour la motivation, il s'agirait de ceux de pulsion*, de comportement orienté et de satiété ou d'étanchement. La pulsion orientée peut être mesurée par la force du comportement « consommatoire » : devant un obstacle comme une clôture électrique, par exemple, l'animal traversera-t-il pour atteindre le but recherché ? La pulsion peut résulter d'une privation, de modifications hormonales ou d'autres changements du milieu interne. Plus elle est forte, plus l'activité est soutenue, plus la réponse « consommatoire » est importante, et plus l'énergie déployée et le travail fourni sont intenses. Toutefois, une pulsion qui dépasserait une certaine limite pourrait diminuer la force de la motivation, à cause de l'apparition de troubles physiques chez l'animal.

Si les progrès de la psychobiologie, dans ce cadre-là, ont été considérables, l'angle de vue généralement adopté a néanmoins couvert uniquement l'aspect intentionnel du comportement. L'*Oxford English Dictionary* définit le terme « pulsion », entre autres choses, comme « un effort organisé pour atteindre un objectif particulier ». Or, s'il est implicite que la motivation ou la pulsion se manifestent pour une raison particulière, c'est sur l'action elle-même que l'accent a été mis, bien plus que sur la sensation impérieuse et spécifique qui est à l'origine de l'intention et sur la manière dont elle parvient au cerveau. La genèse de cette sensation est un événement génétiquement « câblé » tout autant que l'intention ou la motivation concomitantes.

1. In J. Field, H.W. Mazour, V.E. Hall (dir.), *Handbook of Physiology : Neurophysiology*, vol. 3, Washington, American Physiological Society, 1960.

La personnalité la plus marquante à laquelle nous devons d'avoir placé la conscience animale au centre des débats et des recherches expérimentales est Donald Griffin, professeur à l'université de Rockefeller puis à Harvard. Griffin est l'auteur d'une étude remarquable du mécanisme de l'écholocation chez les chauves-souris. Plusieurs de ses ouvrages, notamment *Animal Minds*, rendent compte des nombreux travaux scientifiques ayant eu une certaine importance dans l'attribution de processus conscients à l'animal.

Si l'on considère la toute première émergence de la conscience primaire, on peut avancer qu'un certain nombre de neurones d'une masse suffisante a dû être nécessaire pour étayer un processus d'une telle complexité. Néanmoins, si l'on partait de l'hypothèse que la masse neuronale est proportionnellement liée au niveau et à la complexité des processus conscients, il apparaîtrait quelques aberrations. Le tableau 1, extrait de celui qu'a publié George L. Gabor Miklos, de l'Institut de neurosciences de La Jolla, en Californie, illustre cela très clairement. La comparaison du nombre de neurones présents chez l'abeille (neuf cent mille) et chez la pieuvre (cent cinquante millions) est remarquable. Elle servira d'introduction à une discussion sur le comportement de la pieuvre et de la seiche, deux espèces d'invertébrés très intéressants et disposant, d'une certaine façon, de talents variés.

Organisme	Gènes	Neurones
Ver de terre	16 000	302 (sn)
Mouche	12 000	250 000 (c)
Larve de guêpe	i	5 000 (c)
Abeille	i	850 000 (c)
Escargot marin	i	20 000 (sn)
Pieuvre	i	520 000 000 (sn)
Fugu ou poisson-globe	70 000	i
Larve de salamandre	i	300 000 (c)
Souris de laboratoire	70 000	40 000 000 (c)
Homme	70 000	85 000 000 000 (c)
Baleine et éléphant	70 000	200 000 000 000 (c)
Tabac	43 000	0

Tableau 1. Estimation approximative du nombre de gènes et de neurones présents dans le cerveau (c) ou dans l'ensemble du système nerveux d'organismes (sn) appartenant à différentes lignées de l'évolution (i = inconnu).

Les invertébrés

J. Z. Young a été l'un des premiers à étudier la pieuvre. Selon lui, les centres cérébraux supracésophagiens des céphalopodes* (*figure 5*)

ont un volume suffisant pour permettre l'étude des effets consécutifs à l'ablation d'une grande partie du système nerveux sur le comportement et l'apprentissage. Il est probable que l'apparition évolutive de ces centres cérébraux soit relativement récente – elle pourrait s'être produite au cours des dix derniers millions d'années. Comme l'indique le tableau ci-dessus, la pieuvre possède environ cinq cent vingt millions de neurones, dont cent cinquante millions se trouvent dans un cerveau doté de multiples interconnexions et comportant notamment, au niveau de l'aire dorsale, des lobes optiques et des centres de corrélation. Les trois cent soixante-dix millions de neurones restants sont organisés dans des ganglions situés à la base des bras de l'animal.

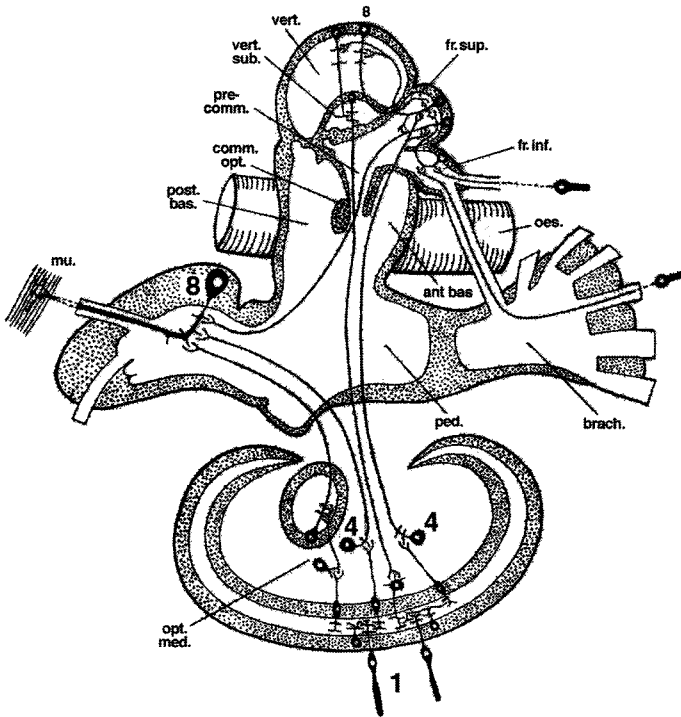


Figure 5. Lobes principaux du cerveau de la pieuvre. Les lobes vertical (vert.) et frontal (fr.), situés dans la partie dorsale au-dessus de l'œsophage (œs.) pourraient jouer un rôle analogue à celui du système limbique des mammifères. Les lobes postérieur basal (post. bas.) et antérieur basal (ant. bas.) génèrent les comportements d'attaque ou de fuite. En dessous de l'œsophage, dans la partie ventrale, se trouve le lobe optique avec les cellules rétinales qui lui donnent les informations (1). C'est la zone cible du cerveau ; les influx neuronaux efférents rejoignent d'une part les cellules motrices qui commandent l'action musculaire, d'autre part les lobes vertical et frontal qui évaluent s'il y a récompense ou punition.

Les centres de corrélation, que l'on appelle encore le complexe vertical, permettent l'interaction entre les impulsions provenant des différentes sources d'influx. Ils se projettent vers les centres moteurs et les lobes optiques (*figure 5*). Ces lobes verticaux sont électriquement silencieux, c'est-à-dire que leur stimulation électrique ne produit aucun mouvement. Les principaux schémas d'action de la pieuvre sont générés par les lobes de la base, situés dans la partie inférieure de la masse supracœsophagienne. Ces régions commandent les comportements d'attaque et de fuite. Lorsque les lobes basaux reçoivent une stimulation électrique, l'animal se lève, tourne la tête et se dirige vers le côté stimulé. En cas d'atteinte lésionnelle ou lorsque ces régions ont été enlevées, l'animal peut se mettre à se déplacer ou à nager en cercle, parfois pendant des heures.

Chez la pieuvre, les lobes optiques liés à la vision et à la mémoire visuelle comportent plus de neurones que le lobe vertical et le lobe frontal supérieur, qui sont apparemment impliqués dans l'évaluation de la pertinence des signaux de récompense. Pour J. Z. Young, c'est là une fonction extrêmement importante pour un organisme autorégulateur de son état physico-chimique et, qui plus est, explorateur et autodidacte. Young pense que, sur le plan fonctionnel, les deux lobes pourraient être les homologues du système limbique* des mammifères. La pieuvre a besoin de savoir mesurer à bon escient la pulsion exploratoire qui la conduit à inspecter son environnement. Elle se fie au système récompense/punition. Son comportement laisse supposer, dit encore Young, qu'elle se sent encouragée par le succès, mais certes pas au point de commettre des imprudences. D'un autre côté, si la douleur la pousse à agir avec circonspection, elle ne l'abat pas au point de la rendre inactive. Pour un « homéostat » qui est en même temps explorateur, l'établissement de cet équilibre optimal est une nécessité. Apparemment, les deux lobes sous-tendent l'apprentissage de ce principe fondamental. En outre, ils permettent de combler le laps de temps entre la perception d'un signal par le récepteur à distance (l'œil), le processus de poursuite et de capture de la proie, et la consommation de cette proie, qui donne lieu à un sentiment de récompense.

Au sujet du caractère explorateur de la pieuvre, Young précise que le céphalopode doit nécessairement attaquer des objets qu'il ne connaît pas bien, sinon il n'apprend rien. Cela suppose une motivation ou une intention obéissant à un besoin. On connaît peu de chose sur le mécanisme de la faim chez la pieuvre. Toutefois, après avoir

ingurgité un repas copieux, elle est beaucoup moins encline à passer à l'attaque. Elle doit aussi apprendre à attaquer ce qui a déjà été une source de nourriture et à éviter ce qui n'en est pas une, ou alors à le blesser. Ici encore, elle doit garder en mémoire l'information transmise par le récepteur à distance jusqu'à ce qu'elle voie le résultat de cette action. Elle peut ensuite modifier la probabilité de la réponse en fonction de ce résultat. En d'autres termes, elle peut apprendre à tirer les enseignements de ses actions. Il a été prouvé que la pieuvre est capable de maintenir un équilibre entre ses tendances à faire ou au contraire à ne pas faire un geste particulier.

Les études menées par Maldonado, de l'University College de Londres, ont montré que, lorsqu'on place une pieuvre fraîchement sortie de la mer dans un aquarium et qu'on lui présente un crabe pour la première fois, celle-ci ne sort pour attaquer qu'après un certain temps. Ce délai se trouve considérablement réduit après plusieurs expériences, tout comme le temps qui s'écoule entre le moment où la pieuvre sort de son abri et celui où elle parvient à attraper sa proie. Une autre expérience intéressante a consisté à éteindre la lumière de l'aquarium à différentes étapes de l'attaque. On s'est aperçu alors que celle-ci pouvait se terminer dans l'obscurité la plus totale, indiquant par là l'existence d'une forme de programme ou de plan. Des messages nociceptifs, comme l'association d'une décharge électrique au contact physique avec un crabe ou avec un rectangle qui signale la présence d'un crabe, entraînent la suspension des attaques pendant un certain temps, parfois même pendant plusieurs jours. Après avoir reçu une décharge, la pieuvre se retire et retourne dans son abri. Sa retraite peut suivre un « schéma » plus élaboré et s'accompagner d'un changement de couleur. L'animal peut aussi se couvrir la tête de ses bras, surtout s'il a reçu une nouvelle décharge. Il est possible que de larges faisceaux fibreux atteignent ou dépassent les lobes sous-verticaux, transmettant ainsi le signal nociceptif.

Young et son collaborateur K. F. Sanders ont publié leurs travaux sur la seiche, céphalopode à dix bras parent de la pieuvre. Dans un article intitulé « Learning and Other Functions of the Higher Nervous Centres of Sepia »¹, il est dit qu'après l'ablation chirurgicale du lobe vertical aucun changement apparent n'a été constaté chez la seiche. Celle-ci pouvait toujours se déplacer normalement, savait encore s'orienter et n'avait pas perdu la vue. Pour ce qui est du

1. *Journal of Neurophysiology*, 3 : 501-525, 1940.

comportement alimentaire, la seiche a montré une réaction normale à la vue d'une crevette. Elle s'en est approchée, l'a attrapée et l'a mangée, comme toute autre seiche l'aurait fait.

L'une des caractéristiques de la seiche est qu'elle chasse sa proie. Une expérience a donc été réalisée avec une crevette attachée à un fil de coton. On pouvait tirer sur le fil pour faire passer la crevette autour d'un seau renversé dans un aquarium, puis de l'autre côté d'une plaque en émail placée derrière le seau, afin de l'amener à sa destination finale, le point C (*figure 6*).

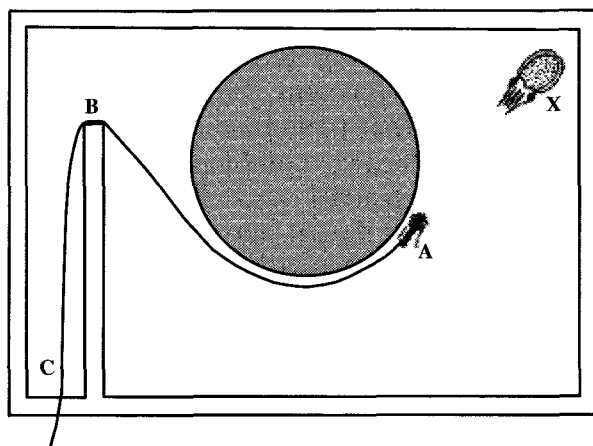


Figure 6. Technique de chasse de la seiche. L'expérience de l'aquarium, réalisée par Sanders et Young, montre la capacité de la seiche (X) à poursuivre sa proie (A) – une crevette au bout d'un fil de coton –, même si celle-ci disparaît de sa vue et passe de l'autre côté d'un point B pour rejoindre un point C. La seiche se lance à la poursuite de la crevette, parfois après avoir laissé s'écouler un intervalle de deux minutes.

Sanders et Young soulignent que, pour cette expérience, la seiche doit à deux reprises (c'est-à-dire en passant deux angles) suivre sa proie après l'avoir perdue de vue. Cela permet de tester la capacité de l'animal à répondre à une situation où aucun objet directement stimulateur ne se trouve dans son champ visuel. En d'autres termes, il s'agit de vérifier si l'animal est capable de garder en mémoire le lien entre un endroit particulier et sa nourriture quand celle-ci ne s'y trouve plus, et s'il peut se servir de cette association pour chasser sa proie. Les conditions de l'expérience reflétaient, dans une certaine mesure, les conditions naturelles. Il

arrive souvent qu'une seiche poursuive une crevette qui a disparu de son champ de vision. En l'occurrence, dans cette expérience, la seiche a contourné les angles pour finalement attraper sa proie au point C. Parfois sa réaction a été rapide et tout s'est terminé en une minute ou deux. D'autres fois, elle a attendu jusqu'à deux minutes avant de tourner pour poursuivre la crevette. Les auteurs de l'étude se demandent si le fait qu'un céphalopode soit capable de poursuivre un objet sur un parcours tortueux peut indiquer une forme d'« intelligence ». Toutefois, ils ne disent pas de manière explicite si cela s'est effectivement produit au cours de l'expérience avec la seiche.

Après l'ablation du complexe vertical, la seiche s'est montrée incapable de chasser. Elle pouvait encore attraper une crevette, mais seulement à condition que celle-ci restât dans son champ de vision. Sanders et Young évoquent la possibilité d'un circuit autoréexcitant entre les lobes optiques et le complexe vertical, qui sous-tendrait ce comportement. Toutefois, la question de l'angle dans lequel la crevette a disparu et des deux minutes au moins qui se sont écoulées ensuite suscite une remarque : il faut que, d'une façon ou d'une autre, l'animal ait pu mémoriser une image, pour orienter son comportement d'une manière qui s'accorde aussi parfaitement avec le test de Turing proposé par Koch et Crick. Cela laisse supposer à la fois une attention et une intention accompagnées d'une vague conscience. On notera cependant que l'étude ne comportait pas d'élément distrayant permettant de voir si cette attention présumée était susceptible d'être perturbée. Or cette capacité est manifestement desservie par environ cent cinquante millions de neurones au total, et elle disparaît entièrement avec l'ablation du lobe. Donc, la question se pose réellement. Theodore H. Bullock, éminent spécialiste de physiologie comparative à San Diego, a montré, avec son collaborateur Erol Basar, que l'électroencéphalogramme de la pieuvre indique une activation fonctionnelle synchrone d'une large population de neurones, qui génèrent des potentiels et des champs à basse fréquence comparables à ceux que l'on voit chez les vertébrés. Nous noterons également que dans sa description du comportement de la seiche, Young a précisé qu'au moment de l'attaque elle était affamée ou « mue par la pulsion de faim ». Après avoir mangé, elle était, dit-il, « rassasiée ». Dans son ouvrage intitulé *A Model of the Brain*, Young suppose l'existence de récepteurs signalant les « besoins » de l'animal, comme le besoin de manger par exemple, et plus loin il ajoute : « Après un bon repas, les pieuvres se montrent moins enclines à passer à l'attaque. [...] On ne sait pas si cette

période de satiété est liée à l'abondance de leur récolte, ni par quelles voies les impulsions nerveuses correspondantes arrivent au cerveau ¹. »

Il pourrait y avoir une analogie entre la façon dont la pieuvre se remplit de ce qu'elle a recueilli et la distension de l'estomac avec l'apparition de la satiété chez les vertébrés supérieurs. Une question émerge cependant : la sensation de faim est-elle favorisée de la même façon par tout composant des liquides circulants exerçant une action sur les détecteurs sensoriels (les intérocepteurs) agissant sur le cerveau ? Bullock et ses collaborateurs ont obtenu des résultats permettant de penser qu'un récepteur interne réagit à la teneur en glutamate dans le sang. Rhanor Gillette, de l'université de l'Illinois, est l'un des plus grands spécialistes du système nerveux des invertébrés. Il affirme que, si les chercheurs se sont intéressés aux céphalopodes, c'est d'une part en raison de l'intelligence de ces derniers, et d'autre part parce qu'ils ont été attirés par la très grande complexité neuronale que l'on trouve dans cette branche de l'arbre évolutif, pourtant indépendante de celle qui mène aux vertébrés.

Un autre exemple très intéressant du comportement de la pieuvre dans des conditions expérimentales nous a été rapporté par Graziano Fiorito et Pietro Scotto, de la station zoologique de Naples ². Une par une, les pieuvres apprenaient à faire la distinction entre deux balles de même grosseur, mais de couleur différente (rouge ou blanche). Lorsqu'elles attaquaient la « bonne » balle, elles recevaient un petit morceau de poisson en guise de récompense. En revanche, si elles s'attaquaient à la mauvaise, elles étaient punies par l'envoi d'une décharge électrique. Le premier groupe de pieuvres – les « démonstratrices » – apprenaient quelle balle attaquer, et leur apprentissage était considéré comme terminé lorsque aucune erreur n'était commise au cours de cinq essais consécutifs. Chaque essai durait environ quarante secondes, et les intervalles entre les essais étaient de cinq minutes. Puis on plaçait les pieuvres « observatrices », qui n'avaient suivi aucun apprentissage, dans un aquarium contigu dont les parois de verre offraient une visibilité parfaite. On les laissait ensuite assister à quatre essais au cours desquels les démonstratrices attaquaient la bonne balle sans pour autant recevoir de récompense. Les enregistrements vidéo ont montré que les pieuvres obser-

1. Londres, Oxford University Press, 1964.

2. « Observational Learning in *Octopus vulgaris* », *Science*, 256 : 545-547, 1992.

vatrices ont fait preuve d'une attention croissante et n'ont cessé de suivre des yeux les démonstratrices durant les essais. Elles ont passé plus de temps hors de leurs abris et manifesté une attitude typique de l'*octopus vulgaris* en présence de congénères. Tout de suite après, on a fait faire cinq essais aux observatrices. À l'instar des démonstratrices, elles ont fait le bon choix à chaque fois, même si aucune récompense ne leur était attribuée. La conclusion de cette expérience est que la pieuvre est capable d'apprendre à exécuter une tâche par l'observation du comportement d'une congénère, et cela, sur une courte période. « Avec la pieuvre, c'est du sitôt vu, sitôt fait ! » a-t-on entendu parmi les commentaires. En outre, les acquis obtenus sont restés stables, car ils ont persisté au cours d'essais réalisés sur cinq jours consécutifs. On peut donc en déduire que, pour cette espèce, l'observation constitue un excellent mécanisme d'apprentissage.

Pour Fiorito et Scotto, le fait qu'un invertébré parvienne à copier un modèle comportemental avec autant de succès semble avoir un rapport avec les capacités cognitives que l'on trouve dans le système d'apprentissage des vertébrés. Devant des résultats aussi intéressants, la question qui vient à l'esprit est la suivante : la même forme d'apprentissage se produirait-elle si l'animal démonstrateur n'appartenait pas à la même espèce ? L'évaluation exclusivement visuelle implique-t-elle la notion que la tâche est accomplie par l'une de leurs congénères ? On présume que les pieuvres ont intégré ce genre de configurations pour pouvoir s'accoupler. Les études menées par Nikolaas Tinbergen laissent penser que c'est la couleur et le type de mouvement qui permettent à la pieuvre de reconnaître le sexe opposé.

Des objections ont été soulevées dans le courrier des lecteurs de la revue *Science*, à propos de la façon d'interpréter cette expérience. M. D. Suboski, D. Muir et D. Hall ont fait remarquer que les pieuvres avaient appris à quel stimulus elles devaient répondre, mais pas la manière d'y répondre. Il s'agit là en effet d'un acte typique qui peut être acquis par l'apprentissage social. Gerald B. Biederman et Valerie A. Davey ont pensé qu'une expérience de contrôle était nécessaire pour distinguer le rôle des stimuli de celui du « démonstrateur ». Fiorito répond que les points soulevés, comme le fait qu'il se serait agi d'un processus d'imitation accéléré, sont d'ordre sémantique, dans la mesure où l'imitation est considérée comme une forme d'apprentissage par l'observation.

James et Carol Gould, de l'université de Princeton, ont étudié ce qui, dans le comportement des invertébrés, pourrait être représentatif de quelque chose de plus qu'un ensemble de circuits purement

mécaniques, et ce qui relèverait uniquement du réflexe inné¹. Les deux spécialistes du comportement animal racontent comment, chez une espèce de la famille des guêpes fouisseuses, la femelle entretient simultanément plusieurs galeries abritant les œufs qu'elle a pondus. Le matin, la guêpe passe en revue chacune des galeries qu'elle a dissimulées, pour faire le « pointage » de sa progéniture. À la suite de cette inspection, elle sait pertinemment faire la différence entre les galeries qui contiennent des œufs et qui, par conséquent, n'auront pas besoin de nourriture, celles qui sont occupées par de jeunes larves, qui auront besoin de deux ou trois chenilles pour se nourrir, celles où sont logées des chenilles plus vieilles pour lesquelles il en faudra beaucoup plus, et enfin celles qui abritent les toutes nouvelles chrysalides et qu'il sera nécessaire d'obturer pour permettre à celles-ci de finir de se développer. Cette visite aux cinq ou parfois même aux dix nurseries souterraines va permettre à la guêpe de savoir combien de proies elle doit capturer et où il faudra les déposer. À première vue, ce comportement semble très réfléchi et paraît exiger beaucoup d'efforts. Si les pensionnaires des différentes galeries sont interverties durant la nuit qui suit (avant l'inspection du matin), la guêpe n'éprouve aucune difficulté, le matin suivant, à approvisionner chacune des nurseries de manière adéquate. En revanche, si les permutations ont lieu après l'inspection du matin, la fouisseuse agit de façon machinale, sans se soucier que la galerie renferme un œuf au lieu d'une larve. Elle passera la journée à la remplir de chenilles comme si de vieilles larves s'y trouvaient encore – et cela, bien qu'elle passe plusieurs fois par jour assez près des œufs pour les toucher. Une jeune larve pourra voir obturer la galerie qui l'abrite parce qu'auparavant celle-ci renfermait une chrysalide. La guêpe ne fait preuve d'aucune perspicacité, elle oublie. Elle est programmée par le stimulus initial.

Les Gould ont, par ailleurs, mené des études sur les abeilles. Ils ont découvert que, s'ils utilisaient une source de nourriture factice, et déplaçaient celle-ci systématiquement lors de chaque test pour l'éloigner un peu plus de la ruche, certaines des fourrageuses qu'ils avaient entraînées « comprenaient » leur manège, et anticipaient les déplacements suivants pour attendre la nourriture à l'endroit pressenti. On pourrait prendre cela pour un exploit intellectuel. Il n'est pas facile d'imaginer ce qui, dans le comportement des fleurs

1. « Invertebrate Intelligence », R. J. Hoage, L. Goldman (dir.), *Animal Intelligence. Insights into the Animal Mind*, Washington DC, Smithsonian Institution Press, 1986, p. 21-36.

naturelles, aurait pu faire que l'évolution des espèces entraîne une programmation des abeilles de telle sorte qu'elles anticipent les variations régulières de l'emplacement de leur source de nourriture.

Les Gould rapportent une autre expérience très intéressante, au cours de laquelle ils ont entraîné des abeilles fourrageuses à se rendre au bord d'un lac. En ayant recours à un stratagème, ils les ont incitées à exécuter leur danse caractéristique, pour recruter des abeilles de la ruche et leur indiquer qu'il se trouvait une source de nourriture sur un canot au milieu du lac. Les jeunes recrues ont refusé de suivre, même après que les auteurs de l'expérience ont augmenté la quantité de nourriture à bord du canot. Les Gould se sont alors demandé si les abeilles n'avaient pas peur de l'eau. Ils ont donc éloigné le canot contenant la source de nourriture et l'ont amené jusqu'à la rive opposée. À ce moment-là, les abeilles recrutées ont répondu à la danse et sont arrivées en grand nombre. À première vue, on pouvait considérer que d'une part les abeilles « savaient » quelle était la largeur du lac, et que d'autre part elles pouvaient faire la distinction entre la nourriture qui se trouvait au milieu du lac et celle qui était près de la rive opposée. Les auteurs de l'expérience ont été incapables d'expliquer ce comportement par le mécanisme d'apprentissage, qu'il soit associatif ou par essai et erreur. L'explication la plus simple semble résider dans l'hypothèse de l'existence, chez les abeilles recrutées, de cartes mentales représentant leur espace environnant. D'une manière ou d'une autre, elles situent sur celles-ci les emplacements indiqués par les danses.

Dans leur analyse générale des différentes études qu'ils ont menées, les Gould ont fait une observation très pertinente. L'apparente capacité des abeilles à établir des cartes mentales et à les utiliser constitue-t-elle une preuve convaincante d'une intelligence active ? Si oui, alors pourquoi les abeilles se montrent-elles d'une bêtise absolue dans d'autres situations ? Les auteurs disent que, s'ils devaient concevoir un animal, ils procéderaient à un « câblage » de son comportement d'une manière aussi complète que possible. En effet, si l'on connaît une meilleure façon de procéder, il est inutile et vain de soumettre un animal à un apprentissage par essai et erreur : cela prend beaucoup de temps, et les erreurs sont susceptibles d'être fatales. Toutefois, si la programmation explicitement câblée se révèle insuffisante pour réagir à la situation, il semble alors préférable d'orienter l'organisme de façon qu'il se rabatte sur la « pensée », particulièrement lorsque la solution au problème peut être « raccordée » au système pour une utilisation ultérieure. Gould ajoute que le comportement humain suit pour une grande part un

schéma neurologique d'une simplicité comparable. Nous faisons beaucoup d'efforts pour maîtriser un problème, mais pour finir, sa résolution devient automatique, machinale. Apprendre à taper à la machine, à rouler à bicyclette, à conduire une voiture, à nouer ses lacets ou à tricoter sont des choses qui paraissent extrêmement difficiles au début, mais qui, une fois acquises, deviennent tout à fait banales et ordinaires. C'est le cas de l'apprentissage de la marche par exemple. Les Gould voient les ramifications de l'arbre phylogénétique comme un continuum de complexité plutôt que comme une suite d'événements spectaculaires.

Les poissons

La structure du télencéphale des poissons osseux est relativement simple parce qu'il ne comporte pas de néocortex et que la différenciation cellulaire est très limitée. J. Bruce Overmier, de l'université du Minnesota, et Karen L. Hollis de Mount Holyoke College aux États-Unis, ont découvert que les téléostéens, ou poissons osseux, ne pouvaient avoir représenté une étape distincte dans le développement des autres vertébrés ¹. Ils sont toutefois évolués par rapport à leurs précurseurs de l'ère dévonienne (il y a 400 à 350 millions d'années), qui ont eux aussi engendré la lignée conduisant aux animaux terrestres. La structure du cerveau des poissons osseux est un sujet de controverse pour les spécialistes en anatomie comparative. Les téléostéens n'ont pas de néocortex. Certains spécialistes pensent que les aires différenciées de leur télencéphale sont les homologues des structures limbiques présentes dans les cerveaux plus complexes des vertébrés supérieurs.

Des études expérimentales ont montré que les poissons possèdent de nombreuses aptitudes comparables à celles des mammifères. L'accoutumance implique une diminution de l'intensité de la réponse à un stimulus, consécutive à des sollicitations répétitives ou prolongées. Elle indiquerait, pense-t-on, que les caractéristiques du stimulus ont été traitées, jugées non informatives et gardées en mémoire. Elle est donc synonyme d'une baisse d'attention. Il a été prouvé que les poissons présentaient un comportement d'accoutumance et que l'ablation du télencéphale diminuait cette tendance. L'accoutumance diffère de l'apprentissage pavlovien, qui consiste à

1. « Fish in the Think Tank : Learning, Memory and Integrated Behavior », in R. P. Kesner, D. S. Olton (dir.), *Neurobiology of Comparative Cognition*, Hillsdale, N.J., Lawrence Erlbaum Assoc. Pubs., 1990.

associer un stimulus neutre, conditionnel (SC), à un puissant stimulus inconditionnel (SI) – de la nourriture, par exemple – et à faire en sorte que le stimulus conditionnel, qui précède l'autre, acquière la capacité de déclencher une réponse comportementale. C'est la forme la plus simple de l'apprentissage par association. Chez les poissons, l'ablation du télencéphale n'a pas de conséquence sur cet apprentissage associatif.

En outre, un événement agréable, comme la présentation de nourriture ou d'un partenaire sexuel, ou encore la *fin* d'un événement à caractère punitif – une décharge électrique, par exemple – peuvent être consécutifs à un comportement particulier – c'est ce qu'on appelle le *conditionnement opérant, ou instrumental*. Dans ce cas, le comportement en question se trouve renforcé. Si la récompense continue à suivre la réponse de près, l'ablation du télencéphale n'a aucune répercussion.

Dans l'apprentissage par évitement, les événements sont organisés de façon à ce que se produise automatiquement, quelques secondes après l'apparition d'un bref stimulus conditionnel, un stimulus inconditionnel, comme une décharge électrique par exemple. Cette association de type pavlovienne se maintiendra jusqu'à ce que l'animal y apporte une réponse instrumentale spécifique. *Ainsi l'animal apprend à prévenir une décharge électrique de manière instrumentale*, et après quelques essais, la réponse instrumentale survient dès l'apparition du stimulus conditionnel, et avant celle du stimulus inconditionnel (la décharge électrique). L'action se trouve alors renforcée. Comme l'ont fait remarquer Overmier et Hollis, il y a là un mystère assez troublant. On peut se demander comment l'*omission* d'un événement peut induire un renforcement du comportement d'évitement. Après tout, si l'animal réagit de la manière appropriée, il ne lui arrive rien. Le fait qu'un événement n'ait pas lieu ne peut être significatif que *si l'animal s'attendait à ce qu'il se produise*. La question des « expectations » – un construit cognitif – se pose donc aux analystes du comportement.

Si l'ablation totale du télencéphale n'a pas eu d'effet sur le conditionnement pavlovien*, elle a porté sérieusement atteinte, en revanche, à l'apprentissage par évitement instrumental. Pour Overmier et Hollis, l'évitement instrumental dépendrait de mécanismes cérébraux différents des simples réflexes pavloviens ou d'un pur apprentissage instrumental. *L'excision du télencéphale affecte les attitudes « expectantes » qui déclenchent une action particulière*. Par ailleurs, elle provoque également des modifications des caractéristiques comportementales chez d'autres espèces, notamment un

net affaiblissement de la conduite agressive chez l'épinoche, le poisson-bijou, le queue-d'épée et le combattant.

Débat autour du thème de la conscience chez les poissons

L'argument selon lequel il existerait une vague conscience chez les poissons est contesté par le professeur James D. Rose de l'université du Wyoming aux États-Unis. Selon lui, les poissons sont incapables de ressentir la douleur. Il est admis que, pour ressentir la douleur, il est nécessaire d'être conscient. Le professeur Rose fait remarquer que, chez l'homme, la conscience de la douleur dépend de régions spécifiques du cortex cérébral. Les poissons en étant dépourvus, on peut supposer qu'il leur manque les configurations neuronales nécessaires au ressenti de la douleur. En conséquence, l'expérience consciente de la peur, analogue à celle de la douleur, représente une impossibilité neurologique pour ces animaux. Les arguments de James Rose visent à réfuter l'affirmation selon laquelle les poissons seraient sensibles à la douleur, ce qui reviendrait à qualifier d'inhumains les traitements qui leur sont infligés au cours des activités de pêche, sportive et commerciale. Rose affirme que cette idée influence la réglementation relative à l'utilisation des poissons pour la recherche expérimentale. Pour lui, il s'agit d'un cas typique d'erreur anthropomorphique.

James Rose dit encore que l'hypothèse avancée par Donald Griffin, selon laquelle la conscience pourrait exister chez certains vertébrés et invertébrés non mammifères, ne tient pas compte du fait que celle-ci dépend du fonctionnement néocortical. Cette hypothèse n'est donc pas plausible. Les hémisphères cérébraux du poisson ont une structure plus rudimentaire, fondamentalement différente de la structure du cortex cérébral « mammalien ». Les reptiles aussi ont un cortex à trois couches cellulaires, différent de l'isocortex des mammifères, à six couches. Puisque toutes les formes de la conscience humaine requièrent un fonctionnement néocortical, dit-il, deux conclusions s'imposent. Premièrement, les non-mammifères ne possèdent pas de conscience, parce qu'il leur manque les configurations neuronales adéquates. Deuxièmement, il est possible que ces organismes inférieurs soient capables de générer une forme de conscience par le biais d'un processus neurologique différent. Cette seconde option peut être vue comme une question ouverte.

Le point central de la position de James Rose est que la réaction des poissons à des stimuli et à des blessures qui seraient ressenties comme douloureuses par des êtres humains relève du processus de

nociception. Patrick Wall, le grand physiologiste britannique dont la théorie sur la douleur fait toujours autorité, a défini la nociception comme une activité induite par un nocicepteur et des voies nociceptives, en réponse à un stimulus nocif. Il ne faut pas la confondre avec la douleur qui est un état psychologique particulier. Les invertébrés, qui n'ont pas de cerveau, présentent une réactivité à des stimuli nocifs en soi, indiquant par là que cette réactivité peut se produire même si l'animal n'a pas conscience des stimuli en question. De la même façon, les animaux chez qui l'on trouve seulement un tronc cérébral et la moelle épinière sont capables de montrer de véritables réactions typiques de la douleur lorsqu'ils sont atteints par des stimuli blessants. Il en est de même pour les personnes qui ont subi des lésions corticales étendues et qui sont dans le coma, ou pour les enfants anencéphales*. Rose explique que les nocicepteurs périphériques envoient l'influx nociceptif vers le réseau de la formation réticulée, via le faisceau spinothalamique, ce qui génère des réponses comportementales innées, comme le réflexe de retrait, les grimaces, chez les mammifères supérieurs, et la vocalisation.

Chez le requin, les fibres nociceptives ne sont pas tellement représentées dans l'influx qui transmet le message à la moelle épinière. Cela n'est pas le cas des poissons osseux qui possèdent une voie nociceptive ascendante analogue à celle des mammifères.

Rose note que, chez les poissons, la morphine peut diminuer la réaction aux décharges électriques. Ses effets sont neutralisés par la naloxone (un antagoniste de la morphine), ce qui laisse supposer que la décharge engendre une réponse nociceptive. Cependant, pour le physiologiste, cela ne prouve pas l'expérience consciente de la douleur. En effet, l'action de ces composés morphiniques se situe à des niveaux inférieurs, sous-corticaux, du processus nociceptif. Si le cerveau des poissons avait la capacité d'induire la conscience de la douleur, celle-ci aurait des propriétés si différentes de l'expérience humaine de la douleur et de la souffrance qu'aucune comparaison ne serait possible. Tout ce qui, chez le poisson, peut faire penser à un ressenti de la douleur a probablement une base neurale mécaniquement plausible, ajoute encore James Rose, dont l'idée générale est que les poissons ne possèdent pas l'organisation neuronale qui donnerait lieu à quoi que ce soit de comparable à ce que l'on rencontre chez les mammifères.

Cet article que Rose écrit en l'an 2000 a été précédé de quelques autres dont l'un a paru en 1992 dans la revue *New Scientist*. Son auteur, Patrick Bateson, doyen de King's College et professeur d'éthologie* à l'université de Cambridge, avait fait partie, en

1987, d'une commission de l'Institute of Medical Ethics, qui avait considéré que les animaux pouvaient ressentir la douleur, si les récepteurs des stimuli nocifs se trouvaient à des endroits du corps utiles au plan fonctionnel. Bateson note qu'il y a lieu de s'inquiéter de la facilité avec laquelle les êtres humains projettent leurs émotions et leurs intentions chez certains animaux plutôt que chez d'autres.

Quoi qu'il en soit, peu de gens sont enclins à forger des liens de camaraderie avec les poissons. Pour Bateson, les signes observables, associés au sens subjectif de la douleur chez l'homme, sont des critères utiles à l'évaluation de la douleur chez les autres animaux. D'un autre côté, si l'on considère les animaux en général, on s'aperçoit que des espèces différentes réagissent de manière différente à des situations potentiellement dangereuses. Bateson constate que les stimuli qui font fuir un être humain ou déclenchent chez lui des hurlements laisseraient sans doute impassibles des animaux comme les rats, les bovins ou les chevaux.

Ann Butler est l'auteur, avec William Hodos, d'un ouvrage très complet sur la neuroanatomie comparative. Elle m'a aimablement fait part de quelques-unes de ses idées sur les possibles capacités du télencéphale des poissons. D'une manière générale, elle estime que la réponse comportementale à un stimulus nocif chez le poisson n'implique pas nécessairement que celui-ci ait une expérience consciente de ce stimulus ni que la réponse émotionnelle présente un caractère pénible. Elle convient que la conscience est un prérequis à l'expérience de la douleur et à la pénibilité de son aspect émotionnel. Elle tient compte également de l'hypothèse de James Rose selon laquelle le néocortex, avec ses trois régions associatives (les cortex préfrontal, cingulaire antérieur et pariétal postérieur), est essentiel à l'expérience consciente d'un état douloureux pénible, chez l'homme et peut-être aussi chez l'animal. Néanmoins, elle pense qu'il existe des raisons neuroanatomiques objectives qui permettent d'envisager d'autres possibilités.

Ann Butler prend pour unique exemple le cortex strié* de l'homme (ou des mammifères) et la reconnaissance des formes. « Le cortex strié ¹ des mammifères est essentiel à la reconnaissance des formes et à la perception des couleurs. On connaît maintenant assez bien l'organisation colonnaire de cette région du néocortex et la localisation laminaire du traitement des informations qui y est effectué. En revanche, le néocortex est totalement absent chez les

1. L'aire V1 (*NdT*).

oiseaux. Il est désormais établi que le wulst (un renflement situé sur la surface dorsale des hémisphères cérébraux qui reçoivent les projections visuelles et sensorielles) est l'homologue du cortex strié des mammifères. Toutefois, chez les oiseaux, la perception des formes et des couleurs, qui est excellente, est en grande partie effectuée par l'ecostriatum, la partie visuelle de la crête dorsale ventriculaire visiblement non laminée. Ainsi, alors que chez les mammifères la structure laminaire du néocortex de l'aire 17 est essentielle à la reconnaissance des formes, le cerveau aviaire présente une cytoarchitecture sensiblement différente, qui lui permet une excellente vision des formes. Ici encore, on voit qu'il existe plus d'une sorte de substrat neuronal pour une fonction donnée. En poussant l'analyse encore plus loin, on verrait que chez les poissons la reconnaissance des formes s'effectue dans le tectum ou toit optique, qui a une disposition en couches et un développement beaucoup plus élaborés que le colliculus supérieur, son homologue chez les mammifères. »

Dans ces conditions, dit encore Ann Butler, il est impossible de convenir que, puisque les animaux non mammifères n'ont pas de néocortex, ils ne peuvent pas avoir un vécu conscient de toute une gamme de stimuli allant de la sensation pénible à la douleur. James Rose a noté : « Les fonctions neuronales dépendent de structures neuronales spécifiques » et, plus loin, « les processus neuronaux servant d'intermédiaires à la conscience semblent extrêmement complexes et requièrent la présence de régions néocorticales étendues et structurellement différenciées, avec un très grand nombre de neurones parfaitement interconnectés ». Ann Butler répond à cela que, comme les rats et les oiseaux peuvent reconnaître les formes (les oiseaux bien mieux que les rats et de loin), il s'agit là de critères « primatocentriques » qui pourraient ne pas être valables pour tous les animaux. Des régions palliales extrêmement complexes et parfaitement interconnectées existent chez de nombreuses espèces animales et pourraient donc servir de substrat neuronal adéquat pour des perceptions conscientes.

Ann Butler ajoute que, dans le grand groupe des poissons à nageoires rayonnées, le développement du télencéphale varie énormément d'une classe à l'autre. Chez les cladistiens ¹, par exemple (le poisson-roseau notamment), on constate une très faible migration cellulaire de la surface ventriculaire vers le pallium*. Il est donc difficile de croire que la conscience puisse être générée à partir de ce

1. Le groupe des cladistiens rassemble des poissons osseux à nageoires pectorales charnues et munies de poumons.

dernier. D'un autre côté, un certain nombre de téléostéens (les poissons osseux) présentent une structure palliale volumineuse et élaborée (il s'agit de la partie dorsale du télencéphale, qui possède une architecture cellulaire uniquement corticale, et comporte soit une disposition en couches, soit des groupes cellulaires constitués en noyaux).

Ann Butler reconnaît qu'il est impossible de présumer que les non-mammifères ont « une réactivité émotionnelle et une expérience de la douleur ¹ » conscientes et analogues à celles des êtres humains. Toutefois, si des substrats neuronaux autres que le néo-cortex peuvent générer la reconnaissance des formes et des représentations cognitives, ils sont également susceptibles d'engendrer la détresse émotionnelle. Chez les oiseaux, par exemple, qui ont un télencéphale particulièrement volumineux et un rapport dimension du cerveau/dimension générale du corps particulièrement élevé, cette possibilité doit être sérieusement prise en considération, et chez certaines espèces de poissons, notamment ceux qui ont des rapports tête/corps élevés, on ne peut pas totalement l'exclure.

À propos du conditionnement pavlovien chez les poissons, Stephen Walker remarque qu'il faut tenir compte de la possibilité que le reflet d'une expérience passée dans le comportement animal relève de processus inconscients ou même de mécanismes plus simples, que l'on devrait distinguer d'autres formes intéressantes d'internalisation des connaissances. Pour illustrer ce point, Walker prend l'exemple d'un animal qui se renferme dans sa coquille en réponse à la perception d'une vibration. Puis il suppose que l'on soumette cet animal à une suite de fortes vibrations à intervalles réguliers, et que chaque vibration soit précédée d'un éclair lumineux. Normalement l'animal ne réagit pas aux éclairs lumineux, mais ici on s'aperçoit qu'il se retire dans sa coquille. Cela ressemble fort à un réflexe conditionné « pavlovien » et l'on pourrait poser comme principe que l'animal est capable d'« apprentissage associatif », comme les chiens de Pavlov. Cependant, Walker suggère que, si le neurone détecteur de lumière gagnait la seule synapse* du circuit vibration-retrait, on pourrait émettre l'hypothèse que la conjonction de l'activité à son extrémité axonale et de la transmission synaptique liée à la vibration souderait, en quelque sorte, le neurone en question au circuit. De ce fait, le neurone détecteur de lumière pourrait activer le neurone moteur responsable du retrait. Il serait alors inutile d'envisager l'existence chez l'animal d'une mémoire indépendante associant lumière et vibration ou de supposer qu'il s'attend à des vibrations lorsqu'il reçoit des éclairs lumineux.

1. « Comparative Vertebrate Neuroanatomy », art. cit.

Reptiles

Gordon Burghardt, de l'université du Tennessee, a écrit des choses très divertissantes et sans détour sur la question des phénomènes mentaux chez les reptiles. Il ajoute foi aux idées de Donald Griffin qui a mené une étude sur l'« esprit » animal (l'éthologie cognitive), pour briser les chaînes du béhaviorisme machinal. Burghardt affirme notamment que ce qui l'attire dans la position de Griffin, c'est que celui-ci ne tient pas compte du dogme qui veut que les gros cerveaux soient essentiels aux processus cognitifs – comme la pensée et la conscience notamment. Griffin a étudié ces processus chez les abeilles et chez d'autres insectes. Il soutient que la « pensée » peut compenser le manque de tissu cérébral nécessaire pour que tous les imprévus soient génétiquement « câblés ». Burghardt regrette cependant que Griffin et les autres chercheurs aient laissé de côté les reptiles, qui sont pourtant les descendants d'une espèce ancestrale dont sont issus à la fois les mammifères et les oiseaux. Les reptiles, ajoute-t-il encore, devraient être étudiés au titre de précurseurs phylogénétiques de tous les animaux au comportement complexe. Peut-être n'est-il pas nécessaire cependant de supposer que ces processus ont commencé avec l'endothermie (la régulation par l'animal de sa température interne). Ils pourraient être apparus chez les reptiles présents sur une période plus longue du processus évolutif.

Pour Burghardt, c'est une chose d'affirmer que la conscience est essentielle à toute cognition telle que l'ont définie les psychologues, notamment aux formes d'apprentissage les plus simples, mais c'en est une autre d'utiliser le fonctionnement cognitif comme preuve de son existence. De Romanes ¹ à Griffin, on voit en effet qu'un comportement complexe avec choix et prises de décision est l'indication d'une conscience immédiate, spontanée ou réfléchie, mais il ne s'agit pas de les restreindre à cela. Burghardt nous adresse une véritable mise en garde. « Trop souvent, dit-il, les éthologues qui se sont jetés dans l'arène des débats n'ont pas assez sérieusement considéré les implications de la circulation de tous ces termes “mentalistiques” et “raisonnables” lorsqu'on les applique aux animaux, malgré, bien sûr, l'apparente évidence de leur validité ². »

1. Contemporain et ami de Darwin, Romanes attribua émotions et intelligence aux reptiles, en s'appuyant, peut-être, sur des raisons anthropomorphiques (*NdT*).

2. « Cognitive Ethology and Critical Anthropomorphism : A Snake with Two Heads and Hognose Snakes that Play Dead », in C.A. Ristau (dir.), *Cognitive Ethology. The Minds of Other Animals. Essays in Honor of Donald R. Griffin*, Hillsdale, N.J., Lawrence Erlbaum Assoc. Pubs, 1991.

Burghardt a donné une description analytique extrêmement intéressante du simulacre de mort chez l'*heterodon nasicus* (hétérodon ou serpent à groin). « Pour ce serpent, dit-il, la recherche de la nourriture et d'un abri peut être un moment critique. Toutefois, rien ne provoque une crise aussi aiguë chez lui, ni ne paraît aussi menaçant pour sa propre existence que la confrontation soudaine avec un prédateur. »

À l'approche de l'homme, le serpent est susceptible de s'enrouler sur lui-même, de gonfler le corps, d'étaler le cou comme un cobra ou encore de siffler ou de souffler. Après quelques autres manœuvres, il se mettra à convulser, à déféquer et à se retourner pour devenir enfin totalement passif, la bouche ouverte, la langue pendante et la respiration apparemment coupée. À ce moment-là, il est possible de le transporter, ou de le piquer avec un objet pointu : il ne montre plus aucun signe de vie. Si la personne qui le titille s'en va et revient un peu plus tard, l'hétérodon sera parti. Pour Darwin, ce simulacre de mort était un moyen d'échapper aux prédateurs et participait donc de la sélection naturelle. Ce type de réponse par l'immobilité a été observé chez les oiseaux et chez de nombreux mammifères. Donald Griffin a utilisé cette adaptabilité du comportement à des situations changeantes et aux épreuves rencontrées comme un critère largement applicable pour déterminer si les animaux ont une conscience. Burghardt propose que l'on applique ce critère à l'hétérodon. Il note que le comportement défensif du serpent varie considérablement, dans les détails, au sein d'une même portée. On retrouve cette variabilité, dit-il, dans les réactions complexes des animaux les plus susceptibles de faire l'objet de recherches sur l'existence d'un traitement mental de l'information. L'une des expériences réalisées par Burghardt était particulièrement provocatrice. Il a en effet mesuré le temps nécessaire au « rétablissement » du serpent après un simulacre de mort, dans trois situations différentes :

a/ sous le regard direct d'une personne qui se tenait un mètre de là ;

b/ en présence de quelqu'un qui se trouvait au même endroit mais ne regardait pas directement l'animal ;

c/ dans une situation de contrôle, où la personne disparaissait de la vue du serpent aussitôt qu'il s'immobilisait.

La présence humaine augmentait la période de rétablissement, qui atteignait une durée maximum lorsque le serpent subissait le regard direct de l'homme.

Un résultat similaire a été obtenu en suspendant un chat-huant empaillé à un trépied, à un mètre du serpent. Les expériences, réalisées

sur des serpents nouveau-nés, laissent penser que l'animal possède une bonne acuité visuelle et peut utiliser sa capacité à modifier son comportement d'une façon recherchée.

D'une manière générale, Burghardt soutient qu'avec le simulateur de mort chez l'hétérodon on obtient des résultats descriptifs et expérimentaux qui concordent avec ce que Griffin caractérisait comme un état de conscience animale, c'est-à-dire des processus cognitifs impliquant une réponse adaptative, une certaine variabilité et une spécificité contextuelle. Burghardt ajoute que le lecteur peut décider lui-même si le serpent est conscient, mais faire porter la question sur un serpent plutôt que sur un chimpanzé permet d'éviter que l'étude de la conscience animale ne soit trop marquée par des préjugés anthropomorphiques dépourvus de tout sens critique.

Des études ont aussi été menées sur l'apprentissage et le comportement des tortues. Comme le fait remarquer Alice Powers, de St. Johns University, le choix de cet animal est particulièrement heureux, eu égard à l'intérêt que l'on porte à l'évolution du cerveau, car les tortues sont les meilleurs représentants vivants des anciens reptiles précurseurs des mammifères. La tortue ne possède pas de néocortex à proprement parler. Le cortex à six couches n'existe pas en dehors du cerveau des mammifères.

Il existe toutefois chez cet animal des régions particulières qui ressemblent aux aires néocorticales, en ce sens qu'elles reçoivent des projections visuelles, somatosensorielles et auditives en provenance du thalamus. Comme pour les mammifères, on trouve chez la tortue une innervation cholinergique* du cortex, avec l'acétylcholine* comme neurotransmetteur.

Examinons maintenant brièvement la question de la mémoire des images. Stephen Walker a fait une analyse des travaux de Bérیتoff sur le sujet. Bérیتoff a travaillé dans le laboratoire de Pavlov à Saint-Petersbourg et il a commencé par étudier les réflexes conditionnés. On raconte qu'il s'est intéressé à des situations plus complexes après avoir observé un chien qui avait vu quelqu'un jeter un morceau de viande par une fenêtre du deuxième étage et s'était aussitôt précipité en bas pour l'attraper. Bérیتoff a alors eu l'idée de réaliser des expériences au cours desquelles un chien enfermé dans une cage se voyait présenter un morceau de viande que l'on cachait ensuite derrière l'un de plusieurs écrans, avant de relâcher l'animal quelques minutes plus tard. Si le chien se dirigeait droit vers la nourriture, on attribuait cela à la mémoire des images. Le fait que l'animal conservait encore le souvenir de l'endroit caché après avoir

dormi une demi-heure infirmait l'hypothèse selon laquelle la condition pour faire le bon choix était de ne pas quitter l'objet des yeux. En outre, étant donné que, deux heures plus tard, le chien se montrait incapable de retrouver la nourriture et qu'il se déplaçait de façon aléatoire, il était impossible de prétendre que l'odeur servait de point de repère.

Béritoff a tenté d'établir une comparaison entre différentes espèces. Il ressort que la mémoire des images est très limitée chez les poissons rouges. Dans un grand aquarium divisé en trois compartiments, les poissons se montraient capables de regagner la partie où ils avaient été nourris lorsqu'on les remettait à leur point de départ dans les dix secondes qui suivaient. Si l'on attendait plus longtemps, ils se contentaient de nager jusqu'à la partie centrale. À première vue, donc, la mémoire des images semblait réellement exister, mais elle ne persistait que pendant un laps de temps assez court.

Culum Brown a toutefois montré que, d'une part, la réaction de fuite du poisson arc-en-ciel s'améliorait après une série d'expériences où l'on plaçait un filet spécial dans l'aquarium ; et que, d'autre part, les poissons mémorisaient la façon de procéder, ce qu'ont révélé les essais réalisés onze mois plus tard.

Quant aux grenouilles de Béritoff, elles ont appris, certes, à se diriger vers un « plateau-repas » en réponse à un signal lumineux, mais seulement après d'innombrables essais au cours desquels on avait placé un ver sur le plateau dix secondes après avoir allumé la lampe. Elles ont également appris à nager loin des électrodes responsables de décharges douloureuses.

Les lézards et les tortues, en revanche, ont donné la preuve comportementale de l'existence d'une mémoire d'images analogue à celle qui avait été observée chez les chiens. Les reptiles ont d'abord été confinés sur une partie de leur territoire, puis on leur a montré – tout en restant dans leur champ de vision – que l'on cachait un morceau de nourriture, et enfin on les a relâchés pour voir s'ils étaient capables de le récupérer. Ils y parvenaient quand on les relâchait au cours des deux ou trois minutes qui suivaient, mais pas après une période plus longue. Lorsque des obstacles étaient disposés sur le chemin qu'ils devaient emprunter pour accéder à la nourriture, on constatait que les reptiles grimpaient par-dessus ou faisaient un détour, ce qui traduit une remarquable souplesse dans l'attitude comportementale. Si on les compare aux précédentes observations de Burghardt relatives à la variabilité du comportement de l'hétérodon, on peut alors recentrer l'analyse sur les

critères retenus par Donald Griffin pour décider de l'existence d'une conscience animale, et peut-être même aussi sur les idées de Longuet-Higgins par rapport au comportement intentionnel indiquant la présence d'une image mentale. Ici encore, le comportement paraît tout à fait compatible avec le test de Turing. Les expériences de Bérیتoff ont montré que, en ce qui concernait les lézards et les tortues, le fait de les laisser manger une partie de la nourriture et de les retirer ensuite ne modifiait en rien le laps de temps de deux ou trois minutes observé lors de l'expérience purement visuelle, ce qui n'était pas le cas avec les oiseaux par exemple. Avec les babouins, comme avec les chiens et les chats, il a été possible de démontrer que la mémoire persistait durant des semaines ou des mois : on les transportait dans une pièce et on leur donnait de la nourriture à un endroit bien particulier, pour les laisser ensuite sur le pas de la porte de cette même pièce, quelques semaines ou quelques mois plus tard, afin qu'ils retrouvent le chemin de la nourriture.

Cycle veille-sommeil

L'une des hypothèses possibles, en matière d'étude comparative du comportement, c'est que la conscience soit présente chez les animaux pour qui l'existence d'un cycle veille-sommeil a été établie. Cette idée est d'ailleurs implicitement contenue dans la définition que John Searle a donnée de la conscience, analysée au début du chapitre précédent. Nous pourrions la développer davantage et mettre l'accent sur la capacité de rêver pendant les états de sommeil. Si cette capacité était limitée aux mammifères, elle permettrait de tracer une ligne de démarcation entre les vertébrés doués de pensée et de la faculté de rêver d'une part, et les vertébrés inférieurs, dont la vie serait dominée par des comportements réflexes. Stephen Walker a évoqué cette possibilité, mais il a noté qu'elle ne convenait pas, faute de pouvoir être vérifiée pour les oiseaux. Il se pourrait en effet que ceux-ci aient une vie onirique qui ne soit pas très différente de celle des mammifères. Peut-être une dichotomie émergera-t-elle entre les vertébrés à sang chaud capables de rêver et les vertébrés à sang froid qui en sont au contraire incapables.

Les oiseaux sont des animaux diurnes, le fait est indubitable. Nombreux sont les oiseaux perchés qui dorment debout. Cette prise sur le perchoir, ils la doivent à une organisation musculaire particulière, qui se met en place lorsque l'ensemble du système est décontracté. Il a été établi que certaines espèces d'oiseaux passent la moitié de la journée à dormir, et que le dixième de ce temps correspond à

une phase de sommeil paradoxal ¹. C'est notamment le cas des pigeons et de deux espèces d'oiseaux de proie, sur lesquels des tests ont été réalisés. Les résultats de l'électroencéphalogramme montrent que le rythme cérébral caractéristique de l'état de rêve n'est pas l'apanage des mammifères.

Pour citer un cas extrême, nous mentionnerons l'expérience de Ralph Greenspan et de Bruno van Swinderen de l'institut des neurosciences de San Diego, qui ont montré, à partir de tests électro-physiologiques remarquables, que l'état de sommeil existe aussi chez la drosophile ², qui ne possède que deux cent cinquante mille neurones. La question de la première apparition de l'état de rêve dans l'arbre phylogénétique demeure ouverte. Dans le même ordre d'idées, on se souviendra de Darwin affirmant que même les insectes étaient capables d'émettre des stridulations* pour exprimer des émotions comme la colère, la terreur, la jalousie et l'amour.

Les oiseaux

Si l'on considère l'intention comme une preuve de la présence d'une image mentale, il peut être très utile de s'intéresser aux résultats des observations des techniques de pêche du héron. Les caractéristiques de son comportement de pêcheur ont été étudiées au sein de plusieurs espèces différentes, mais l'exemple classique reste celui du héron vert du Japon, auquel s'est consacré Higuchi. Cet oiseau commence par rassembler de petits objets ou par ramasser une brindille qu'il casse en morceaux. Ensuite, il lance les morceaux dans l'eau et observe ce qui se passe avec beaucoup d'attention, et lorsqu'un vairon arrive, attiré par cette possible nourriture, le héron s'en empare d'un mouvement sec et rapide. On a vu des hérons récupérer une brindille qui dérivait un peu trop loin et la lancer à nouveau. D'autres peuvent voler jusqu'à une branche d'arbre qui surplombe un étang et lancer la brindille à partir de là. Lorsqu'un vairon arrive, le héron fond sur lui et l'emporte. Toutes sortes d'objets sont utilisés comme appâts – des brindilles, des feuilles, des baies, des insectes et des morceaux de pain laissés par des promeneurs. Il est possible que seul un petit groupe de la colonie de hérons pratique la pêche à l'appât et, bien que l'on ne sache pas comment

1. Encore appelé sommeil à mouvements oculaires rapides (*REM* ou *Rapid Eye Movement Sleep*) (*NdT*).

2. Encore appelée la mouche du vinaigre, parce qu'elle se nourrit sur les fruits fermentés et recherche les produits de fermentation (*NdT*).

ils l'ont apprise, on peut raisonnablement supposer que certains individus ont remarqué l'attraction du menu fretin pour les morceaux de pain que les enfants jetaient dans l'eau. Autrement dit, nous pourrions avancer l'hypothèse que l'oiseau a un plan en tête – une image mentale dérivée de ses observations – et cela pourrait impliquer l'existence d'un processus de pensée. Ici encore, le comportement observé semble répondre au test de Turing avec temps d'attente et implication d'une forme de conscience, même s'il n'a été réalisé aucune expérience faisant intervenir des éléments distrayants.

Les mammifères

Nous avons déjà abordé la question de la conscience d'ordre supérieure – la conscience de soi – chez les primates et chez le dauphin. Les descriptions des comptes-rendus d'études expérimentales sur la duplicité des primates suggèrent également la présence de processus conscients. Darwin a évoqué de nombreux aspects du comportement animal dans *L'Expression des émotions chez l'homme et les animaux*¹, et il a étudié en particulier la question des émotions comme reflets d'états conscients. À ce propos, Miriam Rothschild² aimait à dire que qui doute des capacités émotionnelles des animaux devrait essayer d'emmener son chien chez le vétérinaire quelque temps après une première visite.

Sur cette question de la capacité des animaux à organiser une action planifiée et à l'exécuter d'une manière qui témoigne d'une image mentale du monde, signalons un article récent et particulièrement intéressant écrit par Jean-Pierre Changeux et ses collaborateurs. L'étude consistait à observer l'exploration d'un circuit labyrinthe par des souris affamées à la recherche de nourriture. Le comportement des souris sauvages (normales) était comparé à celui de souris invalidées (des « souris knock-out »), c'est-à-dire chez qui l'on avait inactivé le gène codant pour une sous-unité du récepteur nicotinique de l'acétylcholine*, par une technique de biologie moléculaire. L'acétylcholine, neurotransmetteur naturel, n'est pas la seule molécule qui agit sur le récepteur ; celui-ci est également sensible à la nicotine acheminée par voie sanguine. Car la nicotine produit le même effet activateur sur les cellules portant ce type

1. Darwin, Charles (1809-1882), *L'Expression des émotions chez l'homme et les animaux*, Paris, 1874.

2. Personnalité éminente de la zoologie et de l'entomologie, spécialiste mondialement reconnue pour ses études sur les puces, Miriam Rothschild est décédée le 20 janvier 2005 (NdT).

particulier de récepteur (un récepteur est un mécanisme qui reçoit un signal). Cela explique en partie le phénomène de dépendance à la nicotine, étant donné la fonction des cellules porteuses de ce récepteur.

La comparaison des comportements présentés par les deux types de souris – les mutantes, « invalidées », « knock-out* », et les normales, « sauvages » – a produit un résultat surprenant, à la fois par rapport à leur utilisation de leur capacité mémorielle et par rapport à leur motivation pour rechercher de la nourriture. Il s'est avéré en effet que les souris invalidées placées dans un labyrinthe parvenaient au but, c'est-à-dire à la nourriture, beaucoup plus vite que les autres. Les régions cérébrales impliquées par les cellules porteuses du récepteur sont les aires corticales préfrontale et cingulaire. Des études lésionnelles menées sur des rats et visant à corroborer l'évaluation d'une grande partie des fonctions exécutives, notamment les fonctions exploratoires, l'équilibre entre les différents déplacements et la succession et la durée des contacts entre congénères, ont révélé l'implication de cellules situées dans ces régions. Une analyse par ordinateur de leur comportement en champ ouvert (*open field*) a montré que les souris sauvages se montraient spontanément flexibles et que l'allongement du laps de temps nécessaire pour trouver la nourriture reflétait le temps qu'elles avaient passé à explorer l'environnement, notamment les objets placés dans le labyrinthe. Cette curiosité supposée a été confirmée au cours d'expériences où l'on a provoqué une rencontre avec un congénère. Les souris « knock-out » faisaient alors preuve de rigidité et ne changeaient rien à leur comportement habituel. Elles s'approchaient exagérément et montraient rarement des signes d'évitement, alors que les souris « normales » alternaient les manœuvres d'approche et d'évitement.

Selon Jean-Pierre Changeux et ses collègues, les résultats observés indiquent que les souris montrent bien plus qu'une simple réaction à l'information sensorielle. Elles font preuve d'un comportement complexe et visent un objectif très lointain. Elles utilisent des procédés qui dépassent le cadre de leur routine habituelle ou qui sont différents, et elles orchestrent des comportements locomoteurs en fonction d'une intention ou d'un plan – ce qui est tout à fait conforme aux réflexions de Christopher Longuet-Higgins, J. Z. Young et Christof Koch, citées au début de ce chapitre. Les expérimentateurs pensent que les souris mutantes, « knock-out », qui présentent par conséquent un déficit fonctionnel des cortex préfrontal et cingulaire, manifestent certains troubles habituellement observés chez les autistes ou dans l'hyperactivité associée à un déficit attentionnel. On

constate, dans ces derniers cas, une réduction du nombre de certains types de récepteurs de l'acide nicotinique au niveau du cortex frontal. L'administration de nicotine est susceptible d'améliorer l'état clinique de ces patients.

Aperçu général de certains aspects de l'évolution du cerveau des vertébrés et des processus cognitifs

L'ouvrage de Stephen Walker, *Animal Thought*¹, donne un aperçu général qui résume à la fois les résultats de l'analyse comparative et les différentes théories et conclusions de nombreux scientifiques de la première moitié du xx^e siècle. Il insiste notamment sur le fait que l'évolution a entraîné un accroissement indéniable de la complexité, à la fois chez les plantes et chez les animaux. Il est toutefois difficile de dire quelles espèces sont plus primitives que les autres, à certains égards, et lesquelles sont plus avancées. Les ramifications de l'arbre phylogénétique montrent clairement que le cerveau des vertébrés supérieurs est beaucoup plus et peut-être mieux développé que celui des vertébrés inférieurs mais il est possible de le décrire autrement que par son volume, en prenant pour points de référence les principales subdivisions cérébrales, c'est-à-dire le rhombencéphale*, le mésencéphale et le télencéphale. Il est évident que, chez l'homme, le télencéphale s'est développé avec le temps, et cette partie du cerveau est prédominante en matière d'intelligence, de pensée et de cognition. Hannah Damasio et ses collaborateurs précisent que le lobe frontal occupe 28,1 % du cortex chez le singe macaque, et 37,1 % chez l'homme. Cela représente, pour l'homme, un accroissement considérable des possibilités de connexions neuronales dans le cortex frontal, étayant ainsi l'hypothèse d'un « espace de travail neuronal global », comme nous le verrons au chapitre XI.

Walker soutient que les fonctions des diverses parties du cerveau pourraient être similaires chez tous les vertébrés, ce qui permettrait de supposer l'existence d'une corrélation entre le volume du télencéphale et les fonctions psychologiques animales d'ordre supérieur. Les poissons, les batraciens et les lézards ont un cerveau d'une taille presque insignifiante, ce qui ne permet pas d'envisager de grandes capacités cognitives. Néanmoins, soutient Walker, le peu qui leur est attribué en fonction de la taille de leur cerveau témoigne d'une générosité plus grande que celle dont font preuve certains autres théoriciens, pour qui l'existence du télencéphale chez ces

1. *Op. cit.*

animaux ne sert qu'à produire une réponse olfactive ou à programmer des pulsions instinctives et non à développer la cognition, l'apprentissage ou l'attention. Walker estime que tout cela est probablement faux, car les hémisphères cérébraux des vertébrés inférieurs et des mammifères ont en commun plusieurs traits caractéristiques, à la fois au plan anatomique et au plan physiologique. En outre, chez les vertébrés, les unités neuronales sont fondamentalement similaires. En conséquence, les hémisphères cérébraux des vertébrés inférieurs et le télencéphale des mammifères devraient avoir des fonctions psychologiques communes. S'il est difficile de décrire exactement ces fonctions, on peut dire néanmoins que les émotions, la planification d'actions, les objectifs et les valeurs ainsi que la perception sélective requièrent apparemment les plus hauts niveaux de la fonction cérébrale.

Éthologie ou étude comparée du comportement animal

(distinction entre la recherche d'une récompense
et la poursuite d'un objectif biologique)

Les behavioristes les plus stricts ont gagné un certain crédit en se faisant les défenseurs d'un mode d'analyse du comportement qui évitait les pièges d'un anthropomorphisme rudimentaire, où l'on regardait le comportement animal avec les yeux de l'homme. La fin du behaviorisme autoritaire et dominant a été la résultante de plusieurs tendances. En réalité, les psychologues, les psychanalystes et autres spécialistes de disciplines analogues s'en sont totalement désintéressés. L'éthologie, c'est-à-dire l'étude comparative du comportement animal, a également contribué à sa fin, dans une large mesure. L'approche éthologique a été en grande partie l'œuvre d'étudiants européens profondément intéressés par le comportement instinctif et par l'observation des animaux au sein de leur environnement naturel. Dans cette discipline, les descriptions et l'explication de ce qui se passe chez les animaux n'attribuent pas un rôle essentiel aux processus conscients, cependant la terminologie utilisée pour définir les idées importantes s'appuie sur les processus cérébraux qui déterminent ce que nous voyons de la conduite de l'animal.

Ainsi, comme il a été dit précédemment, l'empressement croissant d'un animal à s'engager dans un répertoire comportemental instinctif est caractérisé par l'accumulation d'une « énergie spécifique à l'action* » dans le cerveau. Pour expliquer ce concept à ses lecteurs, Konrad Lorenz a utilisé l'analogie avec un réservoir en train de se

remplir d'un liquide – l'énergie spécifique à l'action – et dont le niveau augmente à mesure que divers processus organiques et cérébraux comme les sécrétions hormonales, par exemple, créent des états particuliers dans le cerveau. Cela induit chez l'animal une très forte propension à exécuter le schéma comportemental instinctif correspondant. L'organisme est pour ainsi dire prêt à « faire sauter la soupape » devant l'apparition d'un stimulus signal particulier, génétiquement programmé pour déclencher la conduite instinctive spécifique – c'est ce que l'on appelle le mécanisme inné de déclenchement (MID), ou encore mécanisme déclencheur inné. L'un des phénomènes étudiés dans la description éthologique de la séquence comportementale est « l'activité à vide », sans fonctionnalité. Celle-ci se produit lorsque la propension à se lancer dans un schéma comportemental instinctif est très forte. Le stimulus signal du mécanisme inné de déclenchement est alors absent. L'animal montre des « mouvements d'intention » qui sont en fait des comportements partiels, des mouvements initiaux spécifiques, annonçant un répertoire instinctif particulier. On peut les considérer comme des signes diagnostiques d'un état d'excitation centrale important. Le comportement qui permet à l'énergie endogène de se « décharger » est appelé « acte consommatoire » et il constitue la partie motrice du comportement inné.

Tinbergen a fait une remarquable analyse de ces phénomènes dans son *Étude de l'instinct*¹, qui donne un aperçu très convaincant de la complexité des schémas comportementaux chez de nombreuses espèces animales et de la façon dont les systèmes nerveux sous-jacents évoluent par étapes successives en même temps que le développement de l'animal, devenant ainsi plus sensibles à l'influence de facteurs internes tels que les sécrétions hormonales.

L'éthologie moderne est née en Europe continentale et elle a eu pour fondateurs Nikolaas Tinbergen, Konrad Lorenz et Karl von Frisch².

Konrad Lorenz lui-même a rendu un grand hommage à l'Américain Wallace Craig³, dont la contribution a permis l'ouverture de

1. Nikolaas Tinbergen, *L'Étude de l'instinct*, traduit par Bernard de Zélicourt, Paris, Payot, 1971.

2. L'éthologie a toutefois de nombreux « antécédents » historiques que ses pères fondateurs citent abondamment dans leurs écrits. Il s'agit de Charles Otis Whitman (1842-1910), d'Oskar Heinroth (1871-1945), de Jakob von Uexhüll et d'autres encore. Le Royaume-Uni compte également d'éminents spécialistes du comportement animal, notamment William H. Thorpe (†), Robert Hinde et Patrick Bateson, de Cambridge, connus à la fois pour leurs observations originales et leur analyse conceptuelle.

3. Wallace Craig (1876-1954) était un élève de C. O. Whitman (*NdT*).

larges perspectives dans le domaine de la connaissance du comportement animal, et par conséquent du comportement humain. Lorenz oppose l'impact des idées de Craig à l'antagonisme entre « vitalistes » et « mécanistes ».

D'après Konrad Lorenz, les vitalistes fondent leurs arguments sur l'assertion dogmatique selon laquelle tous les processus vitaux seraient gouvernés par un « élan vital », directeur, inexplicable par essence et supranaturel. Les philosophes mécanistes rétorquent que tous les processus vitaux peuvent en fin de compte être expliqués par les lois fondamentales de la physique. Quant à l'explication des systèmes organiques, on peut la trouver, disent-ils, en prenant pour base la somme de leurs éléments constitutifs. Lorenz constate que les exagérations antagoniques des deux écoles de pensée ont eu un effet délétère sur l'étude scientifique du comportement animal.

Il est indéniable que, dans la plupart des cas, le comportement animal a une « valeur de survie » très précise, une finalité particulière. Cette valeur de survie et cette finalité n'ont pas paru poser de problèmes aux adeptes de la pensée vitaliste. Pour eux, « instinct » et « objectif » étaient deux mots que l'on pouvait écrire en lettres capitales, si l'on peut dire, et ils les considéraient comme directement issus de l'inexplicable force vitale directrice.

Entre autres exemples, Lorenz note que si un animal s'efforce d'atteindre un objectif particulier et adapte son comportement pour y parvenir, ou si un schéma comportemental stéréotypé prend automatiquement une valeur de survie, c'est de toute façon le principe directeur qui dicte à l'organisme ce qu'il doit faire. C'est comme cela que les choses apparaissent aux yeux des philosophes finalistes.

En conséquence, il entre dans la logique des choses de chercher à identifier la valeur de survie de tous les schémas comportementaux innés avec les objectifs visés par les organismes concernés.

Le point fondamental soulevé par Lorenz est le suivant : selon lui, c'est Wallace Craig qui a mis de l'ordre dans ce capharnaüm de la pensée. L'éthologue américain s'est servi d'une multitude d'observations pour *en finir une fois pour toutes avec le mythe de « l'infailibilité » de l'instinct. Il a montré que l'animal n'a pas pour objectif la valeur de survie de ses activités, mais qu'il vise essentiellement la « décharge » de certaines activités endogènes. C'est ce qu'il appelle l'acte consommatoire. Lorenz ajoute que la reconnaissance de ce fait indéniable constitue l'une des banalités absolues qui nous entourent et qui sont si étonnamment difficiles à cerner.* On distingue essentiellement trois étapes successives dans la séquence du comportement inné :

1. l'accumulation de l'énergie spécifique à l'action, qui donne lieu au *comportement d'appétence* ;

2. le comportement d'appétence : l'organisme recherche activement – et finit par atteindre – une situation-stimulus qui active le *mécanisme inné de déclenchement* ;

3. l'activation du mécanisme inné de déclenchement, qui permet à l'activité endogène de se décharger en un *acte consommatoire final*.

L'introspection révèle très clairement que le comportement d'appétence tel que l'a défini Craig a pour objectif la décharge de l'activité instinctive et non sa valeur de survie pour l'organisme. *Le but visé est la récompense par un acte consommatoire d'une appétence générée par l'instinct – il ne s'agit pas d'un objectif d'ordre biologique.* Chez un animal ou un être humain en manque d'eau, l'acte consommatoire de la prise de boisson correspond à une récompense ou à la satisfaction d'un besoin, la soif. Il ne s'agit pas de la perception d'un mécanisme biologique visant à réduire une trop forte concentration en sodium dans le sang ou à remédier à une diminution du volume plasmatique qui s'accompagne d'une augmentation de la soif. De la même manière, on ne mange pas pour compenser une chute du taux de glucose sanguin, ni pour mettre fin à des crampes d'estomac, phénomènes biologiques qui pourraient tous deux déclencher la sensation de faim. Il s'agit plutôt de satisfaire un désir subjectif – la faim, ou le désir de manger. Lorenz a dit : « Je mange, alors que mon but est de perdre du poids. » De même, en poussant les choses à l'extrême, si les difficultés respiratoires sont la conséquence d'une augmentation excessive du taux de dioxyde de carbone dans le sang, l'animal ou l'être humain ne halète pas – c'est-à-dire qu'il ne lutte pas pour avoir de l'air – dans le but de réduire la concentration sanguine en dioxyde de carbone. Pour reprendre les termes de Lorenz, « *le désir de récompense est pour ainsi dire inscrit dans la chair et c'est lui qui pousse l'homme ou l'animal à agir*, même si l'acte lui-même a, sans équivoque, une valeur de survie ». Et Lorenz ajoute : « Peut-être la découverte de Craig paraît-elle évidente, voire banale, mais il n'en reste pas moins qu'elle constitue l'une des étapes les plus marquantes de la recherche d'une véritable compréhension du schéma comportemental ¹. »

D'un point de vue biologique, il est tout aussi évident que ces considérations s'appliquent au processus de reproduction. Les ani-

1. « The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns », *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour – Symposia of Society of Experimental Biology*, Cambridge University Press, 1950.

maux qui peuplent la terre (l'espèce humaine incluse, nonobstant certain dogme religieux qui prétend le contraire) n'ont pas pour but, lors des rapports sexuels, d'augmenter leur population, ni de faire des petits. À voir une meute de chiens autour d'une femelle en chaleur, cela paraît évident. Leur « intention » et leur acte consommatoire final ne sont pas dictés par la vague notion qu'il serait bon pour eux d'avoir des chiots. S'ils se chamaillent, c'est pour obtenir une récompense, celle de monter la femelle.

Selon Jaak Panksepp, « la nature a réalisé l'exploit remarquable de composer un labyrinthe de sensations et de désirs sexuels dans la structure cérébrale, sans révéler aux participants pleins d'ardeur le but reproductif qui se cachait derrière ¹ ».

1. *Affective Neuroscience, op. cit.*

Chapitre V

L'APPÉTIT POUR LE SALÉ ET L'ESPRIT-INTENTION CHEZ LES ÉLÉPHANTS MINEURS DE SEL

Nous allons à présent étudier le comportement d'un mammifère à la taille imposante, à la lumière des quatre réflexions sur l'intentionnalité citées au début du chapitre précédent. Le récit qui va suivre peut être pris comme un exemple typique, chez l'animal, d'une intention dirigée vers un objet qui n'est pas présent dans l'immédiat – un point sur lequel J. Z. Young a beaucoup insisté.

Le mont Elgon au Kenya

Sur les hauteurs d'un volcan éteint de l'Afrique tropicale, à un degré au nord de l'équateur, exactement, est apparu un événement remarquable et tout à fait unique dans l'histoire de la biologie. Il s'agit de la longue marche d'un troupeau d'éléphants vers un but très précis. Les pachydermes pénètrent au plus profond d'une caverne, dans l'obscurité totale, pour en extraire le sel et le manger.

Le mont Elgon, volcan en sommeil situé à la frontière de l'Ouganda et du Kenya, présente une série de pics en anneau autour d'une caldeira, cratère géant d'environ huit kilomètres de diamètre. Le pic le plus haut culmine à 4 321 mètres. L'Elgon a un diamètre à la base d'environ quatre-vingt-quinze kilomètres. Les pentes du volcan sont couvertes d'une forêt tropicale humide et dense jusqu'à une altitude voisine de deux mille six cents mètres. Au-delà, la forêt tropicale cède la place à d'épais bosquets de bambou, puis à une végétation afro-alpine avec, notamment, d'étranges lobélies géants. Environ trois à quatre millions d'années se sont écoulées depuis les

dernières éruptions, mais l'activité géothermique du mont Elgon demeure, avec des sources chaudes jaillissant à une température de 49° Celsius. Le parc national du mont Elgon est situé sur le versant est du volcan. Le mont fait partie des phénomènes géologiques de la vallée du rift arabo-africain, qui s'étend sur cinq mille kilomètres, en une série de failles parallèles, du Mozambique à la vallée du Jourdain, via la mer Rouge. L'événement géologique d'origine est le soulèvement de toute la partie est de l'Afrique avec la formation de volcans et de longues vallées à fond plat sous l'effet de l'augmentation de la pression magmatique.

Les mammifères qui descendent au plus profond de la caverne pèsent environ cinq tonnes chacun. C'est principalement à Ian Redmond, biologiste britannique de Bristol, que l'on doit d'avoir une étude de ce phénomène remarquable ainsi que la description du cadre dans lequel il se déroule. Anthony Sutcliffe, du British Museum, et d'autres encore, ont également apporté leur importante contribution. Lorsque l'on examine les différentes implications de ce phénomène sur les mécanismes cérébraux et l'organisation « culturelle » de la société des éléphants, des questions d'importance fondamentale émergent.

La formation des grottes du mont Elgon

D'après Ian Redmond, les deux grottes qu'il a étudiées, celle de Kitum et celle de Makingeny ont été visitées par les éléphants soit un par un soit par groupes de deux à dix-neuf individus. Les visites commençaient habituellement à la tombée de la nuit et pouvaient durer six heures. Les animaux herbivores et les singes, les rongeurs, les carnivores, les chauves-souris et les babouins fréquentaient également ces cavernes, comme les éleveurs du coin (*figure 7a, p. 1 du cahier central*). Il se peut que les carnivores aient été motivés par le fait que l'endroit était idéal pour chasser les herbivores et les herbivores avaient besoin de sel, ainsi que nous le verrons plus loin.

Comme l'a rappelé Ian Redmond, le mont Elgon s'est formé principalement à partir d'explosions volcaniques accompagnées de projections d'énormes quantités de rochers de lave solidifiée et d'importantes émissions de cendres et de poussières, qui se sont déversées sur le terrain environnant pour former un agglomérat volcanique parfaitement visible aujourd'hui dans les affleurements. Cette matière est incrustée par endroits de coulées de lave, datant des dernières années de l'activité du volcan, qui se sont progressivement

refroidies pour devenir des couches basaltiques résistantes à l'érosion. La plupart des grottes se trouvent au-dessous du front de la coulée de lave. À l'intérieur, on peut voir les troncs pétrifiés des arbres abattus par l'explosion volcanique. Les grottes sont presque toutes des variantes d'un même modèle, avec un cul-de-sac qui part de l'escarpement et s'avance jusque dans le flanc du volcan. Parfois l'accès en est obstrué par des rochers tombés à terre à la suite d'un effondrement de la roche de lave en surplomb. La présence d'une chute d'eau tombant en cascade au-dessus de l'entrée de la caverne suggère que l'extraction du sel a pu commencer là où la roche qui se trouvait sous l'avancée de la coulée de lave avait été « amollie » par les éclaboussures.

Selon Ian Redmond, ces immenses cavernes ont été creusées par des éléphants qui ont consommé la roche, riche en sels minéraux, pendant des dizaines, voire peut-être des centaines de milliers d'années. Le volume de la grotte de Kitum est compris entre vingt et quarante millions de litres, ce qui permet d'extrapoler et d'en déduire que, si les éléphants avaient ingéré un litre de roche par semaine, il leur aurait fallu de cinq cent mille ans à un million d'années pour former la grotte – mais il s'agit là d'une estimation très basse du taux d'ingestion et le processus pourrait avoir duré moins longtemps.

L'entrée de la grotte de Kitum est plutôt du type « boîte aux lettres » : elle fait environ quarante mètres de large et pénètre dans le volcan sur une distance de cent soixante mètres. À l'intérieur, elle va en s'élargissant pour atteindre une centaine de mètres et former un cul-de-sac dont les parois internes ont été creusées par des années d'activité minière. Avec leurs défenses, les éléphants attaquent directement les parois de la grotte ainsi que les morceaux de roche brisée tombés par terre, qu'ils ramassent pour les manger. Ces fragments de roche sont souvent recouverts d'une croûte salée. La nuit, la température de la caverne reste constante et égale à 13,5° Celsius : il y fait donc beaucoup plus chaud qu'à l'extérieur. Les éléphants peuvent y passer une bonne partie de la nuit pour se tenir au chaud. Ils ne contentent pas de cogner et de grignoter la roche salée, ils jouent aussi, et se baignent ou se frottent contre les rochers. Redmond a passé de nombreuses nuits avec eux dans la grotte et les pachydermes en sont venus à accepter sa présence, malgré les flashes de l'appareil photo. Une équipe de la chaîne de télévision anglaise Channel Four a réalisé un remarquable documentaire sur l'activité des éléphants dans ces grottes.

L'analyse des rochers et des incrustations superficielles montre qu'ils sont riches en sodium, en calcium et en magnésium. Le sodium est présent sous forme de chlorure, de sulfate et de carbonate.

Parmi les autres ions minéraux présents dans la roche, on trouve le phosphate et le fer. La teneur en sodium est plus de cent fois supérieure à celle de la végétation dans les forêts voisines.

Les éléphants ne peuvent pas lécher la roche, car ils n'ont pas la langue assez longue, alors ils ameublissent la terre ou arrachent des morceaux de roche en taillant des cannelures dans les parois, puis, avec leur trompe, ils les portent à la bouche et les broient avec leurs molaires. Ils peuvent avoir en tout et pour tout, au cours de leur vie, six paires de molaires qui ne poussent pas toutes en même temps mais se renouvellent progressivement, et le fait de manger les rochers les use peut-être plus rapidement, réduisant ainsi leur espérance de vie. Cependant, l'effet le plus visible de cette activité est que les défenses des éléphants de la région sont usées au point de n'être plus parfois que des moignons arrondis.

De nombreuses études ont révélé que les éléphants recherchent des sources de sel et des pierres à lécher dans diverses parties du continent africain. J. S. Weir a montré que la densité de population des éléphants dans certaines régions du parc national de Hwange (le Wankie Park), au Zimbabwe, est directement liée à la teneur en sel des sources d'eau qui leur sont accessibles, la plus forte densité coïncidant avec les endroits où la concentration en sel est la plus élevée. Il n'y a pas de corrélation entre la densité de la population et l'abondance des herbages. En revanche, on voit des éléphants creuser dans le sable et dans la terre, à la recherche de pierres à lécher. La revue américaine *National Geographic* a publié récemment dans trois de ses numéros un reportage sur l'extraordinaire traversée à pied du Congo et du Gabon par le biologiste Michael Fay, dans le cadre d'une mission écologique qui l'a envoyé pendant plus d'un an à travers la jungle primitive. Avec ses coéquipiers, il rapporte que dans les parcs nationaux du Congo, la forêt s'éclaircit par endroits, dans la région où les éléphants et les animaux sauvages vont chercher le sel, le long des rives du fleuve. On y trouve aussi une importante population de gorilles. Avec Carolyn Tutin et ses collaborateurs, nous avons constaté que les pierres à lécher étaient très couramment utilisées dans le parc national de la Lopé, au Gabon, aussi nous sommes-nous livrés à de petites expériences « de cafétéria » en imprégnant le sol de différents sels, ce qui nous a permis de mettre en évidence, entre autres choses, l'attraction des éléphants pour les terrains imprégnés de chlorure de sodium. La mine de sel souterraine du parc national du mont Elgon est cependant unique au monde. Ian Redmond pense que l'information relative aux grottes et à leur teneur en sels minéraux s'est transmise de

génération en génération d'éléphants, de la mère à l'éléphanteau. *En ce sens, on peut parler de transmission culturelle des connaissances.*

Comportement des éléphants à l'intérieur des grottes

Ian Redmond écrit : « Imaginez-vous sur un rebord, à l'entrée d'une grotte, avec une cascade qui éclabousse des rochers couverts de mousse. Soudain, dans la forêt éclairée par la lune, retentit le grondement intense des éléphants qui s'approchent. Les mineurs sont là. Lentement, prudemment, la trompe redressée pour sentir l'odeur de l'homme, ils marchent en file indienne le long de la piste bien connue, puis ils grimpent la pente qui mène à l'entrée. Alors, ils s'enfoncent et disparaissent, un par un, dans les profondes ténèbres de la grotte de Kitum ¹. » Des hardes d'éléphants, tous de la même famille, se déplacent ainsi, en file indienne, comme les éléphants de cirque, pour éviter que les jeunes éléphanteaux ne s'égarent (*figure 7b, p. 2 du cahier central*).

Une fois que les éléphants ont commencé à s'habituer à voir un être humain tout à fait anodin traîner autour de la grotte, ils ont toléré sa présence à l'intérieur. Redmond a ainsi pu grimper sur les rochers de l'immense caverne et observer ce qui s'y passait en balayant le faisceau lumineux de sa lampe torche. Il y a découvert comment les éléphants se frayaient un chemin parmi des rochers plus gros qu'eux, à l'odeur, comment ils s'aspergeaient dans les flaques d'eau, et comment les mères gardaient la trompe sur leur petit pour le protéger, accompagnées des chauves-souris qui quittaient leur perchoir pour venir voler au-dessus de leur tête. Ian Redmond commente : « *Les adultes savaient, j'en suis sûr, qu'au moins deux éléphanteaux et plusieurs antilopes avaient trouvé la mort dans la crevasse formée par un vieux tas de rochers éboulés. Un seul faux pas dans l'obscurité signifiait pour eux le début d'une longue agonie. Une fois passée la crevasse, les éléphants se dispersaient dans la cavité de derrière et commençaient à creuser* ². »

Redmond raconte que si, au fil du temps, les éléphants en venaient à accepter sa présence, lui-même en arrivait à respecter leur remarquable intelligence. Il avait été impressionné de voir comment un tout jeune éléphanteau apprend de ses parents et de ses aînés où

1. « Underground Elephants. Animal Kingdom », *New York Zoological Society Magazine*, décembre 1984-janvier 1985.

2. « The Salt Mining Elephants of Mount Elgon », *Wildlife*, août 1982.

trouver de la nourriture, de l'eau et du sel. Cette information se transmet de génération en génération et chaque population d'éléphants profite de la sagesse accumulée par ses aïeux. Chez les êtres humains, on appelle cela la culture tribale. L'utilisation des grottes du mont Elgon est une caractéristique de la culture des éléphants et cela explique la décontraction dont ils font preuve lorsqu'ils sont sous terre.

Le bruit sourd et mat de leurs défenses contre le roc était suivi du son rauque et surprenant du crissement des molaires en train de broyer la roche. L'arrière de la grotte était si sombre que même en pleine journée il était impossible de distinguer sa propre main à dix centimètres. On peut donc présumer qu'il en était de même pour les éléphants avec leur trompe. La plupart des visites à la grotte avaient lieu la nuit et pouvaient durer des heures.

Des caméras de télévision avec lumière infrarouge et intensificateur d'images ont permis de surprendre une femelle en train de s'asperger de poussière, puis une autre qui allaitait son petit. Une nuit, Ian Redmond a même vu deux jeunes mâles jouer à se battre et à se défier. Les éléphants passent aussi un certain temps à dormir. Redmond note que, dans une famille d'éléphants, les décisions sont prises par la matriarche ; c'est elle qui donne le signal de départ. Ses sœurs, ses filles et leurs petits sont parfois dispersés un peu partout dans la grotte, occupés à faire un petit somme, ou à s'asperger d'eau dans les mares, ou encore à creuser la roche. Habituellement, on entend un terrible brrrissement dont le son continu emplit la grotte, et après cela le silence n'est plus troublé que par le bruit des cuirs qui se frottent les uns contre les autres, des pattes qui pataugent dans la mare lorsque les éléphants se rassemblent avant d'escalader pour le franchir à nouveau le tas d'éboulis tombés du plafond. C'est là que se trouve la partie dangereuse, où il faut à nouveau éviter la crevasse, et pourtant Redmond y a vu un jour une femelle, sans doute la matriarche, pousser à coups de trompe un jeune éléphanteau vers l'avant. S'assurait-elle que son rejeton avait bien retenu la disposition intérieure de la grotte ? Redmond est convaincu que les éléphants mineurs de sel ont une sorte de carte mentale de la grotte, un peu comme les aveugles qui finissent par connaître l'endroit où se trouvent les meubles et certains aménagements particuliers. Il lui est même arrivé de voir un jeune mâle sûr de lui s'engager vers la sortie, accélérer l'allure en escaladant le tas d'éboulis et dresser la trompe tous les deux pas, comme s'il s'assurait d'un itinéraire qu'il connaissait déjà.

D'après ce qu'il a observé de l'activité d'un seul membre du groupe, Redmond a estimé que la quantité de roche consommée par un éléphant lors d'une de ses visites remplirait un récipient de quatre

à cinq litres. En se fondant sur les analyses de la concentration de sodium contenu dans la roche, présentées par Redmond et ses collègues, Howell et Warren, on peut estimer que la prise de sodium s'élève à environ vingt grammes par kilo de roche ingérée, ce qui, physiologiquement parlant, représente une quantité considérable (en l'occurrence, quatre-vingts à cent grammes de sodium, soit environ 1 à 2 % de la constante physiologique). Un litre de plasma sanguin contient à peu près 3,5 grammes de sodium, soit 9 grammes de sel. Une visite à la grotte tous les cinq à dix jours suffisait à maintenir les éléphants dans un état voisin de la réplétion ¹.

Pourquoi les éléphants manquent-ils de sel et pour quelles raisons le recherchent-ils ?

Dans mon livre *The Hunger for Salt : An Anthropological, Physiological and Medical Analysis* ², j'ai exposé les fondements biologiques de la réponse à cette question.

Lorsque les formations géologiques salines font défaut, l'eau de pluie constitue pour les herbivores la principale réserve de sel, dans le sol et dans la végétation de la planète. Les vents transportent

1. Les éléphants paient leur consommation de sel au prix fort. Creuser la roche use l'ivoire de leurs défenses tellement vite que celles-ci n'ont pas le temps de repousser et ils finissent par ne plus avoir que des moignons qui dépassent de chaque côté de la trompe. Or, le prix élevé de l'ivoire dans les années 1980 a entraîné un braconnage important et, quoique l'usure des défenses ait sérieusement compromis les sources d'approvisionnement, les braconniers n'ont pas hésité à utiliser des mitrailleuses légères et à faire pleuvoir de véritables grêles de balles sur les troupeaux. Ensuite, ils coupaient les défenses à la tronçonneuse, avec en même temps une partie de la tête. La région, notamment le chemin d'accès à la grotte de Kitum, fut envahie par l'odeur nauséabonde de la chair en putréfaction. La population d'éléphants passa de mille cent à peut-être une centaine d'individus tout au plus, et le parc national du mont Elgon fut fermé pendant que les gardes, avec l'aide de l'armée, capturaient onze braconniers, ce qui permit de freiner considérablement le massacre. Le monde entier condamna le commerce de l'ivoire, mais il subsiste encore un certain braconnage, pour fournir des babioles et des bracelets en ivoire à des gens riches et inconscients. Plusieurs éléphants ont été massacrés en 1990, et un garde a été tué. Redmond a créé l'African Elefund, et des donations faites à la fondation Nés libres, au Kenya, ont pu y être transférées pour subventionner la réparation des véhicules de patrouille et des équipements, ainsi que pour contrôler la population d'éléphants, et dénombrer et capturer les braconniers qui passent de l'Ouganda au Kenya.

2. Derek Denton, *Hunger for Salt : An Anthropological, Physiological and Medical Analysis*, Berlin, Springer, 1982 (« L'appétit pour le salé : une analyse anthropologique, physiologique et médicale »).

les aérosols marins à l'intérieur des terres, et à mesure que l'on s'éloigne des mers et des océans qui entourent le continent, la quantité de sel présente dans l'eau de pluie diminue. À cent cinquante ou deux cents kilomètres des côtes, la teneur en sel de l'eau de pluie est pratiquement la même que celle de l'eau distillée – c'est du moins ce qu'ont découvert des météorologues suédois et australiens. C'est la raison pour laquelle l'intérieur des continents et les zones montagneuses sont des régions pauvres en sel.

Prenons comme exemple les Alpes australiennes. Dans les montagnes de Neige (Snowy Mountains) du sud-est de l'Australie, au printemps et au début de l'été, l'herbe ne contient que 1 à 2 % de la teneur en sel (sodium) de l'herbe de la région côtière. Un kilogramme d'herbe de montagne contient seulement un centième de la concentration en sodium d'un litre de plasma sanguin, soit une millimole de sodium. Pour donner une idée quantitative de ce taux de sodium dans l'herbe de montagne, il suffit de rappeler que la dose actuellement recommandée pour la population américaine est de cent millimoles par jour, soit la teneur en sodium de cent kilos d'herbe de montagne. On trouve également des taux de sodium extrêmement bas dans l'herbe de la partie centrale de l'Australie, qui reçoit les pluies annuelles des moussons du nord, la côte se trouvant à un millier de kilomètres ou plus. La même chose vaut pour le grand bassin amazonien où la teneur en sodium de la pluie et des fleuves est minime – elle se rapproche du niveau des métaux traces. Il en est de même pour l'arrière-pays nord-américain, les montagnes Rocheuses et une grande partie de l'Afrique, notamment les régions couvertes par la forêt équatoriale. Les fortes pluies qui s'abattent sur la jungle tropicale en Afrique et en Amérique du Sud contribuent également à lessiver la terre de tout le sodium qu'elle contient.

Dans les régions de haute montagne, les gelées et la fonte des neiges provoquent des fissures du terrain et augmentent l'effet du lessivage des sols chargés en sodium. Hormis quelques plantes qui possèdent la particularité de pouvoir accumuler le sodium contenu dans le sol appauvri, la plus grande partie de la végétation est, comme le terrain, très pauvre en sel.

Les animaux herbivores – le gibier sauvage aussi bien que les bêtes qui broutent dans les prés – pâtissent beaucoup de cette insuffisance en sel qui touche l'écosystème de vastes espaces continentaux. Ce manque de sel se fait aussi sentir chez les omnivores, les primates, les rongeurs, et même l'homme.

Les carnivores ne sont pas confrontés à ce problème parce qu'ils trouvent toujours la quantité de sodium dont ils ont besoin dans le tissu musculaire, les viscères et le sang de leur proie. Les muscles et les viscères en contiennent environ cinquante millimoles par kilo de poids net, ce qui représente environ trois grammes de chlorure de sodium par kilo de viande ingérée. À titre de comparaison, le plasma sanguin en contient cent cinquante millimoles par kilo ou par litre, ce qui revient à 8,7 grammes de chlorure de sodium, par kilo ou par litre également.

L'histoire évolutive de la colonisation des écosystèmes planétaires appauvris en sel et/ou en eau.

La régulation des fluides corporels et l'émergence de l'intention

Le manque de sel sur de vastes étendues du territoire terrestre, tout comme l'éventuelle insuffisance des réserves en eau, met en lumière de manière frappante les problèmes de régulation des fluides corporels. En effet, la capacité à maintenir constants à la fois leur composition et leur volume a été une condition nécessaire à l'émergence de la vie sur la terre ferme. Puis, au cours de l'évolution, sont apparus des mécanismes plus complexes et d'une plus grande sensibilité. En fait, l'une des idées les plus importantes de toute l'histoire de la physiologie nous vient de Claude Bernard, ce génie de la médecine expérimentale, qui disait : « La fixité du milieu intérieur*¹ est la condition d'une vie libre et indépendante. [...] Tous les mécanismes vitaux, aussi différents qu'ils soient, ont pour unique but de maintenir constantes les conditions de la vie dans le milieu intérieur². »

Si l'on situe cette déclaration dans le contexte évolutif, on voit qu'effectivement le développement des organismes unicellulaires à partir des toutes premières formes de vie a été suivi de l'apparition d'organismes multicellulaires dont les cellules étaient organisées en tissus possédant des fonctions particulières. Des organes comme le foie, le cerveau et les muscles, ainsi que ceux qui constituent l'appareil digestif, impliquent l'activité d'agrégats de millions de cellules. Le développement d'un système circulatoire à circuit fermé avec pompage cardiaque a permis la circulation des fluides corporels

1. Les liquides corporels.

2. Claude Bernard, *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme*, tomes I et II, librairie J.B. Baillière et fils, 1859.

autour des cellules de ces tissus particuliers. Les fluides tissulaires transportent les nutriments jusque dans les cellules profondes de la masse organique et évacuent les déchets produits par leur métabolisme. Chez un organisme unicellulaire, ces fonctions sont exécutées à la surface, mais lorsque des millions de cellules se sont rassemblées pour constituer un organe, alors il devient essentiel d'avoir un système organisé permettant la circulation du milieu intérieur par l'intermédiaire de la pompe cardiaque.

Animal	Na	K	Ca	Mg	Cl	HCO ₃
Concentration plasmatique en mmol/L						
Lamproie	120	3.2	2.0	2.1	96	6.4
Requin	200	8.2	3.0	2.0	181	6.0
Truite brune	142	3.5	3.4	1.9	123	7.0
Truite de mer	166	3.5	3.4	–	138	11.0
Grenouille	104	2.5	2.0	1.2	74	25
Iguane	157	3.5	2.7	0.9	118	24
Poulet	154	6.0	5.6	2.3	122	
Cachalot	170	2.6	0.2	2.3	120	
Ornithorynque	165	3.5	5.0	1.7	128	
Échidné	139	5.0	5.6	0.9	104	
Rat kangourou	149	4.6	4.4	2.0	107	
Koala	144	3.6	4.8	3.0	105	
Wombat	138	5.8	5.2	2.1	97	
Wallaby des marais	143	4.8	5.2	1.7	99	
Mouton	157	4.9	4.2	0.7	106	
Homme	143	4.5	4.5	2.0	105	

Tableau 2. Composition du plasma sanguin de diverses espèces animales. La similarité avec l'arbre phylogénétique est évidente.

L'océan primordial

La composition chimique du milieu intérieur et du plasma sanguin (le milieu intérieur circulant de Claude Bernard) qui s'est développée puis perpétuée chez les animaux qui ont évolué ensuite semble refléter celle de l'océan primordial. C'est à cette époque – il y a

quelque cinq cents millions d'années ou plus – qu'est apparu le système circulatoire fermé des métazoaires* ou de nombreux autres organismes cellulaires.

La composition ionique – c'est-à-dire la proportion d'un ion par rapport à l'autre (notamment les ions sodium, potassium, calcium, magnésium, les chlorures, phosphates et bicarbonates) – est en grande partie similaire chez les poissons, les amphibiens, les reptiles, les monotrèmes* (les ornithorynques, en particulier), les oiseaux, les marsupiaux et les mammifères (*tableau 2, ci-contre*). Quand les premiers poissons osseux envahirent les eaux douces des fleuves et rivières formés par le soulèvement de la terre au cours de la période ordovicienne, il y a quelque quatre cents millions d'années, ils durent faire face à un problème chimique majeur. La composition du milieu aquatique dans lequel ils évoluaient ne correspondait pratiquement plus à la composition ionique et aux différentes concentrations en ions du milieu intérieur. L'eau douce des rivières, qui ne contenait aucun des sels présents dans les eaux océaniques, pouvait pénétrer dans leur organisme à travers les écailles, être avalée en mangeant, donc absorbée par l'intestin, et ce phénomène menaçait de diluer le milieu intérieur circulant.

Il faut expliquer ici que les cellules individuelles sont enveloppées d'une membrane semi-perméable qui renferme le noyau contenant le matériel génétique, ainsi que le cytoplasme composé d'eau, de sels dissous, de protéines et de nombreux organites remplissant différentes fonctions, notamment les mitochondries qui servent à produire l'énergie du corps. L'eau peut pénétrer à l'intérieur des cellules et en ressortir, selon la concentration de particules dissoutes de chaque côté de la membrane. Lorsque l'eau douce des rivières pénétrait dans l'organisme et se mêlait au milieu intérieur, les particules dissoutes au sein des cellules aspiraient l'eau et se mettaient à gonfler, entraînant des perturbations dans les processus électriques et chimiques qui sont les fondements de la fonction cellulaire normale. Durant cette période géologique qui a vu l'eau douce des rivières lancer un tel défi à la chimie, l'étape décisive pour l'évolution a été l'apparition du rein avec ses glomérules. Le rein, qui fait passer le sang à travers des millions de petits filtres. L'eau en excès est ainsi éliminée de façon continue, en même temps que les autres déchets du métabolisme. En outre, grâce à ses longs tubules, le rein extrait du filtrat les précieux sels et nutriments du système circulatoire pour les réabsorber et les remettre en circulation dans le sang. Ceux-ci ne sont donc pas perdus – seuls l'eau et les déchets se transforment en urine. Les écailles ont elles aussi contribué à empêcher l'eau douce de pénétrer dans l'organisme du poisson, en même temps que des sécrétions qui rendaient sa peau imperméable.

Au fur et à mesure de l'évolution de la vie animale et avec la migration des amphibiens et des reptiles, qui ont quitté les marais pour la terre ferme, les problèmes de régulation sont devenus à la fois plus importants et différents.

L'évolution des systèmes chargés de faire face à ces problèmes a été une condition nécessaire à la remarquable colonisation de la surface de la terre par diverses espèces animales. Colonisation qui a culminé avec l'apparition des premiers mammifères. Les nouveaux dangers liés à l'environnement étaient la pénurie d'eau et souvent l'insuffisance de sel, principal composant chimique du sang et du milieu intérieur. La nécessité absolue était de maintenir presque constante la quantité d'eau contenue dans l'organisme, afin de permettre le bon fonctionnement du système circulatoire et des nombreux processus métaboliques différents. *Deux chefs-d'œuvre de « l'invention » évolutive sont donc apparus avec la colonisation de la terre ferme. Et tous deux reflètent la genèse du comportement intentionnel.*

La soif

Tout d'abord, il y a eu le développement du mécanisme de la soif, une organisation neuronale qui engendre une émotion primordiale à l'origine d'une intention, celle de rechercher de l'eau, si besoin est. L'organisme perd constamment de l'eau, à chaque expiration, sous forme de vapeur. Il en perd aussi par la peau, ainsi que lorsqu'il sécrète de l'urine pour éliminer les déchets métaboliques. L'eau perdue doit être remplacée. Ce besoin, à l'origine de la soif, est signalé par des récepteurs cérébraux réagissant à l'augmentation de la concentration en sodium dans le sang, qui se produit lorsque les pertes hydriques ne sont pas compensées de manière adéquate. Il existe également un autre type de messages, indépendants du précédent et envoyés par des récepteurs qui mesurent l'élasticité et par conséquent le remplissage des vaisseaux sanguins et lymphatiques, et qui signalent, le cas échéant, une diminution du volume circulatoire. Des voies neuronales distinctes se projettent à partir de ces récepteurs vasculaires vers les centres cérébraux et engendrent aussi la sensation de soif ¹.

1. En un sens, cela procure une double sécurité. Par exemple, les fluides excrétés peuvent contenir certains sels – c'est le cas pour la sueur, notamment. La concentration en sodium de la sueur est plus faible que celle du sang, par conséquent, même si le liquide excrété était de l'eau contenant du sodium en plus faible quantité, la modification du taux de sodium plasmatique n'était pas aussi importante que dans le cas où de l'eau pure était excrétée, dans l'air des poumons par exemple. En revanche, le volume d'eau éliminée était aussi important, c'est pourquoi la seconde ligne de défense, qui se rapporte au volume circulatoire, présente un avantage certain.

Un second mécanisme, complémentaire, de la régulation de l'eau est la mise en œuvre d'un système hormonal qui permet à l'organisme de conserver son capital hydrique en réduisant les pertes liées à l'activité rénale. La concentration sanguine d'une hormone spécifique, qui facilite la rétention d'eau par le rein, augmente alors, à mesure que s'élève le taux de sodium sanguin. Cette hormone spécifique s'appelle l'hormone antidiurétique* ou vasopressine. Elle est sécrétée par l'hypophyse, petite glande située à la base du cerveau. La sécrétion de la vasopressine est régulée par les récepteurs hypothalamiques. Ceux-ci répondent à l'excès ou à l'insuffisance de sodium dans le sang. Il existe également, rappelons-le, des récepteurs de l'élasticité vasculaire qui réagissent au volume sanguin du système circulatoire. Toutefois, comme la perte hydrique est continue, le système circulatoire ne peut la réduire que par l'action des reins. Il lui est en effet impossible de remplacer l'eau perdue. La sensation de soif et la prise d'eau sont les seules façons d'agir dans ce sens.

L'appétit spécifique pour le sel

Autre problème à résoudre, celui du maintien en équilibre constant de la teneur en sodium des liquides circulants. Le problème s'est en effet posé devant l'insuffisance de l'ingestion de sel par la prise alimentaire, susceptible de concerner une grande partie de la planète. La perte de sodium peut se faire par les urines. Chez un certain nombre d'espèces animales différentes, on constate également une déperdition de sodium lorsque l'organisme essaie de maintenir sa température constante. Le sodium est alors évacué dans la sueur, par la bave – lorsque l'animal essaie de réguler sa température par la respiration – et aussi dans la salive qu'il utilise pour se lécher la peau et provoquer ainsi une évaporation qui le rafraîchit. Bien évidemment, la déperdition de sodium liée au contrôle de la température s'accroît au cours de la pratique d'exercices physiques.

Le maintien du taux de sodium est assuré par l'hormone qui le retient, l'aldostérone. Cette hormone est sécrétée par les glandes surrénales, situées chacune au-dessus d'un rein. La production d'aldostérone dans le sang agit sur le rein pour retenir le sodium et réduire sa concentration dans la sueur et les sécrétions intestinales. Elle augmente en conséquence lorsque l'organisme voit sa teneur en sodium diminuer. Si la quantité de sodium contenue dans la nourriture est très faible, l'animal devient beaucoup plus sensible aux conditions environnementales qui provoquent une déplétion* sodique.

Une fois encore, il est évident que, si la rétention de sodium sous l'effet de l'aldostérone est importante, l'existence d'un mécanisme propre à déclencher une augmentation de la consommation de sel quand apparaissent les signes d'un déficit en sodium est, quant à elle, essentielle.

Or, parallèlement à l'évolution d'un rein capable de retenir le sodium se sont développés des mécanismes cérébraux qui ont engendré la faim de sel lorsque l'organisme en manque. Le sodium est essentiel pour la circulation sanguine. Il est également très important d'avoir une concentration normale du cation sodium dans les fluides tissulaires, afin de permettre le bon fonctionnement des tissus spécialisés, et notamment des cellules nerveuses. Lorsque l'organisme manque de sodium, on constate une réduction du volume sanguin et du liquide lymphatique. La pression artérielle chute et l'animal voit ses capacités diminuer : il a du mal à se battre, à voler ou à parcourir de vastes étendues à la recherche de nourriture. Les exemples extrêmes de pathologies susceptibles d'engendrer ces manifestations sont les maladies infectieuses du type de celles qui provoquent des diarrhées aiguës. Ces affections sont effectivement mortelles pour l'homme et ont été répertoriées comme cause de décès chez les grands singes anthropoïdes vivant à l'état sauvage. Chez l'homme, la plus grave est le choléra où les pertes sodiques comme les pertes hydriques sont considérables. La mort peut alors survenir rapidement, à la suite d'un collapsus circulatoire.

Les véritables mécanismes chimiques neuronaux qui génèrent le besoin physiologique de sel mettent en jeu des événements à la fois complexes et fascinants, qui se produisent au sein de cellules cérébrales particulières destinées à créer cet appétit spécifique. Ces cellules, situées à la base du cerveau, dans l'hypothalamus, sont en fait au cœur de la détection du déficit en sodium. Elles « allument » tout un réseau génétiquement « câblé » de cellules nerveuses qui vont trouver comment faire naître un appétit de sel ou une forte envie d'en trouver et d'en ingérer.

L'« allumage » du système peut être déclenché par une baisse du taux de sodium sanguin. Toutefois, comme nous l'avons vu pour la soif, l'élément déclencheur est la diminution du volume circulatoire. Le changement intervenu dans le volume sanguin des grosses veines active un système hormonal complexe, appelé système rénine-angiotensine. L'angiotensine est une hormone qui résulte d'une cascade de réactions chimiques dont la première est la production rénale d'une enzyme, la rénine, agissant sur le précurseur

de l'angiotensine, l'angiotensinogène, sécrété par le foie. L'angiotensine est étroitement liée aux activités cérébrales des différents systèmes de cellules nerveuses qui détectent le besoin de sodium et contribuent à générer l'appétit pour le salé. Nous décrirons ce phénomène un peu plus loin.

Vérification de la carence en sodium chez les animaux sauvages

Pour parfaire l'étude du comportement des éléphants, il aurait fallu, dans l'idéal, avoir la possibilité de prélever des échantillons de sang, d'urine, de salive et de tissu afin de montrer qu'aux diverses époques où les pachydermes se rendaient dans les grottes, leur organisme présentait des signes de carence en sodium. Cependant, pour d'autres espèces d'animaux sauvages, en d'autres points du monde où se trouvaient des pierres à lécher, ces prélèvements ont pu être effectués.

En Australie, dans les Snowy Mountains, région où, rappelons-le, la teneur en sodium de l'herbe est extrêmement faible au printemps et au commencement de l'été, il a été montré que les kangourous et d'autres espèces animales comme les lapins de garenne ont un taux sanguin particulièrement élevé d'aldostérone, l'hormone impliquée dans la rétention du sel. En effet, lorsque l'organisme manque de sodium, la production d'angiotensine, hormone qui agit sur la partie périphérique des glandes surrénales ¹, provoque la sécrétion d'aldostérone et exerce en même temps une action spécifique sur le cerveau, comme nous l'avons dit précédemment. Les urines des animaux ne contiennent presque pas de sodium, voire pas du tout. Or, c'est à ce moment-là que ceux-ci manifestent un solide appétit pour tout ce qui est salé. On constate alors une forte hypertrophie des glandes corticosurrénales, qui sécrètent l'hormone impliquée dans la rétention du sodium, ainsi qu'une modification radicale des conduits salivaires, parce que l'épithélium, la couche cellulaire, qui transporte les ions, est lui-même hypertrophié, du fait que les herbivores sécrètent un volume très important de salive. Une vache, par exemple, sécrète vingt à quarante litres de salive par jour et à mesure qu'elle épuise ses réserves de sodium, elle va tenter de conserver le sel en réduisant

1. Cette structure périphérique est encore appelée glande corticosurrénale (*NdT*).

le sodium contenu dans la salive et en lui substituant du potassium. Le potassium se trouve toujours en quantité suffisante dans l'herbe qu'elle digère. C'est là un superbe exemple d'*adaptation physiologique*. Grâce à cela, l'abondante production de salive peut être maintenue, ce qui permet au processus de digestion des ruminants* de continuer, sans risquer d'être interrompu à cause de la quantité limitée de sodium contenue dans l'organisme. Le réservoir de la salive est le rumen, vaste compartiment de l'estomac où commence la digestion.

L'importance du volume des sécrétions salivaires qui, en temps normal, contiennent du sodium sous forme de bicarbonate et de phosphate permet de constituer un milieu liquide dans lequel s'épanouit une flore riche en micro-organismes qui digèrent la cellulose des végétaux. Sans le changement de composition ionique produit par cette nouvelle et abondante réserve de potassium, l'animal se verrait contraint d'utiliser le sodium contenu dans le sang, dans le liquide tissulaire et dans les os pour pouvoir continuer à digérer. Sa pression artérielle et la nutrition tissulaire en seraient affectées. Le changement intervenu dans l'architecture des glandes salivaires reflète cette modification du mécanisme sécrétoire responsable du transport des ions, à savoir la substitution du potassium au sodium contenu dans la grande quantité de salive.

En réalité, ce mécanisme qui permet à l'animal de faire face à une carence en sodium (c'est-à-dire la modification importante du rapport sodium/potassium dans la salive), et que j'ai découvert chez les herbivores de l'institut Howard Florey en Australie, est le signe d'une *adaptation évolutive possédant une valeur de survie extrêmement importante, car c'est d'elle qu'a dépendu la capacité des ruminants, sauvages et domestiques, à coloniser les vastes régions de la planète dont le sol était pauvre en sodium*. Cette adaptation vient en complément de l'évolution du mécanisme cérébral qui engendre un appétit spécifique pour le salé (*figure 8, ci-contre*).

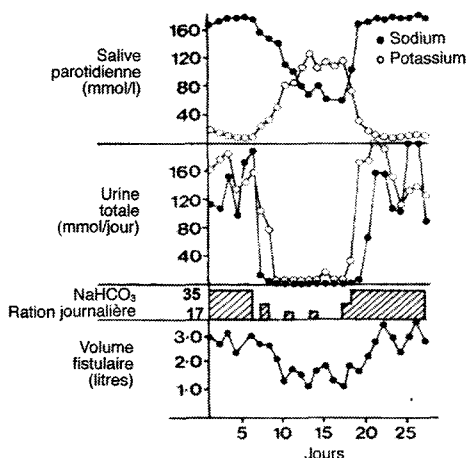


Figure 8. Réactions du gibier sauvage et des animaux en pâture devant le déficit en sodium de certaines régions du globe

Chaque jour, les animaux en pâture produisent de nombreux litres de salive parotidienne pour favoriser la digestion. Ici, il a été procédé à l'extériorisation chirurgicale, chez un mouton, de l'un des deux canaux de Sténon, de façon à pouvoir récupérer le flux salivaire (environ trois litres par jour). L'animal a reçu un apport quotidien de trente-cinq grammes de bicarbonate de sodium pour remplacer le sodium perdu. Quand on suspend cet apport complémentaire, il se produit une carence en sodium. Le sodium salivaire diminue et la concentration en potassium augmente. La quantité évacuée dans les urines est réduite à un niveau négligeable. Les deux ions sont conservés. En fait, l'animal a utilisé le potassium de l'herbe ingérée pour faire fonctionner son appareil digestif. Il est capable de digérer de la même façon lorsque le contenu en sodium des pâturages est négligeable. Ce phénomène se produit à l'intérieur des continents et dans les régions montagneuses. L'hormone responsable, qui favorise la rétention du sodium, est produite par les glandes surrénales.

Ainsi, des études portant sur des régions éloignées du monde ont montré que les éléphants de la forêt tropicale qui entoure le mont Elgon souffrent très probablement d'une carence en sodium, et qu'ils vivent en permanence à la limite de cette situation métabolique, remédiant de temps à autre à leur déficit sodique en se rendant dans les grottes. C'est du moins ce que semblent confirmer à la fois le caractère très spécifique de l'appétit qu'ils manifestent et les analyses de la roche.

Il serait certes possible d'obtenir des informations fort intéressantes sur l'excellente façon dont les éléphants gèrent l'équilibre sodique de leur organisme. Il suffirait de les anesthésier très

légèrement à l'aide d'un fusil hypodermique et de prélever un peu de sang dans une veine de l'oreille, puis d'effectuer des prélèvements de salive et d'urine. Cela serait cependant assez risqué. Des études approfondies du déclenchement de l'appétit pour le salé, réalisées en laboratoire, ont montré qu'il existe une étroite corrélation entre la chimie du sang et le comportement, selon que l'organisme est en état de déplétion ou de réplétion¹. Les éléphants eux-mêmes semblent apporter la réponse par leur comportement et, comme nous l'avons mentionné précédemment, les lapins, les kangourous, les moutons et les bovins des Alpes australiennes manifestent une forte appétence pour le sel. Au printemps et au début de l'été, à l'époque où leur appétit pour le salé est manifeste, on retrouve dans la composition de leur sang et dans leurs tissus les modifications chimiques caractéristiques d'une carence en sodium.

L'aldostérone et l'angiotensine peuvent agir ensemble sur le système nerveux générateur de l'appétence sodique afin d'augmenter l'appétit pour le salé, comme cela a été montré chez les babouins, et lors de la diminution de la teneur en sodium des fluides cérébraux chez les ruminants.

La concentration d'angiotensine dans le sang augmente lorsque l'organisme manque de sodium et la carence sodique a également pour effet de déclencher la production de cette hormone, localement, dans le cerveau. Tous ces changements entraînent une modification de la chimie de l'organisme ainsi que de la charge électrique des groupements de cellules nerveuses spécifiques dans l'hypothalamus. On ne comprend pas encore parfaitement tous les aspects de l'interaction chimique et de la spécificité des régions neuronales impliquées, mais l'on sait déjà qu'une population de neurones bien particulière induit le changement de l'état ionique de l'organisme et y réagit. La stimulation électrique de certaines régions de l'hypothalamus provoque chez l'animal une envie particulière de boire une solution salée, c'est-à-dire que, si on lui donne le choix, il la préférera à l'eau.

On peut émettre l'hypothèse que le déclenchement de l'activité au sein de ces agglomérats de cellules hypothalamiques stimule l'excitation d'autres régions de la partie supérieure du cerveau, notamment dans le paléocortex, une partie du cortex cérébral apparue aux premiers temps de l'évolution et qui comprend le gyrus cingulaire, l'insula et le parahippocampe*. L'activation de ces

1. Déplétion lorsque l'apport sodique est insuffisant, et réplétion lorsqu'il est maximal, lorsqu'il y a « satiété » (*NdT*).

régions corticales, conjointement avec l'excitation hypothalamique première, modifie le courant de conscience de l'animal qui se sent littéralement envahi par une faim de sel. Précisons toutefois que mon hypothèse sur l'implication des aires paléocorticales dans ce processus est encore purement conjecturale. Elle est tirée des études d'imagerie cérébrale, qui ont révélé que, chez l'homme, ces régions du paléocortex, d'origine évolutive ancienne, étaient le siège des mécanismes de la faim et de la soif.

Chez les éléphants, lorsqu'une émotion ou une envie primordiale se manifeste, l'événement neural le plus important qui l'accompagne est probablement l'excitation d'un souvenir codé dans la région hippocampique ¹ – le souvenir de l'endroit où le sel se trouve en abondance, dans la grotte. C'est ainsi que l'on peut voir un ou plusieurs des membres du troupeau se déplacer à travers la jungle pour gagner la montagne et la grotte. Dans leur mémoire est gravé tout l'itinéraire de navigation à l'intérieur de la grotte, dans l'obscurité, ainsi que la nécessité vitale d'éviter la dangereuse crevasse qui se trouve avant le mur. Étant donné que les éléphants restent en groupe et se nourrissent aux mêmes endroits, dans la jungle ils sont nombreux à se trouver en état de déplétion sodique plus ou moins en même temps. Cet état peut provoquer une excitation de la mémoire chez plusieurs d'entre eux, et c'est la matriarche ou un autre vétérane du groupe qui sert de chef de file pour les mener au but.

Autre hypothèse relative au comportement des éléphants

Nous pourrions trouver une alternative éventuelle à cette hypothèse. Les réponses produites dans le cerveau basal en réaction aux modifications chimiques du milieu intérieur, consécutives à l'appauvrissement progressif de la jungle en sodium, seraient « câblées », c'est-à-dire génétiquement déterminées. Les éléphants pourraient alors être considérés essentiellement comme des automates et, au moment de l'excitation des cellules spécifiques de la base du cerveau, se produirait un déclenchement général, non spécifique, de l'appétit. Les éthologues Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen ont décrit ce comportement d'appétence comme étant le premier stade de l'excitation et en même temps l'expression d'un répertoire comportemental instinctif. L'agitation des animaux et l'accroissement de

1. L'hippocampe est une partie du cerveau située dans le lobe temporal et impliquée dans les processus de la mémoire.

la fréquence de leurs déplacements aléatoires relèveraient alors d'un comportement d'appétence général qui les ferait arriver par hasard aux alentours de la grotte de Kitum, par exemple. Le sodium serait l'élément clé dont la carence provoquerait l'état exciteur dans le cerveau basal.

L'un des principaux sels de sodium de la grotte de Kitum se présente sous la forme de sulfate. Il est tout à fait possible qu'une odeur de soufre soit portée par le vent et serve de signal aux éléphants. Selon la direction du vent, on peut la repérer de très loin. Peut-être les éléphants se souviennent-ils que cette odeur de soufre est associée à la présence de sel. Toutefois, ce signal, ou supposé tel, n'explique pas comment les éléphants ont fait, la première fois, pour trouver le sodium dont ils avaient besoin. Cela aurait pu se produire par hasard, à l'époque où la grotte n'était encore qu'une petite indentation sous la lèvre de la coulée de lave. Cette seconde hypothèse n'explique pas non plus comment les pachydermes arrivent à naviguer de manière très précise, dans l'obscurité totale, pour éviter les crevasses et atteindre le mur. Ian Redmond mentionne des expériences récentes au cours desquelles l'utilisation d'un système de positionnement par satellites (GPS) a permis d'observer les déplacements d'un troupeau d'environ quatre-vingts éléphants. C'est probablement là tout ce qui reste du troupeau initial. Les pachydermes parcourent quinze à vingt kilomètres par jour, dans la forêt, mais on peut supposer qu'à plusieurs kilomètres de la grotte ils s'engagent très nettement dans cette direction. Parfois ils s'arrêtent en chemin pour se restaurer. Ian Redmond affirme qu'il n'est pas possible de sentir le soufre dans l'air. Les éléphants passent aussi devant des grottes qu'ils connaissent sans y prêter attention, puis ils se dirigent droit sur celle de Kitum. Un jour, une équipe de la BBC est venue y tourner un documentaire, avec la participation de sir David Attenborough. À peine a-t-elle été installée dans la grotte, avec des lumières infrarouges, que les éléphants, surveillés par la MEEM¹ (l'équipe chargée de la surveillance des éléphants du mont Elgon), ont commencé à faire un chahut monstre dans la forêt de bambous située au bas du volcan, puis ils se sont rapidement mis en route en direction de Kitum, traversant les vallées et longeant les crêtes. L'équipe présente dans la grotte avait été réduite à deux personnes, de façon à déranger le moins possible les éléphants. Il n'y eut qu'un seul jeune mâle à pénétrer dans la grotte et à commencer à extraire le sel de la roche, mais il ne cessa de produire toutes sortes de barrissements. Le

1. Mount Elgon Elephant Monitoring.

lendemain matin, une exploration des environs permit de trouver de nombreuses empreintes toutes fraîches ainsi que des tas d'excréments, au-dessus et en dessous de la grotte. Il était clair que les éléphants s'étaient rassemblés tout autour, mais que, sentant l'odeur humaine, ils n'avaient pas voulu y pénétrer. Le jeune mâle était entré seul (de son plein gré ou poussé par les autres, Redmond s'est posé la question) et il avait émis un barrissement continu, à l'attention de ses congénères restés à l'extérieur. Aucun autre éléphant n'avait pénétré dans la grotte cette nuit-là, mais quelques nuits plus tard ils s'y étaient aventurés à cinq, avec un éléphanteau. Ensuite ce fut le tour de trente autres éléphants, et l'équipe de la BBC put enfin réaliser le film. Les pachydermes avaient fini par accepter la présence d'observateurs inoffensifs, exactement comme ils l'avaient fait lors des premières visites de Ian Redmond. Ce dernier note que la surveillance effectuée par l'équipe de la MEEM révèle que les éléphants possèdent de solides connaissances en géographie. Ils ne sont pas tombés par hasard sur la grotte de Kitum, ni sur les autres grottes qu'ils ont « visitées ». Ils savent où elles sont et quel est le meilleur chemin pour les retrouver – preuve évidente, pense Ian Redmond, qu'il y a là une intention de leur part.

Il me semble que l'existence d'une image mentale dans un esprit conscient et l'exécution d'un plan fondé sur l'expérience passée de ce qu'il convient de faire pour obtenir une gratification ou une récompense quand la faim de sel commence à occuper le courant de la conscience est une hypothèse plus convaincante que celle d'un comportement d'appétence générale faisant intervenir le hasard. En effet, la marche des éléphants commence loin de l'emplacement de la grotte et les animaux suivent des pistes connues, bien avant de se trouver assez près pour détecter « un petit quelque chose dans l'air », une prétendue odeur de soufre ou autre.

On pourrait comparer cette situation à celle d'un animal en pâture dans une prairie à l'intérieur des terres, qui se déshydraterait progressivement lors d'une période de canicule et se déplacerait sur plusieurs kilomètres, en direction d'une source d'eau dont il aurait gardé l'emplacement en mémoire. C'est une situation courante dans les pâturages des régions arides du centre et du nord de l'Australie, où la seule source d'eau possible est bien souvent le puits artésien. Les animaux parcourent ensuite quinze à vingt-cinq kilomètres dans l'autre sens pour retourner paître, et puis, deux ou trois jours après, ils repartent en direction du puits pour aller boire tout leur content. Être capable de se déplacer pour se rendre à une source d'eau distante afin de remédier à un début de déshydratation paraît être un exemple

frappant de l'existence de l'image mentale d'un objectif qui dépasse le cadre de ce que peut engendrer la perception immédiate d'informations sensorielles, surtout si la source d'eau est dans le sens du vent. Certes il est impossible de poser la question à l'animal, mais cette hypothèse a un retentissement considérable sur la démarche évolutionniste. D'une certaine façon, c'est presque la même chose que d'accepter que les animaux puissent faire l'expérience de la douleur. Comme l'a fait remarquer Grover Pitts, pour le profane comme pour le médecin, la douleur est une souffrance *consciente* que ne ressent pas, par exemple, un patient opéré sous anesthésie. Il existe un abîme philosophique entre la définition béhavioriste de la douleur, soit une manifestation de retrait ou d'évitement en réponse à une stimulation chez un animal, vertébré ou invertébré, et la définition anthropomorphique, qui la décrit comme une souffrance consciente, impliquant donc l'existence d'une conscience chez l'animal.

L'histoire naturelle et l'observation du comportement animal sur plusieurs continents et sur plusieurs siècles confirmeraient en grande partie que c'est le caractère dominant du besoin de sel (de chlorure de sodium) dans le comportement des animaux qui justifie leur quête de pierres à lécher – nous l'avons expliqué dans *Hunger for Salt*¹. D'un autre côté, si nous voulons élargir le contexte biologique qui nous sert de toile de fond, précisons que le sodium n'est pas le seul métal susceptible de justifier le passage des éléphants dans les grottes du mont Elgon. Deux autres métaux, le phosphate et le fer, ainsi que d'autres ions minéraux – manganèse, magnésium, potassium et calcium notamment – sont également présents dans les débris de la roche creusée et ingérée par les pachydermes. Ce dernier point soulève d'autres questions relatives à la détermination instinctive de comportements alimentaires qui pourraient jouer un rôle équivalent à celui de l'appétit pour le sel et constituer une motivation supplémentaire pour les éléphants.

L'appétit pour le phosphate et l'ingestion de fer ont des implications sur le comportement des animaux sauvages, et celles-ci sont tout à fait pertinentes par rapport au thème général proposé ici. Elles révèlent notamment un comportement intentionnel ayant pour cible les sources de phosphates, lorsque la concentration plasmatique en phosphate diminue. Des études menées en laboratoire ont permis de mettre au jour quelques-uns des processus impliqués.

1. Derek Denton, *Hunger for Salt : An Anthropological, Physiological and Medical Analysis*, *op. cit.*

DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE EXPÉRIMENTALE

Chapitre VI

LA PHYLOGÉNIE* ET L'ÉMERGENCE DE LA CONSCIENCE PRIMAIRE LA THÉORIE DE GERALD EDELMAN

L'arbre phylogénétique

L'arbre phylogénétique est le cadre dans lequel s'inscrit la présente étude. Dans les chapitres précédents, nous avons décrit le comportement intentionnel des animaux sauvages et les études expérimentales visant à explorer leurs capacités cognitives. Des preuves de l'existence éventuelle d'une forme de conscience chez les animaux inférieurs aux grands singes ont été apportées. Les matériaux présentés n'étaient pas exhaustifs, mais plutôt illustratifs. Nous ne saurions trop conseiller aux lecteurs de se reporter à des ouvrages plus complets et plus approfondis proposant des analyses systématiques des critères spécifiques des comportements conscients, comme celles que l'on peut trouver dans *Animal Minds*, de Donald Griffin. Ce livre est un vaste recueil d'observations. Si la conscience animale a été autrefois un sujet presque tabou, la plupart des neurobiologistes, à l'heure actuelle, acceptent de la voir comme un facteur déterminant du comportement et non plus comme un épiphénomène. Le temps n'est plus où les animaux étaient considérés comme de simples automates.

Manifestement, l'éveil de la conscience a été l'événement par excellence de l'évolution animale, qui a culminé avec la suprématie de l'homme sur son environnement planétaire et spatial. Une question émerge, cependant, de la première partie du chapitre IV, qui traite du comportement animal : jusqu'où faut-il descendre dans l'arbre phylogénétique pour que la possibilité d'un état de conscience soit reconnue ?

Pour le recensement des traces d'un état de conscience à différents niveaux de l'arbre phylogénétique, il est très important de tenir compte des règles de l'analyse évolutive telles qu'elles ont été formulées par Hodos et Campbell ¹. En effet, parmi les vertébrés étudiés, de nombreuses espèces actuelles ne figurent pas dans la lignée évolutive directe qui mène à l'homo sapiens. Ceci s'applique notamment aux téléostéens (ou poissons osseux), qui font partie d'une lignée distincte ayant évolué dans les océans à partir d'un lointain ancêtre que l'on suppose être aussi l'ancêtre des premiers vertébrés qui ont envahi l'eau douce des rivières. De la même façon, les oiseaux ne figurent pas non plus directement dans la lignée humaine. Ils se situent sur une branche issue de celle des anciens reptiles, laquelle a aussi donné naissance à la lignée aboutissant à l'homme. Aujourd'hui, la tortue représente l'ancêtre commun reptilien.

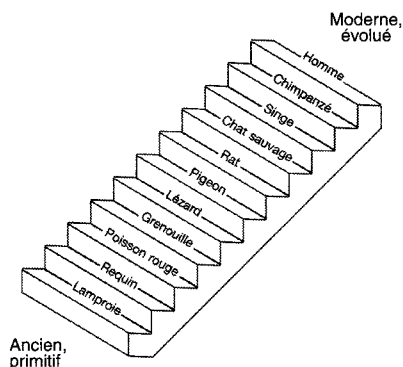


Figure 9. Échelle phylogénétique des vertébrés vue par Butler et Hodos. Les animaux qui figurent au bas de cette échelle sont considérés comme plus anciens, plus « primitifs » et d'une moindre complexité. Cette échelle ne repose en fait sur aucun fondement réel.

Hodos, Campbell et Butler ont construit un diagramme représentatif de l'échelle phylogénétique telle que, disent-ils, ils l'ont imaginée et « sentie » intuitivement, puisqu'elle n'est fondée sur rien de réel (figure 9). Selon leur degré de complexité, les animaux sont placés sur une marche plus ou moins haute de l'escalier. Ce diagramme laisse supposer que l'évolution a suivi l'ordre indiqué et que les animaux apparus plus tôt ont un degré de complexité moindre.

1. « Evolutionary Scales and Comparative Studies of Cognition », in R. Kesner, D. Olton (dir.), *Animal Cognition*, Hillsdale, N. J., Erlbaum, 1990, p. 1-21.

Il renforce l'idée erronée selon laquelle l'évolution s'est faite en une seule lignée aboutissant directement à l'homme. En réalité, l'étude des fossiles montre que l'évolution des vertébrés a suivi de nombreuses voies indépendantes les unes des autres. Les biologistes évolutionnistes ont réalisé un modèle d'*arbre phylogénétique* (figure 10) qui n'établit aucune hiérarchie. Les oiseaux ne se trouvent ni en dessous ni au-dessus des mammifères, mais simplement sur une branche différente. La construction de l'arbre est multilinéaire. Les lignes généalogiques rayonnent à partir d'une origine commune. Des lignées différentes évoluent en parallèle, simultanément et indépendamment les unes des autres, et l'arbre dépend de données réelles, non de la complexité de la fonction biologique. Comme il n'a pas été tenu compte de la dimension temporelle, différentes étapes de l'évolution au sein des diverses lignées peuvent se trouver en regard et sembler dater de la même période.

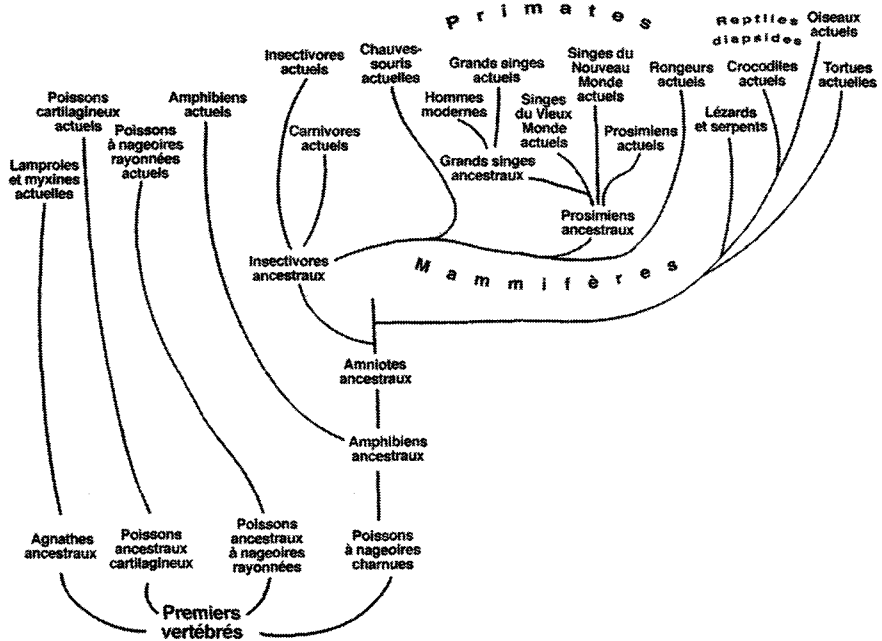


Figure 10. Représentation correcte d'un arbre évolutif. Dans cet arbre phylogénétique des vertébrés, aucune hiérarchie n'a été établie. Les animaux qui se situent en bas de l'arbre sont d'origine plus ancienne que ceux des branches supérieures. Les oiseaux ne se trouvent ni en dessous ni au-dessus des mammifères, ils sont simplement sur une branche différente. La progression de l'évolution n'est pas indiquée sur ce diagramme.

Il s'ensuit que la conscience en tant que propriété fonctionnelle du tissu neuronal est susceptible d'avoir évolué dans des directions divergentes, sous l'effet d'irradiations différentes, au cours du développement de la diversité du vivant. À cet égard, encore une fois, nous remarquons les variations importantes entre les masses de neurones des différentes espèces. Il ne semble pas y avoir de relation simple entre la taille du cerveau et la diversité comportementale. George Gabor Miklos, directeur de recherche à l'Institut de neurosciences de La Jolla, a fait état d'une opinion généralement répandue selon laquelle plus il y a de gènes, de cellules types, de neurones, de synapses, d'arborisations dendritiques et axonales et de cellules gliales, plus la complexité morphologique et comportementale est importante. Or, dit-il, bien des preuves viennent infirmer cette croyance. Parmi les nombreux exemples donnés, il cite notamment le fait que 95 % des noyaux (des groupes de neurones anatomiquement distincts et localisés à des endroits particuliers) que l'on trouve chez le rat se trouvent également dans le cerveau humain. Le nombre de neurones observés chez les tout petits primates comme les ouistitis pygmées (qui mesurent moins de dix centimètres, ne pèsent que cent soixante-huit grammes et ont un volume cérébral d'un centimètre cube et demi seulement) est plus faible, dans un rapport de presque deux ordres de grandeur, que chez le chimpanzé, et cependant les caractéristiques du comportement de ces petits primates sont largement comparables à celles du grand singe. En outre, il est possible que des animaux « plus simples » aient évolué plus tardivement que d'autres plus complexes.

Si le concept de *scala naturae*, la « grande chaîne des Êtres », suggère que la performance varie en fonction de la position occupée dans l'échelle, l'arbre phylogénétique, lui, libère le scientifique comportementaliste de l'obligation d'affirmer que les amphibiens feront toujours moins bien que les reptiles, que les mammifères surpasseront toujours les oiseaux, et que les primates se distingueront toujours des autres mammifères. Hodos et Campbell citent l'exemple des oiseaux dont l'histoire évolutive totalement indépendante de celle des mammifères donnerait toutes les raisons de penser qu'ils ont pu développer par eux-mêmes des capacités supérieures à celles que l'on rencontre chez certains mammifères. Aux allégations selon lesquelles les oiseaux se situeraient en dessous de ces derniers, les deux biologistes rétorquent que, sur bien des plans, ils ont atteint le même niveau que les primates. Par exemple, ils constituent la seule espèce réellement bipède, à part l'espèce humaine. En outre, à l'instar des primates, ils ont une organisation sociale complexe, disposent d'un répertoire de communication vocale très diversifié et sont très présents et très atten-

tifs envers leur progéniture. Les oiseaux utilisent des outils, obtiennent d'excellents résultats aux tests de mémoire et ils ont une vue et une perception visuelle exceptionnelles. Combien de mammifères « inférieurs » ou de mammifères non primates supérieurs peuvent-ils s'enorgueillir des mêmes capacités ? Enfin, pourquoi les alligators n'auraient-ils pas le même rang que les oiseaux puisqu'ils font preuve de la même attention parentale, définissent également leur territoire et le défendent à force de vocalisations et de menaces ? Les habitants du nord de l'Australie savent que les crocodiles ont une bonne mémoire des endroits où ils peuvent trouver de la nourriture.

Toutefois, les spécialistes responsables des parcs naturels du nord de l'Australie ne croient pas aux histoires que l'on raconte sur des crocodiles qui observeraient pendant un certain temps une personne venir tous les jours au même endroit, sur la rive, et qui s'en approcheraient chaque jour davantage, ne montrant que les yeux, pour finir par se précipiter sur elle et s'en emparer. Un tel comportement, si sa réalité était établie, supposerait l'existence d'un objectif et d'un plan d'action, mais pour le moment les spécialistes ne confirment pas ces idées « folkloriques ».

Les espèces descendantes ont souvent subi d'importantes modifications par rapport aux espèces ancestrales. Au plan génétique, il ne faudrait pas considérer les descendants vivants de lignées ancestrales comme des « fossiles vivants ». Est-ce qu'une plus grande complexité de la morphologie ou du fonctionnement implique nécessairement un progrès ou une amélioration ? W. Hodos et C. Campbell citent le cas intéressant de l'évolution du cœur chez les vertébrés. Selon eux, en utilisant l'échelle évolutive, il serait possible de construire une suite de rangs fondés sur le nombre de cavités cardiaques : il y aurait (1) les poissons, (2) les amphibiens et (3) les amniotes* (c'est-à-dire les reptiles, les oiseaux et les mammifères). Au rang (1) la nouveauté évolutive serait l'apparition d'un cœur à deux cavités, au rang (2) celle du cœur à trois cavités et au rang (3) l'innovation serait le cœur à quatre cavités. De toute évidence, on assiste là à une augmentation du degré de complexité, et il s'agit ostensiblement d'un progrès. Toutefois, il s'avère que ce n'est pas une suite « historique ». La division du cœur en quatre cavités semble être apparue chez les rhipidistiens, poissons à nageoires charnues ancêtres des amphibiens (les grenouilles par exemple). Le cœur à trois cavités, au lieu de se présenter comme le précurseur du cœur à quatre cavités, est en fait *un dérivé* de ce dernier. Cela est dû au fait que les amphibiens respirent obligatoirement par la peau, en même temps que par les poumons. Comme leur peau permet des échanges gazeux efficaces, le retour veineux des membres vers le cœur est bien oxygéné. En conséquence,

le maintien d'une séparation entre le sang du retour veineux et le sang en provenance des poumons ne présentait aucun intérêt.

La réflexion majeure qui émane de tout ce qui précède est que l'arbre phylogénétique produit de nombreuses lignées et des morphologies diverses. Des lignes différentes ont évolué à partir des formes ancestrales et elles représentent la continuité de l'arbre. En conséquence, dans la mesure où l'organisation neuronale et la fonction cérébrale présentent de nombreux aspects distincts, *il est tout à fait concevable que des formes de conscience différentes aient pu évoluer.*

La théorie de Gerald Edelman sur l'émergence de la conscience primaire : le développement du cerveau

Au long des pages qui vont suivre, j'aurai fréquemment l'occasion de manifester ma gratitude envers Gerald Edelman, qui a été, avec ses collaborateurs et en particulier Giulio Tononi, le véritable animateur, à bien des égards, du débat analytique sur l'émergence de la conscience primaire.

Je commencerai par présenter quelques points essentiels de son analyse sur le développement du cerveau, qui ont servi de toile de fond à l'élaboration de ses idées sur l'émergence de la toute première conscience ¹.

La théorie de Darwin, qu'Edelman juge « la plus importante, au plan idéologique, de toutes les grandes théories scientifiques », tourne autour de l'idée que les variations entre les individus d'une même population constituent le point de départ d'une compétition et d'une sélection naturelle. Les individus les mieux adaptés sont ceux qui vont se reproduire. Ce processus permet d'engendrer continuellement la diversité au sein d'une même population. Edelman applique cette notion de population à l'étude du développement du cerveau, et il appelle cela le *darwinisme neuronal*.

Sa théorie repose sur trois principes fondamentaux :

1. Au tout début du développement de l'individu, l'agencement anatomique du cerveau est commandé par des forces

1. Gerald Edelman a publié toute une série d'ouvrages sur le sujet, notamment *Neural Darwinism, the Theory of Neuronal Group Selection, The Remembered Present, a Biological Theory of Consciousness*, et deux autres ouvrages traduits en français : *Biologie de la conscience* (Odile Jacob, 1994) et *Comment la matière devient conscience* (Odile Jacob, 2000), écrit en collaboration avec Giulio Tononi.

génétiques. Toutefois, c'est la sélection somatique qui va déterminer la connectivité des synapses dès les premiers stades du développement embryonnaire. Par « somatique », il faut entendre *les divers événements qui surviennent au cours du développement spécifique de l'individu*. Il s'agit de ce qui se produit à l'intérieur de l'organisme d'un individu au cours de sa vie. Les événements somatiques peuvent être de très courte durée – de l'ordre de quelques secondes – ou au contraire s'étaler sur une très longue période.

Au cours de la période de développement qui suit la naissance, l'intensité et la fréquence des événements qui contribuent à déterminer la sélection somatique des voies neuronales augmentent. Durant la période de croissance et de développement, les neurones individuels développent des milliers de ramifications. Chez un individu donné, on constate une extrême variabilité des connexions. Il en résulte un répertoire immense et varié de connexions neuronales. Les neurones peuvent aussi renforcer ou affaiblir leurs connexions synaptiques en fonction de leur activité électrique individuelle. Edelman dit volontiers que « les neurones qui projettent ensemble se connectent ensemble ¹ ». Autrement dit, ces neurones-là sont étroitement reliés.

2. Tout au long de la vie, un processus de sélection synaptique résultant de l'expérience comportementale va se produire au sein des populations de neurones. En d'autres termes, l'organisation neuronale du cerveau et les circuits fonctionnels que sous-tend la sélection synaptique sont façonnés par l'expérience.

3. Le troisième principe de la théorie d'Edelman concerne le processus de réentrée, qu'il décrit comme tout à fait différent de la rétroaction. Ainsi, on parlera de rétroaction, ou rétrocontrôle, dans le cas d'une seule boucle fixe de connexions réciproques – pour un message d'erreur, par exemple, qui sera renvoyé vers le système de contrôle afin que celui-ci modifie son activité. En revanche, Edelman voit le processus de réentrée comme un moyen de parvenir à la synchronisation de l'activité de groupes neuronaux dans différentes cartes cérébrales. Grâce à cela, les groupes neuronaux sont reliés entre eux pour former des circuits capables de produire un signal sortant à la fois cohérent et contemporain. Pour

1. *A Universe of Consciousness : How Matter Becomes Imagination*, New York, Basic Books, 2000.

Gerald Edelman, il s'agit du mécanisme principal qui va permettre la coordination spatiotemporelle de divers événements sensoriels et moteurs. Un très bon exemple de ce processus de réentrée serait celui de la vision. Ainsi, une propriété d'un objet, perçue dans une carte du cerveau – sa couleur, par exemple – pourrait être reliée à une autre, celle impliquant un mouvement, par exemple.

Sa théorie générale, Edelman l'a appelée la théorie de la sélection des groupes neuronaux (TSGN).

Parallèle avec la formation des anticorps

Il est possible d'établir un parallèle, souligne Edelman, avec la théorie de la sélection clonale proposée par sir MacFarlane Burnet, lauréat australien du prix Nobel de médecine. Selon Burnet, l'organisme d'un individu possède la capacité de fabriquer un vaste répertoire de molécules d'anticorps revêtant chacune une forme différente à l'endroit de son site de liaison à l'antigène (ou molécule étrangère, « exogène »). Cela se passe avant toute rencontre avec un élément étranger (exogène) comme les bactéries ou les virus, pour prendre les exemples classiques. Ainsi, lorsque la molécule étrangère d'une bactérie ou d'un virus s'introduit dans l'organisme, elle est confrontée à une population de cellules qui possèdent chacune un anticorps différent à sa surface. La molécule étrangère se lie alors aux cellules qui portent des anticorps dont les sites de liaison correspondent plus ou moins à leur forme. La fixation de l'antigène à l'anticorps correspondant provoque la prolifération de la cellule porteuse (le lymphocyte) par une division en chaîne. Ainsi se forme rapidement un clone, progéniture de la cellule, avec des anticorps présentant la même forme et la même spécificité de liaison. La population de lymphocytes se trouve ainsi modifiée par un processus de sélection. C'est ce que l'on appelle *la sélection clonale, un processus qui fait la distinction entre les molécules étrangères à l'organisme (exogènes) et celles qui lui sont propres (endogènes)*.

Gerald Edelman et Rodney Porter ont analysé la structure des anticorps. Ils ont tous deux reçu le prix Nobel de médecine en 1972 pour leurs découvertes dans ce domaine. Il a ainsi été démontré que les chaînes polypeptidiques (les protéines) des anticorps possèdent des domaines constants mais également des domaines variables qui diffèrent selon le type de molécule et dont certaines régions constituent les sites de liaison à l'antigène. Cette diversité des domaines variables

est engendrée de manière somatique, au cours de la vie d'un individu, dans les lymphocytes de l'organisme. Selon Edelman, ce processus impliquerait une sorte de brassage, au sein de chaque lymphocyte, du code génétique spécifiant les régions variables des anticorps susceptibles de se lier un jour à l'antigène. Ainsi le système immunitaire est-il un système de reconnaissance relatif. En outre, la diversité somatique créée dans les régions variables peut permettre à l'organisme de reconnaître une structure qui ne s'est encore jamais présentée dans l'histoire biologique de la planète.

Globalement, nous dirons que l'essentiel de la théorie d'Edelman réside dans le fait que la fonction cérébrale, notamment celle que l'on désigne par le terme « esprit », est apparue au cours de l'évolution comme la résultante de deux processus de sélection : la sélection naturelle et la sélection somatique.

L'émergence de la conscience primaire

Pour exposer les idées d'Edelman, je resterai très proche du langage que lui-même a utilisé pour exprimer sa pensée.

Le neurobiologiste américain affirme que c'est le développement, au cours de l'évolution, de la capacité à créer une « scène » mentale, qui a entraîné l'apparition de la conscience primaire. Il définit celle-ci comme une aptitude à construire une scène mentale intégrée dans le présent sans avoir à recourir au langage ni à un véritable sentiment de soi. On trouve cette forme de conscience chez les animaux dont certaines des structures cérébrales sont semblables aux nôtres. La conscience d'ordre supérieur, dont l'homme est un parfait exemple, présuppose la coexistence de la conscience primaire et implique celle d'un sentiment de soi. Cette aptitude à la conscience de soi a été décrite de bien des façons, comme étant, par exemple, une « intériorisation de la conscience » (Hughling Jackson), ou la capacité de rendre l'esprit « sujet et objet de lui-même » (Isiah Berlin), ou encore comme le fait d'avoir conscience d'être conscient de quelque chose.

Selon Gerald Edelman, notre conscience primaire se présente comme un « tableau » ou une « image mentale » d'événements en cours et classés par catégories. La caractéristique essentielle de ce processus est qu'il est généré par des récepteurs à distance. Par « récepteur à distance », il faut généralement entendre les capacités sensorielles qui détectent ce qui arrive loin de l'enveloppe tégumentaire de l'organisme, c'est-à-dire en dehors de lui – les yeux pour le processus visuel, les oreilles pour l'ouïe, le nez pour l'odorat.

L'élément clé qui intervient dans la création d'une « scène » mentale est la catégorisation perceptive. Pour Edelman, il s'agit du processus par lequel une pléthore de signaux en provenance de l'extérieur à un instant donné – et qui ne sont pas nécessairement unis par des liens causaux ou physiques – sont découpés en signaux utiles à une espèce en particulier.

La perception est définie comme la discrimination d'un objet ou d'un événement grâce à une ou plusieurs modalités sensorielles qui les extraient du flux d'entrée situé en arrière-plan. Il y a sélection d'un seul élément, distingué parmi d'autres.

La catégorisation est un processus qui permet à un individu de traiter des objets ou des événements non identiques comme des équivalents. L'individu doit ensuite opérer une généralisation en se fondant sur la catégorie en relation avec l'action envisagée. À cette analyse, Edelman et Tononi ont ajouté la notion de « concept », renvoyant à une combinaison de catégorisations perceptives différentes destinées à construire un « universel ». Cet « universel » refléterait l'abstraction de certaines caractéristiques communes.

Un exemple convaincant de ce point de vue théorique sur l'apprentissage du concept nous a été fourni par les études de Richard Herrnstein et de ses collaborateurs sur des pigeons, auxquelles nous avons fait référence dans l'introduction et qui illustrent parfaitement cette idée. Des oiseaux affamés apprenaient à donner un coup de bec à une diapositive en couleurs sur laquelle figurait un être humain, pour obtenir en récompense l'ouverture d'une trémie. Au cours de l'expérience, lorsque les pigeons ont commencé à retrouver plus souvent les photos qui montraient une silhouette humaine, on leur a présenté une nouvelle série de diapositives, complètement différente, et cette fois, les oiseaux ont encore bien mieux réussi (dans 70 à 80 % des cas). Se fondant sur cette étude et sur d'autres, similaires, qui ont suivi, Herrnstein pense que les animaux ont une prédisposition à former des concepts généraux et complexes. Dans le cas présent, les pigeons avaient appris à constituer des catégories, et le concept qu'ils avaient développé était l'association de ces catégories avec la nourriture. Herrnstein note également que, dans la nature, la variabilité et la flexibilité sont la règle et prévalent sur la reproductibilité et sur le définitif. Les écureuils apprennent bien à trouver les glands, mais ceux-ci sont de taille variée, et ils ont des formes et des couleurs différentes, et c'est la même chose pour les chênes. Les souris, elles, apprennent à se méfier des maisons et des cours de ferme où rôdent les chats, même si aucun chat ne ressemble à un autre.

Gerald Edelman voit la catégorisation perceptive et le contrôle du mouvement comme des processus fondamentaux du système nerveux des vertébrés.

Pour Edelman comme pour Tononi, à un moment de l'histoire de l'évolution, qui a correspondu approximativement à la transition entre les reptiles et les mammifères d'une part, et les reptiles et les oiseaux d'autre part, il est apparu un nouveau réseau de connexions anatomiques dont l'importance a été déterminante.

« La conscience primaire est apparue au cours de l'évolution lorsque, par le biais de l'émergence de nouveaux circuits introduisant un processus de réentrée, les aires cérébrales postérieures impliquées dans la catégorisation perceptive ont été reliées de façon dynamique aux aires antérieures responsables de la mémoire fondée sur des systèmes de valeur. Grâce à cela, il a été possible à l'animal de construire un présent remémoré – c'est-à-dire une “scène” mentale qui lie, de manière adaptable, les imprévus surgis de son environnement immédiat ou de son imagination à l'histoire passée d'un comportement orienté par son système de valeur ¹. »

Ces circuits réentrants dérivés du processus évolutif sont mis en œuvre par l'intermédiaire de plusieurs grands systèmes de fibres cortico-corticales reliant la partie postérieure du cortex à la partie antérieure. Les régions cérébrales postérieures susceptibles d'être impliquées seraient en grande partie celles qui sous-tendent la vision. Des connexions réciproques reliant le cortex aux noyaux thalamiques spécifiques, notamment le noyau réticulé* et les noyaux intralaminaires, sont également essentielles à la mise en œuvre des circuits réentrants. Le thalamus est constitué d'une masse importante de groupes nucléaires, située en dessous du cortex. Il se trouve dans la partie supérieure du diencephale*, entre le mésencéphale et le cortex (*figures 11a-e, p. 186-188, et 29, p. 262*). La transmission de la plupart des entrées vers le cortex se fait par l'intermédiaire des synapses du thalamus. Entre autres choses, celui-ci sert de grand centre relais pour le trafic sensoriel en provenance des récepteurs situés dans les diverses parties de l'organisme ainsi que pour les faisceaux ascendants transportant les influx nerveux depuis le tronc cérébral et le mésencéphale, et notamment depuis la formation réticulée. Le thalamus est présent chez les reptiles.

Les noyaux thalamiques intralaminaires envoient des projections diffuses à la plupart des régions du cortex. C'est l'interaction, par le

1. *Comment la matière devient conscience, op. cit.*

biais du processus de réentrée, de toutes ces structures thalamocorticales et de leurs connexions réciproques qui va donner lieu à la création d'une « scène » mentale.

Revenons maintenant à la théorie de Gerald Edelman.

Chez un animal en mouvement, l'entrée parallèle des signaux provenant des modalités sensorielles engendre des corrélations réentrantes entre les différents complexes de catégories perceptives liées à des objets et à des événements. Edelman dit que l'émergence de ces corrélations est régie par *l'activité des systèmes de valeurs de l'animal, qui tient compte des souvenirs de récompense ou de punition liés à son expérience passée*. La mémoire à court terme, fondamentale pour la conscience primaire, reflète les expériences antérieures de catégorisation et de conceptualisation. Ainsi l'aptitude à construire une scène consciente repose-t-elle sur la capacité à construire, en quelques fractions de secondes, un présent « remémoré ». Selon Edelman, « l'expérience perceptive (phénoménale) naît des corrélations établies par une mémoire conceptuelle au sein d'un ensemble de catégorisations perceptives en cours. La conscience primaire serait donc une sorte de présent *remémoré*¹ ».

Dans son analyse, l'idée prédominante est que l'on connaît maintenant de manière assez approfondie les structures du cerveau humain nécessaires et suffisantes pour engendrer le processus conscient. *La présence de ces structures cérébrales chez un animal qui montre un comportement immédiat avec échanges de signes ou références symboliques justifie, sur le plan anatomique, que l'on prenne pour hypothèse de travail l'existence d'une forme de conscience chez cet animal. En d'autres termes, les données anatomiques s'accordent tout à fait avec les données comportementales incluant la preuve de l'existence d'une intention.*

Dans un article intitulé « Building a Picture of the Brain » et publié dans la revue *Daedalus* (journal de l'Académie américaine des arts et des sciences)², Edelman émet l'hypothèse qu'un animal doté seulement de la conscience primaire serait néanmoins capable de créer une « image mentale », une scène. Cette affirmation se fonde en partie sur la possibilité d'une catégorisation perceptive immédiate et multimodale en temps réel, déterminée par la succession d'événements réels dans l'environnement de l'animal. Pour Gerald Edelman, cet animal possède une individualité biologique,

1. *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of the Mind*, op. cit., p. 120.

2. 127: 37-69, printemps 1998.

mais il n'a pas de concept de soi. Il est, certes, capable de se remémorer le présent, mais non de conceptualiser le passé ou le futur.

Cette dernière idée peut sembler discutable, en ce sens que, si l'on concède à l'animal la faculté de se remémorer le présent à la faveur des expériences de récompenses et de punitions qu'il a pu avoir par le passé, comme nous l'avons expliqué précédemment, l'intérêt de la possession de cette faculté serait la présence, par ailleurs, d'une intention pertinente accompagnée, par exemple, d'une recherche spécifique déterminée, à un degré plus ou moins grand, par la mémoire. Toutefois, eu égard à la question que nous étudions, qui est celle de la toute première émergence de la conscience primaire, nous pouvons nous demander comment ce processus pourrait être favorisé par la mémoire catégorielle et axiologique (la mémoire des catégories et des valeurs) de l'animal et par son histoire passée « acquise », si cette dernière n'a pas renfermé, au préalable, une expérience consciente.

Revenons-en à l'hypothèse avancée par Edelman, selon laquelle l'animal doté d'une conscience primaire n'aurait pas de « concept » du passé ni du futur. Ces concepts ne sont apparus dans le processus évolutif que lorsque les capacités sémantiques ont elles aussi émergé – peut-être, au plus tôt, chez les précurseurs des hominidés. Il ne fait guère de doute que la conscience d'ordre supérieur s'est épanouie lorsque sont apparues les facultés linguistiques chez les précurseurs de l'homo sapiens. Le langage a permis la description des sentiments et la référence à des symboles. Toutefois, la possibilité de l'existence d'une intention semble être implicite dans certains éléments du concept edelmannien de la « scène ». En d'autres termes, l'intention serait une propriété intrinsèque de l'« image mentale » qu'il postule. En termes de survie, l'avantage présenté par l'émergence de la capacité à créer une scène dépendrait dans une certaine mesure de l'action ou de l'intentionnalité implicite.

On pourrait soutenir que l'hypothèse selon laquelle la conscience primaire serait apparue avec la catégorisation de différentes parties du monde, distinctes les unes des autres et non reliées de façon causale (mais corrélées, de façon à former une scène mentale), correspond à un stade plus avancé de l'histoire de l'évolution qu'une émotion primordiale comme la soif, la douleur ou la faim. Il est cependant évident, aux yeux d'Edelman, que le toit optique est une caractéristique anatomique majeure des premières formes de vie, notamment chez la lamproie, l'alligator, le requin et le pigeon. Le toit optique (le tectum) reçoit l'influx du nerf optique et, chez de

nombreux poissons, il occupe plus de place que les hémisphères cérébraux.

À propos des tout premiers développements phylogénétiques, Ann Butler souligne que les yeux groupés par paires et au moins quelques-unes des parties de l'hypothalamus et de l'épithalamus (la région de la glande pinéale) sont apparemment présents chez les premiers craniates qu'elle appelle les « céphalates ». Les yeux des craniates sont apparus à partir d'une excroissance de la ligne médiane qui s'est ensuite divisée pour former une paire d'évaginations optiques bilatérales. Leur relais jusqu'au tectum serait un homologue du mésencéphale. Ann Butler affirme que le système nerveux périphérique, notamment le système olfactif, et également le télencéphale, ont évolué assez tôt, mais plus tardivement que le diencéphale et le mésencéphale. En d'autres termes, les yeux groupés par paires et l'hypothalamus sont antérieurs à la crête neurale, c'est-à-dire au développement du système nerveux périphérique dérivé des placodes neurogéniques. Le télencéphale se serait rajouté après coup, comme ultime relais supplémentaire, rostral, de ces voies sensorielles.

En outre, on notera que, chez la pieuvre, les lobes optiques comportent un nombre de neurones bien plus important que le lobe vertical, fait qui tendrait à souligner le caractère dominant du processus visuel chez cet animal primitif. Il est vrai cependant que la pieuvre se situe sur une ligne d'évolution distincte de celle qui mène aux mammifères.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, des formes de conscience différentes, marquant l'apogée de l'intégration fonctionnelle d'agréats de neurones, ont peut-être émergé de façon disparate dans l'arbre phylogénétique. Edelman formule une hypothèse : étant donné que la conscience est peut-être composée d'expériences phénoménales telles que les images mentales, si les ectothermes (animaux à sang froid) dotés d'un cortex primitif possédaient une conscience primaire, celle-ci serait extrêmement limitée, du fait que leurs systèmes de valeurs et leur mémoire catégorielle et axiologique ne bénéficient pas d'un environnement biochimique suffisamment stable pour établir des liaisons adéquates avec un système susceptible d'entretenir une forme de conscience. Et Edelman ajoute : « Les serpents y ont droit [toutefois ce n'est pas certain, cela dépend de la température], mais pas les homards. Si des études complémentaires viennent confirmer cette hypothèse, alors l'apparition de la conscience remonte à quelque trois cents millions d'années ¹ » Si l'on se réfère à la physiologie comparative contemporaine, la prise

de boisson remonte aussi loin, mais la transition entre ce qui n'était peut-être qu'une activité réflexe et ce qui a pu devenir intentionnel pourrait bien avoir été à l'origine de la colonisation de la terre ferme par les vertébrés. La faim pourrait être plus primitive encore et remonter beaucoup plus loin dans l'arbre phylogénétique.

La synthèse des connaissances contemporaines en neuroanatomie et en neurophysiologie, que Gerald Edelman a incluse dans sa théorie de l'émergence de la conscience primaire, est un exercice passionnant, convaincant, inventif et probablement susceptible de refléter les traits caractéristiques fondamentaux des fonctions émergentes du cerveau des premiers vertébrés.

Récemment, Edelman a élaboré sa théorie, pour y ajouter, dans une certaine mesure, l'idée que j'ai moi-même proposée, à savoir que les tout premiers éléments de la conscience pourraient avoir impliqué les instincts destinés à maintenir l'homéostasie (l'équilibre du milieu intérieur). Cela rejoint son principe essentiel selon lequel la « création d'une scène » mentale, accompagnée de catégorisations perceptives dans les parties postérieures du cerveau, est connectée de façon réentrante avec les systèmes frontaux responsables de la mémoire catégorielle et axiologique. Désormais, l'hypothèse soutenue par Edelman est que « le noyau dynamique reçoit en permanence une série d'entrées multiples provenant des systèmes organiques et cérébraux qui interviennent dans le comportement moteur et le contrôle homéostatique. Ces connexions entrantes ne sont pas seulement les plus primitives, ce sont aussi celles qui se répètent le plus souvent, et elles constituent le fondement de la subjectivité ou des aspects autoréférentiels de la conscience ».

1. *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of the Mind*, op. cit., chapitre XI.

Chapitre VII

L'ORIGINE DE LA CONSCIENCE PRIMAIRE : LA THÉORIE DES INTÉROCEPTEURS

Théorie des intérocepteurs

Ma théorie personnelle est que la conscience primaire est issue des émotions primordiales. Les exemples typiques d'émotions primordiales sont le besoin d'air, la soif, la faim, l'appétit pour des sels minéraux spécifiques tel le sodium, les sensations provoquées par des changements intervenus dans la température centrale interne et la température cutanée, et la douleur. L'envie de dormir que l'on ressent d'une manière impérieuse après une longue privation de sommeil est un autre exemple, tout à fait comparable, de l'envahissement de la conscience par une émotion primordiale générée de l'intérieur. Rien d'autre ou presque ne peut aller contre cette envie qui supprime tout le reste. De la même façon, une vessie trop pleine que l'on veut soulager à tout prix provoque une sensation voisine de la douleur, tout comme la distension du rectum peut avoir des effets extrêmement pénibles.

Cette théorie est une alternative à celle de Gerald Edelman, pour qui la conscience primaire est née de la capacité à créer une « scène » mentale grâce à des récepteurs à distance, comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent. Ici, nous allons développer l'idée que la toute première conscience est venue des émotions primordiales suscitées par des détecteurs chimiques et des récepteurs internes – et pour certains superficiels – qui ont provoqué une sensation impérieuse et une intention compulsive, signalant que l'existence même de l'organisme était immédiatement menacée. Le contrôle des systèmes végétatifs fondamentaux est le fait d'une

organisation neuronale génétiquement programmée et concentrée dans les aires cérébrales d'origine évolutive ancienne. Les régions impliquées sont le rhombencéphale (le cerveau postérieur), qui comprend notamment le cervelet, mais aussi le mésencéphale et le diencephale, où la formation réticulée et les noyaux thalamiques jouent un rôle essentiel, et enfin les aires phylogénétiquement anciennes du télencéphale (le cerveau antérieur), c'est-à-dire l'allocortex (structure qui comporte trois couches cellulaires) et le cortex transitionnel (à cinq couches). Ces structures incluent notamment les gyri cingulaires antérieur et postérieur, le gyrus parahippocampique et l'insula ¹. Les aires associatives du cortex – qui font partie de l'isocortex (frontal, pariétal, occipital et temporal) – sont des structures à six couches.

Les régions mésencéphaliques contrôlent les mécanismes élémentaires de l'excitation et du sommeil. Ainsi, la sensation accablante que l'on éprouve après une longue privation de sommeil, et qui s'accompagne d'une envie de dormir irrépressible, peut être considérée comme une émotion primordiale.

Le système limbique

Nous analyserons plus loin, dans le chapitre IX, les résultats de la neuro-imagerie du mécanisme de la soif, de son déclenchement, de la progression de la sensation et de son étanchement. Nous verrons que le système limbique et les régions inférieures du cerveau humain sont fortement impliqués dans ce processus, mais il convient d'abord de situer le contexte.

L'expression « cortex limbique » a été introduite par le grand anatomiste français Paul-Pierre Broca, en raison de sa forme en anneau. Le cortex limbique se situe à la surface médiale du cerveau, autour du corps calleux qui relie les deux hémisphères cérébraux. Le gyrus cingulaire, l'insula, l'hippocampe* et leurs principales connexions avec le

1. Le système limbique qui inclut ces structures comporte également d'autres régions, comme le gyrus denté (gyrus dentatus) et les cortex olfactifs primaires, qui comprennent notamment le cortex piriforme (le rhinencéphale), et font partie de l'allocortex. Le système limbique intègre aussi les noyaux du complexe amygdalien, structure corticale majeure impliquée dans l'émergence des émotions primordiales. Le noyau corticomédial amygdalien est relié à l'hypothalamus via un faisceau de fibres que l'on appelle la strie terminale, et par le noyau du lit de la strie terminale. Le noyau basolatéral se projette sur le striatum (constitué du noyau caudé, du putamen et du globus pallidus), et a lui aussi de nombreuses interconnexions avec les aires associatives du néocortex, qui sont des structures à six couches cellulaires.

tronc cérébral sont marqués par une étroite intégration fonctionnelle. Celle-ci a été imaginée pour la première fois par James Papez, neuroanatomiste new-yorkais.

Comme l'a rappelé Joseph LeDoux dans son ouvrage *Mind and Brain*, Papez a proposé d'expliquer la genèse des émotions par une boucle anatomique. Selon lui, les entrées sensorielles qui arrivent dans le cerveau sont divisées dans le thalamus en deux courants : celui de la pensée et celui des émotions. Le courant de la pensée est transmis aux aires latérales du néocortex via le thalamus, où les informations sensorielles sont traitées et divisées en perceptions, pensées et souvenirs. Le courant des émotions part du thalamus vers l'hypothalamus – et plus exactement vers les corps mamillaires*. Ceux-ci relaient ensuite les informations au cortex cingulaire, d'origine ancienne, qui transmet à son tour les signaux sensoriels à l'hippocampe, qui les renvoie vers l'hypothalamus. Ce double circuit permet d'envisager également que les régions supérieures qui ont traité le courant de pensées puissent elles aussi susciter des émotions en relayant les informations sensorielles au cortex cingulaire.

Plus tard, des spécialistes de l'anatomie et de la physiologie, Brodal et LeDoux lui-même, ainsi que l'Australien Blessing, ont remis en question la valeur du concept de système limbique. Ils ont notamment insisté sur la complexité des connexions hypothalamiques avec le cortex. Néanmoins, l'utilisation de l'expression « système limbique » sert effectivement à identifier un groupe de structures interdépendantes au plan fonctionnel. Des études ont montré que ces structures étaient toute une gamme de fonctions émotionnelles et végétatives. Les aires cérébrales du système limbique ont une origine évolutive ancienne. Le gyrus parahippocampique, l'amygdale* et le thalamus sont présents chez les reptiles et les amphibiens. Le cortex à cinq couches de la région cingulaire est apparu chez les premiers mammifères. Toutefois, les points de vue divergent sur la phylogénie de ces régions limbiques. Ann Butler et William Hodos affirment qu'en l'état actuel des connaissances, tout indique que ce système a évolué longtemps avant l'arrivée des vertébrés amniotes ¹ (c'est-à-dire avant les mammifères et les reptiles diapsides comme les lézards, les serpents et les crocodiles). Pour Ann Butler et William Hodos, donc, le système limbique est apparu longtemps avant les mammifères.

1. Chez les amniotes, une membrane remplie de liquide amniotique entoure l'embryon. Diapside signifie que la voûte crânienne est perforée de deux orifices – les fosses temporales – et comporte deux arcs osseux.

La forte implication des régions limbiques dans le mécanisme de la soif concorde tout à fait avec l'idée qu'il s'agit d'une fonction végétative primitive dont la plupart des circuits seraient apparus aux premiers temps de l'évolution des vertébrés. En effet, les résultats que nous avons obtenus par neuro-imagerie ont montré que quatorze des régions cérébrales répertoriées dans le circuit de Papez avaient été le lieu d'activations intenses. On a retrouvé également des désactivations importantes en neuf endroits. Le cortex cingulaire est en outre la seule partie du télencéphale à posséder de fortes connexions avec l'hypothalamus.

R. G. Grossman, de l'université du Texas, a écrit, à propos de l'émergence de la conscience, que « si le thalamus antérieur et les noyaux pontomésencéphaliques du tronc cérébral sont nécessaires à la conscience, ils ne sont probablement pas suffisants. Il doit y avoir une interaction entre ces groupes de neurones d'assez petite taille, et le volume du cortex limbique ou du néocortex. Il est possible que le thalamus et le tronc cérébral agissent comme des organisateurs de l'activité corticale, et ils doivent probablement faire eux-mêmes partie de la boucle cortico-sous-cortico-corticale pour que le processus conscient puisse se produire ¹ ».

Dans ce contexte, on peut supposer que le processus évolutif qui a fait passer le cerveau postérieur primitif en position rostrale (vers l'avant) a impliqué à la fois un développement anatomique élaboré et l'émergence fonctionnelle de zones cérébrales spécialisées nécessaires à l'éveil de la conscience. Ensuite s'est développée l'architecture cellulaire du cortex. Les connexions corticothalamiques essentielles et celles qui relient directement le thalamus à l'hypothalamus, au mésencéphale, au bulbe rachidien et aux aires motrices du corps strié ont alors évolué. On a pu penser que le développement du thalamus et du cortex avait permis une modification spectaculaire des mécanismes réflexes et génétiquement complexes de l'hypothalamus, du mésencéphale et du rhombencéphale qui avaient déterminé le comportement végétatif. Ces modifications ont conduit à l'émergence d'une conscience consciente intégrant une intention, avec la subjectivité qui lui est inhérente. *L'animal pouvait désormais commencer à faire des choix.*

1. R. G. Grossman, *Information Processing in the Nervous System*, New York, Raven, 1980.

Connexions neuronales génétiquement programmées

On a estimé à plus de cent milliards le nombre de neurones cérébraux. Un neurone peut avoir jusqu'à dix mille dendrites ou liaisons synaptiques avec les autres cellules nerveuses. Il en résulte un nombre de possibilités de connexions neuronales qui finit par atteindre une dimension cosmique. On a initialement pensé que le nombre de gènes contenus dans le génome humain était de l'ordre d'une centaine de mille, mais des études portant sur le séquençage des gènes ont fait apparaître qu'il était plus près de trente mille, et l'on pense que la plus grande partie de ces gènes s'exprime dans le cerveau. Un nombre aussi important pourrait inclure des gènes impliqués dans le codage des réseaux neuronaux et des récepteurs qui sous-tendent une grande diversité de schémas comportementaux innés. *Le codage génétique des mécanismes de connexions sous-jacents à des réseaux neuronaux particuliers pourrait favoriser la propension génétique à l'apprentissage de comportements spéciaux impliquant une action complexe.*

On peut supposer que des connexions neuronales aussi bien « câblées » ou génétiquement programmées constituent la base même des instincts. La très forte valeur de survie des instincts spécifiques permet sans doute à ce maillage neuronal d'être fortement conservé dans les différentes branches de l'arbre phylogénétique. Ainsi la prise de boisson est-elle provoquée par un taux de sodium sanguin d'environ 2 %, et cela est valable pour tous les mammifères, l'homme inclus. On obtient un effet similaire avec des injections intrahypothalamiques d'un peptide particulier, l'angiotensine II. Cette hormone est un neurotransmetteur essentiel pour les systèmes neuronaux qui sous-tendent la stimulation de la soif et l'envie de boire chez les mammifères. Le recours à cette méthode permet d'observer que le déclenchement du comportement dipsique* remonte encore plus loin dans l'arbre phylogénétique. Il est en effet possible d'inciter les poissons osseux à boire en augmentant leur taux de sodium sanguin, et les reptiles comme les iguanes, par exemple, répondent à l'injection d'angiotensine dans le cerveau par la prise de boisson.

Étant donné le nombre des instincts – fondés, nous l'avons vu, sur une organisation neuronale génétiquement programmée – et la dimension cosmique des possibilités de connexion, il paraît évident que le maillage génétique ne saurait suffire à expliquer les immenses capacités d'adaptation et d'apprentissage qui sont manifestement présentes dans la fonction du système nerveux de l'animal. La

compréhension de l'organisation fonctionnelle du cerveau exige donc de recourir à un concept radicalement différent, telle la sélection des groupes neuronaux de Gerald Edelman.

Les instincts

Il existe une très grande diversité dans les instincts. On connaît notamment des comportements instinctifs qui font partie des éléments constitutifs du système nerveux végétatif de l'organisme : ils sont orientés vers le maintien des constantes physico-chimiques du milieu intérieur. Le contrôle de ces fonctions dominantes est assuré par des récepteurs internes qui détectent tout écart par rapport à la normale. Ce type d'instinct inclut notamment le besoin d'air, déclenché par l'augmentation du taux de dioxyde de carbone dans le sang (chez les animaux supérieurs, une diminution de l'oxygène du sang est un stimulus déclencheur beaucoup plus faible) ; mais aussi la soif et la faim. Rappelons que la sensation de faim provient, entre autres facteurs, de la diminution de la concentration de glucose dans le sang et que la faim de sel (de sodium) est une réaction instinctive très forte, causée par une modification du taux de sodium sanguin chez les herbivores, et, chez les autres espèces, par l'action sur le cerveau de l'angiotensine et de l'aldostérone, l'hormone impliquée dans la rétention de sodium. La sensation de faim ressentie pour d'autres ions métalliques comme le calcium ou le phosphore est liée soit à une diminution de la concentration de ces ions dans le sang, soit à des modifications hormonales déclenchées par une baisse des réserves de l'organisme. Dans le processus de reproduction également, au cours duquel se produit une augmentation des besoins de l'organisme en sodium et en calcium, les hormones stimulent les récepteurs cérébraux qui déterminent les appétits spécifiques pour les sels de sodium et les sels de calcium. À cette liste pourraient encore s'ajouter les conséquences comportementales de l'augmentation ou de la baisse de la température du sang qui afflue dans le cerveau, et qui est détectée par des récepteurs cérébraux distincts de ceux qui détectent les variations de température cutanée. Ces récepteurs cérébraux sont susceptibles de provoquer des actions involontaires comme les frissons ou l'essoufflement, et peuvent aussi déclencher des comportements grâce auxquels l'organisme trouve le moyen de remédier aux effets de la température. Il peut s'agir, par exemple, de l'énergie déployée à construire un nid dans le froid, comme l'a si bien montré Curt Richter, de l'université Johns Hopkins.

Une pléthore de comportements sexuels instinctifs accompagne le processus de reproduction. Ces comportements sont régis par les modifications de la concentration des hormones sexuelles dans le sang, qui se produisent souvent de façon cyclique et entraînent des transformations chimiques au sein de cellules cérébrales spécifiques. Celles-ci possèdent des récepteurs hormonaux particuliers et sont reliées à d'autres cellules du cerveau afin de déclencher les mécanismes moteurs du comportement sexuel, de la danse nuptiale des oiseaux au réflexe de lordose chez la ratte en réponse à la pression physique exercée par le mâle lors de la monte. De nombreux comportements sont en relation également avec la défense du territoire convoité par un congénère, avec les réactions d'agressivité qui s'ensuivent. Les attitudes comportementales reflètent, entre autres, une perception de la situation bien souvent induite, encore une fois, par des modifications hormonales.

Instinct et émotion

Sans aller plus loin dans la taxinomie des instincts, je voudrais simplement reprendre les propos de William James, déjà mentionnés dans l'introduction : « Lorsque nous avons traité des instincts, il a été impossible de les séparer des excitations émotionnelles qui les accompagnent. »

Et James avait ajouté : « Les réactions instinctives et les expressions émotionnelles se fondent imperceptiblement l'une dans l'autre. Tout objet qui réveille un instinct réveille aussi une émotion ¹. »

On retrouve une idée similaire chez William McDougall ², où l'on peut lire que l'homme possède autant d'instincts qu'il peut distinguer de qualités d'émotions. Selon J. Verwey, spécialiste du comportement du héron cendré, « lorsqu'il est possible de faire la distinction entre les réflexes et les instincts, on constate que l'activité réflexe est purement mécanique, mais que les instincts s'accompagnent toujours de phénomènes subjectifs ³ ».

L'*Oxford English Dictionary*, dans sa définition de l'émotion, mentionne bien sûr celles qui sont liées à une réaction affective ou autre, mais aussi celles qui émanent d'états physiques.

1. *Principles of Psychology*, op. cit., chapitre sur l'instinct.

2. William McDougall (1871-1938), *An Outline of Psychology*, Londres, C. Scribner, 1923.

3. Jan Verwey, « Die Paarungsbiologia des Fischreihers », *Zool. Jahrb. Abut. Algern. Zool. Physiol. Tiere*, 48.

La théorie que nous cherchons à développer ici est centrée sur les émotions primordiales déclenchées par les programmes instinctifs des systèmes neurovégétatifs : la sensation impérieuse générée par les intérocepteurs s'accompagne d'une intention compulsive qui lui est inhérente, qu'il s'agisse du besoin d'air, de la soif, de l'envie d'uriner ou d'échapper à la douleur – dans la mesure du possible. Nous rejoignons en cela les idées de William James qui relie les émotions aux réactions instinctives, les deux « se fondant imperceptiblement l'une dans l'autre ¹ ».

Si les propos tenus par le psychologue sont d'une grande pertinence par rapport aux systèmes végétatifs, celui-ci faisait néanmoins allusion spécifiquement aux instincts humains qui dépendent de la perception d'une situation, c'est-à-dire déterminés par les influx sensoriels provenant des récepteurs à distance. Il a d'ailleurs décrit en détail leur impact physiologique.

« Les objets de colère, d'amour, de peur, etc., n'incitent pas simplement les hommes à agir, ils provoquent aussi des changements caractéristiques dans l'attitude et l'expression du visage, et affectent d'une manière spécifique la respiration, la circulation sanguine et d'autres fonctions organiques. »

L'importance que William James accordait aux réactions viscérales l'a conduit à proposer, en même temps que le physiologiste danois Carl Lange, une théorie de l'émotion selon laquelle ces réactions seraient déclenchées par la perception visuelle d'une situation, l'émotion elle-même étant la perception par le cerveau des modifications organiques qui en découlent. Certes, les réactions viscérales sont retransmises au cerveau et contribuent ainsi à la complexité de l'état de conscience, mais l'on admet maintenant que le cerveau est le lieu d'origine des états émotionnels.

Le système moteur primitif, le sentiment de soi et l'image corporelle

Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle les émotions primordiales des systèmes végétatifs seraient au commencement de la conscience, mais il est important de rappeler que Jaak Panksepp a sur le sujet un avis différent. Sa théorie, comme celle des émotions primordiales, situe elle aussi la genèse évolutive de la conscience dans le tronc cérébral et s'oppose ainsi à l'idée avancée par Edelman

1. *Principles of Psychology*, op. cit., chapitre xxv, sur l'émotion.

(exposée dans le chapitre VI) d'une fonction visuelle en grande partie extéroceptive. Toutefois, d'une manière générale, Panksepp situe les origines de la conscience au niveau des systèmes moteurs primordiaux de cette région du cerveau.

Jaak Panksepp accorde une importance considérable aux résultats des études sur le cerveau dédoublé, d'après lesquelles le centre même de l'existence serait situé au niveau sous-cortical. En dépit des cas rapportés par Sperry, où la main gauche – « sinistre » – s'oppose à ce que veut la main droite, le patient au cerveau dédoublé se comporte globalement comme un individu dont les mouvements seraient bien coordonnés. Il faut procéder à des expériences spécifiques pour mettre au jour les profondes différences de conscience perceptive entre les deux hémisphères. Parallèlement, il est vrai aussi que, lorsqu'un accident vasculaire cérébral entraîne des lésions importantes au niveau du manteau cortical, la représentation neuronale interne – sous-corticale – du patient demeure intacte et celui-ci conserve sa cohérence. La région sous-corticale serait donc le centre du soi, que Panksepp présente comme le fondement, chez l'animal, de l'expérience de sa présence au monde, en tant qu'être vivant actif et sensible.

Dans une analyse perspicace de cette idée de forces primitives attentionnelles et intentionnelles, Panksepp met l'accent sur les processus moteurs primordiaux du tronc cérébral. Il affirme notamment que « le SELF¹ apparaît à un stade précoce du développement et [qu'il] est issu d'un processus moteur organisé de manière cohérente dans le mésencéphale, même s'il finit, c'est certain, par être largement distribué dans les régions supérieures du cerveau, à la suite de la maturation neurale et psychologique² ». Ainsi le schéma primordial du soi aurait-il été dessiné tout d'abord dans des régions motrices stables au sein du tronc cérébral, et plus précisément dans les régions périventriculaires et les aires situées à la périphérie du mésencéphale et du diencephale, qui ont de très nombreuses connexions avec les zones limbique et paléocorticale supérieures. Jaak Panksepp considère ces aires motrices primordiales comme *l'origine la plus probable des mécanismes neuronaux primitifs qui ont engendré des états de conscience « affectifs »*. Ces circuits primordiaux pourraient avoir favorisé le développement d'un sentiment

1. Jaak Panksepp utilise le mot anglais *self*, qui signifie le « moi » ou le « soi », comme acronyme pour Simple Ego Life Form (forme de vie de type égo simple) (*NdT*).

2. *Affective Neuroscience*, *op. cit.*, p. 309.

de « soi » fondamental et rudimentaire, qui a finalement permis aux animaux d'évoluer pour devenir ce qu'ils sont – des créatures dotées d'intentions et de volitions.

Panksepp ajoute qu'il nous est facile d'oublier ce fondement moteur de la conscience quand nous sommes transportés par les formes changeantes de la conscience perceptivosensorielle.

Sa théorie est assez cohérente – elle présente une forme d'empathie, pourrait-on dire – avec la réflexion générale d'Homer Smith, que nous avons présentée dans le chapitre III. Homer Smith pensait que la conscience était apparue lorsque les animaux avaient développé la capacité de se rendre d'un endroit à un autre pour trouver de la nourriture. En effet, il n'était pas nécessaire pour l'animal d'avoir une conscience individuelle de l'environnement ou de lui-même tant qu'il n'avait pas développé la capacité physique de se déplacer, avec le système neuromusculaire adéquat.

Pour Jaak Panksepp, non seulement ce réseau archaïque de la représentation de soi contrôle le tonus moteur et les réponses orientées élémentaires, mais ses rythmes propres peuvent également varier en fonction d'une large gamme d'influx entrants régulateurs. En outre, son interaction avec le circuit émotionnel fondamental est très forte. D'une manière générale, les sentiments émotionnels sont susceptibles d'émerger lorsque « d'une part les systèmes sensoriels et émotionnels endogènes situés dans le cerveau – qui reçoivent des influx en direct du monde extérieur – et d'autre part la dynamique neurale du SELF commencent à se renvoyer l'écho rythmique et changeant des salves de neurones ».

Plus loin, Panksepp ajoute que cette représentation primitive de soi dont proviennent les états affectifs fondamentaux peut constituer une structure psychologique essentielle pour toutes les autres formes de conscience. Ainsi la conscience « primaire » ne sera pas considérée simplement comme la prise de conscience d'événements extérieurs dans le monde, mais comme le sentiment inexprimable de faire l'expérience de soi en tant qu'acteur au milieu des événements que l'on a perçus. J. Z. Young, dans sa réflexion sur la philosophie de Franz Brentano, a relevé ce dernier point comme ayant un rapport avec la notion d'intention. Brentano a précisé que l'intention consciente pouvait impliquer une distinction entre les pensées propres à l'animal et l'information sensorielle venant de l'extérieur. Quant à la localisation du SELF, Panksepp indique, avec quelque réserve, que les noyaux cérébelleux profonds recevraient un grand nombre d'informations sensorielles et émotionnelles primitives et contrôlèrent les

mouvements corporels, principalement ceux guidés par la rétroaction sensorielle. Il en est de même, dit-il, pour les régions médiales du mésencéphale, notamment les couches profondes des colliculi supérieur et inférieur et la substance grise périventriculaire. Dans la mesure où l'ablation du cervelet n'affecte pas la conscience, les régions médiales du mésencéphale peuvent être considérées, selon Jaak Panksepp, comme l'épicentre du SELF.

Par rapport à l'hypothèse que j'ai élaborée, la théorie de Panksepp, qui traite effectivement de l'émergence de la toute première conscience, pose la question de ce qui est apparu en premier. D'une certaine manière, dans mon hypothèse, l'émotion primordiale en tant que phénomène générateur de la conscience amalgame la sensation impérieuse et l'intention compulsive, telle qu'elle est définie au chapitre XII. Cela sous-entend que la première est généralement la cause de la seconde. Il n'est pas question ici de réfuter l'idée qu'un large éventail de mécanismes réflexes provenant du tronc cérébral ait favorisé, au cours des premiers stades de l'évolution phylogénétique, la réponse à des perturbations du milieu intérieur ou à des stimuli externes, mais il est certain qu'aucune sensation consciente n'est présente dans les réponses motrices réflexes, quelle que soit leur complexité. Il est tout à fait possible que la réponse dipsique du poisson dans l'eau de mer soit entièrement réflexe et ne comporte aucun élément conscient. L'idée essentielle de la théorie des émotions primordiales est que, à un certain stade de l'évolution, lorsque le cerveau a gagné la partie rostrale (l'avant), la conscience a pénétré pour la première fois au sein du processus biologique et l'activité motrice est devenue intentionnelle. Cela veut dire, pour en revenir au mécanisme de la soif, que *la conscience subjective primordiale, du fait que l'organisme était en train de se déshydrater, a engendré à la fois l'intention de rechercher de l'eau et les événements moteurs correspondants*. Ce phénomène est apparu très tôt avec la migration des animaux hors des rivières et des marais vers la liberté que leur offrait la terre ferme.

Cette question générale de la cause et de l'effet est tout à fait en rapport avec le débat. La logique voudrait que la cause précède l'effet dans le temps, puisqu'il n'y a pas d'effet sans cause et que la relation entre les deux est proportionnelle (plus le stimulus déclencheur est important, plus forte est la réponse). John Searle a d'ailleurs pris l'exemple de la soif pour illustrer la notion de causalité intentionnelle dans les conférences Reith de la BBC ¹ qu'il a don-

1. Retranscrites dans un ouvrage intitulé *Du cerveau au savoir : conférences Reith 1984 de la BBC*, John R. Searle, Paris, Hermann, 1985.

nées en 1984, et dans son ouvrage sur l'intentionnalité (publié en 1983). Pour ma part, je noterai que, si l'on peut boire sans soif – ce qui, de toute évidence, est le cas pour l'homme, chez qui la prise de boisson est conditionnée par la vie en société, souvent à des moments rituellement déterminés de la journée – il n'en est pas moins vrai que chez l'animal, comme parfois chez l'homme, le fait de boire reste déterminé par la soif physiologique. Cette sensation provient de décharges nerveuses dans l'hypothalamus, déclenchées par un changement de la composition du sang consécutivement à la déshydratation de l'organisme. Searle affirme qu'avoir soif c'est avoir, entre autres, l'envie de boire ; pour lui, la soif est donc un état intentionnel. Elle a un contenu, et ce contenu détermine les conditions dans lesquelles elle sera satisfaite. Elle possède aussi tous les autres traits communs aux états intentionnels.

Les états intentionnels occasionnent l'arrivée d'événements par l'intermédiaire de la causalité intentionnelle, qui permet de faire un ajustement pertinent, c'est-à-dire de provoquer une situation que l'état intentionnel se représente et qui est sa propre condition de satisfaction. Selon Searle, les actions ont deux composantes caractéristiques, l'une mentale et l'autre physique. La composante mentale est une intention et porte sur quelque chose de précis. Si elle réussit, cette composante mentale va déclencher la composante physique : « Cette forme de causalité, dit-il, je l'appelle causalité intentionnelle, et c'est une intention d'agir ¹. » L'analyse formelle de Searle est en adéquation avec ce que j'ai noté précédemment à propos des différentes causes du comportement dipsique. En effet, Searle précise que, s'il peut dire qu'il a bu quelque chose parce qu'il avait soif, ou inversement, qu'il n'a rien pris parce qu'il n'avait pas soif, cela ne relève pas nécessairement d'une loi universelle. La fois suivante, confronté à la soif, il aurait très bien pu ne pas boire. C'était à lui de décider.

Malgré la grande complexité de cette règle physiologique fondamentale relative à l'aspect causal, que John Searle a abondamment décrite dans son ouvrage, on peut dégager une idée essentielle : « L'énergie mentale identifiée comme moteur de l'action fonctionne sur le mode de la causalité intentionnelle. »

Il est tout à fait plausible, au plan phylogénétique, que l'émergence de la conscience de l'influx sensoriel ait précédé l'utilisation consciente des systèmes moteurs visant à créer les conditions de

1. *Intentionality : an Essay in the Philosophy of Mind*, Cambridge, UK, Cambridge University Press, 1983.

satisfaction de l'état mental causal. Au fond, la conscience de l'influx sensoriel a généré une pression sélective qui a permis à l'éventail des mécanismes moteurs réflexes complexes du mésencéphale et du rhombencéphale d'évoluer aussi vers un contrôle conscient et par conséquent volitif.

Ma réflexion sur ce point essentiel semble être en accord avec les idées de William James sur la conscience de soi. À propos du courant de la conscience, James a en effet écrit : « Si le courant tout entier est identifié au soi bien plus qu'à toute autre chose qui lui est extérieure, alors il est possible d'en extraire une certaine partie qui l'est encore davantage, à un degré très particulier, et qui est perçue par tous les hommes comme le plein centre du cercle, comme le sanctuaire au cœur de la citadelle, un lieu où toute la vie subjective serait concentrée ¹. »

Plus loin, William James pose la question : « Quel est donc ce moi qui se distingue de tous les autres moi ? », puis il suggère que d'un commun accord tous les hommes le désignent comme l'élément actif de tout état de conscience... « C'est ce à quoi, au fond de nous-mêmes, les sensations agréables et les autres, douloureuses, vont parler. C'est ce qui accueille et ce qui rejette... [Une sorte de moi spirituel qui] préside à la perception des sensations et qui, en donnant, ou au contraire, en retenant son assentiment, va exercer une influence sur les mouvements que celles-ci tendent à provoquer... C'est la source de l'effort et de l'attention, et le lieu d'où semblent émaner les hauts faits de la volonté. »

Selon Jaak Panksepp, un certain degré de cohérence motrice a dû exister avant que l'utilité du guidage sensoriel ne se fasse sentir. *Cette idée n'exclut cependant pas l'autre, selon laquelle la cohérence motrice était un système réflexe coordonné, non conscient, et que la conscience sensorielle émergente lui a été imposée par la phylogenèse.*

L'idée que le centre du SELF se situe dans les circuits « ancestraux » du mésencéphale est fortement étayée, note encore Jaak Panksepp, par le fait que la formation réticulée activatrice ascendante, notamment les noyaux réticulaires thalamiques, commande des fonctions cérébrales essentielles comme l'état de veille et la fonction attentionnelle. Que le tout premier élément déclencheur de l'éveil de la conscience ait été la sensation d'une émotion primordiale générée par des intérocepteurs ou l'excitation de l'activité motrice ne change rien, globalement, au fait que les deux choses

1. *Principles of Psychology*, op. cit., chapitre x.

sont intimement mêlées. Les deux points de vue situent la genèse ou l'épicentre de la conscience dans le tronc cérébral. Jean-Pierre Changeux compare ces régions phylogénétiquement anciennes à la console d'un orgue, mettant en action le manteau cortical. L'argument selon lequel elles constitueraient le tout premier noyau du SELF est solidement étayé par le fait que des lésions corticales importantes consécutives à un accident vasculaire peuvent entraîner la perte de certaines facultés spécifiques, comme l'usage de la parole ou même la conscience de l'hémicorps, sans pour autant détruire chez le patient le sentiment de cohérence interne. En revanche, si les lésions touchent la partie centrale de la substance grise périventriculaire, la formation réticulée activatrice ascendante et les noyaux pontins, alors la perte de conscience est totale. À ce propos, il faut préciser que les patients atteints du terrifiant « locked-in » syndrome, encore appelé syndrome d'enfermement et caractérisé par la destruction totale de toutes les fonctions motrices à l'exception du mouvement des paupières, demeurent parfaitement conscients. Or, les lésions qui accompagnent le syndrome d'enfermement touchent la partie antérieure des noyaux pontins. Lorsque l'atteinte cérébrale porte sur la région postérieure du pont, et s'accompagne de la destruction des voies sensorielles ascendantes et des cellules de la formation réticulée activatrice, le patient se trouve alors effectivement plongé dans le coma.

Nous étudierons d'autres aspects relatifs aux émotions lorsque nous en dresserons le panorama, au chapitre XII. Nous allons maintenant examiner les bases physiologiques de la soif et ce qu'a révélé l'imagerie cérébrale sur ce qui se passe dans le cerveau lors de cette émotion primordiale et lorsqu'on l'apaise en buvant.

Chapitre VIII

PHYSIOLOGIE D'UNE ÉMOTION PRIMORDIALE : LA SOIF ¹

À propos de la soif...

Le présent chapitre sert d'introduction à celui qui va suivre, dont l'importance est capitale et où le lecteur trouvera un compte rendu des résultats de la neuro-imagerie de la soif avec la description de ce qui se produit dans le cerveau lorsque cette émotion primordiale envahit le courant de la conscience. Ici le lecteur apprendra quelles sont les modifications physiologiques qui provoquent la soif et il découvrira l'organisation sous-jacente à cette sensation ainsi que son développement au cours de l'évolution. Nous insisterons notamment sur le fait que le comportement dipsique – la recherche d'eau à boire – est un comportement phylogénétiquement ancien. Ensuite, il sera question de la « sécheresse de la bouche » que l'on a crue autrefois, à tort, être la principale responsable de la soif. Ce chapitre est essentiel, car nous allons y voir comment le fait d'étancher la soif en buvant de l'eau entraîne la disparition immédiate et brutale de la sensation alors que les modifications chimiques qui en ont été à l'origine restent inchangées jusqu'à ce que l'eau soit absorbée par l'intestin, c'est-à-dire beaucoup plus tard. Ce procédé de gratification immédiate possède une très forte valeur de survie et il pourrait bien nous indiquer la voie royale qui mène à la découverte des parties du cerveau qui sous-tendent la véritable conscience de la soif et à celles qui réagissent aux changements intervenus dans l'équilibre chimique de l'organisme.

1. Comme je l'ai précisé à l'ouverture du livre, les passages en retrait et composés dans un corps inférieur s'adressent au lecteur spécialisé. Ils sont nombreux dans ce chapitre mais il est tout à fait possible de ne pas les lire sans pour autant perdre le fil directeur.

Les mécanismes qui engendrent la soif

En 1821, Rullier écrivait à propos de la soif, dans le *Dictionnaire des sciences médicales, par une société de médecins et de chirurgiens*¹, que c'était le « sentiment le plus vif et le plus impérieux de la vie ».

L'idée que des régions cérébrales phylogénétiquement anciennes pouvaient sous-tendre les émotions primordiales nous a semblé donner un caractère essentiel à l'exploration, par les techniques d'imagerie cérébrale, de ce qui se passe dans le cerveau lorsque se déclenche la très forte émotion primordiale que constitue la soif. Les études neurophysiologiques classiques, comme la stimulation et l'enregistrement électrique de l'activité cérébrale, l'étude de l'effet des lésions et les techniques de biologie moléculaire ont eu pour objectif de révéler quels étaient les neurones activés. Ces méthodes ont mis en évidence le rôle majeur de certaines régions très précises du tronc cérébral dans le mécanisme de la soif, mais elles n'ont pas permis de savoir quelles aires corticales s'associaient, dans la genèse de la sensation, à ces parties déterminantes du tronc cérébral comme la paroi antérieure du troisième ventricule de l'hypothalamus. Or, on pouvait penser que ces aires corticales jouaient un rôle essentiel. Il est en effet très peu probable que la conscience de la sensation de soif provienne simplement d'une petite population de cellules situées dans la paroi antérieure du troisième ventricule, même si cette dernière région est essentielle à la soif et au comportement dipsique. Il est probable qu'elle soit seulement l'un des facteurs « conjointement et solidairement » nécessaires à la soif.

Avant d'analyser les résultats obtenus par imagerie cérébrale, nous allons passer en revue quelques questions générales sur la physiologie de la soif, qui sont ici tout à fait pertinentes.

1. Comment la sensation de soif est-elle provoquée ? Quel changement intervenu dans l'état physique de l'organisme en est-il responsable ?
2. À quel endroit du corps ce changement d'état physique est-il détecté par l'organisme ?
3. Quand le mécanisme de la soif est-il apparu pour la première fois dans l'histoire de l'évolution animale ?
4. Quel a été le cheminement de la pensée médicale sur le sujet de la soif ? A-t-il permis de mieux connaître les aspects fondamentaux d'un phénomène aussi complexe ?

1. *Dictionnaire des sciences médicales, par une société de médecins et de chirurgiens*, Paris, C. L. F. Panckoucke éd., 1819.

Modifications de la pression osmotique et du taux de sodium sanguin

On utilise les termes « pression osmotique » et « modification de la pression osmotique » dans l'analyse des changements qui interviennent dans la circulation des liquides corporels. Dans son acception la plus simple, l'osmose est le flux d'eau entre deux solutions de concentration différente, séparées par une membrane semi-perméable, comme la membrane d'une cellule vivante, qui laissera passer les molécules d'eau mais sera imperméable à la plupart des solutés (les corps dissous tels que sels et matières organiques). Dans ce cas, le flux d'eau a tendance à se diriger du compartiment le moins concentré vers celui qui l'est davantage. La pression osmotique est la pression nécessaire pour arrêter ce mouvement. En d'autres termes, la pression requise pour s'opposer au transfert d'eau est la différence de pression osmotique entre les deux compartiments.

Dans les cellules animales, le principal cation est le potassium, et l'on trouve aussi, en moindre quantité, du magnésium, du calcium, du sodium et d'autres ions métalliques. La charge électrique portée par ces ions métalliques positifs est équilibrée par celle des ions négatifs (les anions) comme les ions chlorures, phosphates et bicarbonates, et les molécules organiques. La membrane cellulaire est relativement imperméable à tous ces ions, mais elle est perméable à l'eau. Les cellules de l'organisme baignent dans le milieu intérieur, le liquide extracellulaire circulant, qui inclut notamment le plasma sanguin. Le principal cation du plasma sanguin est le sodium, mais on trouve aussi du potassium, du calcium et du magnésium. Les anions qui assurent l'équilibre de la charge électrique sont les ions chlorures, phosphates, bicarbonates, etc. S'il se produit une perte de liquide à partir du compartiment extracellulaire, à la suite de la non-réabsorption des sécrétions, le liquide évacué contiendra alors une très grande quantité d'eau avec relativement peu d'électrolytes, comparativement au rapport qui existe entre les deux dans le compartiment extracellulaire. C'est le cas par exemple de la sueur (celle-ci contient quarante à cinquante millimoles de sodium par litre, alors que le liquide extracellulaire en contient cent cinquante). On constate le même phénomène avec la vapeur d'eau expirée.

Si l'eau perdue n'est pas remplacée, la perte hydrique du compartiment extracellulaire entraîne une augmentation de la concentration en sodium et, par conséquent, de la pression osmotique globale du compartiment extracellulaire. L'eau est alors puisée dans les

cellules de l'organisme, ce qui provoque une déshydratation intracellulaire. On obtient le même effet en injectant dans les veines une solution saline plus concentrée en sodium que le sang.

Il y a néanmoins une différence. En effet, la perte de liquide engendrée par la transpiration et par l'expiration entraîne aussi une diminution du volume plasmatique et du liquide extracellulaire, tandis qu'avec l'injection de sodium concentré, ceux-ci augmentent. Cela n'est pas sans conséquence, car la modification du taux de sodium sanguin n'est pas le seul facteur déclenchant de la soif. L'abaissement du volume plasmatique et la diminution du liquide extracellulaire provoquent également la sensation. Toutefois, le fait essentiel est que, dans tous les cas, la concentration en sodium du liquide extracellulaire (le sodium étant, de loin, le principal composant des substances dissoutes) et la pression osmotique augmentent, et cette augmentation annule tout l'effet que l'expansion du volume extracellulaire causée par l'injection de liquide pourrait avoir pour éteindre la soif.

Localisation des détecteurs de changement de la pression osmotique

Étudions maintenant la déshydratation des cellules organiques. Les cellules cérébrales spécifiques qui jouent un rôle dans ce changement sont situées sur la paroi antérieure du troisième ventricule de l'hypothalamus (*figures 11a, p. 186 et 16, p. 6 du cahier central*). Elles sont « connectées » entre elles de façon à détecter cette modification générale. Toutes les cellules de l'organisme rétrécissent quelque peu à la suite de l'augmentation de la concentration en sodium du liquide extracellulaire, mais ces cellules détectrices sont « raccordées » entre elles pour transmettre les influx nerveux à d'autres régions cérébrales qui sont impliquées, d'une façon encore inconnue aujourd'hui, dans les processus qui organisent l'émergence de la conscience de la soif. L'ablation chirurgicale de cette partie de la paroi antérieure du troisième ventricule entraîne la disparition de la sensation de soif. L'animal ou le patient perd alors partiellement l'envie de boire alors que le taux de sodium sanguin est encore très élevé.

Le fonctionnement du système de détection du troisième ventricule est en réalité plus complexe. L'augmentation de la pression osmotique du plasma et des liquides tissulaires va déclencher la soif mais aussi provoquer la libération, à partir de la glande hypophysaire située à la base du cerveau, d'une hormone appelée vasopressine.

Cette hormone agit sur le rein pour retenir l'eau dans l'organisme. Elle joue un rôle régulateur de l'équilibre hydrique et à ce titre vient en complément de la soif. Toutefois, si la vasopressine contribue à compenser les conséquences de la perte d'eau, il est évident que seule la soif et la prise de boisson qui en résulte peuvent permettre de rétablir l'équilibre physiologique.

Outre les osmorécepteurs qui réagissent à la pression osmotique, il existe d'autres éléments au sein de la région du troisième ventricule qui répondent spécifiquement à la concentration en sodium. Quand la teneur en sodium du liquide cérébrospinal augmente, ce qui est généralement le cas lors d'une élévation de la pression osmotique plasmatique, l'augmentation stimule en même temps ces récepteurs particuliers sensibles aux variations de la concentration en sodium, et cela crée la sensation de soif. Une procédure expérimentale permet de mettre en évidence le rôle particulier de ces récepteurs spécifiques. En effet, la teneur en sodium du liquide extracellulaire cérébral peut être réduite par l'injection de sérum physiologique moins salé que la normale dans les ventricules cérébraux. Si cette injection a lieu au même moment que l'augmentation de la pression osmotique du sang et des liquides tissulaires (dans le compartiment extracellulaire), alors on constate une réduction ou un blocage de l'effet inducteur de la sensation de soif caractéristique lié à l'augmentation de la pression osmotique. Ces résultats ont été mis en évidence par Andersson et Olsson de Stockholm, et par notre équipe de l'Institut Howard Florey, à Melbourne. En outre, il a été démontré, à l'Institut Howard Florey également, que non seulement la diminution de la concentration en sodium dans les liquides cérébraux réduisait la sensation de soif, mais qu'elle stimulait aussi l'appétit pour le salé. Il s'agit là d'une réponse tout à fait appropriée à la baisse de la teneur en sodium du milieu intérieur. C'est ce qui arriverait si l'organisme perdait des sels de sodium pendant une période prolongée, tout en continuant à avoir un comportement dipsique stimulé par une réduction du volume du liquide extracellulaire.

La soif et le comportement dipsique au cours de l'évolution

L'apparition du comportement dipsique au cours de l'évolution a fait l'objet d'analyses approfondies par James Fitzsimons, du département de physiologie à l'université de Cambridge. Fitzsimons est un éminent spécialiste, et son ouvrage sur la soif est désormais un classique ¹. James Fitzsimons a été l'un des pionniers de la physiologie, avec Bengt Andersson et Kerstin Olsson, des universités suédoises d'Uppsala et de Stockholm, Michael McKinley de l'Institut Howard

1. *Physiology of Thirst and Sodium Appetite*, op. cit.

Florey de Melbourne, Ed Stricker de Pittsburg, Kim Johnson de l'Iowa, sans oublier d'autres personnalités qui ont compté parmi les toutes premières, comme les Américains Wolf et Adolph.

D'une manière générale, les études comparatives sur le sujet, et en particulier celles qui ont été réalisées par James Fitzsimons et des chercheurs japonais, notamment Koyabashi et Hirano, ont montré que le comportement dipsique est apparu très tôt dans l'évolution des vertébrés, en réponse à la pression sélective de l'environnement. Cette émergence n'est pas sans implications sur la phylogénie de la conscience.

Les animaux aquatiques

Comme James Fitzsimons l'explique dans son livre, les animaux qui vivent en milieu aquatique ont des besoins en eau inférieurs à ceux des animaux qui vivent sur la terre ferme, parce qu'ils ne subissent pas les pertes d'eau liées à la fonction respiratoire ou au système de thermorégulation. Leurs besoins hydriques sont donc relativement constants. Depuis les protozoaires, les animaux qui vivent en eau douce sont des hyperosmotiques. Les hyperosmotiques ont une pression osmotique plus élevée que celle de leur milieu environnant. Le problème le plus important auquel ils ont à faire face est celui des entrées d'eau osmotiquement déterminées et de la perte des électrolytes par la peau. En examinant l'arbre phylogénétique, on s'aperçoit que les moyens utilisés pour éliminer l'eau vont de la vacuole contractile, chez des espèces comme les amibes, à l'apparition des glomérules et des tubules rénaux décrits au chapitre v et qui ont fait faire un bond spectaculaire à l'histoire évolutive.

Les animaux marins ont le problème inverse. Si l'on s'en tient à l'étude des vertébrés marins, on constate que les fluides et les cellules de leurs tissus présentent une hypotonicité par rapport à la concentration en électrolytes de l'eau de mer. En d'autres termes, leur osmolarité est inférieure à celle du milieu extérieur environnant. C'est la raison pour laquelle ces animaux perdent de l'eau par osmose et reçoivent des électrolytes par diffusion à travers l'épaisseur de leurs téguments extérieurs, ou par ingestion d'aliments. La stratégie utilisée pour compenser ces phénomènes diffère selon les espèces. Les téléostéens marins boivent l'eau de mer dans laquelle ils baignent, puis ils se débarrassent du chlorure de sodium en excès par une excrétion active au travers de leur branchie. Le magnésium et les sulfates sont évacués dans les urines. Leurs besoins en eau sont donc complètement couverts. Les téléostéens diadromes ¹, comme le saumon et

1. Ainsi nommés parce qu'ils passent facilement de l'eau douce à l'eau de mer, et vice versa (*NdT*).

l'anguille, sont des espèces très intéressantes, car dans l'eau douce ils ne boivent pas et excrètent une urine abondante, tandis que dans l'eau de mer ils boivent, excrètent le sodium par les branchies et produisent très peu d'urine, en raison de la baisse du taux de filtration glomérulaire. Les amphibiens ont commencé à coloniser la terre ferme à la fin de la période dévonienne, il y a environ trois cent soixante millions d'années, et ils passaient alors une partie de leur temps dans l'eau et une partie sur la terre ferme. Leurs reins se sont adaptés à cette situation en excréant une quantité plus importante d'urines en milieu marin et en cessant d'en produire sur la terre ferme. Une preuve de la capacité d'adaptation des amphibiens est leur faculté d'absorber l'eau par la peau. On note d'ailleurs que beaucoup d'entre eux ne manifestent aucun comportement dipsique lorsqu'ils sont en état de déshydratation.

Les reptiles et les oiseaux

Les reptiles ont été les premiers vertébrés terrestres. Ils sont apparus au carbonifère supérieur et au permien, il y a environ trois cents millions d'années, et ils ont colonisé les différents écosystèmes de la planète. Le procédé évolutif qui a consisté à enfermer leur progéniture dans des œufs (aux membranes imperméables à l'eau) a représenté pour eux un avantage considérable. Ils ont ainsi évité d'être exposés aux prédateurs, comme ils l'auraient été si leurs petits s'étaient développés dans les étangs ou dans les cours d'eau. Les œufs enfermés dans leur coquille contiennent leur propre réserve d'eau et sont adaptés au développement de l'embryon.

Une autre caractéristique de l'adaptation des reptiles à la terre ferme est le fait qu'ils ont développé la faculté d'éliminer les déchets du métabolisme de l'azote sous forme d'acide urique plutôt que sous forme d'ammoniaque basique ou d'urée, soluble dans l'eau. L'eau était ainsi réabsorbée à partir des urines dans les tubules rénaux et le cloaque, et l'acide urique, qui n'était pas très soluble, précipitait dans le cloaque pour former un mélange semi-solide d'urines et de matières fécales. Tous les automobilistes qui ont retrouvé des déjections d'oiseaux sur leur voiture connaissent bien ce phénomène. L'uricotélisme, comme on l'appelle, est un trait caractéristique des reptiles et des oiseaux. C'est aussi un phénomène important dans le développement de l'embryon enfermé à l'intérieur de sa coquille et disposant d'une réserve d'eau limitée.

D'autres reptiles, comme les tortues par exemple, ont la possibilité de réguler l'équilibre osmotique par le biais des glandes nasales, qui sécrètent ce qui a l'air d'être des larmes, mais qui est en fait une solution de chlorure de sodium plus concentrée que le sang. Cela leur permet de retenir une grande quantité d'eau. Il en est de même pour les oiseaux marins.

Comme James Fitzsimons l'a fait remarquer, de nombreux reptiles boivent lorsqu'on leur en donne la possibilité après les en avoir privés pendant un certain temps. Chez l'animal qui vit sur la terre ferme, la prise d'eau en réponse à la privation requiert la mise en place d'une suite de comportements motivés. Les animaux commencent par rechercher de l'eau, dont ils ingèrent ensuite une quantité appropriée. Il s'agit là d'un schéma comportemental bien plus complexe que celui qui consiste simplement à ouvrir la bouche pour avaler de l'eau, comme c'est le cas chez les poissons. On peut imaginer que cela permette de définir un stade à partir duquel une forme de processus conscient se serait développée.

Avec les oiseaux sont apparus de nouveaux éléments des tubules rénaux. Ceux-ci ont permis de produire une urine plus concentrée que le milieu circulant et de retenir ainsi une certaine quantité d'eau. Grâce à cela et à l'élimination des déchets des produits finaux de l'azote comme l'acide urique, et grâce aussi aux glandes nasales, encore appelées glandes à sels, que l'on trouve chez les oiseaux marins et également chez d'autres espèces d'oiseaux terrestres, ces animaux ont pu tirer parti de l'eau salée pour constituer leurs réserves d'eau. En effet, la plupart des oiseaux ont besoin de boire, à l'exception de quelques-uns qui tirent leur réserve d'eau de la nourriture qu'ils ingèrent.

*Les migrations diadromes*¹

James Fitzsimons a écrit : « Il est difficile de dire si oui ou non les poissons connaissent la soif, cette sensation consciente qui mène à un comportement dipsique motivé. » Le physiologiste a fait observer que, lorsque l'on transfère une anguille en eau douce, celle-ci cesse de boire. En revanche, elle se remettra à boire si on lui injecte du chlorure de sodium hypertonique par voie intraveineuse ou si on lui fait une saignée, ou encore si on lui injecte de l'angiotensine. D'une manière générale, il semble que le déclenchement soudain ou la cessation immédiate du comportement dipsique lors de la migration diadrome des poissons euryhalins (qui s'accommodent de milieux de salinité très variée) semble dépendre de récepteurs sensibles aux chlorures et situés en surface (sur le palatin, la paroi latérale et dans le système olfactif), et non de l'effet déshydratant de l'eau de mer. Autrement dit, ces récepteurs ont un rôle anticipateur.

Il semblerait que le comportement dipsique du poisson puisse être déterminé de façon réflexe par des récepteurs externes aussi bien que

1. De l'eau douce vers l'eau de mer (*NdT*).

par des récepteurs internes à l'organisme réagissant à des modifications chimiques. Ces derniers peuvent également expliquer l'arrêt du processus dipsique. En effet, il ne faut pas oublier un point essentiel : l'animal est plongé dans un milieu aquatique – eau douce ou eau de mer – et la réponse peut être directe sans qu'il y ait besoin de recourir à un comportement particulier. Fitzsimons a remarqué que les anguilles continuent à boire après l'ablation du télencéphale et du mésencéphale. L'hypothalamus semble donc avoir peu de rapport avec le contrôle du comportement dipsique. Puisqu'il y a de l'eau partout autour de l'animal, les mécanismes neuraux nécessaires pour contrôler que la prise d'eau a effectivement lieu pourraient être bien plus simples que pour l'animal terrestre, dont le répertoire comportemental associé à la recherche et à l'ingestion d'eau est beaucoup plus compliqué. Dans ce dernier cas, un accroissement de l'encéphalisation (avec implication des régions cérébrales antérieures) s'avère nécessaire.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, les amphibiens peuvent réagir comme les poissons d'eau douce. Lorsqu'ils se servent de leurs poumons, sur la terre ferme, ils perdent de l'eau, mais il leur est possible de remédier à cette déperdition en absorbant l'eau des étangs par la peau. Or, la réalité des faits va à l'encontre de l'idée que l'apport d'eau résulte d'un processus comportemental, comme on aurait pu s'y attendre. Une grenouille déshydratée en laboratoire et placée à côté d'une pièce d'eau ne manifestera aucun comportement dipsique particulier. Elle se laissera mourir de déshydratation, même si elle se trouve à quelques centimètres de l'eau.

C'est du moins ce qu'ont révélé les études réalisées par le professeur Adolph dans les années quarante. Adolph affirme cependant que si, au cours de ses déplacements, la grenouille tombe sur une pièce d'eau, elle y restera. Il est donc possible, dit-il, qu'elle réagisse au besoin hydrique et au bénéfice qu'elle tire du milieu aquatique dans lequel elle se trouve subitement plongée. Il semblerait que le mécanisme supplémentaire permettant de localiser l'eau en vue de l'absorber ne figure pas dans les capacités du système nerveux de cet animal, qui est proche de celui du poisson.

Adolph et Knut Schmidt-Nielsen ont tous deux remarqué que les reptiles, qui sont les premiers vertébrés véritablement terrestres, ont effectué cette adaptation vitale en devenant capables de comportements motivés pour aller chercher de l'eau et en ingérer une quantité appropriée. Leur capacité à rechercher de l'eau est cependant limitée, et l'on observe des choses assez curieuses. Par exemple, les lézards du désert peuvent maintenir leur équilibre hydrique uniquement grâce à l'eau contenue dans les aliments qu'ils ingèrent et à la production d'eau métabolique. On a vu ces lézards dormir sur un rocher situé près d'une pièce d'eau sans jamais s'y rendre, et certains d'entre

eux pouvaient mourir de déshydratation alors qu'ils se trouvaient seulement à trois ou quatre mètres de l'eau !

Toutefois, Bradshaw, de l'université d'Australie occidentale, a observé que, lorsqu'il se mettait à pleuvoir, les lézards devenaient pour ainsi dire fous. Ils couraient partout et sautaient en l'air, et recueillaient les gouttes d'eau qui tombaient. En laboratoire, il fallait faire ruisseler de l'eau sur eux, et à ce moment-là ils buvaient régulièrement. L'argument de Bradshaw est que, normalement, la seule source d'eau que rencontrent les lézards du désert est l'eau de pluie. D'un autre côté, il existe d'autres espèces de lézards tout à fait capables de s'abreuver lorsqu'ils se trouvent à proximité d'une source d'eau, et ils s'y rendent régulièrement pour y boire. D'une manière générale, il a été démontré que les reptiles réagissent à la privation d'eau par déshydratation cellulaire et aussi par ce que l'on appelle la déshydratation extracellulaire, causée par une perte de volume du liquide tissulaire. Ils réagissent également à l'angiotensine.

James Fitzsimons a montré que si l'on pratique sur des iguanes des injections systémiques de solutions hyperosmotiques de chlorure de sodium, les animaux se mettent à boire en quantité suffisante pour rendre la charge de la solution saline injectée équivalente à la pression osmotique sanguine. Le déclenchement de l'activité dipsique, après utilisation de la saline hypertonique, a été assez lent. Les serpents en état de déshydratation ingèrent en six minutes la quantité d'eau qui leur manque. De toute évidence, l'activité dipsique chez les reptiles est sous-tendue par une organisation du système nerveux beaucoup plus élaborée que celle des poissons. Quant aux oiseaux, la plupart d'entre eux boivent de manière élective en réponse à des stimuli analogues à ceux qui provoquent la prise de boisson chez les mammifères.

Les mammifères

Chez les mammifères, hormis les stratégies particulières comme le fait de se creuser un terrier pour se protéger de la chaleur, la survie dans le désert en période de sécheresse importante dépend du mécanisme de la soif et du comportement dipsique qui s'ensuit. L'homme par exemple, lorsqu'il doit s'adapter à des conditions désertiques, est capable de produire dix à quinze litres de sueur par jour, à un rythme qui peut être supérieur à un litre par heure. En admettant que le volume plasmatique soit de trois à quatre litres pour un homme de soixante-dix kilos, le degré de stress induit par la situation, sans apport liquidien compensatoire, paraît évident. Un taux

de déshydratation qui atteindrait 15 à 25 % du poids corporel serait fatal. Au vu des études approfondies qu'il a réalisées, le professeur Adolph a estimé qu'après un épisode de transpiration entraînant une importante perte d'eau l'homme à qui l'on donne à boire ne pouvait corriger que la moitié ou un peu plus de son déficit. Le reste, il le compense par l'absorption de nourriture. Il semble y avoir une limite à la quantité maximale de liquide que l'homme peut ingérer. D'un autre côté, un animal comme le chameau peut remédier à un déficit important – c'est du moins ce qui ressort des expériences spectaculaires réalisées par Schmidt-Nielsen. Knut Schmidt-Nielsen, professeur à l'université Duke de Durham, en Caroline du Nord, est le doyen des spécialistes de la physiologie comparative. Il a découvert que les chameaux privés d'eau pendant deux semaines pouvaient boire jusqu'à 30 % de leur poids en liquide, en une seule prise. Cela représente l'équivalent de cent litres d'eau. Cette capacité à compenser le déficit en eau par un apport hydrique rapide est un trait caractéristique des ruminants, qui a fait l'objet d'études chez la chèvre, la vache et le mouton. Le mouton peut en effet remédier à un déficit hydrique consécutif à trois jours de privation d'eau en se mettant à boire pendant trois à cinq minutes. Le mécanisme de compensation est d'une précision remarquable.

D'une façon ou d'une autre, ces mécanismes que nous avons relevés, les mammifères les ont élaborés. Certains rongeurs des zones désertiques peuvent concentrer leurs urines dans une proportion vingt-cinq fois supérieure à la concentration plasmatique, ce qui leur permet de retenir une quantité d'eau considérable, qui autrement serait perdue lors de l'excrétion des déchets.

Une autre découverte essentielle concernant les processus métaboliques impliqués dans la régulation des liquides corporels nous vient de Claude Bernard, à qui, rappelons-le, nous devons la théorie de la fixité du milieu intérieur. Claude Bernard a identifié le système nerveux comme responsable de la correspondance entre l'apport en eau et en minéraux essentiels et les pertes hydriques de l'organisme. Si l'on considère le comportement dipsique de l'homme, on constate que d'une année sur l'autre celui-ci compense entièrement les déficits hydriques. Chez l'homme, le comportement dipsique est en grande partie déterminé, surtout dans nos sociétés occidentales urbanisées, par les repas et les rencontres sociales. Il existe toute une série de cérémoniaux comme les petits-déjeuners, les déjeuners, les goûters et autres repas et collations, qui tiennent plus du rituel que d'un besoin physiologique de l'organisme en réponse aux modifications chimiques qu'il subit. Cette prise de boisson rituelle permet à chacun

d'avoir un peu d'avance sur le déclenchement des mécanismes physiologiques régulateurs. Barbara Rolls et ses collaborateurs de l'université d'Oxford ont par ailleurs montré que chez le chien, la prise de boisson à volonté est déterminée par les changements intervenus dans la concentration en sodium plasmatique qui est elle-même subordonnée à la prise alimentaire. En d'autres termes, elle est déterminée par des modifications chimiques du milieu intérieur ayant dépassé le seuil d'évocation de la soif.

Réflexions médicales sur la soif

Au cours de la deuxième moitié du XIX^e siècle et dans la première partie du XX^e, des résultats expérimentaux d'origines diverses ont conduit à reconnaître que la soif était une sensation d'origine générale. Cette idée fut d'ailleurs explicitement énoncée en 1867, comme nous le rappelle Fitzsimons, par le physiologiste Moritz Schiff : « La soif est donc avant tout, avait-il déclaré, une sensation d'origine générale qui provient d'un manque d'eau dans le sang et ne doit pas être confondue avec la sensation de sécheresse de l'arrière-gorge. La soif n'est pas plus une sensation locale que la faim, et la sécheresse de la bouche qui d'habitude l'accompagne n'est qu'un phénomène secondaire analogue à la lourdeur des paupières, qui est le signe avant-coureur du sommeil. »

C'est à l'École française de physiologie et à ses grandes figures – Magendie, Longuet, Bernard, Rullier, Dupuytren et Bichat –, que l'on doit l'élaboration du concept de soif. Plus tard, cette question a été troublée par la vision d'un éminent physiologiste américain, Walter Cannon, de Harvard. Ce dernier a émis l'hypothèse que la soif était provoquée par une diminution des sécrétions salivaires et par la sécheresse de la bouche. Selon lui, le déficit hydrique de l'organisme réduisait l'humidité de la bouche et du pharynx, où se trouvait le siège de la soif. Certains aspects de cette théorie particulière seront traités, en même temps que l'exploration de la soif par les techniques d'imagerie cérébrale, dans le prochain chapitre. Nous nous contenterons de dire ici que l'idée d'une origine périphérique a été reprise pour la faim. En effet, il a été question un moment d'associer la faim aux contractions de l'estomac qui, certes, peuvent accompagner cette sensation. On a constaté toutefois que les animaux qui avaient subi une gastrectomie (l'ablation de l'estomac) montraient encore des signes de faim.

Pour un certain nombre d'autres fonctions végétatives, il est évident que le phénomène de rétroaction périphérique peut favoriser, ou

accroître, un état de conscience amorcé, cependant, par des événements cérébraux. L'excitation sexuelle en est un très bon exemple, dans la mesure où les changements secondaires intervenant au niveau des organes génitaux et des autres tissus constituent une rétroaction sensorielle destinée à amplifier l'effet des mécanismes cérébraux qui ont déclenché le comportement sexuel.

Dans le cas de la soif, d'autres éléments incontestables ont semblé indiquer au contraire une origine purement centrale. Tout d'abord, on a constaté que l'injection d'eau par voie intraveineuse permettait de réduire considérablement la sensation de soif, même si rien ne passait par la bouche ou par le pharynx pour les humidifier. Ensuite, des études cliniques ont apporté la preuve que les tumeurs et les lésions de la région du troisième ventricule cérébral pouvaient réduire ou faire disparaître complètement l'envie de boire. En outre, Andersson et McCann de Stockholm, suivant les procédures de Hess, à Zurich, ont montré que la stimulation électrique de l'hypothalamus dans la région du troisième ventricule pouvait entraîner chez la chèvre « consciente » l'ingestion d'une quantité considérable de liquide. Lorsqu'on le stimulait électriquement, l'animal était capable de grimper en haut d'un escalier pour accéder au réservoir d'eau.

La théorie de la bouche sèche dans la genèse de la soif

Historiquement, le lien établi par Walter Cannon entre la soif et la sécheresse de la bouche a beaucoup compté. L'idée est ancienne et il se peut même qu'elle remonte à Hippocrate. Dans sa « Croonian Lecture ¹ » de 1918, Cannon a discrédité les expériences classiques de Claude Bernard avec des arguments discutables. Le physiologiste français avait préparé un cheval, dans l'œsophage* duquel il avait fait un trou. L'œsophage est le tube musculaire qui assure le transit de l'eau et des aliments, de la bouche et du pharynx jusqu'à l'estomac. Claude Bernard a montré qu'un cheval sur lequel on avait pratiqué une fistule œsophagienne rejetait tout ce qu'il avalait entre ses deux pattes antérieures. Sa soif n'était pas étanchée par un apport massif de dizaines de litres d'eau. L'animal buvait jusqu'à épuisement, puis il recommençait. Cannon a attribué ces pauses à l'étanchement de la soif, et la reprise de l'activité dipsique était due, selon lui, au fait que la bouche de l'animal s'était à nouveau desséchée. Le même phénomène a été observé chez un chien présentant une fistule gastrique, et chez qui toute l'eau ingurgitée tombait

1. Conférences de la Royal Society of London, sur des sujets de biologie médicale (NdT).

directement par terre. L'humidification continue de la bouche ne lui permettait pas d'étancher sa soif.

Un autre élément crucial qui devrait permettre d'apporter une réponse à cette question est l'étude de la soif chez les ruminants. Rappelons que les moutons, les bovins et un grand nombre d'espèces sauvages de la planète disposent de ce qui est presque un deuxième circuit digestif. Chez ces animaux, une quantité abondante de liquide est produite en continu par les glandes salivaires. La salive transite par la bouche et passe dans l'estomac antérieur où a lieu la digestion de l'herbe.

Nous avons préparé un grand nombre de ruminants de façon à ce qu'ils présentent une fistule parotidienne unilatérale permanente, et que le produit de la sécrétion d'une seule des glandes parotides ruisselle en continu, de la joue vers l'extérieur. La digestion se faisait normalement avec l'écoulement de la sécrétion d'une seule glande salivaire vers l'estomac antérieur. On a vu qu'en empêchant les animaux d'avoir accès à une source d'eau pendant deux ou trois jours la déplétion hydrique sévère qui s'ensuivait provoquait une diminution du taux de sécrétion salivaire du côté de la fistule, là où la salive s'écoulait à l'extérieur. Le taux salivaire est tombé de trois à quatre litres quotidiens à seulement un litre par jour. L'expérience montre toutefois que le flux salivaire provenant des autres glandes, s'il est réduit, n'en continue pas moins et permet de maintenir la bouche humide en permanence. Si on lui donne de l'eau à boire, l'animal avalera trois ou quatre litres en l'espace de trois à cinq minutes, soit la quantité que son organisme a perdue au cours des deux ou trois jours précédents. Sa soif est alors étanchée et l'eau ne l'intéresse plus.

Toutefois, si l'on a pratiqué en même temps une fistule œsophagienne, l'animal boira de façon continue. Il peut prendre dix à vingt litres d'eau en l'espace de trente à soixante minutes. L'eau ingurgitée passe dans la bouche et dans le pharynx déjà humidifiés, puis elle s'écoule par le cou avant d'avoir atteint l'estomac. En une heure, l'animal peut avoir bu l'équivalent de la moitié ou des trois quarts de son poids en eau, et sa soif n'est toujours pas étanchée, malgré le passage presque constant de l'eau dans la bouche et dans l'arrière-gorge, ce qui de toute façon n'était pas nécessaire à l'humidification de la bouche, du fait de la présence d'une sécrétion salivaire continue. Chez l'homme, les sécrétions salivaires sont beaucoup moins importantes. Certes, elles baissent en cas de déshydratation. La sensation de bouche sèche va revenir au cerveau et

s'ajouter aux pulsions chimiques centrales détectées par les récepteurs de l'hypothalamus, en réponse à une modification du taux de sodium sanguin. Ces sensations terribles de sécheresse de la bouche et de langue qui gonfle constituent le symptôme majeur d'une soif extrême, telles que la connaissent les rescapés d'un naufrage ou les gens qui se sont égarés dans le désert.

Il existe d'autres détecteurs, dans le cœur et dans les gros vaisseaux, qui signalent également la réduction du volume circulatoire. Ces récepteurs d'étirement ou de « volume » transmettent les influx nerveux au cerveau qui réagit afin d'augmenter la sensation de soif. Ils peuvent en effet générer la soif lorsque le volume sanguin diminue sans être accompagné d'un changement de concentration en sodium plasmatique. C'est ce qui se produit notamment lors des hémorragies résultant d'un ulcère à l'estomac ou d'une blessure.

C'est pour cette raison que lors des études de neuro-imagerie au cours desquelles nous avons injecté au sujet une solution saline par voie intraveineuse, nous avons mesuré la sensation de bouche sèche au même titre que la sensation de soif. Au moment approprié, les sujets ont été autorisés à se rincer la bouche avec de l'eau, pour l'humidifier complètement. À ce stade-là néanmoins, nous ne leur avons pas permis d'avaler. Par soustraction, nous nous sommes aperçus que les activations cérébrales liées à la sensation de bouche sèche avaient cessé après l'irrigation de la bouche. Cette expérience a permis de définir les zones de l'image cérébrale imputables à la « bouche sèche ». Il était en effet possible de les distinguer des autres, dont l'activation persistante était imputable à l'état central de soif *qui continuait* et n'avait pas été modifié par le « rinçage » de la bouche. Ces activations-là ont disparu quand le sujet a bu de l'eau et étanché sa soif. Comme nous allons le voir un peu plus loin, des changements significatifs ont eu lieu dans la région cingulaire après l'humidification de la bouche et cela a confirmé, dans une certaine mesure, l'importance de l'influx sensoriel provenant de la bouche, et sa contribution à la forme globale, à la « gestalt » de la sensation de soif.

Gratification rapide de l'envie de boire

Le processus d'étanchement rapide de la soif est un aspect tout à fait remarquable du comportement ingestif. En termes de survie, cela représente un avantage considérable pour une grande variété d'espèces différentes capables de se rendre près d'un point d'eau et de compenser leur déficit hydrique en un très court laps de temps et d'une manière assez précise. Ensuite, les animaux quittent l'endroit

rapidement. Les espèces herbivores sont particulièrement vulnérables, car à la merci des carnivores susceptibles de les attendre à proximité du point d'eau pour les attaquer. Le comportement des carnivores a fait des émules : les chasseurs qu'Ernest Hemingway a dépeints dans ses romans sont souvent tapis près d'une mare ou d'une pierre à lécher, dans l'attente de leur proie.

Le développement phylogénétique de ce mécanisme de gratification/récompense débouche sur ce qui semble un paradoxe : alors que les changements dans l'équilibre chimique du sang à l'origine de la soif se font progressivement, l'animal est capable d'étancher celle-ci en l'espace de trois à cinq minutes. Puis l'envie de boire disparaît subitement et complètement. *Or, et c'est là le point délicat, la perte de l'envie survient bien avant que l'eau ingérée ne soit absorbée par l'intestin et ne permette un rééquilibrage chimique de la composition du sang et des liquides cérébraux qui ont engendré la soif.* La diminution du taux de sodium sanguin intervient progressivement après quinze minutes et pendant les deux heures qui suivent. L'organisation neurologique qui sous-tend ce comportement de gratification/récompense possède un avantage de survie manifeste. C'est un modèle du genre.

Les rapports scientifiques font état de nombreuses expériences visant à séparer les différentes étapes du processus de récompense dans le mécanisme de la soif. L'une d'elles a consisté à modifier les processus sécrétoires physiologiques impliqués dans l'humidification de la bouche. On y parvient en utilisant des substances pharmacologiques qui assèchent les sécrétions salivaires, et en observant l'effet produit sur la soif. Une autre expérience a consisté à verser de l'eau directement dans l'estomac d'un animal déshydraté juste avant de lui donner à boire. La quantité d'eau administrée peut équivaloir au déficit de l'organisme tel qu'il a été déterminé par rapport à la perte de poids pendant la déshydratation. Il est également possible de faire la même chose avec un animal présentant une fistule œsophagienne, avant de le laisser accéder à la réserve d'eau.

Sans les décrire dans le détail, nous pouvons conclure de ces expériences que l'étanchement rapide de la soif est fonction d'une perception « gestaltienne » de l'influx sensoriel. Ses diverses composantes incluent le goût de l'eau dans la bouche, les impulsions nerveuses mesurant le passage de l'eau dans le pharynx et dans le sphincter œsophagien supérieur (ce que l'on appelle la manométrie œsophagienne), ainsi que d'autres impulsions nerveuses indiquant une distension de l'estomac consécutive au remplissage. Les influx

nerveux provenant de ces différentes sources sont « conjointement et solidairement » nécessaires pour étancher la soif et déclencher une soudaine perte d'intérêt pour l'apport liquidien. Manifestement, cette intégration physiologique est, d'une manière ou d'une autre, génétiquement programmée. La façon dont ces composantes de l'influx sensoriel, *dans l'ordonnancement de leur séquence temporelle*, parviennent à modifier brusquement la conscience de la soif dans les structures cérébrales et à faire disparaître l'envie de boire demeure encore en grande partie mystérieuse. *Il est donc absolument évident que l'augmentation de la concentration en sel (en sodium) dans le sang et dans les liquides cérébraux, qui est à l'origine de la soif, n'est pas seule en cause, car la concentration reste élevée longtemps après que l'apport hydrique a cessé.*

On observe globalement le même schéma intégratif pour les autres appétits spécifiques, l'appétit pour le salé, par exemple, lorsque cette sensation est provoquée par la perte de liquides organiques à forte teneur en sodium. Les ruminants ainsi que d'autres espèces animales sont génétiquement programmés de façon à pouvoir développer, lors de leur tout premier déficit sodique, un appétit spécifique pour les sels de sodium, qui les poussera à aller se servir dans une « cafétéria » où diverses solutions salines leur seront proposées simultanément dans des conteneurs différents.

Lorsqu'on présente à des ruminants privés de sel une solution saline (à base de chlorure et de bicarbonate de sodium), ceux-ci ingèrent en l'espace de trois à sept minutes un volume suffisant pour compenser leur déficit. Cet apport est suivi d'une perte d'intérêt rapide pour la solution en question. Le phénomène a été étudié de manière approfondie à l'Institut Howard Florey. En outre, si l'on propose à des moutons des solutions de concentration différente, on constate que les animaux adaptent le volume de liquide ingéré de manière à rester très proches de la quantité nécessaire pour compenser leur déficit. Si l'animal a perdu six cents millimoles de sodium en deux jours, et qu'on lui propose une solution de sels de sodium dont la concentration est de neuf cents millimoles par litre, il avalera près des deux tiers d'un litre. Si on lui donne une solution concentrée à deux cents millimoles par litre, il en boira près de trois litres. Cela revient à dire que, au cours de l'acte consommatoire (la satisfaction de l'appétit), l'animal peut multiplier la concentration par le volume et ingérer une quantité de sel qui se rapproche assez bien de ce dont il a besoin pour compenser son déficit. En d'autres termes, il intègre la sensation gustative indiquant la concentration de la solution, avec les impulsions nerveuses pharyngo-œsophagiennes

correspondantes, qui lui permettent de mesurer le volume avalé. Il y a toutefois des situations où cette adaptation au besoin n'est pas possible, notamment lorsqu'on donne à l'animal une solution très diluée de sodium (disons, cent millimoles par litre), car il lui faudrait alors boire environ six litres pour compenser le déficit ! La distension de l'estomac peut donc, dans une certaine mesure, réduire la quantité de liquide ingérée.

De toute évidence, c'est la même organisation générale qui sous-tend la satiété : il suffit d'observer un chien en train d'avalier son repas, ce qu'il pourrait faire en toute hâte et avec force déglutitions, pour ne rien laisser aux autres chiens de la meute. Chez l'homme, l'appétit de nourriture et le processus de gratification peuvent être affectés par toutes sortes de facteurs culturels, par ses goûts, et par les effets d'une prise de boisson simultanée avec la distension stomacale qui en résulte. D'une manière générale, on peut établir un parallèle entre les processus consommatoires qui éteignent la soif et la satisfaction du désir sexuel. En effet, la diversité des influx transitant par les canaux sensoriels et la dimension psychologique exercent une rétroaction positive sur l'appétit sexuel central, pour aboutir finalement à l'orgasme, habituellement suivi d'une extinction du désir, immédiate et rapide.

Un autre trait de l'organisation cérébrale impliquée dans le processus de récompense de la soif est que l'activité dipsique arrête brusquement la sécrétion de l'hormone antidiurétique (qui retient l'eau) par le biais de la glande hypophysaire. En effet, celle-ci anticipe les conséquences de l'absorption de liquide qui va renverser l'effet de la forte concentration en sodium dans le sang, c'est-à-dire la libération de l'hormone antidiurétique. C'est ce qu'ont établi Stelio Nicolaidis, Jean-Didier Vincent et Rougon Rapuggi, avec leurs collaborateurs en France, ainsi que John Blair-West et Andrew Brook en Australie, et David Ramsay et Terry Thrasher aux États-Unis.

On observe un processus similaire chez les animaux qui présentent un déficit en sodium. Des expériences réalisées à l'Institut Howard Florey ont montré que la satisfaction rapide de la faim de sel par ingestion d'une solution de sodium entraînait, dans les quinze minutes qui suivaient, une brusque diminution de la sécrétion de l'hormone de rétention du sodium par la glande surrénale. On assiste donc à une forme d'anticipation de l'effet de l'absorption ultérieure du sodium ingéré. Ainsi, parallèlement à la découverte de l'interruption rapide de la sécrétion de l'hormone antidiurétique lors de l'étanchement de la soif, ces expériences sur l'inhibition de la

sécrétion d'aldostérone (l'hormone qui retient le sodium) montrent à quel point les événements de l'esprit peuvent affecter l'organisation physiologique de l'organisme.

C'est dans ce contexte que nous allons maintenant pouvoir examiner ce qui se passe dans le cerveau lorsque la sensation de soif envahit brusquement la conscience.

Chapitre IX

NEURO-IMAGERIE DE LA SOIF EN TOMOGRAPHIE PAR ÉMISSION DE POSITONS

Plan expérimental de l'étude

L'étude dont il va être question ici a été réalisée au Research Imaging Center de San Antonio au Texas par deux équipes, l'une de l'Institut Howard Florey de Melbourne, l'autre dirigée par Peter T. Fox, de l'université du Texas, grande figure internationale de l'imagerie médicale.

L'étude a porté sur neuf sujets masculins volontaires, jeunes et sains, chez qui l'on a provoqué la sensation de soif par injection rapide d'une solution intraveineuse de chlorure de sodium d'une concentration trois fois plus forte que la concentration sanguine.

Quinze à vingt minutes après l'injection, le taux de sodium plasmatique a augmenté (*figure 12, p. 191*) et la toute première sensation de soif est apparue. Les images enregistrées à cette étape ont indiqué quelles régions cérébrales ont été activées et désactivées à la suite des réponses des récepteurs et des systèmes neurophysiologiques au changement de concentration en sodium dans le sang et à la toute première apparition de la soif.

Les figures 11a à 11e (*p. 186-188*) permettront de mieux situer les régions anatomiques du cerveau auxquelles il est fait référence et de localiser les changements intervenus dans le cerveau au cours des séquences d'acquisition d'images.

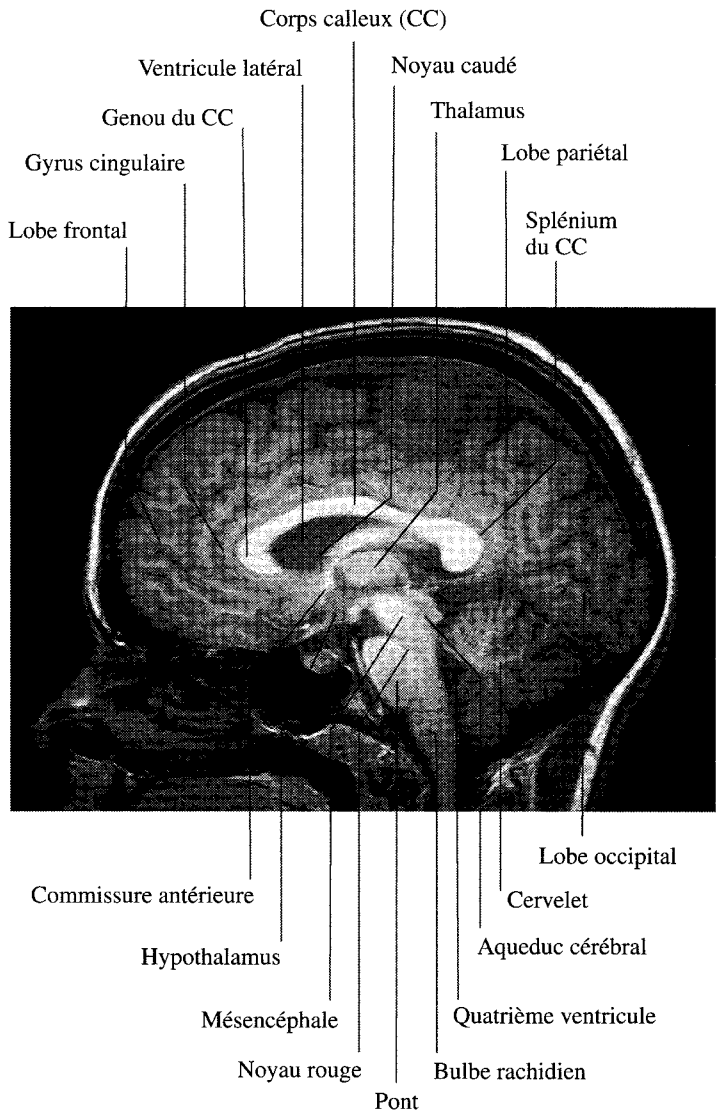


Figure 11a. Image du cerveau obtenue par résonance magnétique nucléaire (RMN) montrant quelques-unes des principales régions anatomiques susceptibles d'être activées (coupe sagittale médiane).

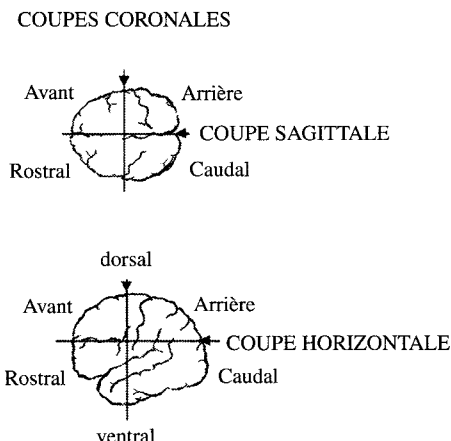


Figure 11b. Les sections du cerveau. Le terme « rostral » correspond à ce qui se trouve à l'avant du cerveau et « caudal » est utilisé pour désigner ce qui est à l'arrière. Les flèches indiquent la direction des coupes sagittales (d'avant en arrière), coronale (d'un côté à l'autre) et horizontale (d'avant en arrière, mais à angle droit avec la coupe sagittale). Les termes « dorsal » et « ventral » y figurent également. Si l'on regarde le corps humain, dorsal s'applique au dos et ventral à l'abdomen (la partie antérieure).

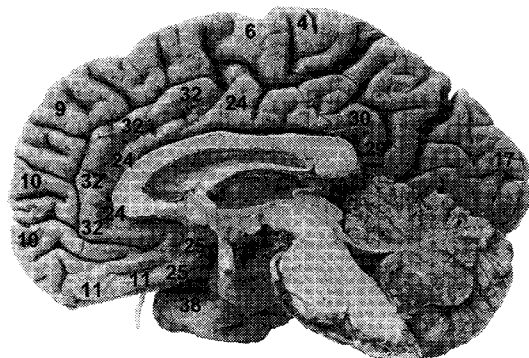


Figure 11c. Section médiane des aires cérébrales décrites par Brodmann comme présentant des différences d'architecture cellulaire. On sait maintenant que le cortex ressemble plutôt à une mosaïque d'aires distinctes les unes des autres. Comme l'ont fait remarquer Northcutt et Kass, si certaines caractéristiques neuronales ont été très fortement modifiées au cours de l'évolution (on dit alors qu'il s'agit de caractères dérivés), toutes ne changent pas (ce sont des caractères « primitifs »). Sous l'effet de pressions sélectives différentes, le cerveau des mammifères est devenu une mosaïque de caractères primitifs et dérivés.

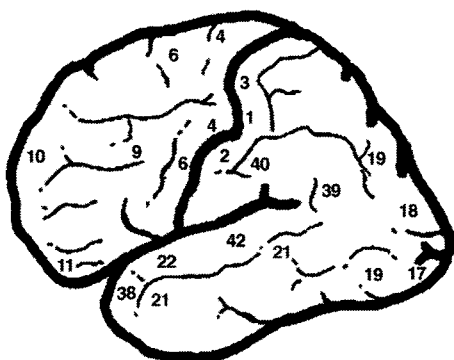


Figure 11d. Aires cérébrales latérales décrites par Brodmann comme présentant une architecture cellulaire différente (surface latérale [extérieure] du lobe cérébral gauche). (1 à 3 : aires somatiques primaires ; 4 : aire motrice primaire ; 6 : cortex prémoteur ; 9, 11 : aires frontales associatives ; 17 : aire visuelle primaire ; 18, 19 : aires visuelles associatives ; 21 : aire temporale associative médiane ; 22 : aire auditive associative ; 38 : cortex olfactif ; 39 : gyrus angulaire ; 40 : gyrus supramarginal ; 42 : aire auditive secondaire).

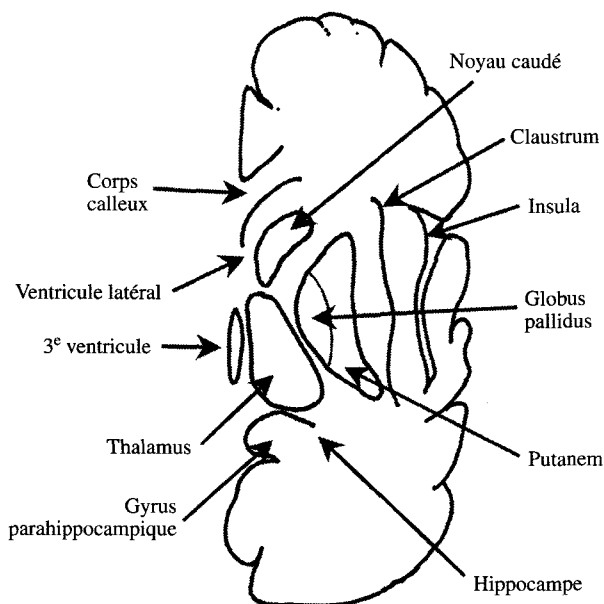


Figure 11e. Section horizontale du cerveau au niveau du troisième ventricule ($z = 0$) (voir figure 11b). On peut voir le claustrum ou avant-mur, longue bande de substance grise comprise entre l'insula d'une part et le globus pallidus et le putamen d'autre part (structures motrices). On peut également repérer la position du gyrus parahippocampique.

Des enregistrements ont eu lieu à différentes étapes de l'injection, puis à nouveau lorsque la sensation de soif a atteint son paroxysme, c'est-à-dire environ quarante minutes après la fin de l'administration de la solution saline concentrée. Les sujets ont ensuite été autorisés à se rincer la bouche à l'eau, sans rien avaler cependant, et l'on a procédé à une nouvelle séquence d'acquisitions. Après cela, on leur a permis d'étancher leur soif et l'on a recueilli de nouvelles images trois minutes après qu'ils ont eu fini de boire.

La technique de la tomographie par émission de positons (TEP) à l'aide d'une solution d'eau radioactive marquée à l'oxygène-15 permet de détecter localement les variations du débit sanguin dans le cerveau. L'activation produit une augmentation du débit sanguin cérébral régional (DSCr) et reflète l'augmentation de l'activité des neurones d'une région cérébrale localement définie. *La désactivation refléterait donc une diminution du débit sanguin cérébral et, par conséquent, une réduction de l'activité neuronale locale.*

Le fondement physique de cette détection d'émission de positons est que l'administration de l'eau radioactive par injection intraveineuse précède l'enregistrement d'environ quinze secondes. L'oxygène-15 radioactif émet des positons qui entrent en collision avec des électrons. Lors de cette rencontre, les deux particules s'annihilent et libèrent deux photons – des particules de lumière – qui partent dans des directions diamétralement opposées. Du fait qu'ils sont très énergétiques, ces photons vont en grande partie traverser la boîte crânienne et être détectés simultanément par une caméra à positons, sorte d'anneau de détecteurs de radiations situé autour de la tête du sujet. Plus le débit sanguin cérébral est important à un endroit donné, plus il se produit de collisions. Des ordinateurs créent une image à partir des enregistrements répétés de collisions qui reflètent les modifications régionales du flux sanguin cérébral. Les différentes figures présentées ici indiquent les changements intervenus dans l'activité neuronale aux différentes étapes de l'étude et seront suivies d'une analyse des résultats, avec leurs possibles implications.

Le protocole expérimental

Tous les participants aux tests étaient des sujets masculins normaux, droitiers, non-fumeurs, et compris dans la tranche d'âge des 24-36 ans. Il leur a été demandé d'attribuer une note à la soif, en prenant la valeur nulle pour l'absence totale de sensation de soif, dix étant l'équivalent de la soif la plus intense qu'ils aient jamais

connue. Ils ont aussi quantifié de zéro à dix la sensation éprouvée lorsqu'ils avaient la bouche sèche. (Rappel : la sensation de soif apparaît lorsque la concentration de sodium plasmatique, c'est-à-dire l'osmolalité plasmatique augmente d'environ 2 %.)

Nous avons injecté une solution de chlorure de sodium à 3 % au rythme de quatorze millilitres par minute pour un individu de soixante-dix kilos (0,9 % de chlorure de sodium correspondrait à la concentration en sodium dans le sang). Avant l'injection, il a été procédé à deux enregistrements¹ devant servir de référence. Puis vingt-cinq minutes après, nous avons effectué le premier enregistrement sous administration de sodium (*figure 12, p. ci-contre*). À ce stade, le sodium plasmatique avait augmenté d'environ 2 % et la sensation de soif était passée de zéro à une moyenne d'environ un et demi (*figure 12*). Les participants commençaient juste à avoir soif et ils avaient aussi la bouche un peu sèche.

L'analyse des résultats a été réalisée par soustraction, c'est-à-dire que les images recueillies lorsque les sujets étaient au repos, détendus, avant l'injection, ont été soustraites des images enregistrées à ce stade précoce de l'administration de sodium, lorsque la soif s'est manifestée pour la première fois. Bien entendu, quand l'examen commence, le cerveau n'est pas inactif. Il est probable que le sujet, qui a les yeux fermés, pense à quelque chose et qu'il a conscience de l'endroit où il se trouve, donc d'être en position allongée avec la tête dans un scanner. Toutefois, les différentes façons dont l'esprit vagabonde se sont révélées assez aléatoires pour l'ensemble des sujets participant à l'étude. Elles ont servi d'arrière-plan, pour contraster avec la cohérence ou l'uniformité de l'effet produit par l'injection à la suite de la modification de « la chimie » du sang et de l'apparition de la soif. Ainsi, la soustraction a mis en évidence une différence. Soulignons que la vitesse d'acquisition d'une image avec un tomographe à positons, qui est de l'ordre de trente à soixante secondes, n'est pas suffisante pour situer l'instant précis où la soif fait son apparition dans le courant de la conscience. Au mieux, les résultats obtenus représentent les premiers stades de l'éveil de la conscience de la soif.

1. Les termes « scan » et « scanner », qui sont de plus en plus souvent utilisés, appartiennent au jargon médical. Dans la mesure du possible, ils ont été évités (*NdT*).

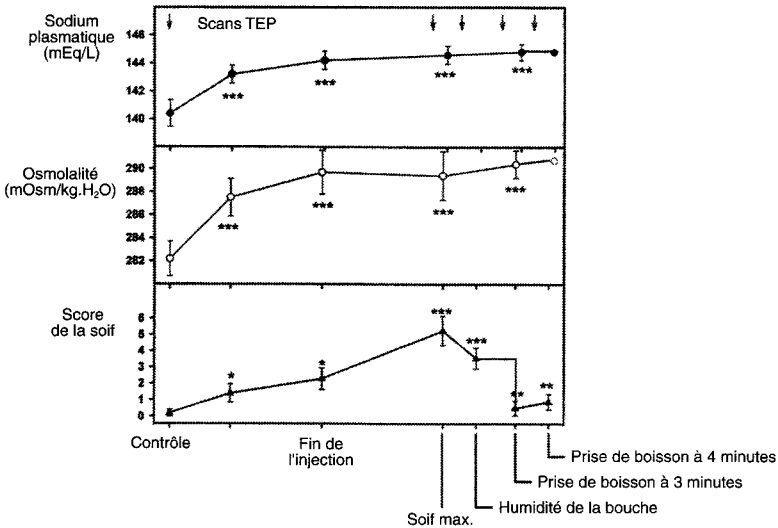


Figure 12. Variations de la composition chimique du sang plasmatique, produites par l'injection rapide, par voie intraveineuse, d'un soluté chloruré sodique. La concentration en sodium et la pression osmotique ont augmenté vers la fin de la perfusion et sont ensuite restées stables jusqu'à la fin de la période d'observation. Le « score » de la soif a augmenté pendant la perfusion, et il a continué de croître jusqu'à quarante minutes après environ. En revanche il a diminué – bien qu'il soit resté sensiblement élevé – après le rinçage de la bouche à l'eau et la disparition de la sensation de « bouche sèche ». Puis il est retombé d'un seul coup environ trois minutes après que les sujets ont été autorisés à boire autant d'eau qu'ils le désiraient (c'est-à-dire jusqu'à l'étanchement de la soif).

Résultats de l'imagerie vingt-cinq à trente minutes après l'injection du soluté chloruré sodique

Les divers enregistrements ont montré des activations très importantes (indiquées en rouge, puis en jaune lorsqu'elles étaient d'une moindre intensité, sur la figure 13, p. 4 dans le cahier central, image du haut). Les régions impliquées étaient pour la plupart des régions cérébrales d'origine évolutive ancienne. Il s'agissait notamment du girus parahippocampique (une structure corticale majeure du système limbique, qui relie l'hippocampe, associé à la mémoire, au néocortex). Le girus parahippocampique présente une architecture corticale variée, incluant le cortex primitif, et il est activé dans de nombreuses situations de stress. D'autres activations ont également été retrouvées dans les régions suivantes : girus cingulaire, antérieur et postérieur (le système émotionnel limbique), insula

(l'aire cérébrale qui joue un rôle majeur dans la sensibilité viscérale), gyrus postcentral* (l'aire pariétale ascendante qui reçoit des influx sensoriels comme la sensation de « bouche sèche », par exemple), thalamus (centre relais de tous les influx périphériques, qui joue un rôle essentiel dans l'interaction entre les aires corticales et le système d'excitation du tronc cérébral) et certaines régions du tronc cérébral.

Des activations très visibles ont eu lieu à plusieurs endroits du cervelet. Il s'agissait essentiellement de parties évolutivement anciennes du cortex cérébelleux, situées en dessous du cervelet médian. Les activations constatées dans huit des régions cérébelleuses représentaient à peu près 13 % de l'activité totale du cerveau à ce stade de l'injection.

À ce stade également, on a observé des désactivations (qui apparaissent en bleu lorsqu'elles sont importantes et en vert lorsqu'elles le sont moins), principalement au niveau du noyau caudé (une aire motrice), et du gyrus frontal mais aussi dans la circonvolution cingulaire, le gyrus parahippocampique et l'insula. Deux très importantes désactivations ont été retrouvées dans le mésencéphale et dans la protubérance annulaire* (le pont). La précision spatiale de la tomographie par émission de positons ne permet pas de les localiser avec exactitude, mais elles pourraient concerner les noyaux situés à côté de la substance noire* et le noyau parabrachial*, impliqué dans la genèse de l'appétit pour le salé, cet autre comportement ingestif spécifique associé à une très forte émotion primordiale.

Images recueillies au paroxysme de la soif

La sensation de soif a atteint son paroxysme environ quarante minutes après la fin de l'injection intraveineuse. À ce moment-là, la concentration en sodium plasmatique avait augmenté de 3 %, et le score moyen de la soif était de 5. L'image montrait que des régions qui avaient été activées dès le début étaient toujours soumises à des modifications du débit sanguin, et l'on constatait, par exemple, des activations plus importantes dans la partie cingulaire du système limbique. Dix régions s'étaient « allumées ». Il s'agissait du cingulaire, antérieur et postérieur, avec également six foyers dans le cingulaire médian. Le haut de la figure 14 (*p. 5 du cahier central*), qui représente une coupe sagittale du cerveau (c'est-à-dire d'avant en arrière) de deux millimètres de large, près de l'axe médian, fait apparaître un certain nombre de ces activations cingulaires. L'activation la plus



Figure 7a. Faon venant boire l'eau salée de la grotte de Kitum, sur le mont Elgon, au Kenya. Cet herbivore pallie ainsi une carence en sodium due à la pauvreté en sel de la région où il vit.

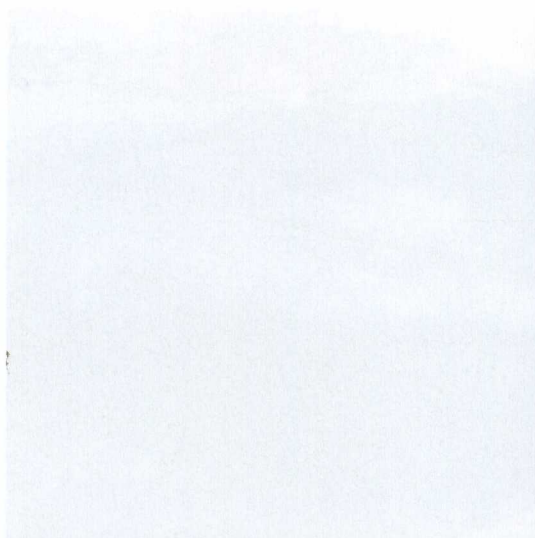


Figure 7b. Éléphants mineurs de sel dans la grotte de Kitum.

La faim de sel pousse les animaux à faire cent mètres dans l'obscurité totale pour extraire le sulfate de sodium de la roche en taillant des cannelures dans les parois. Étant donné le volume de la grotte, façonnée au fil du temps par les éléphants, il est fort probable que ce comportement perdure depuis des dizaines de milliers d'années. Selon Ian Redmond, biologiste britannique, la connaissance de la topographie de la grotte et de sa teneur en sel se transmettrait de génération en génération, de la mère à l'éléphanteau.





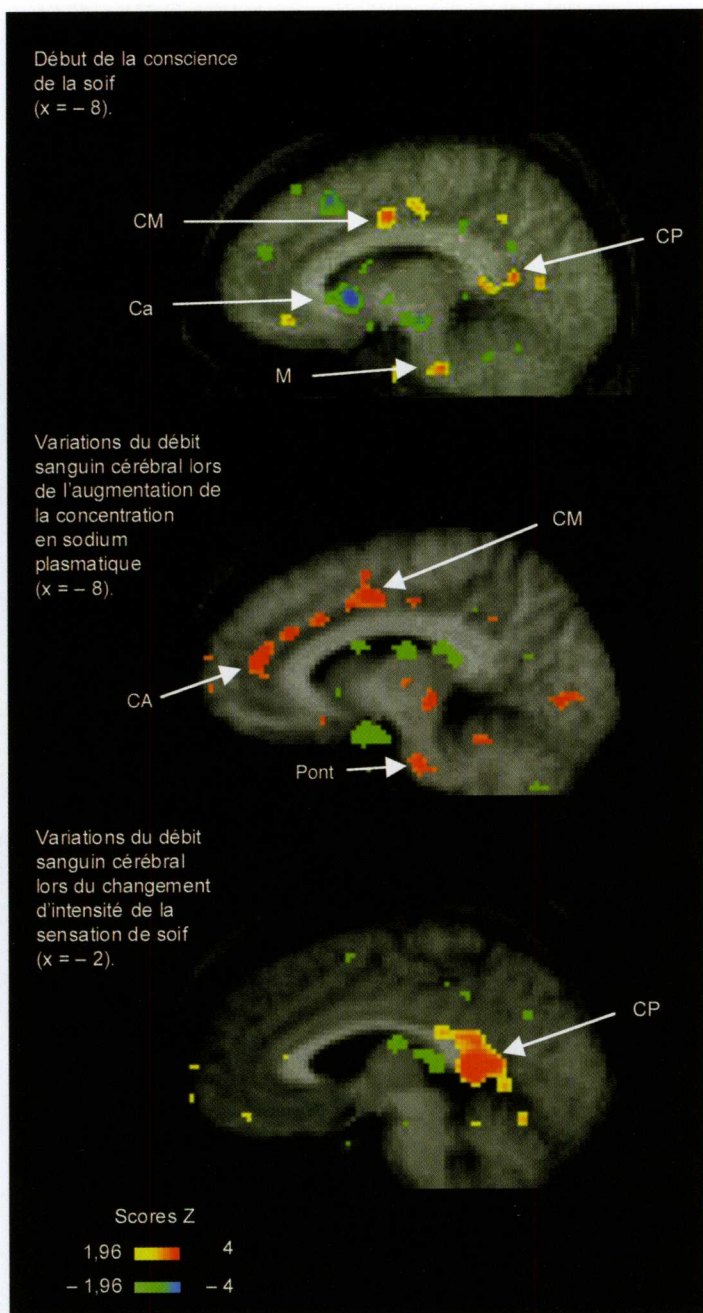


Figure 13. Images acquises par TEP au début de la sensation de soif.

En haut : activations cérébrales (du jaune vers le rouge) et désactivations (du vert vers le bleu), au moment où la conscience de la soif est apparue, après l'administration de la concentration saline. Ces changements sont observés sur une coupe sagittale fine (de 2 mm) prise à 8 mm de la ligne médiane, du côté de l'hémisphère gauche. Les zones en rouge indiquent une activation plus marquée que celles en jaune, et les zones en bleu une désactivation plus prononcée que celles en vert.

Au milieu : régions cérébrales qui ont été activées ou désactivées lors de l'augmentation de la concentration en sodium plasmatique.

En bas : activations et désactivations cérébrales liées à l'augmentation et à la diminution de la sensation de soif.

(CP = cingulaire postérieur ; M = mésencéphale ; Ca = tête du noyau caudé ; pont = noyaux pontiques antérieurs ; CA = cingulaire antérieur ; CM = cingulaire médian ; CP = cingulaire postérieur.)

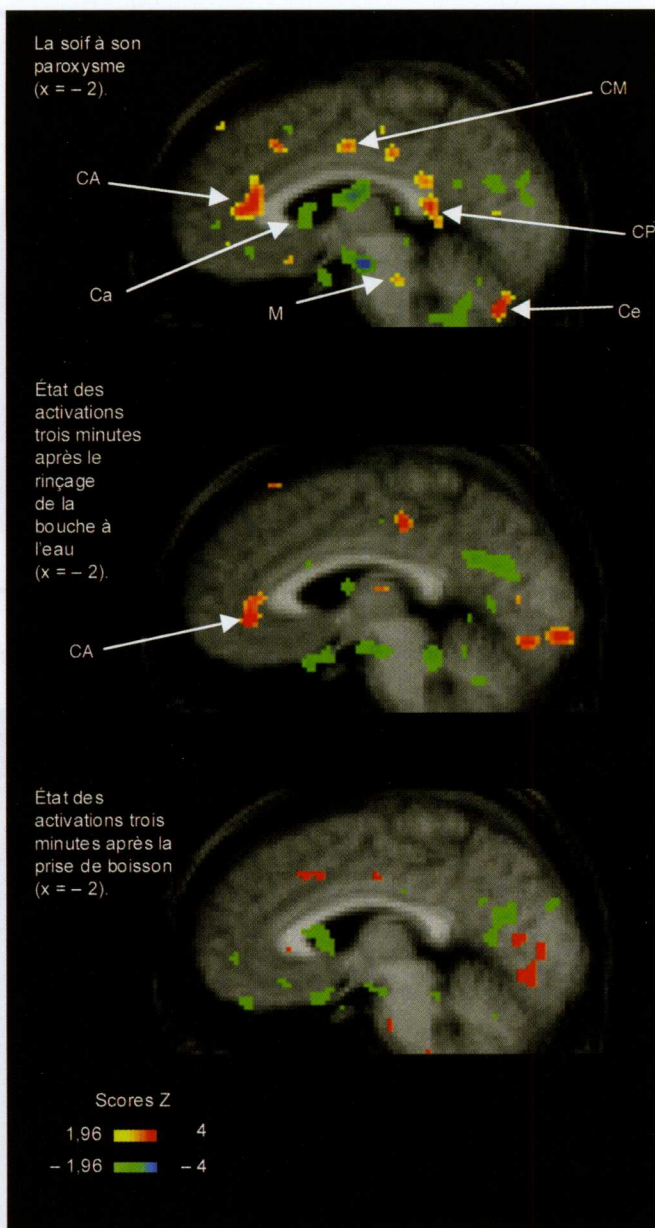


Figure 14. Paroxysme de la soif et effet de la prise de boisson.

En haut : les activations (du jaune vers le rouge, qui correspond aux activations les plus importantes) et les désactivations (du vert vers le bleu, qui correspond aux désactivations les plus importantes) reflètent respectivement une augmentation et une diminution de l'activité neuronale dans des régions cérébrales précises, au moment où la sensation de soif est à son paroxysme. On constate une forte activation dans le gyrus cingulaire antérieur (CA), le cingulaire médian (CM) et le cingulaire postérieur (CP), le cervelet (Ce) et le mésencéphale (M). On observe aussi une désactivation dans la région du noyau caudé (Ca), qui joue un rôle fondamental dans la fonction motrice, ainsi qu'une autre, très importante, au sommet de la protubérance annulaire (en bleu).

Au milieu : trois minutes après le rinçage de la bouche à l'eau et la disparition des caractéristiques de la sensation de bouche sèche. L'activation du gyrus cingulaire antérieur persiste, mais on observe une diminution de l'activation dans le cingulaire médian.

En bas : trois minutes après l'étanchement de la soif, qui a fait disparaître la conscience de la sensation, l'activation précédemment observée dans le gyrus cingulaire antérieur (CA) a également disparu.

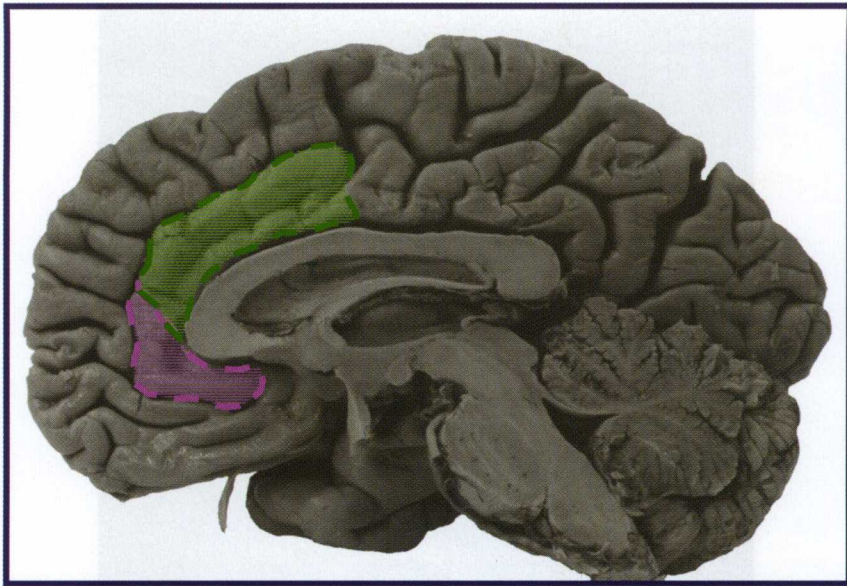


Figure 15. Division fonctionnelle du gyrus cingulaire antérieur.

La partie antérieure, en rose, correspond à l'affect et la partie postérieure, en vert, aux fonctions cognitives.

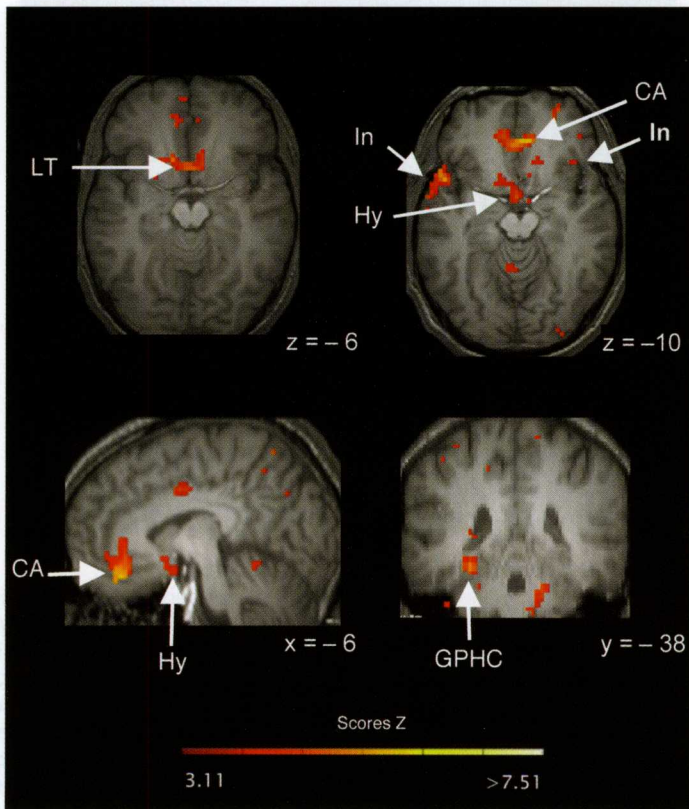


Figure 16. Soif paroxystique. Les images obtenues par IRMf mettent en évidence les régions où l'on observe une très forte augmentation du signal BOLD durant les dix minutes au cours desquelles la soif est à son paroxysme. (LT = lame terminale, Hy = hypothalamus, CA = cingulaire antérieur, GPHC = gyrus parahippocampique, In = insula.)

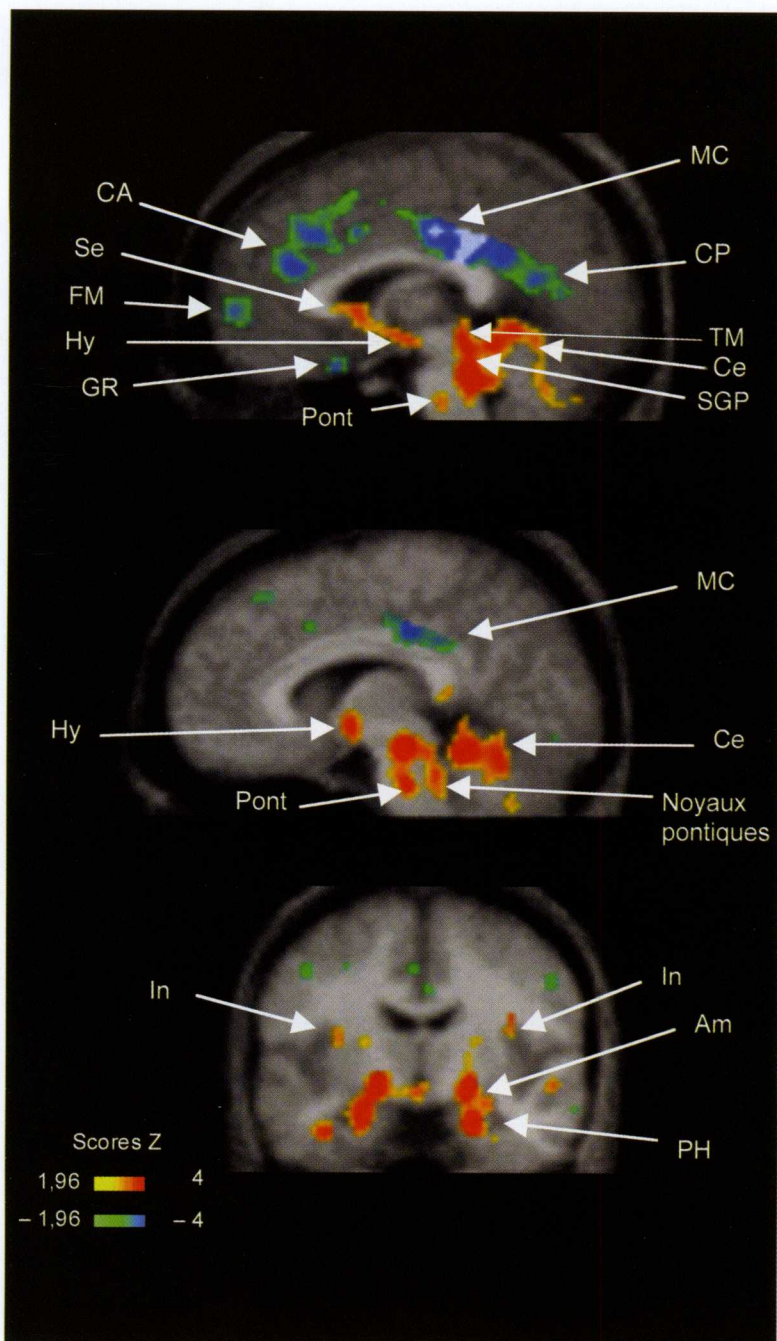


Figure 18. Effet sur le débit sanguin cérébral d'une forte concentration de dioxyde de carbone dans le sang et d'une difficulté respiratoire (essoufflement).

Neuf sujets ont participé à l'étude. L'image du haut (coupe sagittale médiane, $x = 0$) montre une forte activation (en rouge et en jaune) au niveau du tegmentum mésencéphalique (TM), de la substance grise périaqueducule (SGP) et du cervelet (Ce), ainsi que dans l'hypothalamus (Hy) et le septum (Se). Des désactivations importantes (en vert et en bleu) ont eu lieu dans les cingulaires antérieure (CA) et postérieure (CP), ainsi que dans le cortex fronto-médian (FM) et le gyrus rectus (GR). L'image du milieu (coupe sagittale, $x = 8$), située un peu plus à droite, fait apparaître les activations dans le cervelet, le pont et l'hypothalamus postérieur (Hy). L'image du bas (coupe coronale, $y = -12$) révèle de fortes activations au niveau de l'amygdale (Am) et des régions parahippocampiques (PH), ainsi que d'autres, plus faibles, au niveau de l'insula (In).

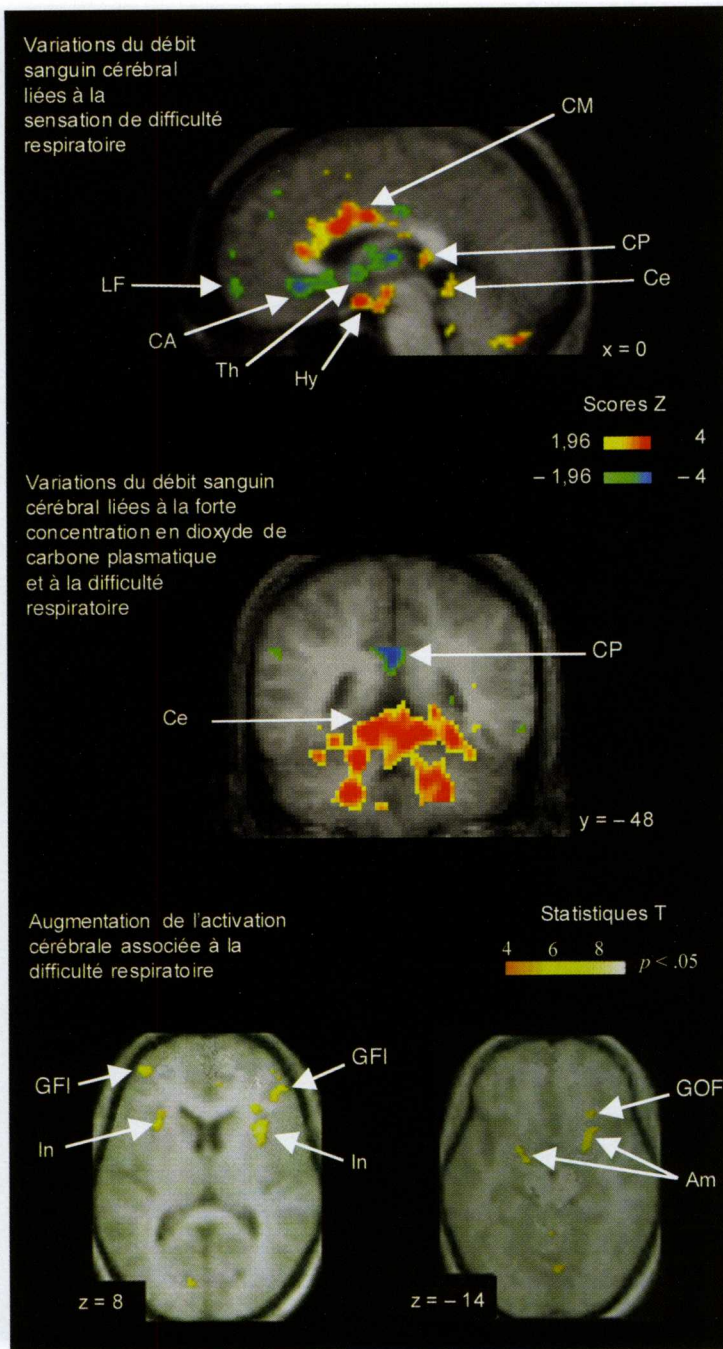


Figure 19. Effets cérébraux de l'essoufflement.

En haut : effet de l'essoufflement seul, avec une activation dans le gyrus cingulaire médian (CM) et le cingulaire postérieur (CP), ainsi que dans l'hypothalamus (Hy) et le cervelet (Ce). Une désactivation importante apparaît dans le cingulaire antérieur (CA), les lobes frontaux (LF) et le thalamus (Th).

Au milieu : coupe coronale du cerveau présentant une activation très forte dans le cervelet (Ce), sous l'effet combiné de l'augmentation de la teneur en dioxyde de carbone dans le sang artériel et de l'augmentation de la difficulté respiratoire.

En bas : les résultats de l'étude de la difficulté respiratoire mettent en évidence l'activation de l'insula (In), du gyrus frontal inférieur (GFI), du gyrus orbito-frontal (GOF) et de l'amygdale (Am).

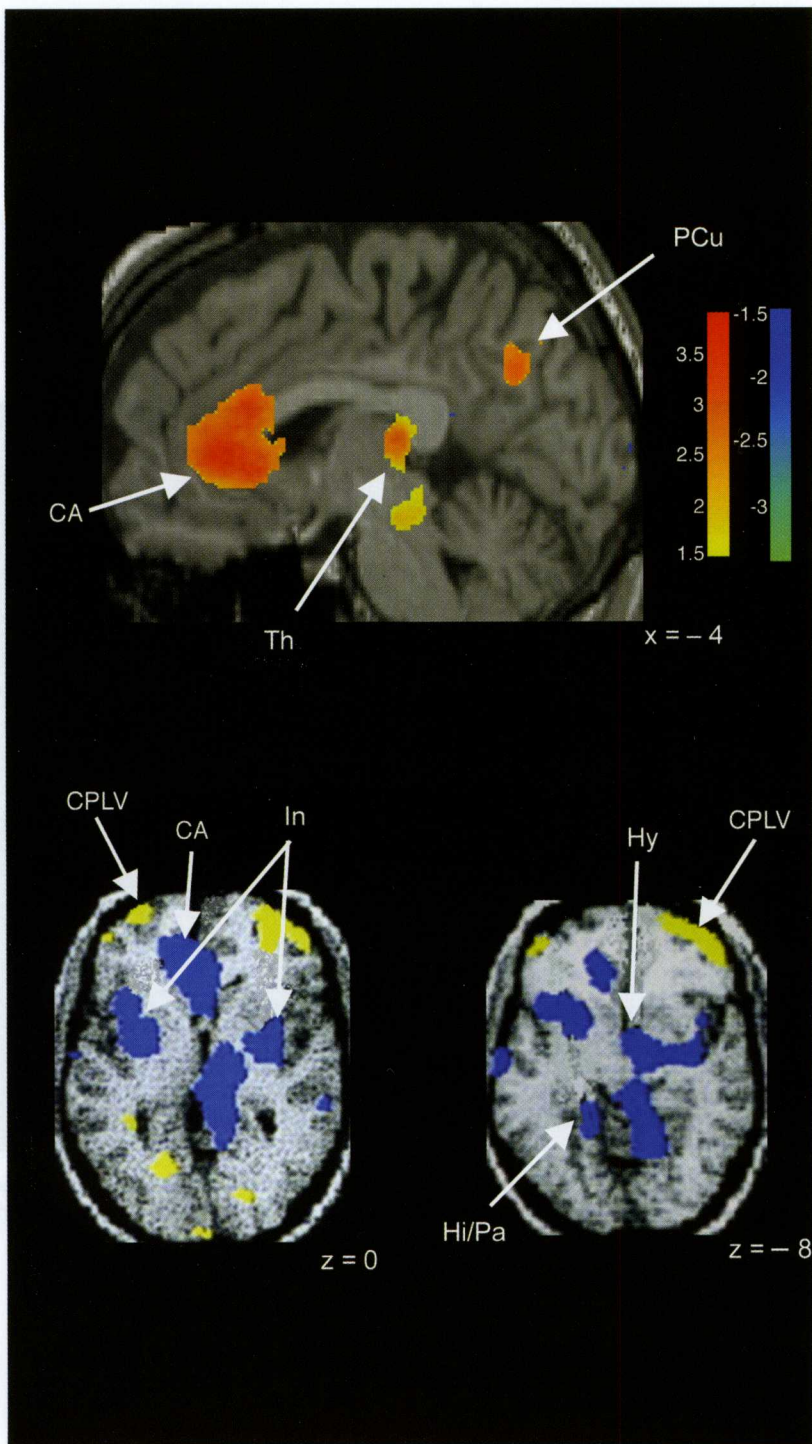


Figure 20. La faim et la satiété.

En haut : coupe sagittale obtenue par TEP, après trente-six heures de jeûne. Une activation importante a été retrouvée au niveau de la région cingulaire antérieure (CA), du thalamus (Th) et du précunéus (Pcu). En bas : régions cérébrales activées de manière intense lors de la sensation de faim (en bleu). Il s'agit de la région cingulaire antérieure (CA), de l'insula (In), de l'hypothalamus (Hy), de l'hippocampe et du parahippocampe (Hi/Pa). Parmi les régions cérébrales activées par la satiété (en jaune), on note en particulier le cortex préfrontal ventrolatéral (CPVL).

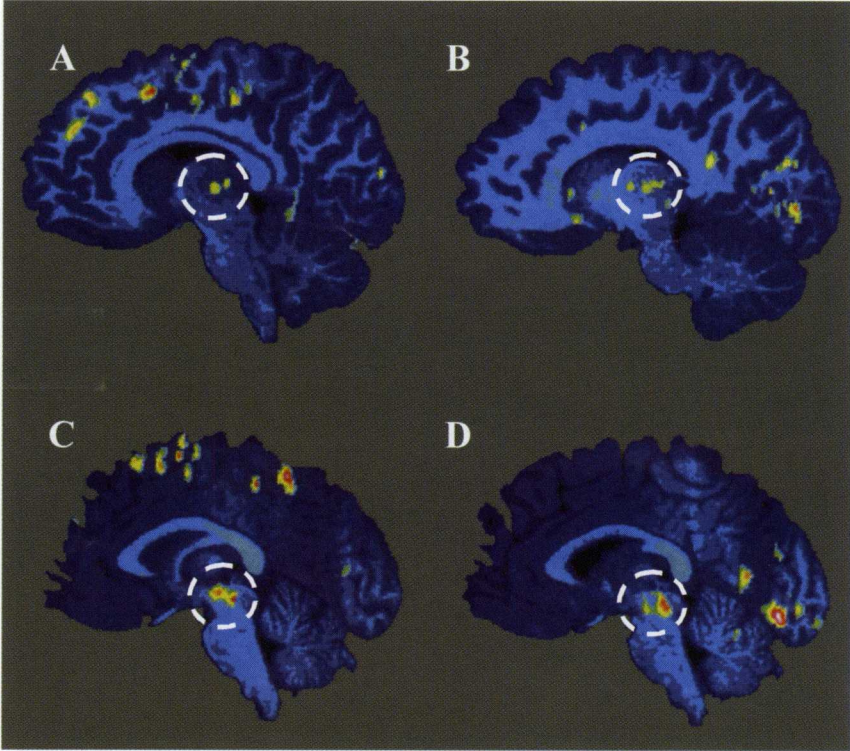


Figure 22. Régions cérébrales activées par l'accroissement des exigences attentionnelles.
 Dans les images A et B, les cercles en pointillés indiquent les noyaux thalamiques intralaminaires.
 Dans les images C et D, le tegmentum mésencéphalique.

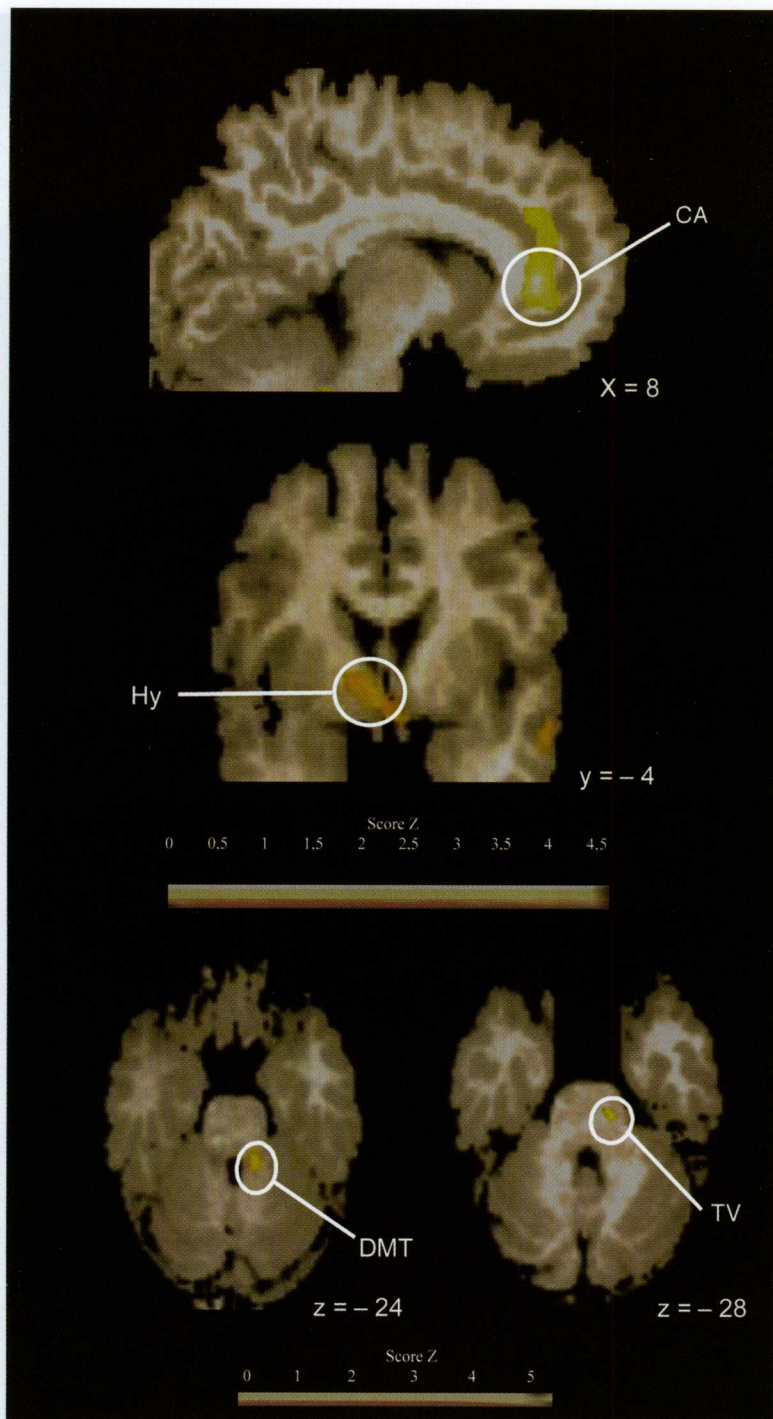


Figure 23. La miction.

En haut et au milieu : images du cerveau lors de la miction après rétention d'urine. La première met en évidence l'activation du gyrus cingulaire antérieur (CA) ; la seconde, celle de l'hypothalamus (Hy). En bas, à gauche : activations dans la partie dorsale droite du tegmentum mésencéphalique (DMT) chez les sujets qui sont parvenus à la miction après s'être retenus d'uriner ; à droite, activation du tegmentum ventral droit (TV), chez les sujets qui n'ont pas réussi à uriner (par comparaison avec l'état cérébral correspondant à une vessie vide).

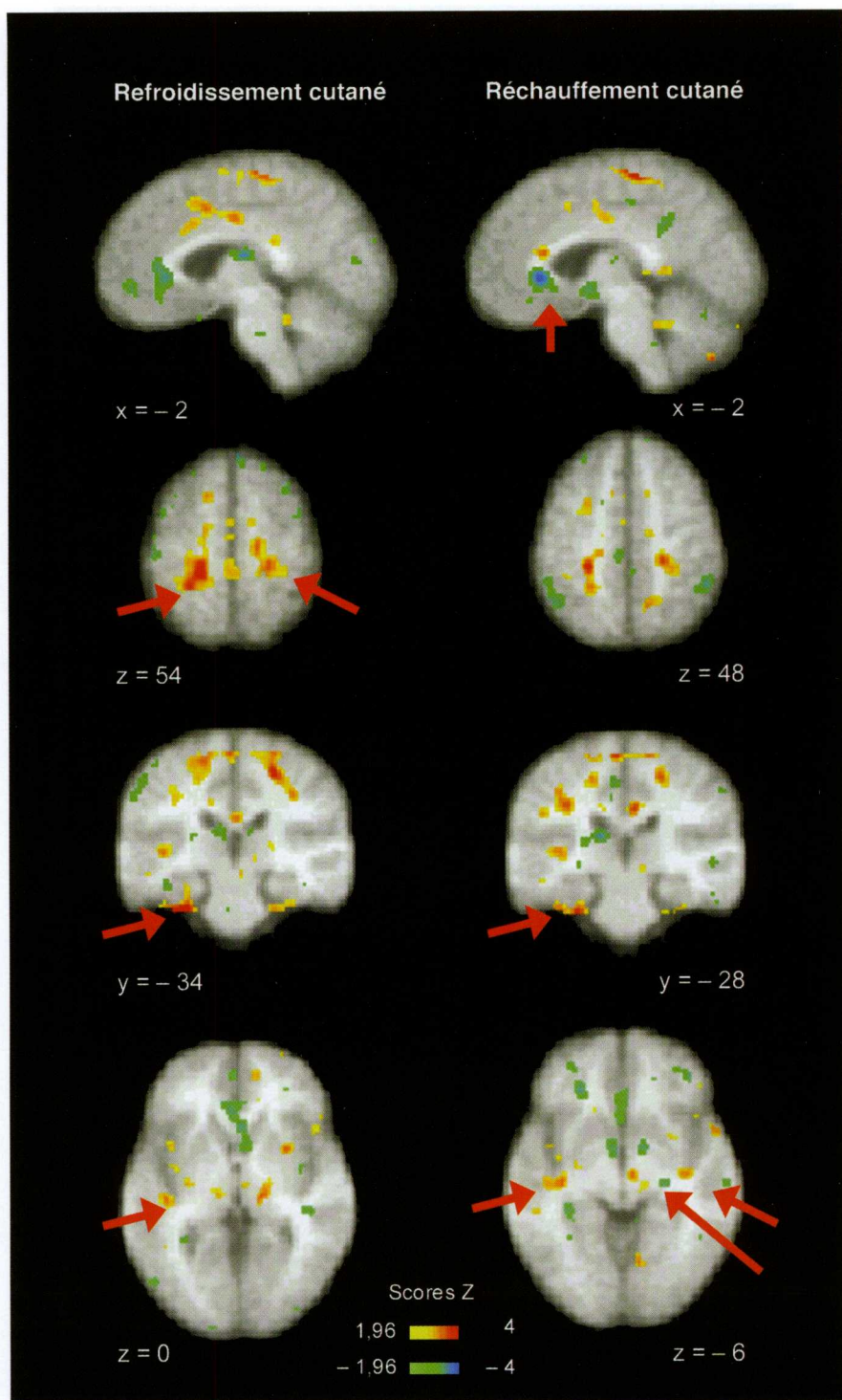


Figure 24. Activations et désactivations lors du refroidissement et du réchauffement cutané (après comparaison avec les images de référence des douze participants). La rangée du haut ($x = -2$) montre des désactivations étendues dans le cingulaire antérieur gauche. La deuxième rangée d'images ($z = 54$ et $z = 48$) fait apparaître une activation étendue des régions répondant à la sensation cutanée. La troisième rangée ($y = -34$ et $z = -28$), une activation parahippocampique gauche. La dernière ($z = 0$ et $z = -6$) indique les activations retrouvées dans l'insula et le thalamus.

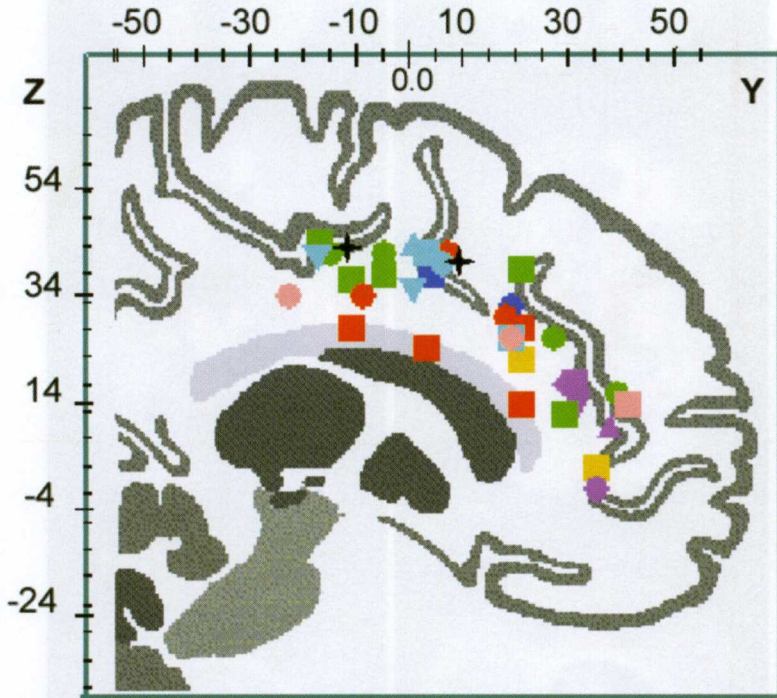


Figure 25. Activations du gyrus cingulaire antérieur lors des différentes émotions primordiales. Les carrés rouges correspondent à la difficulté respiratoire, les carrés rouges à la corrélation entre cette dernière et le taux de dioxyde de carbone. Les carrés verts représentent la soif et les cercles verts sa corrélation avec la concentration en sodium plasmatique. La faim est en orange, la miction et la rétention d'urine en rose magenta. La douleur est en bleu (la douleur aiguë étant opposée à la douleur modérée ou absente). Le sommeil paradoxal est indiqué par des croix noires.

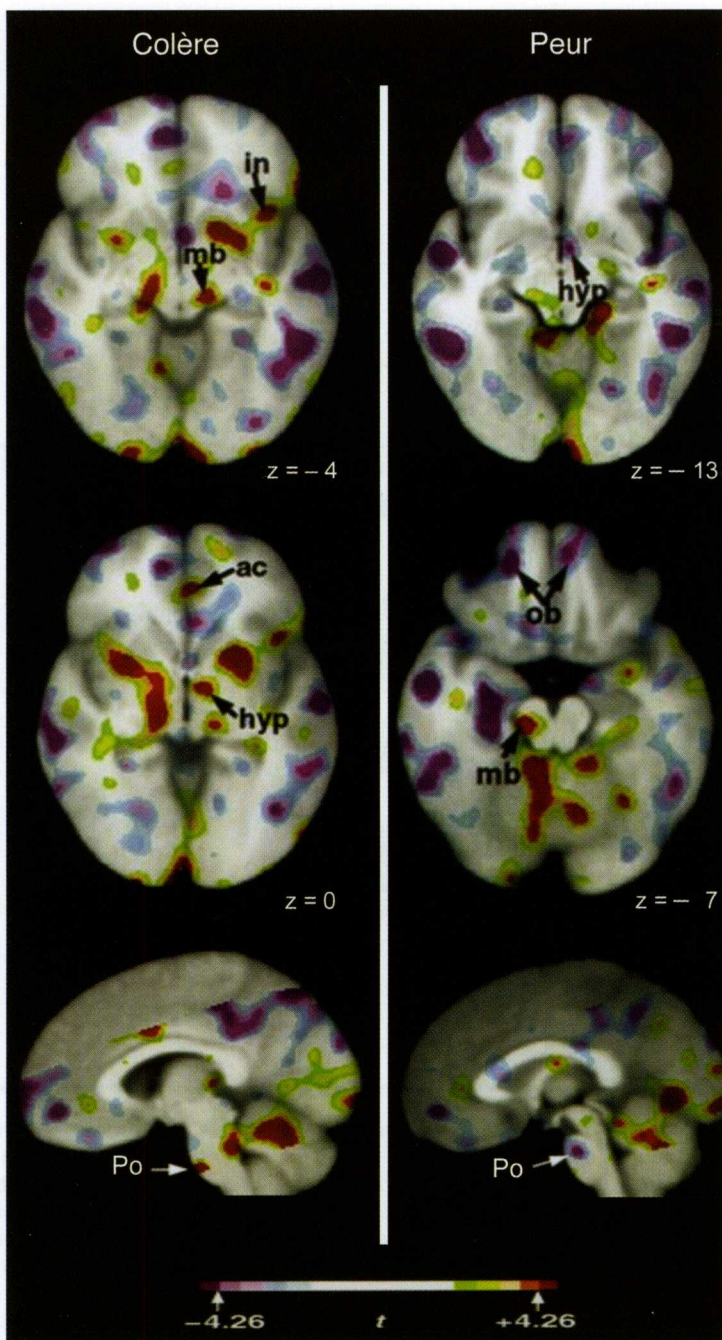


Figure 26. Imagerie cérébrale du rappel à la conscience de la peur et de la colère (TEP).

Les activations sont en rouge (entouré de jaune et de vert) et les désactivations en pourpre (entouré de bleu). À gauche, la colère a activé le mésencéphale (mb) et le pont (po), l'hypothalamus (hyp) et le gyrus cingulaire antérieur (ac) ; en revanche, elle a désactivé bilatéralement les aires sensorielles secondaires S2. À droite, la peur a activé le mésencéphale (mb), mais a désactivé l'aire sensorielle gauche S2, l'hypothalamus (hyp) et le cortex orbito-frontal (ob).

Les auteurs considèrent que les désactivations de la région orbito-frontale sont caractéristiques de ces émotions. Ils soulignent également l'importance des désactivations dans les régions néocorticales des deux hémisphères (c'est-à-dire dans les lobes frontaux et les deux côtés du cortex préfrontal dorso-latéral).

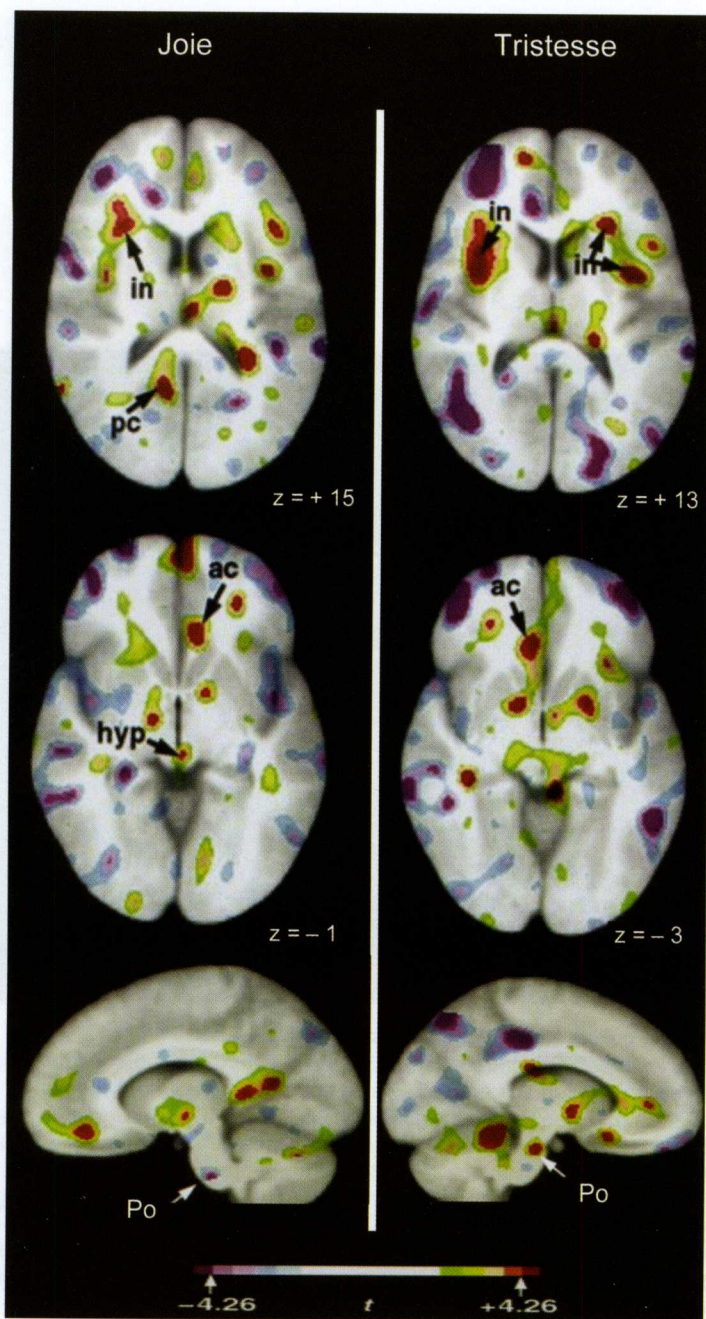


Figure 27. Imagerie cérébrale du rappel à la conscience de la joie et de la tristesse (TEP).

Les activations sont en rouge (entouré de jaune et de vert), et les désactivations sont en pourpre (entouré de bleu). Pour la joie, sont activés l'insula (in), le gyrus cingulaire postérieur (pc), l'hypothalamus (hyp), le gyrus cingulaire antérieur (ac) et le pont (po). Des désactivations ont eu lieu dans le pont ainsi que dans les régions frontales. Pour la tristesse, les auteurs de l'étude constatent une activation bilatérale de l'insula (in), des activations dans le cingulaire antérieur et des désactivations dans le cingulaire postérieur. La partie dorsale du pont a été activée.

Les auteurs notent que les noyaux pontiques ne sont pas reliés aux noyaux réticulés. Ils reçoivent des projections du gyrus cingulaire et de l'insula et se projettent ensuite vers le cervelet, ce qui pourrait guider ce dernier dans la modulation de programmes d'action variés relatifs à l'expression des émotions.

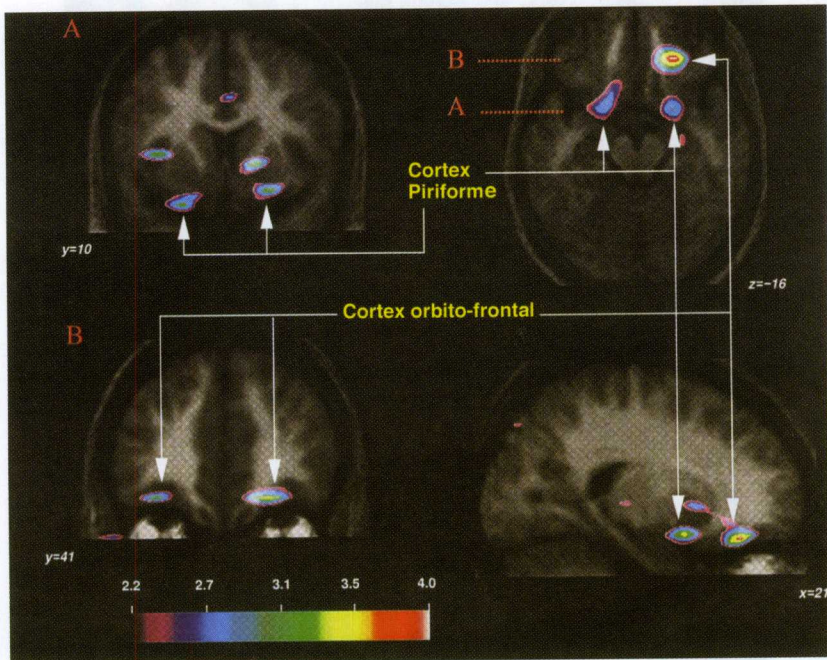


Figure 30. Imagerie cérébrale de la sensation olfactive.

Les images acquises par TEP montrent l'activation (la plus forte est indiquée en rouge) des cortex piriforme et orbito-frontal lorsqu'un arôme a été présenté à une seule des narines (la droite). L'effet a été mesuré par comparaison avec des images prises lors de la respiration d'un objet inodore. La coupe en haut à droite révèle une activation des deux côtés du cortex piriforme (à la jonction des lobes temporal et frontal), ainsi qu'une activation importante au niveau du cortex orbito-frontal droit. Le cortex orbito-frontal a été activé des deux côtés (voir l'image en bas à gauche), mais l'activation la plus forte a eu lieu à droite.

L'image en bas à droite (coupe sagittale, côté droit) indique les foyers d'activations orbito-frontales et piriformes droites. Le cortex orbito-frontal fait partie du rayonnement olfactif secondaire à partir du cortex piriforme primaire.

importante a été observée dans le parahippocampe (non représentée sur la figure 14), mais l'insula et le thalamus ont aussi été activés. Pour quatorze des aires impliquées dans le circuit de Papez (voir ci-après), on a retrouvé une activation qui dépassait le seuil de forte intensité, fixé de façon arbitraire. Des activations bilatérales ont également été constatées dans le claustrum, qui forme une bande de substance grise enfouie dans la substance blanche, sous l'insula (*figure 11e, p. 188*). Le claustrum a des connexions qui s'étendent à la circonvolution cingulaire et à l'hypothalamus, mais on sait encore peu de chose sur sa fonction. Des activations ont été vues aussi dans le cervelet, particulièrement au niveau du vermis* médian (la partie axiale de cette structure).

La vue sagittale du cerveau acquise près de l'axe médian montre clairement que les zones activées dans le gyrus cingulaire, antérieur et postérieur, sont situées à proximité du corps calleux. En effet, le gyrus cingulaire ressemble à un C tourné à quatre-vingt-dix degrés, dans le sens des aiguilles d'une montre. Il circonscrit le corps calleux, qui forme un ruban de substance blanche et traverse la partie médiane du cerveau (*figure 14, p. 5 du cahier central*). Le corps calleux contient deux cents millions de fibres nerveuses qui relient les hémisphères cérébraux.

De fortes désactivations ont été enregistrées dans l'amygdale et la circonvolution cingulaire, ainsi que dans le gyrus parahippocampique et le thalamus. Comme précédemment, on en a également retrouvé d'autres, similaires, dans le mésencéphale, ainsi que dans des zones qui pourraient correspondre à la substance noire et au noyau parabrachial. Il est possible que la baisse présumée de l'activité neuronale soit provoquée par une action inhibitrice liée à des transmissions provenant de groupes neuronaux activés dans d'autres parties du cerveau. Ici encore, les régions concernées font partie d'un circuit aux interconnexions assez lâches que l'on appelle le circuit de Papez et dont on a supposé qu'il était impliqué dans le comportement émotionnel.

Selon la théorie formulée par Papez, les émotions seraient générées dans le cortex, avec effet sur la formation hippocampique (qui sous-tend les processus de mémoire) et passage dans les corps mamillaires de l'hypothalamus qui se projetteraient sur les noyaux antérieurs du thalamus via le tractus mamillo-thalamique, et celui-ci, à son tour, exciterait le cortex cingulaire antérieur. Papez a pensé que cette région était le siège des émotions à cause des impulsions sensorielles provenant de

l'hypothalamus. Il a aussi imaginé que l'intégration du processus émotif dans le cortex cingulaire pouvait avoir des effets irradiants sur d'autres aires corticales et imprégner ainsi les processus psychologiques qui se produisaient ailleurs. Selon lui, l'ensemble du lobe limbique était impliqué dans le vécu et l'expression des émotions, car c'était la seule partie du cortex télencéphalique (la partie rostrale de l'encéphale) à avoir de fortes connexions avec l'hypothalamus.

On notera que la plus forte activation enregistrée au paroxysme de la soif s'est produite dans le gyrus parahippocampique gauche, alors qu'en même temps plusieurs désactivations majeures avaient lieu dans le parahippocampe. On sait que les neurones des régions parahippocampiques se projettent directement sur le cingulaire, évitant ainsi le circuit proposé par Papez. Il existe en outre une continuité des voies de projection entre le parahippocampe et le gyrus cingulaire, autour de l'extrémité postérieure du corps calleux (il s'agit du splénium, ou bourrelet, du corps calleux). De fortes connexions entre les gyri cingulaires antérieur et postérieur, qui ont été activés tous les deux dans la présente étude, ont été établies par les travaux de Vogt et de ses collaborateurs de l'université de l'État de New York (SUNY), qui ont été en grande partie les pionniers de la recherche sur la neuroanatomie de la région limbique du cerveau.

D'autres aires cérébrales ont subi des changements importants. Il s'agit notamment de la région pariétale où l'activation la plus forte concernait les régions sensorielles de la bouche. Ceci est probablement lié aux influx sensoriels reçus de la « bouche sèche », car cette activation a disparu après que la bouche a été humidifiée. En conséquence, l'activation du thalamus pourrait être en rapport avec la transmission de l'influx sensoriel correspondant à la sensation de « bouche sèche » à l'aire sensorielle pariétale. L'influx provenant des récepteurs de l'hypothalamus, qui réagissent aux changements de la concentration en sodium et transmettent l'information aux sites corticaux, serait également impliqué dans l'activation thalamique. Quant à l'activation des aires motrices (du striatum*), dans le putamen* par exemple, elle pourrait tout à fait concorder avec les connexions qui relient le gyrus cingulaire médian aux aires motrices primaires, qui ont la capacité d'apporter des réponses motrices appropriées et immédiates, en l'occurrence la prise de boisson, lorsque la situation devient alarmante. L'insula, elle aussi activée, reçoit les projections du gyrus cingulaire, antérieur et médian. Le foyer insulaire a perdu de son intensité avec l'humidification de la bouche, et la très forte activation de la région parahippocampique a également diminué.

Pour ce qui est de l'hypothalamus et du mésencéphale, on n'a constaté aucune activation au niveau de la très utile paroi antérieure du troisième ventricule. On peut y voir le signe de l'incapacité de la

tomographie par émission de positons à mettre au jour des changements intervenus dans une toute petite région comme celle des organes dits circumventriculaires. Ce sont en effet de petites structures situées dans les régions basales du cerveau, qui n'ont pas de barrière hémato-encéphalique et de ce fait répondent directement aux changements qui interviennent dans la composition du sang. Comme nous allons le voir un peu plus loin lorsque ces expériences seront répétées avec les techniques de l'imagerie fonctionnelle cérébrale par résonance magnétique (l'IRMf), une activation de l'hypothalamus a été retrouvée lors de la sensation de soif.

Ce passage en revue de toutes les régions anatomiques ayant fait l'objet de modifications fonctionnelles lors de la stimulation de la soif permet de souligner *la complexité des changements intervenus dans le cerveau*.

On pourrait ajouter à cela que certaines aires associatives du cortex supérieur (au niveau du lobe temporal*, notamment) ont également été le siège de modifications, et celles-ci pourraient refléter le fait que la stimulation de la soif est fortement susceptible d'induire certains processus de pensée – peut-être en rapport avec la notion d'étanchement. Certaines régions temporales sont considérées comme des structures du cortex limbique. Papez a relevé d'importantes connexions entre le gyrus cingulaire postérieur (fortement activé par la soif) et le lobe temporal. La configuration générale qui se dégage des observations a également fourni une base de comparaison pour la détection des changements intervenus aux étapes suivantes du protocole expérimental, c'est-à-dire lors de l'humidification de la bouche, afin de dissocier cette composante sensorielle de la sensation de soif, et lors des suites de la « gratification » réelle de la soif, par la prise de boisson à volonté.

Humidification de la bouche

Après avoir recueilli les images correspondant au paroxysme de la soif, nous avons permis aux participants de s'humidifier la bouche. Avec une paille, ils ont fait circuler l'eau à l'intérieur de la bouche et l'ont ensuite recrachée de la même façon, sans rien avaler. Ils s'étaient préalablement entraînés de façon à y parvenir sans bouger la tête et sans causer de perturbations. Trois minutes après, on a procédé à de nouveaux enregistrements. L'image du milieu de la figure 14 (*p. 5 du cahier central*) fait apparaître quelques changements intervenus dans certaines régions à la suite de l'humidification de la bouche. Le gyrus

cingulaire médian a vu disparaître quelques activations, tandis que d'autres ont persisté. On a par ailleurs constaté une diminution de l'activation dans la partie médiane du gyrus cingulaire postérieur, mais une autre zone du cingulaire postérieur, située un peu plus loin, sur le côté, est restée activée (ce qui n'apparaît pas sur la figure 4, p. 64, qui représente une coupe sagittale – d'avant en arrière – près de la ligne médiane). L'observation la plus importante concerne l'extrémité antérieure du corps calleux, que l'on appelle le genou : sur la ligne médiane, devant le genou, persistait une très forte activation (*figure 14, image du milieu*), comme dans la région du cingulaire postérieur citée plus haut. Après humidification de la bouche, il restait donc une activation importante dans le lobe frontal. Cette dernière observation concorde avec les résultats obtenus par le professeur Edmund Rolls et ses collaborateurs de l'université d'Oxford. Ceux-ci ont en effet démontré l'implication du cortex frontal dans la perception gustative. Avec l'humidification de la bouche, des foyers de désactivation sont apparus au niveau de l'hippocampe et du gyrus cingulaire postérieur.

Étanchement de la soif

L'étape suivante a consisté à laisser boire aux participants autant d'eau qu'ils le souhaitent. Trois minutes après qu'ils ont eu terminé, une nouvelle série d'enregistrements a été effectuée. Nous avons alors fait une constatation étonnante : la région située devant le genou du corps calleux, où l'activation avait été la plus importante et avait même persisté après l'humidification de la bouche, était maintenant complètement désactivée (*figure 14, image du bas*). Cette désactivation se produisait donc en même temps qu'apparaissait le sentiment de récompense ou la gratification. La conscience de la sensation de soif avait disparu, ce que reflète la chute rapide de la note attribuée à la soif.

Des activations ont été retrouvées dans l'insula et dans le thalamus tout de suite après l'étanchement de la soif. D'autres se sont produites dans le putamen, qui est une aire cérébrale motrice et pourrait avoir été impliqué dans l'action dipsique elle-même. Dans le même temps, des désactivations associées au processus de gratification ont été observées dans le gyrus cingulaire postérieur, dans l'insula et dans le thalamus. Quant au cervelet, il a d'abord présenté deux sites d'activation à la suite de l'humidification de la bouche, puis, trois minutes après l'étanchement de la soif sont apparus six centres d'activation de forte intensité situés dans des parties d'origine évolutive plus anciennes. Après la

prise de boisson, l'activité cérébelleuse a représenté 18 % du total des activations détectées dans le cerveau. Dans l'ensemble, cette région a donc été plus active que n'importe quelle autre.

Ce qui se dégage d'emblée et d'une manière générale, c'est la prépondérance du rôle des régions évolutivement anciennes, reflété par les changements intervenus dans le cerveau avec l'apparition puis avec l'étanchement de la soif. Cette découverte concorde tout à fait avec l'idée de la soif en tant que fonction végétative primitive dont les circuits seraient apparus à un stade précoce de l'évolution des vertébrés.

Si d'autres régions cérébrales ont été également activées, notamment le gyrus temporal transverse et le cunéus, situé sur la face médiale du lobe occipital, il n'est cependant pas facile d'en voir les implications, même s'il existe des connexions entre le gyrus cingulaire, et particulièrement le cingulaire postérieur, et le précunéus, l'hippocampe et le lobe temporal. Il se peut que, chez l'homme, une émotion primordiale essentielle comme la soif stimule l'évocation de souvenirs relatifs à certaines boissons et au plaisir de les consommer, ce qui donnerait lieu à une expérience consciente complexe impliquant des aires corticales associatives, et pourrait contribuer à expliquer un certain degré d'activité dans les régions temporales, comme nous avons pu l'observer au cours de cette étude.

L'implication du cervelet a été une découverte très importante, elle aussi. Le rôle essentiel joué par cette structure cérébrale dans la coordination du mouvement a été évoqué précédemment. En effet, les lésions cérébelleuses peuvent affecter profondément le contrôle du mouvement. Toutefois, ces dernières années, l'imagerie cérébrale a permis d'incriminer le cervelet dans un certain nombre de processus sensoriels et également dans la réalisation de tâches cognitives. Il est impliqué notamment dans la production de mots et de phrases obéissant à des règles linguistiques précises, dans les problèmes de raisonnement perceptif et spatial lors de tâches comme la rotation mentale d'objets, et dans la discrimination tactile. C'est avec le plus grand intérêt que l'on s'est aperçu, à la lumière de ces découvertes, de l'implication du cervelet dans une fonction végétative essentielle comme la soif, étant donné notamment l'origine évolutive ancienne de cette partie du cerveau. Dans leur anatomie comparative, Ann Butler et William Hodos ont mis l'accent sur le fait que, dans l'histoire évolutive, l'apparition de mâchoires destinées à la capture d'une proie et à la première phase de sa « transformation » a constitué un événement majeur dans l'histoire des vertébrés. Le développement du télencéphale, du mésencéphale et du rhombencéphale est allé de pair avec ce nouveau style de vie plus mobile et plus activement prédateur. L'accroissement de la mobilité a été favorisé par le développement du cervelet sous le toit du rhom-

bencéphale. Les premiers vertébrés ne possédaient qu'un petit cervelet, ou n'en avaient pas du tout. Le développement des mâchoires a donc eu une influence considérable sur l'évolution.

Le cervelet a de nombreuses connexions neuronales avec l'hypothalamus. Un grand nombre des activations liées à la soif se sont produites dans des régions cérébelleuses plus anciennes (comme le vermis, le noyau fastigial et d'autres parties de l'archicervelet), et il est possible que celles-ci reflètent l'implication du cervelet dans les aspects émotionnels de la soif. D'un autre côté, comme l'a fait remarquer Larry Parsons, du centre d'imagerie de l'université du Texas, il se pourrait que les activations retrouvées dans les régions cérébelleuses plus récentes (c'est-à-dire les hémisphères latéraux du cervelet) soient davantage en rapport avec les aspects sensoriels et cognitifs de la soif et de son étanchement. On pourrait également considérer que, s'il est dans la nature intrinsèque du cervelet d'être aussi impliqué dans le mécanisme de la soif, c'est en raison du caractère inéluctable de l'association de la sensation de la soif et de l'intention de boire. Autrement dit, cela reflète le rôle prépondérant du cervelet dans l'activité motrice. L'intention de boire peut être étroitement liée à des anticipations ou à des plans d'action qui à leur tour sont associés à une activité motrice implicite ou préparatoire. Toutes ces hypothèses ne sont toutefois que de pures conjectures sur l'implication fonctionnelle du cervelet, et pour en savoir davantage, d'autres études expérimentales seraient nécessaires.

Comme le montre très clairement la figure 13 (*p. 4 du cahier central*), lorsque l'on a analysé les résultats pour voir quelles étaient, parmi les régions cérébrales dont l'activation révélait un accroissement du débit sanguin régional, celles qui présentaient une réelle corrélation avec l'augmentation de la concentration en sodium, on s'est aperçu une fois encore que la région la plus concernée était le cortex cingulaire.

Le « score » de la soif et les quatre-vingt-dix-neuf enregistrements effectués au cours de l'étude ont été également mis en corrélation (*figure 13*). En comparant les corrélations trouvées entre les images de la concentration en sodium plasmatique et celles du score de la soif, on remarque que celui-ci est devenu presque nul tout de suite après la prise de boisson, alors que la concentration en sodium dans le sang est restée élevée pendant quelque temps encore (*figure 12, p. 191*), et n'a commencé à chuter qu'à partir du moment où une quantité importante d'eau ingérée a été absorbée par l'estomac. Les activations corrélées à la soif (*figure 12*) ont eu lieu principalement dans le gyrus cingulaire postérieur (*figure 13*). D'autres sites d'activation ont également été retrouvés dans le gyrus cingulaire antérieur, comme cela avait été observé pour la concentration en sodium plasmatique. Par

conséquent, les réponses corticales à l'augmentation de la concentration en sodium dans le sang et à la sensation consciente de la soif ont eu lieu de manière prédominante dans les régions cingulaires.

Il est à présent bien établi que le gyrus cingulaire est l'aire corticale la plus touchée par les décharges neuronales des régions les plus primitives du cerveau. Vingt noyaux thalamiques ou même davantage se projettent vers différentes parties du cortex cingulaire, le noyau thalamique antéro-médial étant celui dont les projections sont les plus diffuses. La circonvolution cingulaire est impliquée dans les processus de récompense. Par exemple, un animal actionnera sur un levier de façon continue pendant des heures dans le but de recevoir de petites décharges électriques. Il percevra l'autostimulation comme une récompense. Le cingulaire est également très impliqué dans la fonction motrice. Il se projette plus largement sur des aires motrices comme le noyau caudé et le putamen que sur n'importe quelle autre région corticale. La couche V du gyrus cingulaire a des neurones qui se projettent sur le noyau caudé, le putamen, la protubérance annulaire et la substance grise périaqueducale* du mésencéphale. Il est possible que les efférences de la couche V vers les aires motrices reflètent des afférences liées à la mémoire hippocampique, qui vont assurer la coordination des sorties motrices en rapport avec la « récompense » de l'appétit.

Dans les épilepsies d'origine cingulaire, on observe une psychose intermittente et des crises à caractère épisodique. Le patient peut aussi manifester un comportement agressif paroxystique et de l'asociabilité. Bien souvent une amélioration survient après une cingulectomie bilatérale, c'est-à-dire après l'ablation du gyrus cingulaire.

La question d'une éventuelle interférence des lésions cingulaires antérieures avec le mécanisme de la soif reste posée, car il n'existe aucun rapport semblant identifier un déficit spécifique. Chez les patients atteints de mutisme akinétique (qui ne peuvent donc ni parler ni bouger) on peut constater des troubles liés à la prise alimentaire ou à la prise de boisson, mais ceux-ci s'inscrivent dans un contexte plus général, avec de l'incontinence, notamment. C'est une situation que l'on rencontre lors de lésions majeures consécutives à une rupture d'anévrisme au niveau des artères cérébrales antérieures.

L'étude de la circonvolution cingulaire et de son rôle dominant au sein du système limbique, réalisée par Devinsky, Morell et Vogt¹, distingue une partie antérieure (rostrale) et une partie caudale (*figure 15, p. 6 du cahier central*). La partie rostrale est impliquée dans des fonctions exécutives comme celles qui concernent l'affect notamment. Elle fait intervenir l'amygdale et le septum*, ainsi que le cortex orbito-

1. « Contributions of Anterior Cingulate Cortex to Behaviour », *Brain*, 118 : 279-306, 1995.

frontal, l'insula antérieure et les cortex cingulaires antérieurs, le striatum ventral et notamment le noyau accumbens, et également plusieurs noyaux du tronc cérébral, dont la substance grise périaqueducale. La partie caudale du système limbique comprend les cortex cingulaires postérieurs, le striatum dorsal, l'hippocampe, le cortex pariétal postérieur ainsi que le parahippocampe postérieur. La partie cognitive postérieure est impliquée dans les fonctions visuospatiales et mémorielles.

Parallèlement à ces découvertes anatomiques, les travaux de Robinson et de Mishkin, au National Institute of Mental Health de Bethesda dans le Maryland ¹, ont montré que la stimulation électrique de la région cingulaire antérieure chez des singes conscients entraînait un comportement dipsique imitant presque parfaitement la prise de boisson naturelle. En effet, deux à huit secondes après la stimulation, les animaux se sont dirigés sans se presser vers une fontaine, et ils s'y sont désaltérés d'une manière qui laissait supposer que peut-être la sensation de soif avait été éveillée. Cette conclusion a été tirée de l'étude approfondie de cinq mille huit cent quatre-vingt-cinq images cérébrales acquises à partir d'une population de quinze singes. Il était évident que le cingulaire antérieur était impliqué de façon prédominante. Les animaux ont parfois ingéré de grandes quantités d'eau par rapport à leur masse corporelle – quatre cents millilitres, en dix minutes, pour un singe de quatre à cinq kilos ! Les résultats obtenus par les auteurs de cette étude concordent avec l'activation que nous avons retrouvée dans le gyrus cingulaire antérieur et que nous avons présentée comme faisant partie d'un ensemble complexe d'activations et de désactivations qui sous-tendent la stimulation de la soif et la sensation correspondante, consécutivement à une augmentation du sodium plasmatique et de la pression osmotique. Avec la stimulation électrique, l'enregistrement de l'activité neuronale de cette région lors de l'augmentation de la concentration en sodium plasmatique va ouvrir un champ d'investigation important pour l'avenir.

Il est bon de souligner ici que l'effet véritablement déclencheur de la prise de boisson par la stimulation électrique de cette région particulière du cerveau contraste quelque peu avec les résultats observés par Robert C. Coghill et ses collaborateurs du Centre de recherche en sciences neurologiques de Montréal ². Pour la douleur, Coghill a envisagé la probabilité de l'existence d'un système « distribué » qui en

1. « Alimentary Responses to Forebrain Stimulation in Monkeys », *Experimental Brain Research*, 4 : 330-366, 1968.

2. R.C. Coghill et alii, « Distributed Processing of Pain and Vibration by the Human Brain », *Journal of Neuroscience*, 14 : 4095-4108, 1994.

favoriserait la conscience, car il est très difficile de provoquer des sensations douloureuses par la stimulation locale de certaines régions corticales cérébrales. Il pourrait s'avérer que l'activité simultanée de plusieurs régions du cerveau soit nécessaire pour créer une sensation douloureuse. Cela expliquerait également pourquoi certaines lésions touchant des aires corticales distinctes entraînent rarement une atténuation de la sensation chez des patients qui souffrent de douleurs rebelles.

En termes d'intégration, les voies nerveuses qui se projettent du noyau médio-dorsal du thalamus, des autres noyaux thalamiques et de l'amygdale vers la circonvolution cingulaire sont bien établies, tout comme la voie cingulaire afférente à la substance grise périaqueducale (la région excitatrice du mésencéphale). Les études par traceurs ont aussi clairement montré que les neurones de la protubérance annulaire qui utilisent l'acétylcholine comme neurotransmetteur ont des voies nerveuses ascendantes vers le thalamus et, comme nous l'avons mentionné ci-dessus, les régions thalamiques ont des connexions réciproques et étendues avec la circonvolution cingulaire. Cela dit, il est évident qu'à l'heure actuelle on connaît encore mal la manière dont des agrégats de neurones structuraux particuliers présents dans la région cingulaire sous-tendent certaines fonctions spécifiques. Par rapport à nos considérations générales sur l'organisation du cerveau, un fait important se dégage de notre étude : l'activation du mésencéphale dont nous avons trouvé qu'elle était corrélée à l'augmentation du sodium plasmatique s'est produite très près des foyers d'activation de la formation réticulée mésencéphalique, dont Per Roland et ses collaborateurs de Stockholm ont montré l'implication dans le contrôle de l'éveil et de la vigilance. L'activité réticulaire mésencéphalique observée au cours de la phase d'augmentation de la concentration en sodium plasmatique a été la deuxième activation la plus importante que nous ayons enregistrée.

T. V. et M. A. Sowards, du département de biologie de l'université du Nouveau-Mexique, ont étudié l'organisation neuronale qui sous-tend le mécanisme de la soif¹. Ils accordent une grande importance aux résultats qui incriminent la région latéro-ventrale de la substance grise périaqueducale dans le traitement du signal sensoriel de la soif. Cette région représente, selon eux, le dernier échelon de la hiérarchie des structures sous-corticales impliquées dans cette fonction. Les signaux qui en partent se dirigent vers les aires motrices. La preuve a été faite que des lésions de cette partie du cerveau provoquent la disparition de la sensation de soif et de la stimulation de l'activité dip-

1. « The Awareness of Thirst : Proposed Neural Correlates », *Consciousness and Cognition*, 9 : 463-487, 2000.

sique. Des effets similaires ont été également constatés pour la prise alimentaire. Les Sowards notent aussi que la stimulation de la paroi antérieure du troisième ventricule active la région latéro-ventrale de la substance grise périaqueducale, alors que la stimulation de cette dernière inhibe les neurones de l'aire préoptique et de l'hypothalamus. L'idée générale qui se dégage de cette analyse approfondie est que les activités neuronales de la substance grise périaqueducale contribuent à la prise de conscience de la soif et que cette région constitue le dernier relais des projections neuronales qui déterminent le comportement dipsique. Pour les auteurs de cette analyse, la très forte activation de la substance grise périaqueducale que nous avons constatée avec l'injection par voie intraveineuse d'une solution sodique, et que nous avons associée aux changements de la concentration en sodium, contribue fortement à étayer leur théorie.

Des désactivations ont été retrouvées dans la zone périventriculaire de l'hypothalamus antérieur au cours du changement de concentration en sodium plasmatique, et l'explication de ce phénomène n'est pas évidente. À l'instar des autres sites de désactivation, à la fois diencephaliques et corticaux, cette région possède des connexions bien établies avec le cortex cingulaire.

Le cervelet s'est développé à partir du rhombencéphale – le cerveau postérieur, d'origine évolutive ancienne – dont il constitue une partie importante. Environ 70 % des neurones du cerveau humain se concentrent en fait dans cette microstructure cristalline qu'est le cortex cérébelleux. Le cervelet est susceptible de recevoir des influx de tous les systèmes sensoriels et il se projette vers de nombreuses régions du cortex cérébral. Au cours des dix dernières années ou presque, il est apparu clairement que le cervelet était impliqué dans un très grand nombre de fonctions qui vont bien au-delà de celles qui lui ont été traditionnellement attribuées, c'est-à-dire la participation au contrôle moteur et aux tâches motrices acquises par apprentissage. Si les preuves se sont accumulées en faveur de l'implication du cervelet dans les états émotionnels, il est désormais du plus haut intérêt de savoir s'il joue un rôle dans les émotions primordiales des processus neurovégétatifs. Nous avons tout lieu de croire qu'il existe des connexions réciproques entre les noyaux et le cortex cérébelleux d'une part et l'hypothalamus et les noyaux thalamiques d'autre part. Il est possible que cette organisation se soit inscrite dans des schémas comportementaux génétiquement programmés, dont le développement aurait précédé celui des processus cognitifs ayant entraîné la conscience. L'implication du cervelet dans la réponse à une subite augmentation de la concentra-

tion en sodium plasmatique et à l'apparition de la conscience de la soif présente donc un intérêt particulier. De fait, il a été également démontré qu'une grande partie de la région vermale au niveau du lobule central antérieur du cervelet était très nettement corrélée avec la sensation subjective de la soif.

Le cervelet a été fortement impliqué dans la réponse de l'organisme, à toutes les étapes de l'augmentation de la concentration en sodium, et l'on a constaté également une activation cérébelleuse importante trois minutes après l'étanchement de la soif. Aucune activité motrice liée au déclenchement de la soif n'a pourtant eu lieu pendant les enregistrements et, de fait, aucune activation n'a été détectée dans les régions corticales associées à l'activité motrice, hormis une réaction qui a eu lieu vingt-cinq minutes après le début de l'injection. Ces résultats concordent avec l'absence d'activité motrice, même préparatoire, et ils renforcent l'idée que les découvertes relatives au cervelet sont associées au processus de la sensation. Il est par ailleurs assez remarquable qu'une implication cérébelleuse analogue ait été constatée au cours des études sur le mécanisme de la faim.

Nous noterons néanmoins que ni l'absence congénitale de cette structure (lorsqu'elle ne s'est pas développée en même temps que le cerveau), ni les dysfonctionnements consécutifs à une atteinte lésionnelle ne semblent interférer avec les processus ingestifs dont la soif fait partie. Il faudrait donc cesser d'attribuer au cervelet un grand nombre de fonctions différentes. La microstructure uniforme du tissu cérébelleux nous amène à poser comme hypothèse la plus vraisemblable qu'il sous-tend une gamme de fonctions assez restreintes qui peuvent être appliquées de manière générale à différentes sortes d'informations neuronales grâce à ses connexions anatomiques.

Des activations importantes peuvent parfois avoir lieu lorsque le cerveau est vigilant et surveille ses récepteurs sensoriels. Il est tout à fait plausible également que l'implication du cervelet dans le mécanisme de la soif soit liée à l'intention de boire, elle-même inextricablement liée à l'état subjectif de la soif. Les études qui ont fourni la preuve expérimentale d'une réponse viscérale – chez l'homme ou chez l'animal – à une stimulation électrique du cervelet ou à des lésions cérébelleuses, et par ailleurs la preuve aussi de ses connexions réciproques avec l'hypothalamus, viennent appuyer la thèse selon laquelle le cervelet pourrait être impliqué dans la régulation d'un large éventail de fonctions viscérales. Il a été également prouvé que des lésions du cervelet médian chez des singes particulièrement agressifs rendaient ceux-ci plus dociles. De toute évidence, il sera nécessaire d'approfondir les recherches pour déterminer exactement la nature de

l'implication du cervelet dans le mécanisme de la soif et dans d'autres comportements végétatifs, comme nous le verrons bientôt.

L'imagerie de la soif par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)

Les effets de la stimulation de la soif par la même procédure d'injection intraveineuse d'une solution saline concentrée ont été étudiés en utilisant cette fois la technique d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

Cette technique est fondée sur la différence des propriétés magnétiques de l'oxyhémoglobine et de la désoxyhémoglobine (selon que l'hémoglobine a libéré ou non son oxygène). Or, le niveau d'oxygénation du sang est déterminé par l'activité cérébrale locale. Ainsi, les modifications du signal dépendant de cette oxygénation, appelé signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependent ¹⁾) sont utilisées pour établir des cartes fonctionnelles cérébrales.

Les avantages de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle par rapport à la tomographie par émission de positons (TEP) sont liés au fait que le temps d'acquisition d'une série de coupes de tout le cerveau est plus court (de l'ordre de trois secondes) et que l'on a la capacité de répéter l'opération de manière continue tout au long de la séance.

L'inconvénient principal de l'IRMf réside dans l'instabilité du signal lorsque le but des tests est d'analyser les changements d'activation d'une région pendant une période prolongée au cours de laquelle on procède à une série de manœuvres expérimentales.

Des résultats ont été recueillis de façon plus ou moins continue au cours de la période de référence, pendant le temps de l'injection, et durant les périodes qui ont précédé et suivi l'étanchement de la soif. Les images de la figure 16 (*p. 6 du cahier central*) ont été acquises au cours d'un laps de temps de dix minutes et demie correspondant au paroxysme de la soif chez les quatre sujets participant à l'étude, et elles ont été comparées à la période qui avait immédiatement précédé ce moment, afin de pouvoir déterminer les zones activées par ce changement.

La caractéristique singulière de cette étude est que l'on a enregistré une forte activation de la région correspondant à la paroi antérieure du troisième ventricule, qui comprend notamment l'organe

1. Dépendant du niveau d'oxygénation du sang (*NdT*).

vasculaire de la lame terminale (*figure 16*). Cet organe est le site de récepteurs réagissant aux changements de la concentration en sodium dans le sang. En effet, l'ablation chirurgicale de cette région chez l'animal expérimental a pour effet de faire disparaître la sensation de soif et de ne pas déclencher la prise de boisson en réponse à la déshydratation de l'organisme. Chez l'homme, on a constaté que la présence d'une tumeur dans cette région pouvait avoir le même effet. D'une manière générale, il était important, pour l'étude du cerveau humain par imagerie, d'avoir la confirmation de l'activation de cette région, et l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle a effectivement permis de souligner le rôle capital joué par cette partie du cerveau chez l'homme. Le gyrus cingulaire a été activé, lui aussi (*figure 16*), et l'IRMf a fait apparaître une activation importante dans les principales régions déjà incriminées par la technique de tomographie par émission de positons. On a retrouvé une forte activation de l'insula chez tous les participants, et une autre aussi dans la partie gauche du parahippocampe, pour un seul des sujets. Les lobes frontaux ont également été concernés.

Trois des quatre sujets ont présenté une activation bilatérale du gyrus postcentral, dans le lobe pariétal, liée probablement à la sensation de « bouche sèche ». Chez l'ensemble des participants, on a constaté l'activation de plusieurs autres régions, notamment du cervelet, du cunéus, du tronc cérébral (au niveau du noyau rouge) et des corps mamillaires de l'hypothalamus.

Dans l'ensemble, les résultats obtenus ont concordé avec ce que l'on trouve dans la littérature scientifique sur les études animales, du moins en ce qui concerne, chez l'homme, la description du rôle de la paroi antérieure du troisième ventricule. Ces résultats ont également concordé, en termes d'activité corticale, avec ceux de la tomographie par émission de positons.

Une observation particulièrement intéressante se dégage de cette étude purement préliminaire. Il n'est pas inutile de la mentionner, dans la mesure où elle indique une direction potentielle pour les recherches à venir. Cette observation s'inscrit dans le contexte suivant :

Selon Francis Crick, il paraît probable qu'« à tout moment certains processus neuronaux actifs dans [le] cerveau entrent en corrélation avec la conscience, alors que pour d'autres, ce n'est pas le cas ». Crick pose la question : « Quelle différence y a-t-il entre eux ? » À propos de la vision, il ajoute : « Il semble que le cerveau ne puisse faire autrement que d'imposer une unité globale à certaines activités de ses différentes parties ; alors les attributs d'un seul objet – sa forme, sa couleur, sa façon de se mouvoir, sa localisation, etc. – sont en quelque

sorte rassemblés et en même temps ne peuvent être confondus avec les attributs d'autres objets se trouvant dans le champ visuel. Ce processus global exige la présence de mécanismes que l'on pourrait bien décrire comme des mécanismes attentionnels, et l'unité de l'ensemble pourrait s'exprimer par un tir corrélé des neurones concernés ¹. » Pour Edelman et Tononi, « à tout moment, dans notre cerveau, un sous-ensemble de groupes neuronaux et un seul – mais il est d'une certaine importance – contribue directement à l'expérience consciente. La question qui se pose alors est : pourquoi ce sous-ensemble-là, à ce moment-là, et comment l'identifier ² ? » Tononi et Edelman postulent l'existence d'un « noyau dynamique », qui serait une sorte d'agglomérat de groupes neuronaux à très forte interaction, mais qui auraient des frontières fonctionnelles distinctes avec le reste du cerveau. « Sa composition, disent-ils, est intégrée, mais sans cesse changeante, comme le veut le terme "dynamique" qui lui est appliqué. » Ce regroupement fonctionnel distribué parvient à être fortement intégré grâce à des interactions réentrantes dans le système thalamocortical.

Si l'on se rapporte aux hypothèses de Crick et à celles d'Edelman et de Tononi, il semble évident que l'organisation biologique de la soif et d'autres appétits spécifiques comme le goût pour le salé implique que ceux-ci peuvent être très rapidement satisfaits. L'animal déshydraté va boire très vite jusqu'à ce qu'il ait étanché sa soif. À ce moment-là, son intérêt pour l'eau retombe d'un seul coup et la sensation de soif disparaît.

Nous avons vu précédemment que la rapidité du processus de « récompense » de la soif possédait un très fort avantage de survie.

Les résultats obtenus par résonance magnétique fonctionnelle ont permis une comparaison très intéressante entre les régions situées autour du gyrus cingulaire antérieur et la paroi antérieure du troisième ventricule. En effet, au cours de l'administration de sodium, on a constaté un rehaussement du signal dans le cingulaire antérieur comme dans la paroi antérieure du troisième ventricule. Le signal est ensuite redescendu brutalement, après l'étanchement de la soif. Ce fait contraste avec l'activation de la lame terminale (une partie de la paroi du troisième ventricule) qui, elle, a persisté (*figure 17, ci-contre*). La présence continue du signal dans la région de la lame terminale pourrait concorder avec la persistance d'un niveau élevé de concentration en sodium dans le sang. Celle-ci ne change que petit à petit, lorsque l'eau est progressivement absorbée

1. *L'Hypothèse stupéfiante, op. cit.*

2. *Comment la matière devient conscience..., op. cit., p. 138.*

par l'intestin pour repasser dans le sang, processus qui commence dix à vingt minutes après la prise de boisson. Ainsi l'activité de cette région pourrait-elle être directement imputée au nouvel état chimique du milieu intérieur causé par l'administration de chlorure de sodium hypertonique, état qui a persisté après la prise de boisson. En revanche, l'activation de la région cingulaire antérieure pourrait sous-tendre la conscience de la soif. Elle diminuerait en effet de manière rapide et conséquente après la disparition de la conscience de la sensation, consécutive à l'étanchement de la soif.

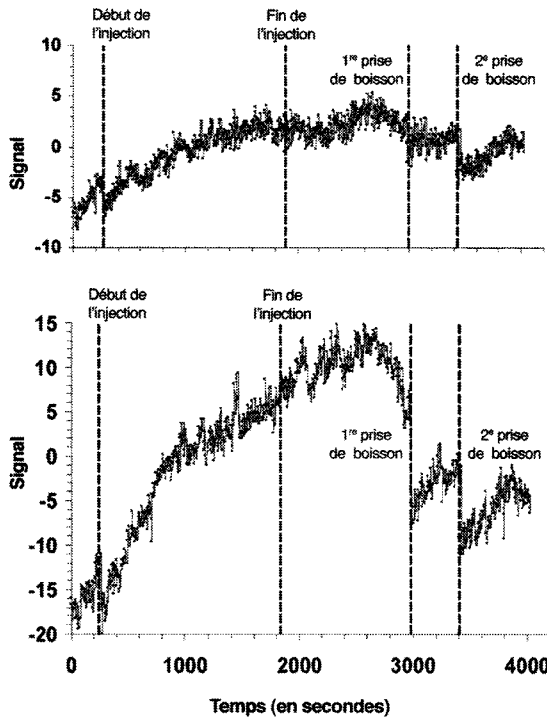


Figure 17. Effet de l'augmentation de la sensation de soif et de la prise de boisson sur le signal BOLD dans deux régions du cerveau. Ce diagramme montre le signal BOLD (en IRMf) tel qu'il apparaît dans les enregistrements à des endroits spécifiques du cerveau, au cours de la séquence expérimentale.

En haut, le signal BOLD enregistré dans la lame terminale (une région de la paroi antérieure du troisième ventricule, coordonnées de Talairach (0, 0, -6)), montre que la première prise de boisson importante du sujet en état de soif intense n'a pas induit de variations du signal. Une légère variation est apparue après la seconde prise.

En bas, le signal BOLD enregistré dans la partie gauche de la région cingulaire antérieure (-3, 33, 0) indique une augmentation de l'activation pendant le temps de l'injection, puis il chute de manière importante et brutale à la suite de l'étanchement de la soif. La seconde prise de boisson a provoqué une nouvelle chute.

Ces observations justifient la nécessité d'études expérimentales complémentaires concernant d'autres régions incriminées dans le même schéma d'activation. Leur désactivation subite juste après une prise de boisson qui a éteint la soif autorise peut-être à les définir comme des régions qui sous-tendent la conscience de la soif, par opposition à celles qui réagissent à des changements chimiques dans l'organisme à un autre niveau, non conscient. En d'autres termes, les régions cérébrales activées au moment du paroxysme de la soif ne sous-tendent pas toutes la conscience de la sensation. Certaines sont susceptibles de refléter des processus déclenchés par l'augmentation de la concentration en sodium dans le sang ou d'être impliquées dans des modifications neuroendocriniennes induites par le changement de concentration en sodium.

En un sens, cela rejoint la question de Francis Crick. La situation expérimentale au cours de laquelle un changement d'état conscient est induit par la modification de la chimie interne de l'organisme peut être un paradigme approprié dans la mesure où elle traite des systèmes végétatifs fondamentaux qui ont une forte valeur de survie. Le changement brutal causé dans la conscience par l'éteintement de la soif offre un contexte biologique idéal pour identifier les groupes neuronaux qui sous-tendent la conscience de la soif.

Toutefois, certains signes annoncent la complexité de l'analyse envisagée, notamment que l'éteintement rapide de la soif ait pour corollaire l'arrêt de la sécrétion de l'hormone antidiurétique, la vasopressine, pendant la prise de boisson. Il s'agit là d'un effet physiologique très précis, signe d'une réponse immédiate à la gratification. Il existe dans le cerveau des centres régulateurs de la sécrétion de vasopressine et l'on peut présumer qu'ils sont susceptibles de répondre à la gratification. Il est possible de traiter la complexité de cette analyse expérimentale par le biais d'études de neuro-imagerie chez des patients atteints de diabète insipide, maladie caractérisée par un défaut de la sécrétion de vasopressine. L'image acquise au moment de la gratification pourrait être comparée à celle que l'on enregistre chez des sujets humains normaux, ce qui permettrait d'identifier les régions impliquées dans la sécrétion de vasopressine. Cela ouvre un champ d'expérimentation particulièrement intéressant pour l'avenir.

Chapitre X

NEURO-IMAGERIE DES ÉMOTIONS PRIMORDIALES ET DES ÉMOTIONS SECONDAIRES DÉCLENCHÉES PAR LES RÉCEPTEURS À DISTANCE

Certaines des découvertes relatives à la neuro-imagerie de la soif étaient prévisibles, vu l'état des connaissances des systèmes neurophysiologiques et neuroanatomiques impliqués. D'autres étaient plus originales. Aussi est-il tout à fait pertinent, eu égard aux hypothèses avancées, d'examiner les résultats obtenus par la neuro-imagerie d'autres émotions primordiales.

Ce qui suit va très vite permettre au lecteur de prendre la mesure de la complexité des différentes émotions, donc de la multiplicité des régions impliquées. *Le point essentiel étant que les émotions primordiales entraînent des modifications majeures dans les régions les plus anciennes de notre cerveau, comme l'a montré l'exemple de la soif.* Le lecteur profane préférera peut-être éviter la description des diverses régions anatomiques (passages en retrait) qui peuvent présenter un intérêt particulier pour le spécialiste des neurosciences, et se concentrer sur certaines questions générales.

La respiration

Le besoin d'air – ou la difficulté respiratoire – est un exemple remarquable de sensation impérieuse accompagnée d'une intention compulsive, celle de respirer. Il peut donner lieu, nous dit Robert Banzett, spécialiste en physiologie respiratoire de l'école de santé publique de Harvard, à un « sentiment de mort imminente ».

La respiration est un acte que chacun de nous accomplit normalement et qui dépasse le cadre de la conscience. À certains moments seulement, il nous arrive d'en prendre conscience, et cela reflète peut-être alors le degré de la sensation éprouvée. D'abord, il y a la prise de conscience du processus respiratoire jusque-là inconscient. Ensuite arrive une forte vague caractérisée par l'envie puis le besoin de respirer, qui atteint son paroxysme avec une sensation accablante, un véritable tsunami. L'essoufflement ou « besoin d'air » est un symptôme dominant et particulièrement pénible dans un certain nombre de maladies banales et néanmoins dangereuses, notamment l'insuffisance cardiaque et l'emphysème, maladie qui se développe généralement chez les fumeurs. Il se manifeste également dans d'autres maladies pulmonaires, comme l'asthme notamment.

Le contrôle de la respiration est effectué par des groupes de cellules nerveuses situées dans le bulbe rachidien, qui est une partie du rhombencéphale d'origine ancienne. Des techniques de traçage des voies nerveuses ont montré que les voies qui permettaient ce contrôle respiratoire primaire se projetaient sur le tronc cérébral, le mésencéphale, le cervelet, l'hypothalamus, le thalamus, l'amygdale, l'hippocampe et les régions insulaires. Ces régions étaient donc susceptibles de se manifester lors des études de neuro-imagerie pour lesquelles des dyspnées ¹ ont été provoquées. C'est effectivement ce qui s'est produit.

Les groupes neuronaux du rhombencéphale commandent le mouvement oscillatoire primaire de la respiration chez les mammifères (c'est-à-dire que ce groupe neuronal « oscillateur » a une activité automatique). Ils réagissent néanmoins aux variations de la concentration de dioxyde de carbone dans le sang artériel qui les alimente. La concentration en dioxyde de carbone détermine l'acidité du milieu liquide dans lequel baignent les cellules de ce système de contrôle. Ces cellules sont extrêmement sensibles au changement d'acidité. Le milieu devient plus acide lorsque le taux sanguin de dioxyde de carbone augmente. Le groupe « oscillateur » réagit également aux influx nerveux en cas d'atteinte lésionnelle des poumons ou en cas de dysfonctionnement. En remontant l'arbre de l'évolution jusqu'aux poissons et aux amphibiens, on s'aperçoit que, chez ces espèces déjà, la respiration était déjà commandée en réponse à la réduction de la teneur en oxygène du sang. Toutefois, avec l'apparition des mammifères, un système de réaction rapide aux variations du taux d'oxygène sanguin a évolué.

1. Trouble du rythme respiratoire, essoufflement.

En matière de contrôle de la respiration par les centres supérieurs du cerveau, l'imagerie cérébrale a montré que la commande volontaire – c'est-à-dire l'augmentation volontaire du rythme respiratoire – était associée à l'activation du cortex moteur. Cela paraît évident certes, mais indépendamment de cet acte de volonté, un essoufflement intense peut se manifester lors de certains troubles psychiatriques comme les attaques de panique, par exemple. En théorie, cela serait dû à un dysfonctionnement du signal d'alarme qui prévient l'asphyxie. Il semble toutefois n'y avoir aucun dysfonctionnement physiologique expliquant cette réaction.

Le grand spécialiste britannique de l'étude du contrôle de la respiration, Abraham Guz, a collaboré avec, d'une part, l'éminente équipe de l'hôpital neurologique de Queen's Square, à Londres, dirigée par Frackowiack et Friston, et, d'autre part, Adams et Corfield, de l'École de médecine de Charing Cross and Westminster. Leurs travaux ont établi que ce n'est pas la transmission du signal nerveux aux muscles respiratoires qui engendre le besoin d'air. L'élément déterminant est l'intégrité du groupe oscillateur du tronc cérébral. En accord avec cette théorie, Simon Gandevia et ses collaborateurs de Sydney, ainsi que l'équipe de Robert Banzett, ont montré que des personnes paralysées par du curare¹ et ventilées de façon mécanique manifestent un besoin d'air important lorsque leur taux sanguin de dioxyde de carbone est augmenté. On obtient le même résultat en augmentant la concentration en dioxyde de carbone de l'air inspiré. De la même façon, chez les quadriplégiques (atteints de lésions de la partie supérieure de la moelle cervicale) l'augmentation de la teneur en dioxyde de carbone du sang artériel provoque un besoin vital de respirer, bien que les voies motrices qui partent du tronc cérébral pour rejoindre les cellules motrices de la musculature respiratoire dans la moelle épinière soient interrompues. Le terrible syndrome d'enfermement, plus connu sous le nom de « locked-in » syndrome (LIS), a fait apparaître que le contrôle respiratoire présente encore des aspects inconnus. Chez les patients atteints, tous les influx sensoriels qui arrivent au cerveau sont intacts, mais une lésion du pont et de la partie basse du mésencéphale a détruit les voies motrices. En conséquence, le contrôle moteur volontaire est devenu impossible, à l'exception de la capacité à relever les paupières. Si la respiration est normale et régulière, tout effort volontaire pour en changer le rythme reste sans

1. Poison dont les Indiens d'Amérique du Sud enduisent leurs flèches, et qui bloque l'activation des muscles par les nerfs moteurs.

effet. On a pu observer néanmoins que les patients atteints de ce syndrome se mettaient à haleter lors de l'augmentation en dioxyde de carbone de l'air inspiré. Assez curieusement, on a constaté également que l'émotion perturbait leur respiration. Ceci laisserait supposer qu'il existe peut-être des faisceaux nerveux inconnus, partant de certaines régions corticales (probablement les régions limbiques, associées aux émotions), qui seraient anatomiquement séparés de la voie nerveuse principale reliant le cortex au tronc cérébral. Cette voie principale efférente du cortex peut avoir une action sur le groupe neuronal de l'oscillation respiratoire, mais dans le cas du « locked-in » syndrome, elle est sans doute interrompue par la lésion.

Selon Abraham Guz, nous n'en sommes encore qu'aux premiers stades de l'exploration de la façon dont les centres corticaux supérieurs contrôlent la respiration. Pour lui, nous ne savons pas vraiment comment l'homme fait pour respirer à volonté, ni comment le flux d'air expiré peut être parfaitement contrôlé pour produire des sons parlés ou chantés. Et nous ne pouvons pas plus, ajoute-t-il, savoir comment notre respiration parvient à augmenter juste ce qu'il faut au cours des exercices physiques. Il ne semble pas y avoir d'autre signal d'erreur permettant de réguler la respiration que l'acidose métabolique induite par un exercice physique intense.

Neuro-imagerie de la respiration

Pour procéder à la neuro-imagerie de la respiration, on provoque un accroissement du rythme respiratoire et un essoufflement intense en faisant passer le dioxyde de carbone de l'air inspiré d'une concentration atmosphérique habituelle de 0,1 % à 8 %. Des études de neuro-imagerie utilisant l'augmentation du dioxyde de carbone dans le but d'induire une difficulté respiratoire ont été réalisées en 1995 par l'équipe de Londres mentionnée ci-dessus. Cette équipe est parvenue à repérer des activations au niveau du tronc cérébral, de l'hypothalamus, du thalamus et jusqu'au système limbique, comme l'a montré l'activation du parahippocampe, de l'hippocampe, du gyrus cingulaire antérieur, de l'insula et du gyrus fusiforme*, ce dernier faisant partie du lobe temporal. Les résultats indiquaient par conséquent une participation du système limbique à cette situation complexe *de la simultanéité des effets d'une forte concentration en dioxyde de carbone et de la sensation subjective de « soif d'air »*. Les auteurs de l'étude ont émis l'hypothèse que les activations et les désactivations étaient déclenchées par les mêmes causes. L'essoufflement débute

rapidement après l'augmentation du dioxyde de carbone. Des récepteurs situés dans le bulbe rachidien détectent l'accroissement de la teneur en gaz carbonique dans le sang artériel (encore appelée hypercapnie). Comme les effets des deux événements – la haute teneur en dioxyde de carbone plasmatique et l'essoufflement – ne sont pas faciles à distinguer, le repérage des activations et des désactivations neuronales impliquées spécifiquement dans la conscience de l'état de suffocation a constitué un objectif expérimental important.

C'est pour cette raison qu'une partie des études réalisées au cours de l'année 2000 par une équipe de chercheurs américains et australiens du Research Imaging Center de San Antonio, au Texas, a consisté à administrer du dioxyde de carbone à des sujets volontaires, jeunes et sains, de deux façons différentes, par application d'un masque sur le visage ou sur la bouche uniquement. Les participants ont trouvé beaucoup plus facile de respirer avec le masque buccal qu'avec celui qui couvrait le nez également. Les auteurs de l'étude étaient parvenus à faire en sorte que le taux de dioxyde de carbone plasmatique soit le même avec les deux modes d'administration. Ce fut d'ailleurs vérifié par l'analyse de la teneur en gaz carbonique de l'air expiré. Or l'impression de suffoquer était considérablement atténuée lors de l'application du masque buccal. Les images enregistrées ont alors été soustraites de celles obtenues avec le masque facial. Cette soustraction a permis de révéler les changements neuronaux liés à la conscience de la difficulté respiratoire, puisque la teneur en dioxyde de carbone était la même dans les deux cas.

Action simultanée de la forte concentration en gaz carbonique et de l'essoufflement

Nous allons commencer par analyser les résultats des effets produits dans le cerveau lorsque les deux événements – hypercapnie (forte concentration en dioxyde de carbone du sang artériel) et essoufflement – sont concomitants. La figure 18 (*p. 7 du cahier central*) montre que l'effet a été spectaculaire. Le bulbe rachidien n'entrait pas dans le champ de l'acquisition d'image, c'est pourquoi les centres neuronaux de l'oscillation respiratoire n'apparaissent pas. Toutefois, comme on pouvait s'y attendre au vu de ce que l'on sait des voies nerveuses efférentes du bulbe, une très forte activation a eu lieu dans le tegmentum* mésencéphalique (la partie dorsale du mésencéphale) (*figure 18*). Un foyer d'activation a été retrouvé également au niveau de la substance grise périaqueducale (la région centrale du mésencéphale, située autour du canal qui va du troisième ventricule de l'hypothalamus au quatrième ventricule du bulbe rachidien) (*figure 11a, p. 186*). Une région de la protubérance annulaire

(du pont) a aussi été activée, tout comme l'un des centres de l'hypothalamus postérieur. De nombreuses régions limbiques se sont « allumées », notamment l'amygdale, l'hippocampe, la région parahippocampique à plusieurs endroits, ainsi que le gyrus cingulaire antérieur, l'insula et le gyrus fusiforme du lobe temporal. Des régions motrices ont été touchées également, notamment le noyau caudé et le putamen (le striatum). Quelques-unes de ces régions sont représentées sur la figure 18 (qui montre des coupes de deux millimètres d'épaisseur).

De très importantes désactivations se sont également produites. Elles ont été retrouvées au niveau du cingulaire antérieur dorsal et du cingulaire postérieur (*figure 18*). D'autres, relativement importantes également, ont été observées à plusieurs endroits du gyrus frontal médian, ainsi que dans le gyrus orbital* et le gyrus rectus*. Ces deux dernières circonvolutions sont situées sous la surface du lobe frontal. De fortes activations ont eu lieu au niveau du cervelet (seize régions se sont allumées – *figure 18*) et presque toutes se sont produites à moins de vingt-cinq millimètres de la ligne médiane, c'est-à-dire dans la partie la plus ancienne de la structure cérébelleuse.

Le besoin d'air ou la difficulté respiratoire

Lorsque les opérations de soustraction des acquisitions d'images avec les deux types de masques, facial et buccal, ont été effectuées, afin de déterminer quelles étaient les *activations attribuables à la seule conscience du « besoin d'air »*, le schéma des activations et des désactivations s'est révélé différent. Chose singulière, les activations liées au besoin d'air étaient situées principalement dans le système limbique, et tout particulièrement dans le gyrus cingulaire antérieur, à droite et à gauche (*figure 19, p. 8 du cahier central*), ainsi qu'au niveau de l'insula et du claustrum, de l'amygdale, et aussi du thalamus, de l'hypothalamus et de la substance grise périaqueducale. Certaines régions du lobe temporal et du lobule lingual ont elles aussi été activées. Des désactivations importantes ont été observées dans les gyri frontaux, dans le thalamus et dans les noyaux moteurs du striatum.

Lorsqu'on a procédé à une analyse de type différent afin de déterminer directement quels changements dans le cerveau étaient réellement corrélés à la sensation subjective de l'essoufflement (soit parce qu'ils lui correspondaient exactement, soit parce qu'ils se déplaçaient en même temps), les foyers d'activations ont alors été prédominants dans le gyrus cingulaire, l'insula et le claustrum, ainsi que les gyri temporal et lingual*. D'une manière générale, on a pu

constater que les régions impliquées étaient *celles dont l'origine évolutive était plus ancienne, comme cela avait été le cas pour la soif*.

Une étude remarquablement maîtrisée a été menée en l'an 2000 par Banzett et ses collaborateurs de l'École de santé publique de Harvard afin de distinguer les effets du besoin d'air de ceux liés à l'augmentation de dioxyde de carbone. Les sujets participant à l'étude avaient été ventilés par pression positive à l'aide d'un masque appliqué sur le nez ou sur la bouche. Le volume et le rythme ventilatoire pouvaient être directement contrôlés. Lorsqu'on limitait expérimentalement le volume respiratoire pour qu'il soit inférieur à celui que l'on aurait observé spontanément avec un niveau donné de dioxyde de carbone, les sujets éprouvaient une grande difficulté respiratoire.

L'imagerie a révélé que les activations principales avaient lieu dans l'insula droite, avec d'autres, moins importantes, dans l'insula gauche. En d'autres termes, lorsque la concentration en dioxyde de carbone demeurait constante, l'insula s'affirmait comme le lieu prédominant de l'émotion primordiale représentée par le besoin d'air. L'insula semble donc jouer un rôle intégrateur très important dans les comportements associés à l'homéostasie.

Récemment, Banzett et Evans, de Harvard, ont réalisé, avec l'équipe londonienne de Adams, Frackowiak, McKay et Corfield, la première étude en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle du besoin d'air. Cette technique permet une meilleure résolution spatiale. Les sujets ont été ventilés de façon mécanique et l'essoufflement a été provoqué en réduisant le volume courant. Cela a permis d'éviter l'accroissement global du débit sanguin cérébral subordonné à l'augmentation du dioxyde de carbone plasmatique.

Le point important de cette étude est l'activation de l'insula antérieure, qui s'étend du champ granulaire caudo-dorsal au champ agranulaire rostro-ventral en passant par le champ transitionnel dysgranulaire. À droite, les activations insulaires et frontales ont « conflué ». Les gyri frontaux, supérieur, inférieur et médian ont été impliqués. Des activations majeures ont été retrouvées également dans le cingulaire antérieur ainsi que dans les régions évolutivement anciennes du cervelet. D'autres ont été observées dans le sulcus intrapariétal, l'amygdale et le putamen (*figure 19, p. 8 du cahier central*).

Les auteurs précisent que la découverte de l'activation de l'insula est un trait commun aux études des émotions primordiales, de celle-ci comme des autres qui l'ont précédée, notamment celle de la soif. Ils

insistent sur les nombreuses connexions de cette structure cérébrale, ce dont atteste le traçage des voies nerveuses, qui se projettent en particulier vers les centres moteurs du contrôle de la respiration. L'insula a des connexions afférentes et efférentes avec tous les centres limbiques voisins qui ont été activés au cours de l'étude – le gyrus cingulaire antérieur, l'opercule*, le thalamus, le cortex orbito-frontal, l'amygdale et les ganglions de la base. D'autres études ont révélé qu'elle était impliquée dans les stimuli à valence émotionnelle négative (comme la faim). En outre, l'activation de l'amygdale, dans cette étude comme dans les précédentes, concorde tout à fait avec la nature intolérable de la difficulté respiratoire.

Les deux équipes semblent en conclure que l'insula est en quelque sorte l'agent tout puissant d'un réseau qui engendre la conscience de la difficulté respiratoire. Dans leur article, elles font état de la prédominance des régions cérébrales phylogénétiquement anciennes dans le réseau neuronal qui sous-tend le processus d'essoufflement, ce qui rejoint notre propos.

James Augustine, de l'université de Caroline du Sud, a souligné le rôle complexe de l'insula en tant qu'aire sensorielle aux multiples facettes et en temps qu'aire motrice viscérale ¹. Roland Peyron et ses collaborateurs de Saint-Étienne et de Lyon ont publié des résultats montrant que l'intensité de la douleur implique des régions comme l'insula antérieure, le cortex sensoriel secondaire et le thalamus, situé de l'autre côté. Néanmoins, l'attention portée à la douleur implique le gyrus cingulaire antérieur, les deux thalami et les cortex pariétal postérieur et préfrontal.

Si l'on considère à nouveau l'implication du cervelet, on constate que c'est la région médiane, évolutivement ancienne, qui a été activée par le besoin d'air, c'est-à-dire, en fait, le lobule central et le culmen. L'activité du lobule central a montré que cette région était la plus étroitement corrélée à l'intensité du besoin d'air.

Les résultats concordent avec ceux des études expérimentales qui ont révélé une implication cérébelleuse dans d'autres fonctions activées par des récepteurs internes, à la fois végétatifs et autonomes, c'est-à-dire, en d'autres termes, des fonctions comme l'apport sanguin, la douleur viscérale, la soif comme nous l'avons décrite précédemment, et la faim. En outre, pour les émotions primordiales impérieuses comme le besoin d'air, la soif, la douleur et la faim, le schéma de l'activité des lobules cérébelleux est similaire.

1. « Circuitry and Functional Aspects of the Insula Lobe in Primates Including Humans », *Brain Res. Revs*, 22 : 229-244, 1996.

Alors que le cervelet a été très impliqué dans toutes les fonctions motrices depuis le début des études, les images acquises n'ont montré aucun signe attestant que l'activation dans les aires motrices du cortex cérébral se produisait en même temps que le besoin d'air et l'hypercapnie. Toutefois, comme l'intention de respirer, ou d'accéder à une source d'air respirable, est un élément inhérent à l'état de conscience « évoqué », il se peut que cette intention ou cette aspiration implique une activité motrice implicite ou préparatoire qui activerait des systèmes cérébelleux impliqués dans le comportement moteur.

Structures cérébrales fréquemment impliquées dans les émotions primordiales

Examinons maintenant quelques émotions primordiales autres que la soif et le besoin d'air, notamment la faim, la douleur, l'envie d'uriner et l'envie impérieuse de dormir, ainsi que les changements de température corporelle – interne et externe – et l'orgasme sexuel. Il existe une certaine concordance entre les différents lieux d'activations ou de désactivations observés pour ces émotions et ceux qui ont été relevés pour la soif. En d'autres termes, les grandes régions anatomiques impliquées restent les mêmes, même si les variations du débit sanguin ne vont pas toujours dans le même sens.

La faim

Le mécanisme de la faim a été étudié par Antonio Tataranni et ses collaborateurs de Phoenix, en Arizona ¹. La faim apparue après un jeûne de trente-six heures a entraîné des activations présentant un schéma similaire à celui de la soif. En effet, les régions impliquées ont été le gyrus cingulaire antérieur (*figure 20, p. 9 du cahier central*), l'insula, le claustrum, l'hippocampe et le parahippocampe (des régions situées dans le mésencéphale dont l'origine est ancienne). D'autres activations ont été repérées au niveau de l'hypothalamus, des noyaux moteurs du striatum (le caudé et le putamen) et du cervelet. À cette liste, il convient d'ajouter le cortex temporal antérieur et le cortex orbito-frontal postérieur, ainsi que le précunéus, qui a des connexions avec le gyrus cingulaire postérieur.

1. P. A. Tataranni, J.-F. Gautier, K. Chen, A. Ueckler, D. Bandy, A. D. Salbe, R. E. Pratley, M. Lawson, E. M. Reiman, E. Ravussin, « Neuroanatomical Correlates of Hunger and Satiation in Humans using Positron Emission Tomography », *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96 : 4569-4574, 1999.

La douleur

La douleur est une émotion primordiale puissante capable, lorsqu'elle est très forte, de chasser du courant de la conscience toute autre forme de perception. Elle peut provenir de lésions structurales à la surface externe du corps ou au contraire émaner des structures profondes de l'organisme. C'est à cette dernière catégorie qu'appartient la sensation provoquée par l'anoxie du muscle cardiaque à la suite d'une occlusion coronaire ou d'une angine de poitrine, ou encore la douleur qui résulte d'un ulcère interne ou d'une inflammation du péritoine. La douleur provenant d'un coup porté aux testicules est un exemple particulier de douleur interne.

Grover Pitts, professeur émérite au département de physiologie de l'université de Virginie, a publié un article remarquable dans lequel il expose son approche évolutive de la douleur ¹, que je vais résumer ici en m'efforçant de rester fidèle à sa ligne de pensée. Pour le physiologiste, la douleur est interprétée, par le profane comme par le praticien, comme une souffrance consciente. Une définition comportementaliste la présenterait, chez l'animal vertébré ou invertébré, comme un phénomène caractérisé par une attitude de retrait ou de fuite. On sait que la douleur aiguë provoque habituellement ce genre de comportement. Toutefois, dans le cas des douleurs « lentes », l'inactivité peut être l'attitude qui conduit à la guérison.

Pitts cite les propos d'Homer Smith sur la conscience : « Tout d'abord, dit-il, la conscience veille à maintenir "l'illumination de l'écran sensoriel" pendant les intervalles entre des stimuli qui se suivent, et cela lui donne une dimension de temps. Ensuite, elle permet l'intégration du présent au passé (de la mémoire), et la prévision de l'avenir ; et enfin elle laisse à l'individu le choix entre différentes possibilités d'action ². » La douleur ne peut être perçue que pendant les états conscients. La conscience permet de traiter les stimuli de la douleur selon ces critères. *L'absence de conscience rendrait pratiquement inutile la mémoire et le processus d'intégration de la douleur, et cela lui enlèverait une grande partie de sa valeur de survie.* Pour Grover Pitts, il s'agit là d'un fait extrêmement important du point de vue évolutif, dans la mesure où les animaux sont capables de garder en mémoire la menace représentée par certains de leurs congénères, par d'autres espèces, ou par certaines situations, et c'est

1. « An Evolutionary Approach to Pain », *Perspectives in Biology and Medicine*, 37, 275, 1994.

2. *Biology of Consciousness*, op. cit.

ainsi qu'ils peuvent y échapper avant que le préjudice ou la douleur ne deviennent irrémédiables.

William James a abordé succinctement la question de l'utilité de la conscience : « Le lien empirique qui existe entre la sensation subjective de la douleur et la réalité objective de la blessure d'une part, et entre la sensation de plaisir et les activités roboratives d'autre part, ne peut s'expliquer que si l'évolution a donné aux états subjectifs la capacité d'adapter les animaux à leur environnement. En d'autres termes, si la conscience n'avait pas servi quelque dessein utile, elle n'aurait pas évolué ¹. » Chez l'homme, bien sûr, l'usage de la parole permet la transmission pertinente des informations utiles, de génération en génération.

Si l'on conclut à l'existence de la douleur chez des espèces autres que la nôtre, alors le critère comportemental de fuite et de retrait revêt une importance capitale. De nombreuses espèces s'expriment par des cris. Certains sons émis par les animaux – des cris perçants par exemple – pourraient en certaines circonstances traduire une douleur. Chez les chimpanzés, cependant, les cris aigus s'expliquent de façon très variable. Grover Pitts propose d'établir trois catégories de critères pour décider de la présence ou de l'absence de douleur chez les espèces animales. La première serait la structure du système nerveux, la seconde la taille du cerveau, et la troisième le comportement. La capacité à ressentir la douleur semble dépendre d'une organisation neuronale spécifique, dans le cerveau et dans la moelle épinière, d'une manière similaire à celle des autres systèmes sensoriels comme le toucher ou l'ouïe.

Ainsi, pour Grover Pitts, il est tout à fait clair que le faisceau spino-réticulo-thalamique, qui véhicule les fibres de la douleur de la périphérie au mésencéphale et au thalamus, est manifestement présent chez les vertébrés au niveau des poissons, des amphibiens et des reptiles ainsi que chez une grande variété de mammifères. De toutes les structures centrales traversées par ce faisceau, la formation réticulée est celle que l'on retrouve chez tous les vertébrés, à l'instar de certaines structures du système limbique. Il existe des voies nerveuses de la douleur qui viennent compléter les systèmes spino-réticulés. D'une manière générale, il serait possible, pour résumer, de dire que les structures neuronales que l'on croit être associées à la douleur sont largement représentées chez les mammifères et chez certains oiseaux, reptiles, amphibiens et autres poissons.

1. *Principles of Psychology*, op. cit.

Pour Grover Pitts, puisque la conscience est nécessaire à l'expérience de la douleur, il faut, pour qu'il y ait douleur, que la taille du cerveau permette l'expérience de la conscience et de la mémoire. Par conséquent, une diminution de la taille du système nerveux central peut amener celui-ci à être trop petit. Néanmoins, il ne faudrait pas que la définition de la taille souhaitable soit trop rigide. Marian Stamp Dawkins, du département de zoologie de l'université d'Oxford, estime que, « pour juger de la faculté d'un animal à faire l'expérience de la douleur, il ne faudrait pas mettre l'accent sur ses capacités cognitives, dans la mesure où ressentir la douleur, la peur ou la faim ne demande pas un gros effort intellectuel¹ ». Toutefois, parmi toutes les espèces de vertébrés, de l'homme jusqu'au poisson rouge, la masse du système nerveux central peut varier d'un facteur mille à un facteur dix mille. Tout en bas de l'échelle, la douleur peut se trouver atténuée, intermittente ou même absente.

Il serait intéressant d'imaginer qu'à ce plus bas niveau de l'échelle figure le stimulus déclencheur du comportement de la truite qui mord à l'hameçon d'un pêcheur – mouche ou leurre en métal. Comme tous les pêcheurs à la mouche le savent, la truite se met alors à nager très vite, à bondir et surtout à secouer la tête vigoureusement, et parfois elle se dégage de l'hameçon. On peut émettre l'hypothèse que la ligne et l'hameçon font obstacle à son intention de se diriger dans une direction particulière, vers un endroit sûr, et que son répertoire d'action est une forme exagérée d'un comportement réflexe préprogrammé. Cette réaction pourrait être en rapport avec les obstacles qu'elle rencontre naturellement lorsqu'elle migre vers l'amont, comme des pierres ou des courants rapides par exemple, qui la font bondir ou aller se placer sous un rocher. Toutefois, il est possible aussi qu'il s'agisse là d'une réponse comportementale à la douleur, et non d'un comportement réflexe génétiquement transmis et qui par coïncidence lui permet d'échapper au leurre – à moins que ce ne soit les deux.

Quant aux invertébrés, l'opinion de Grover Pitts est qu'ils ne possèdent pas l'organisation neurale des vertébrés, et que leur cerveau est trop petit. En outre, ils ont des ganglions disposés de manière séquentielle, ce qui n'est pas le cas des systèmes centraux. Des structures aussi largement espacées sont très peu susceptibles d'assurer des fonctions comme la mémoire, les processus d'intégra-

1. « Animal Minds and Animal Emotions », *Amer. Zool.*, 40 : 883-888, 2000, p. 883.

tion et la douleur, car ces fonctions sont centralisées et – au moins pour ce qui est de la douleur – elles impliquent l'existence d'une forme de conscience. Puisque, dans l'ensemble, la durée de vie des invertébrés est assez courte, ceux-ci n'ont pas beaucoup l'occasion de tirer profit de leur expérience passée de la douleur, et cela même réduit amplement, chez eux, la valeur de survie que l'on accorde généralement à la perception de la douleur.

La grande exception à cette théorie sur les invertébrés pourrait être la pieuvre, qui possède un cerveau de taille importante avec des centres de corrélation, comme nous l'avons vu au chapitre IV. J. Z. Young indique que chez la pieuvre, les fibres de la douleur se projettent dans le lobe vertical qui comprend cent cinquante millions de neurones. Il est évident que l'apprentissage du céphalopode résulte des décharges électriques au niveau des tentacules car il n'est pas utile de répéter huit fois l'expérience. Tout en soulignant le caractère incertain des données relatives aux invertébrés et aux animaux dont le cerveau est de taille réduite, Grover Pitts remarque que la pieuvre a développé un œil comparable à celui des vertébrés. Elle pourrait donc aussi avoir développé, indépendamment de cela, la capacité d'être dotée de processus conscients, de mémoire, et par conséquent, elle pourrait faire l'expérience de la douleur.

L'imagerie fonctionnelle de la douleur par TEP ou par IRMf a mis en évidence l'implication du cortex somatosensoriel secondaire*, du gyrus cingulaire et du cortex frontal. Des structures sous-corticales comme celles qui sont situées sur la ligne médiane du mésencéphale, dans le thalamus et dans le système moteur (le noyau lentiforme) sont également impliquées, ainsi que le cervelet.

Relativement à ces découvertes, il apparaît certain que le gyrus postcentral, situé juste derrière le grand sillon central appelé S1 (*figure 21, page suivante*), reçoit le premier influx via le thalamus, qui transmet les signaux douloureux provenant des nerfs périphériques. La partie du gyrus qui « s'allume » correspond à la région du corps (la jambe, par exemple) exposée au stimulus douloureux. L'activation a lieu en grande partie du côté du cerveau qui se trouve à l'opposé du stimulus d'origine, c'est-à-dire que la voie nerveuse qui transmet l'information douloureuse en provenance de la périphérie – de la jambe, dans le cas présent – traverse le cerveau dans sa partie inférieure pour produire une activation dans l'hémisphère opposé au site de la stimulation. Néanmoins, c'est dans le cortex somatosensoriel secondaire (S2) que les effets douloureux prédominent. Les activations ont lieu des deux côtés du cerveau. L'aire somatosensorielle secondaire est située autour du sillon latéral, ou scissure de Sylvius,

dans la partie inférieure du cortex somatosensoriel primaire S1 (*figure 21*). Elle se trouve le long du bord supérieur du grand sillon latéral et inclut l'opercule. Ces régions du parcours de la douleur sont très superficielles et les champs magnétiques associés à leur activation peuvent être facilement détectés à l'aide d'un SQUID (détecteur supraconducteur à interférence quantique), qui opère à des températures de l'ordre de -269 °Celsius.

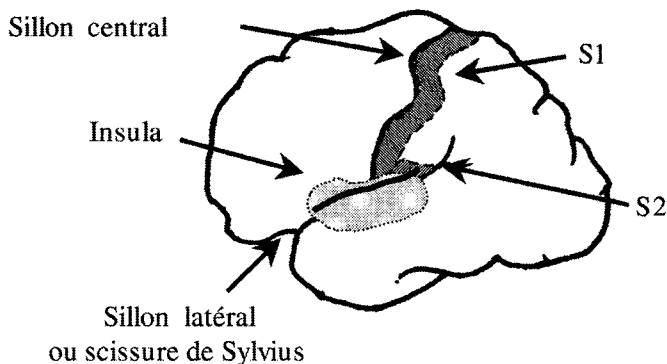


Figure 21. Aires sensorielles à la surface du cerveau (hémisphère gauche). Les deux grandes scissures séparent la matière grise superficielle (le sillon central et le sillon latéral). L'aire somatosensorielle primaire (S1) est située le long du bord postérieur du sillon central et l'aire somatosensorielle secondaire (S2) borde la partie supérieure du sillon latéral, près de la jonction avec le sillon central. Les bords supérieurs de la scissure de Sylvius constituent l'opercule – c'est-à-dire, littéralement parlant, le couvercle.

Les études de la douleur réalisées par l'équipe de l'Institut neurologique de Montréal avec Coghill, Bushnell et Rainville à l'aide des techniques TEP ont révélé que la douleur consécutive à l'application locale d'une source de chaleur sur la jambe, par exemple, activait à la fois les aires sensorielles S1 et S2. D'autres activations ont été retrouvées dans le gyrus cingulaire antérieur, comme dans l'insula antérieure, les aires motrices supplémentaires, le putamen, le thalamus et le claustrum. Une désactivation du cingulaire postérieur a également été observée. Ainsi, là encore, les régions limbiques ont été les principales concernées. Toutes les études menées sur cette émotion primordiale ont montré une activation du gyrus cingulaire antérieur, qui reçoit l'information du tractus spinothalamique, faisceau véhiculant la plupart des fibres de la douleur.

L'équipe de Montréal a fait une découverte importante concernant les régions cingulaires antérieures. En effet, si la perception de l'intensité de la douleur faiblit ou s'accroît sous l'effet de l'hypnose, il apparaît que l'activation de ces régions augmente en rapport avec l'accroissement de la perception de l'intensité.

La même équipe a noté, par rapport aux différents essais réalisés pour tenter de calmer les douleurs intenses et rebelles par la neurochirurgie, que dans le système de la douleur, les activations multiples et distribuées mises en évidence par la neuro-imagerie peuvent expliquer pourquoi il est si difficile d'obtenir des sensations douloureuses (c'est-à-dire de les amener à la conscience) par la stimulation du cortex cérébral. Cela peut aussi expliquer pourquoi les interventions chirurgicales mènent rarement à une réduction complète de la douleur, bien qu'elles puissent modifier certains aspects de son vécu ou les réactions comportementales qui lui sont associées.

Dans une analyse de la douleur similaire à la nôtre au plan de la biologie et de la terminologie, Arthur D. Craig de Phoenix, en Arizona, a affirmé qu'un faisceau de preuves convergentes incitait à considérer désormais la douleur comme une émotion homéostatique semblable à la température corporelle, aux démangeaisons, à la faim et à la soif, et également aux pathologies viscérales et musculaires. Selon Craig, « les émotions consistent en une sensation doublée d'une motivation, avec des effets directs sur le système autonome*, et cette nouvelle conception de la douleur l'inclut au nombre des nombreuses émotions homéostatiques qui reflètent directement l'état de l'organisme ¹ ». De la même façon que tous les animaux régulent leur température corporelle, tous les vertébrés répondent aux stimuli nocifs qui provoquent chez l'homme une sensation douloureuse. Ainsi, la base neurale de ces comportements émotionnels homéostatiques intégrés est probablement d'origine évolutive ancienne. Chez l'homme, *la douleur est une émotion homéostatique qui reflète directement un mauvais état physique exigeant une réponse comportementale adaptée*. Craig dit encore que la douleur entraîne une sensation distincte dans les cortex intéroceptif et insulaire antérieur, qu'il appelle le « soi sentant ». Elle aurait également pour effet d'engendrer une motivation affective dans le cortex cingulaire antérieur, qui est l'agent du comportement.

1. « A New View of Pain as a Homeostatic Emotion », *Trends in Neurosciences*, 26 : 303-307, 2003.

Le problème de la conscience et celui de la douleur font passer au premier plan la question du mode d'action de l'anesthésie. Dès maintenant, on peut préciser que la façon dont l'anesthésie produit l'inconscience n'est pas encore clairement élucidée. Les résultats des études menées sur les animaux avec l'enregistrement électrique de l'activité des cellules nerveuses suggèrent que l'anesthésie aurait pour effet premier de bloquer le processus de transmission de l'influx sensoriel dans le thalamus.

Le thalamus et l'état de veille

Selon Mircea Steriade, professeur de neurosciences à l'université Laval au Québec et autorité reconnue pour ses travaux sur le thalamus, les neurones thalamiques fonctionnent de deux manières opposées, ce qui a des effets profonds sur le cortex. Ce fonctionnement particulier s'explique par le fait que les neurones du thalamus reflètent deux modes comportementaux distincts, le mode relais et le mode oscillatoire. Le mode *relais* est caractéristique de l'état de veille. Les décharges des neurones se produisent alors d'une façon tonique et continue, avec une transmission « haute-fidélité » des messages qui arrivent de l'extérieur vers le cortex cérébral. Il s'ensuit une réponse efficace avec une transmission synaptique fiable. Selon Steriade, il y aurait une sélection des entrées avec action inhibitrice et un réglage du rythme des sorties. D'un autre côté, le mode *oscillatoire* est la marque des états de repos, notamment la somnolence et le sommeil à ondes lentes. Des décharges électriques spontanées alternent alors avec de longues périodes d'un silence neuronal associé à un déclin de l'activité de transfert. Ainsi, ce qui se passe dans le cortex dépend en grande partie de ces modes alternés de la fonction thalamique.

Le sommeil à ondes lentes, comme son nom l'indique, est représenté par un électroencéphalogramme dont le tracé comporte des ondes de forte amplitude, au rythme de une à quatre par seconde. C'est un sommeil sans rêves. La transition du sommeil à ondes lentes vers l'éveil coïncide avec des phases de dépolarisation des neurones qui vont par conséquent bloquer les oscillations lentes. L'électroencéphalogramme passe alors de la synchronisation à la désynchronisation. Cela donne une pleine capacité de réaction aux signaux sortants des structures thalamiques. Les effets éveillants sur les systèmes thalamo-corticaux partent de la formation réticulée mésencéphalique. Les neurones de cette région du tronc cérébral se

projettent sur le thalamus où ils stimulent les cellules thalamocorticales. Le taux de décharge des cellules réticulaires mésencéphaliques augmente de manière significative environ dix à quinze secondes avant les premiers signes de désynchronisation et d'éveil comportemental, c'est-à-dire avant *le réveil*.

Le fait que le sommeil paradoxal, qu'on appelle aussi le sommeil REM (de l'anglais *rapid eye movement*, « avec mouvements oculaires rapides ») présente des analogies avec l'état de veille (les ondes deviennent désynchronisées pendant le sommeil, lorsque les rêves commencent) est encore un mystère. Steriade affirme que ces états sont tous deux, similairement, des états d'activation, l'activation étant définie ici comme un état central de disposition à la réaction, conduisant les réseaux cérébraux plus près du seuil de déclenchement – des stimuli externes dans les états de veille et des pulsions internes pendant les rêves. Inversement, lorsqu'on s'endort, les neurones de la formation réticulée activatrice réduisent leur taux de décharge vers le thalamus. La transmission par les neurones corticothalamiques diminue considérablement avec le début de la synchronisation de l'électroencéphalogramme – bien avant les premiers signes comportementaux annonciateurs du sommeil. Le cortex est alors privé des entrées nécessaires à l'élaboration d'une réponse. En fait, les afférences sont interrompues (les entrées vers le cortex sont bloquées), comme s'il s'agissait d'un prélude à l'endormissement.

En tout et pour tout, le thalamus compte plus d'une trentaine de noyaux, c'est-à-dire de populations particulières de cellules neuronales. On distingue trois principaux types de noyaux, selon la nature de leur relation avec le néocortex :

a. Les noyaux relais reçoivent les signaux entrants impliqués dans le traitement sensoriel et moteur. Ils se projettent sur les couches IV et III du cortex cérébral. Le corps genouillé* latéral, qui relaie les impulsions en provenance de la rétine, est extrêmement bien organisé, et le noyau ventral postérieur reçoit les signaux sensoriels avant de se projeter vers le cortex somatosensoriel. Les autres noyaux traitent les influx auditifs ou les signaux moteurs.

b. Les noyaux intralaminaires, situés entre les noyaux médiaux et latéraux, reçoivent les influx de différentes origines – centres moteurs, voies de la douleur et excitation nerveuse (*figure 29, p. 262*). Ils se projettent largement sur le télencéphale et sur les couches I et IV du cortex.

c. Le noyau réticulé est un mince feuillet qui enveloppe le thalamus et ne se projette pas sur le cortex cérébral (*figure 29*). Néanmoins, tous les axones thalamo-corticaux et corticothalamiques y

passent et contactent ses neurones. Par conséquent, il influence l'activité thalamique et, à cet égard, il constitue une structure essentielle. Francis Crick a fait la synthèse des résultats des études comportementales et électrophysiologiques visant à confirmer l'hypothèse selon laquelle le projecteur attentionnel interne serait contrôlé par les noyaux réticulés du thalamus, qui représenteraient donc en quelque sorte la porte d'accès au cortex. Cela donnerait lieu à la production de rapides décharges neuronales dans la région des noyaux réticulés, région qui, dans les cartes thalamocorticales, correspond à la partie la plus active, et ce processus serait sous-tendu par des cellules possédant des propriétés synaptiques particulières.

De nombreuses théories sur la conscience concernent les boucles réciproques, corticothalamiques et thalamocorticales, ainsi que les régions thalamiques qui traitent les influx des centres excitateurs de la formation réticulée mésencéphalique. Par ailleurs, les études menées sur les anesthésiques volatiles ont montré que ceux-ci avaient pour effet de supprimer l'activité de la formation réticulée mésencéphalique comme celle du noyau réticulaire thalamique*, mais nous traiterons du mécanisme d'action des anesthésiques au chapitre XI.

Le sommeil

Les discussions et analyses précédentes nous conduisent à étudier les résultats obtenus par l'imagerie cérébrale des états de sommeil. Le sommeil est bien sûr essentiel au bien-être de l'homme. La privation de sommeil a des effets préjudiciables et l'insomnie engendre un véritable traumatisme mental. Quand un être humain est en état de veille, l'électroencéphalogramme (EEG) détecte des poussées d'activité électrique – environ douze à dix-huit par seconde. C'est ce que l'on appelle le rythme alpha. Lors d'un sommeil profond, sans rêves, l'EEG montre des ondes de forte amplitude – une à quatre par secondes – qui correspondent au rythme delta. Le sommeil paradoxal (ou sommeil REM) représente 25 % du temps de sommeil ; au cours de cette période, l'EEG enregistre un retour des ondes rapides, avec une activité assez proche de celle de l'éveil. Le sommeil paradoxal s'accompagne d'une atonie musculaire importante qui, entre autres choses, empêche de réaliser le scénario des rêves associés à cette phase. Le Lyonnais Michel Jouvet, éminent spécialiste français du sommeil et pionnier dans le domaine, a réalisé une expérience avec ses chats, qu'il a installés sur de petits îlots entourés d'eau. Soit les animaux restaient éveillés, soit

ils entraient dans une phase de sommeil lent, mais lorsqu'ils passaient au sommeil paradoxal, avec le relâchement de la tension musculaire qui l'accompagne, ils finissaient par glisser dans l'eau et par se réveiller. Jouvet a découvert qu'une longue privation continue de sommeil paradoxal provoquait chez eux l'apparition d'un comportement aberrant et d'une hyperactivité sexuelle, et finalement, la mort. Pour ces chats, le sommeil REM était vital.

Le sommeil paradoxal est prépondérant chez le fœtus et il reste prédominant chez le nourrisson et le petit enfant.

On ne comprend pas encore très bien la fonction onirique. À en juger par les jappements que les chiens émettent parfois lorsqu'ils sont endormis, on peut dire que ces animaux ont des rêves très agités. Selon une certaine théorie, pendant l'activité onirique, les modèles instinctifs sont couplés avec l'expérience nouvellement acquise. Très souvent, les rêves mettent en scène des comportements instinctifs élémentaires comme la bagarre, l'allaitement, la fuite, la miction* ou la défécation, et le sexe. La répétition de ces schémas peut avoir une valeur de renforcement pour la spécification des circuits neuronaux en cours de développement. La privation de sommeil a des effets délétères. Les personnes qui en ont souffert pendant longtemps savent à quel point l'appétit de sommeil qui se développe alors est extraordinaire. Il prend un caractère tout puissant. La conscience devient alors conscience impérieuse d'un besoin compulsif.

La neuro-imagerie a offert de très intéressantes perspectives dans le domaine de l'orchestration des processus élémentaires d'excitation et de sommeil comme pour l'étude de la nature instinctive du besoin de dormir. Cela paraît particulièrement évident lorsque l'on couple l'examen des résultats à ceux obtenus pour d'autres fonctions végétatives analysées précédemment en fonction de leur rapport avec les processus conscients.

L'étude du sommeil lent (SL) par TEP réalisée en Belgique par Pierre Maquet et ses collaborateurs¹ a fait apparaître des désactivations dans la partie dorsale du pont et dans le mésencéphale ainsi que dans les deux thalami et les ganglions de la base. Il est possible que ces désactivations reflètent la baisse persistante du taux de décharge des neurones diffus de la formation réticulée activatrice ascendante qui entraîne une hyperpolarisation des neurones dans les noyaux thalamiques, bloquant ainsi la transmission des messages.

1. P. Maquet, J.-M. Péters, J. Aerts, G. Delfiore, C. Degueldre, A. Luxen, G. Franck, « Functional Neuroanatomy of Human Rapid-Eye Movement Sleep and Dreaming », *Nature*, 383 : 163-166, 1996.

Des désactivations ont également été retrouvées au niveau du cortex préfrontal orbital, dans les aires de Brodmann 24 et 32 de la circonvolution cingulaire antérieure (*figure 11c, p. 187*), ainsi que dans le précunéus et dans le lobe temporal médian. Le précunéus est impliqué dans l'imagerie visuelle comme dans l'attention visuelle. À l'évidence, tout se passe à l'inverse de ce que l'on a observé dans ces régions cérébrales pour la soif, le besoin d'air et la faim. L'absence de désactivation dans ces régions orbito-cortico-frontales lors de la privation de sommeil peut expliquer, chez l'homme, la grave désorganisation de son comportement émotionnel, qui s'accompagne notamment de troubles d'adaptation et de prises de décisions inappropriées.

Contraste frappant, lorsque le sujet entre dans la phase de sommeil paradoxal et qu'il commence à rêver, on retrouve des activations dans le tegmentum pontique de la région mésencéphalique, dans le thalamus gauche, les deux complexes amygdaliens, le cingulaire antérieur et l'opercule pariétal droit. En même temps ont lieu des désactivations bilatérales dans le cortex préfrontal dorso-latéral, ainsi que dans le cingulaire postérieur et le précunéus. L'image obtenue concorde avec le fait que le sommeil REM est déclenché par des groupes neuronaux des noyaux mésopontins de la formation réticulée qui activent les noyaux thalamiques et « allument » le manteau cortical.

Alan Hobson, neurophysiologiste et professeur de psychiatrie à Harvard, a enquêté sur les rêves, et il a fait un parallèle entre les scénarios mentaux qui se produisent dans le cerveau au moment des rêves et ceux qui accompagnent l'aliénation mentale. Selon lui, la désactivation frappante du lobe préfrontal au moment des rêves explique peut-être leur caractère irrationnel. Il n'existe aucun contrôle inhibiteur. Concernant les rêves, il est possible que la forte activation constatée dans les régions cingulaires antérieures, qui « s'allument » également lors des émotions primordiales conscientes, reflète la genèse, dans le gyrus cingulaire antérieur, des émotions associées aux rêves. Il est possible d'y voir également la genèse du déclenchement d'effets autonomes caractéristiques comme l'érection pénienne et les modifications du rythme cardiorespiratoire, par des transmissions descendantes.

D'une manière générale, il apparaît que les noyaux amygdaloïdes activés reçoivent d'importantes projections de la partie dorsale du pont et des noyaux thalamiques intralaminaires. L'amygdale elle-même se projette vers plusieurs noyaux du tronc cérébral qui pour-

raient orchestrer plusieurs des fonctions autonomes manifestes – comme la circulation, la respiration et l'érection – qui se manifestent pendant le sommeil paradoxal. Les noyaux amygdaliens envoient également leurs plus importantes projections corticales vers le cingulaire. Per Roland et ses collaborateurs du Royal Karolinska Institute de Stockholm ont montré que lors des phases de transition entre l'état de veille relaxé et l'éveil actif avec attention générale soutenue, le tegmentum mésencéphalique et les noyaux thalamiques intralaminaires sont activés (*figure 22, p. 10 du cahier central*).

L'envie d'uriner et la miction

L'envie ou le besoin d'uriner est l'une des fonctions végétatives qui s'introduisent de force dans le courant de la conscience lorsque le remplissage de la vessie dépasse un certain seuil. Si la vessie continue à se remplir jusqu'à un point extrême, la sensation éprouvée peut devenir une gêne considérable et s'apparenter finalement à une vive douleur. En temps normal, l'envie d'uriner donne lieu à une évacuation régulière – la vidange de la vessie – accompagnée d'une sensation subjective qui se rapproche légèrement du processus de récompense que l'on connaît pour les autres fonctions instinctives ou végétatives.

Gert Holstege, Bertil Blok et Antoon Willemsen, de l'université de Groningue aux Pays-Bas ont réalisé les toutes premières études de neuro-imagerie fonctionnelle de la miction. Ils se sont appuyés sur les résultats obtenus au cours des précédentes études physiologiques sur la miction chez le chat, auxquelles Holstege et ses collaborateurs ont amplement contribué.

Dix-sept sujets volontaires humains ont participé à ces études et l'examen a été réalisé à quatre moments différents. La première fois, les sujets avaient la vessie pleine, mais devaient se retenir d'uriner. La deuxième série d'enregistrements a eu lieu quinze minutes plus tard pendant la miction. À ce stade, le groupe des participants s'est scindé en deux. Sur les dix-sept sujets, dix seulement ont réussi à uriner, produisant en moyenne 567 millilitres d'urine. Les sept autres volontaires n'y sont parvenus qu'un peu plus tard, et ont éliminé 712 millilitres d'urine. La troisième acquisition d'images a été réalisée quinze minutes après la miction, avec une vessie vide, et la dernière a eu lieu encore quinze minutes après, soit trente minutes après la miction.

Le point essentiel qui se dégage de cette étude est que la rétention d'urine a provoqué une baisse du débit sanguin (qui s'est tra-

duite par des désactivations) dans la région cingulaire antérieure droite (c'est-à-dire dans les aires de Brodmann 24 et 32). Ceci semble indiquer qu'une suppression générale des influx sensoriels et des sorties motrices a eu lieu pour inhiber la sensation de vessie pleine et le besoin pressant de la vider.

Chez les dix sujets qui sont parvenus à uriner la première fois, la miction a été associée à des activations de la substance grise périaqueducule, de la partie dorsale du tegmentum pontique et de la partie frontale de l'hypothalamus. En ce qui concerne le cortex, les activations importantes ont eu lieu dans le gyrus frontal inférieur droit et dans le cingulaire antérieur droit (aires de Brodmann 24 et 32) (*figure 23, p. 11 du cahier central*).

La région activée dans la partie dorsale du tegmentum pontique avait déjà été impliquée dans le contrôle de la miction lors des expérimentations sur les animaux réalisées par Barrington, à Londres, en 1925. On appelle cette région le centre mictionnel pontique. Ses cellules se projettent sur les neurones de la région sacrée de la moelle épinière, qui contrôle la vessie. L'activation retrouvée dans l'hypothalamus antérieur (encore appelé région préoptique) est importante en ce sens que ses fibres se projettent directement sur le centre mictionnel pontique. Le gyrus frontal inférieur est impliqué dans les mécanismes attentionnels. Holstege et ses collaborateurs pensent qu'il est possible qu'il joue un rôle dans la décision d'uriner ou non.

Le groupe des sept participants qui n'avaient pas réussi à uriner pendant la deuxième série d'enregistrements a présenté une activation de la partie ventrale droite du pont, région qui, chez le chat, a été impliquée dans le maintien de la continence. Tous les sept ont probablement contracté involontairement le sphincter urétral pour des raisons émotionnelles, le signal étant transmis du noyau pontique aux neurones de la partie sacrée de la moelle épinière qui contrôle le sphincter de la vessie.

Les auteurs de l'étude ont voulu attirer l'attention sur le fait remarquable que le contrôle de la miction semble être organisé de façon prédominante dans l'hémisphère droit.

Jaak Panksepp, que nous avons déjà cité précédemment, dit à propos des sensations engendrées par une vessie trop pleine et par la distension rectale que celles-ci deviennent incroyablement pressantes et finissent par occuper toute la pensée. Et il ajoute que les systèmes neuronaux qui sous-tendent ces sensations sont peut-être organisés dans la partie basse du tronc cérébral.

Stuart Derbyshire, professeur d'anesthésiologie à l'université de Pittsburgh, a analysé la littérature médicale traitant de la douleur viscérale liée à une distension rectale et à d'autres mécanismes viscéraux comme l'angine de poitrine ¹. Son analyse inclut une comparaison entre la distension du rectum et celle de l'œsophage.

Derbyshire rapporte que la douleur rectale causée par la distension a entraîné des activations bilatérales dans l'insula, ainsi que dans les cortex orbito-frontal et préfrontal et les cortex sensorimoteurs primaires et secondaires S1 et S2.

Lors d'une distension gastro-intestinale consécutive à une stimulation nocive, les structures qui se sont activées ont été le thalamus, les noyaux lenticulé et caudé, la substance grise périaqueducale, et l'insula, antérieure et postérieure, ainsi que les aires de Brodmann 39 et 40 (le cortex pariétal antérieur) et les régions somatosensorielles primaire et secondaire répondant à l'influx sensoriel. Ici encore, les cortex préfrontal antérieur et orbito-frontal se sont activés, et chose intéressante, on remarque que ces structures sont aussi impliquées dans l'angine de poitrine, tout comme la substance grise périaqueducale et le thalamus.

L'insula joue un rôle majeur dans ces réactions, en ce sens que l'influx sensoriel et l'information venant des viscères convergent vers cette structure dans laquelle, comme dit Derbyshire, « les sensations émotives et sensorielles » peuvent s'intégrer. L'insula fait partie d'un ensemble de circuits centraux qui diffusent les réponses affectives à la douleur par l'intermédiaire de ses connexions avec l'amygdale et des projections de cette dernière sur le cortex cingulaire antérieur.

D'une manière générale, la stimulation de l'œsophage donne lieu à une réponse motrice plus importante et à une moindre activation des régions indiquant une réaction négative. L'insula antérieure a été plus activée lors des stimulations rectales nocives, alors que la stimulation œsophagienne a touché davantage l'insula postérieure.

La principale découverte, à l'issue de ces études, est l'activation des régions cingulaires, notamment dans les aires de Brodmann 24, 32, 23 et 31 (*figure 11c*, p. 187). Les parties antérieure et ventrale de la surface médiale du cortex ont été plus activées pour les distensions basses (intestinales) que pour celles de l'œsophage.

1. « A Systemic Review of Neuroimaging Data During Visceral Stimulation », *American Journal of Gastroenterology*, 98 : 13-20, 2003.

L'orgasme sexuel et l'éjaculation

L'organisation cérébrale de ce processus biologique essentiel pour la reproduction fait actuellement l'objet d'études menées par Gert Holstege, Janniko Georgiades, Rudy Kortekas et leurs collaborateurs. Les examens ont été réalisés dans un scanner TEP avec stimulation manuelle du pénis par la partenaire du sujet, et les images acquises lors de l'excitation puis lors de l'éjaculation sont actuellement en cours de traitement. Les auteurs notent l'action coordonnée des organes sexuels mâles et du plancher pelvien, et la particularité relative aux autres actes moteurs, c'est-à-dire à l'orgasme qui accompagne l'éjaculation.

L'étude a été examinée à la lumière de résultats précédents, très intéressants, sur la stimulation cérébrale profonde, obtenus en 1972 par Robert Heath, de l'université de Tulane, dans le cadre du traitement de l'épilepsie et d'autres troubles mentaux sévères. On avait implanté de multiples électrodes dans le cerveau de deux patients, un homme et une femme. Chez la patiente épileptique, on avait découvert que l'injection bilatérale d'acétylcholine ou de noradrénaline dans le septum (une région située en avant de l'hypothalamus), au cours de seize séances hebdomadaires, produisait une légère euphorie, conduisant à un état d'excitation sexuelle suivi d'orgasmes répétés.

En outre, lorsque l'on avait équipé l'autre patient d'un dispositif qui permettait de stimuler la région septale à volonté, celui-ci l'avait utilisé mille à mille cinq cents fois en trois heures, ce qui avait eu pour effet de susciter des sensations agréables, une certaine vigilance accompagnée d'une sensation de chaleur, et une excitation sexuelle intense. Le tracé encéphalographique au moment de l'orgasme était le même pour les deux patients. Les changements frappants et cohérents par rapport à l'enregistrement par électrodes intracérébrales avaient eu lieu dans la région septale, avec des pointes et des ondes lentes, et la superposition d'une activité rapide. Chez l'un des patients, l'enregistrement par électrodes avait montré des changements également dans l'amygdale, les noyaux thalamiques et les noyaux cérébelleux profonds. L'efficacité de la stimulation locale profonde pour susciter une activité neuronale extrêmement organisée impliquant des changements de la conscience chez l'homme est évidente.

Avec ces analyses en arrière-plan, les résultats préliminaires constatés par l'équipe de Groningue mettent d'ores et déjà en évidence l'implication de structures cérébrales profondes dans le processus orgasmique de l'être humain.

Le contrôle de la température corporelle

Lorsque la vie animale s'est propagée du milieu aquatique relativement stable des rivières et des marais à la terre ferme, de nouvelles pressions ont pesé sur la stabilité des organismes animaux. Tout comme les systèmes hormonaux favorisant la rétention de l'eau organique et le mécanisme de la soif, qui ont évolué, au plan phylogénétique, en même temps que sont apparus les risques de déshydratation, l'émergence des mécanismes subjectifs qui entrent en jeu pour maintenir constante la température corporelle a représenté une très forte valeur de survie. L'émotion primordiale liée à la sensation physique d'une modification de la température corporelle peut venir d'un changement de la température cutanée ou de la température centrale du corps. La répartition des animaux dans différentes sortes de niches écologiques a entraîné le développement de leur capacité à éviter tout changement de leur température interne grâce à un éventail de réponses physiologiques comme, par exemple, la mise en place d'un processus de refroidissement par évaporation. En outre, les sensations très désagréables émanant de la surface de la peau ou du centre du corps vont déclencher un comportement intentionnel – consistant à creuser un terrier ou à construire un nid, par exemple – pour contrer une menace qui pourrait finir par devenir extrême et entraîner la mort.

Les mécanismes comportementaux qui ont fait leur apparition chez les poïkilothermes, c'est-à-dire chez les animaux à sang froid tels les lézards et les serpents, consistent à rechercher un endroit au soleil et à s'y allonger pour obtenir une élévation de la température corporelle. Chez les homéothermes, encore appelés animaux à sang chaud, des mécanismes différents se sont mis en place. On peut déjà supposer que les sensations subjectives qui engendrent une intention d'agir ont été organisées dans les régions phylogénétiquement anciennes du cerveau, c'est-à-dire le mésencéphale, l'hypothalamus, le thalamus, l'allocortex et le cortex transitionnel.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, Craig voit la thermorégulation comme une émotion homéostatique apparentée à la douleur. Il s'agirait d'une motivation affective accompagnée d'une sensation agréable ou désagréable, selon le contexte physiologique, et qui générerait certains mécanismes comportementaux. Cette hypothèse, analogue à celle que nous proposons ici, est tout à fait en harmonie avec les propos de William James sur la sensation de plaisir et les activités « roboratives », ou sur la blessure objective et la douleur, qui s'expliqueraient par le fait que « l'évolution a

donné aux états subjectifs la capacité d'adapter les animaux à leur environnement ».

Un contrôle par voie réflexe permet aux légères variations de la température interne du corps d'entraîner une modification de la circulation sanguine cutanée, avec sudation ou frissons, et chez certaines espèces une thermogenèse sans frissons. John Johnson, de San Antonio, au Texas, grande figure de la physiologie de la thermorégulation, résume l'ensemble des connaissances actuelles lorsqu'il fait remarquer que la température cutanée réagit par anticipation, dans la mesure où elle peut commencer à produire des réponses régulatrices avant même qu'un signal d'erreur interne à l'organisme n'indique que la température corporelle a changé. Il se pourrait que la réponse parte de l'hypothalamus où des récepteurs détectent la température centrale. En outre, les valeurs limites ou seuils de température interne qui déclenchent la sudation ou les frissons peuvent être déterminés par la température cutanée. Une forte température cutanée déclenchera la sudation en avance, tout comme une basse température provoquera l'apparition de frissons un peu plus tôt. Toutefois, une grande partie des résultats obtenus concerne les animaux à fourrure, et il n'est pas sûr qu'ils puissent s'appliquer à l'homme.

Deux équipes, l'une en Australie et l'autre au Texas, ont donc collaboré pour étudier la neuro-imagerie de la thermorégulation, par TEP pour les Texans, et par résonance magnétique fonctionnelle pour l'équipe de Melbourne¹. L'idée était que l'élévation ou la baisse de la température cutanée déclenchait des réactions au niveau du cortex cérébral et du cerveau basal, et que celles-ci reflétaient les réponses thermorégulatrices.

Les études ont été réalisées sur des volontaires vêtus d'un « costume spatial » dans lequel l'eau circulait à la température désirée, à travers un réseau de tubes passés dans un vêtement qui couvrait le torse ainsi que le haut des bras et des jambes. La température cutanée et la température centrale ont été prises toutes les deux. Il a été facile et totalement indolore de diminuer la température cutanée. Puis on a procédé à l'imagerie du cerveau et la température de la peau a ensuite été ramenée à la normale. Une nouvelle série d'enregistrements a été effectuée après l'élévation de la tempé-

1. L'équipe australienne était composée de Robin Mc Allen, Michael Farrell, Gary Egan, Michael McKinley, du professeur Graeme Jackson et de moi-même. Pour l'équipe texane, de San Antonio, il s'agissait de John Johnson, Jack Lancaster et Peter Fox.

rature cutanée, que l'on a maintenue jusqu'à ce que la température centrale ait fini par augmenter elle aussi. À ce moment-là, il a été possible de baisser la température cutanée alors que la température centrale était encore élevée. Une séquence d'acquisitions d'images a eu lieu pendant la durée des changements de température.

Lors du refroidissement, les activations les plus importantes ont été bilatérales et elles ont impliqué les aires sensorielles du cortex ainsi que l'insula et le gyrus cingulaire antérieur. L'élévation de la température a touché les mêmes régions, mais l'imagerie par TEP n'a pas été concluante par rapport à ce que l'on attendait de l'activation de l'hypothalamus (*figure 24, p. 12 du cahier central*).

La circonvolution cingulaire antérieure et l'émotion primordiale

Il est intéressant de constater le caractère commun remarquable de l'activité de certaines parties du gyrus cingulaire antérieur lors des émotions primordiales végétatives. La figure 25 (*p. 13 du cahier central*), préparée par Mario Liotti et Gary Egan, est un condensé des résultats que nous avons obtenus au cours de nos recherches sur la soif et sur le besoin d'air, de ceux que Tatarini et ses collaborateurs ont tirés de leurs études sur la faim, ainsi que des travaux de l'équipe de Holstege sur la miction, et de Rainville et de ses collaborateurs de Montréal sur la douleur. Enfin, à titre de comparaison, apparaissent les observations de Maquet et de son équipe sur le sommeil paradoxal.

Il est possible que ces activations spécifiques à la circonvolution cingulaire antérieure lors des différents états végétatifs, associées à celles d'autres régions fréquemment activées lors d'une émotion primordiale particulière, représentent un « noyau dynamique » déterminant l'état de conscience. Les autres régions les plus communément impliquées, sans l'être systématiquement, sont les suivantes : l'insula, le cortex orbito-frontal, le claustrum et les gyri parahippocampique et cingulaire postérieur, ainsi que le thalamus, l'hypothalamus et la substance grise périaqueducale. L'uniformité totale *n'est peut-être pas envisageable, dans la mesure où l'on suppose que des combinaisons différentes sous-tendent la spécificité de l'état conscient*. En revanche, il est possible, bien que ce ne soit pas prouvé, que des expériences comme celles de Mishkin et Robinson, qui ont mis en évidence un comportement dipsique délibéré consécutif à la stimulation électrique du gyrus cingulaire antérieur, permettent d'attribuer à cette région un rôle « topographique » majeur dans le réseau neuronal qui sous-tend le mécanisme de la soif. Selon

Vogt, cependant, on sait étonnamment peu de chose, en général, sur la contribution fonctionnelle des agrégats neuronaux structuraux ou individuels du cortex cingulaire. Cette lacune demeure l'un des principaux défis que les spécialistes de cette région du cerveau auront à relever au cours de la prochaine décennie.

À l'heure actuelle, il est d'une limpidité évidente que même si des agrégats cingulaires géographiquement spécifiques jouent manifestement un rôle dans le « noyau dynamique » de chacune des émotions primordiales, un grand mystère demeure : comment le fait que les afférences du cortex cingulaire primitif proviennent de la paroi antérieure du troisième ventricule peut-il expliquer que la soif et l'intention de boire vont occuper la conscience ? La même question se pose pour la faim, les afférences provenant alors des noyaux hypothalamiques, ou pour l'appétit spécifique pour le sel, avec des influx arrivant d'autres régions de l'hypothalamus. Si les afférences proviennent de la partie antérieure ventrale de la région bulbaire et du tegmentum mésencéphalique, comment cela peut-il expliquer le besoin d'air ? Et lorsque les influx arrivent du noyau de Barrington (le tegmentum pontique médio-dorsal) comment l'envie d'uriner vient-elle occuper le courant de la conscience ? Quant à la sensation douloureuse, les influx responsables sont ceux qui passent par le tractus spinothalamique. À l'heure actuelle, le fondement véritable d'une telle spécificité est encore inexplicable. *Toutefois, il est possible que certains agrégats neuronaux de la circonvolution cingulaire soient affectés à une fonction particulière et que leur coalition avec des noyaux sous-corticaux forme un tissu d'éléments nécessaires et suffisants pour constituer le noyau dynamique d'un état de conscience spécifique.*

Les sites d'activation du cortex cingulaire spécifiques au sommeil paradoxal ont été ajoutés ici en raison de l'intérêt intrinsèque qu'ils présentent, dans la mesure où la genèse du sommeil REM, tel qu'elle a été expliquée par Michel Jouvet et d'autres éminents chercheurs spécialistes de ce domaine, implique le mésencéphale, ce qui est également le cas pour l'éveil.

Comme nous l'avons mentionné au chapitre précédent, dans notre synthèse sur le cortex cingulaire et l'influence que peuvent avoir l'épilepsie et les lésions de cette région du cerveau sur le comportement humain (*figure 15, p. 6 du cahier central*), Devinsky, Morrell et Vogt proposent l'hypothèse d'une division de la circonvolution cingulaire en deux parties.

D'une manière générale, disent-ils, le cortex cingulaire antérieur joue un rôle capital dans l'initiation d'une action motrice, dans la motivation, et dans le comportement orienté. C'est une région

corticale agrulaire avec des projections étendues vers les systèmes moteurs ; elle est impliquée dans de nombreuses fonctions exécutives, y compris celles qui sont liées à l'affect. Elle fait partie du même « moule » fonctionnel que l'amygdale, la substance prise périaqueducale, le striatum ventral (les constituants du système moteur) et les cortex insulaire antérieur et orbito-frontal.

Une analyse comparable de la fonction cingulaire en deux divisions, celle des émotions (la configuration physiologique) et celle de la cognition, a été formulée par les Américains Bush, Luu et Posner¹. Il est en effet tout à fait pertinent, par rapport à ce qui a été dit précédemment, de s'interroger sur la nature des troubles physiologiques et cognitifs imputables à des lésions de la surface médiale des hémisphères dans ces régions cingulaires. Globalement, il s'agit d'apathie, d'inattention, d'un dérèglement de la fonction autonome – c'est-à-dire de la physiologie cardiaque et circulatoire, de la digestion et d'autres fonctions corporelles non conscientes – ainsi que de mutisme akinétique (le patient est alors éveillé et peut suivre des yeux les objets sans qu'il y ait de réponses spontanées, motrices ou verbales) et d'instabilité émotionnelle. Les lésions résultant des maladies artérielles peuvent endommager le cingulaire antérieur d'une manière bilatérale, mais elles touchent aussi d'autres régions comme l'aire motrice supplémentaire, et c'est dans ce contexte qu'apparaît le syndrome de mutisme akinétique. Damasio et Van Hoeren ont rapporté le cas d'une personne présentant une lésion unilatérale gauche du cortex cingulaire et de l'aire motrice supplémentaire. La patiente était incapable de parler spontanément ou de répondre à des questions, et n'en ressentait visiblement aucune frustration. Elle finit par guérir et, un mois plus tard, elle expliqua son silence par le fait qu'elle n'avait rien à dire – que son esprit était vide. Ces observations sont révélatrices d'un trouble comportemental profond et d'une perte de l'affect.

Rappel électif des états émotionnels à la conscience : organisation hiérarchique

De toute évidence, le cerveau a la capacité de choisir de rappeler à la conscience des états émotionnels qui ont pu être générés la première fois par un influx sensoriel transmis par des récepteurs à distance. En fait, le processus de stimulation par l'imagination est

1. « Cognitive and Emotional Influences in Anterior Cingulate Cortex », *Trends in Cognitive Science*, 4 : 216, 2000.

utilisé pour la neuro-imagerie des états auxquels les gens réfléchissent lorsqu'on leur demande de penser à une émotion. Il s'agit de la haine, de la colère, de la joie, de la tristesse, de la peur et du dégoût. De nombreux éléments de l'organisation neuronale qui est à la base de ces états émotionnels – la majeure partie d'entre eux, en fait – sont génétiquement déterminés, ce qui conditionne sensiblement la spécificité de leur contenu conscient ainsi que leur expression comportementale. L'exemple le plus illustratif, en ce qui concerne les expressions du visage, qu'il soit humain ou animal, est l'analyse qu'en a fait Charles Darwin dans son livre *L'Expression des émotions chez l'homme et les animaux*. Le seuil de déclenchement d'une émotion peut être influencé dans certains cas par des états internes résultant de la sécrétion hormonale. L'organisme est alors « gonflé à bloc » et prêt à réagir.

Antonio Damasio et ses collaborateurs de l'université de l'Iowa ont utilisé cette capacité du cerveau à autogénérer des états émotionnels dans le but de réaliser des études de neuro-imagerie. Ils ont demandé aux sujets d'évoquer et de revivre des épisodes émotionnels. Le fait est que l'organisation neurophysiologique du cerveau s'y prête parfaitement. Les émotions qui accompagnent le souvenir auquel on accède ou la scène qu'on imagine peuvent représenter une expérience très forte.

En revanche, il semble que nous ayons une capacité très limitée, à supposer que nous l'ayons, à rappeler à notre conscience l'expérience pleine et entière de sensations générées par les intérocepteurs, comme le fait d'étouffer par exemple. De même, avons-nous une capacité limitée à nous remémorer à volonté la sensation complète éprouvée lorsque nous avons soif. Cela dit, certains prétendent en être capables. On peut se demander si ces personnes ne se concentrent pas plutôt, en réalité, sur le vécu de la sensation de bouche sèche, ce qui n'est pas la même chose que la soif – bien qu'il puisse s'agir d'une sensation très forte, si l'on en croit le récit des personnes qui se sont un jour égarées dans le désert. On peut en dire autant de l'évocation du vécu de la sensation de faim ou d'une vive douleur cutanée. Il est possible de s'en approcher en imaginant que l'on se donne un coup de marteau sur le pouce. On pourrait aussi tenter de se figurer l'effet produit par une douleur viscérale – on la sent venir, mais on n'en éprouve pas véritablement la sensation ! Il est clair qu'il existe probablement de grandes variations individuelles dans la capacité de chacun à imaginer la douleur. Toutefois, il semble qu'il soit très difficile à la plupart des gens de vivre mentalement la sensation d'avoir la vessie trop pleine et de sentir le besoin

de la vider à tout prix. À bien des égards, cette incapacité de l'homme à faire l'expérience mentale de la douleur vraie, d'une intensité réelle, par le biais de son imagination, constitue probablement une mesure de protection. La même chose vaut pour le sexe, en ce sens qu'il est facile d'évoquer mentalement toute sorte de situation associée à une activité sexuelle, et de vivre de manière tout à fait intense l'excitation qui l'accompagne, y compris les modifications physiologiques – notamment celles qui impliquent les organes génitaux. Toutefois, en même temps, il n'est pas possible d'imaginer l'orgasme en tant qu'expérience pleine et entière, dans toute son intensité, d'une manière apparemment indissociable de la réalité. En fait, il serait plutôt mauvais pour la continuité de l'espèce que cela soit aisément réalisable et puisse servir de substitut à la réalité. D'un autre côté, en revanche, il est possible de vivre un orgasme sexuel au cours d'un rêve. Ceci est bien la preuve du fait qu'il n'existe pas la même alliance neurophysiologique entre les rêves et la réalité qu'entre une imagination exubérante et cette même réalité.

Tous les états émotionnels envisagés ici impliquent l'existence de systèmes neuronaux étendus, génétiquement préprogrammés, et tous nettement différents les uns des autres. Prenons l'exemple de la peur que l'on éprouve en découvrant subitement un serpent qui se dresse devant soi. Dans ce cas précis, le stimulus visuel va « allumer » les réseaux neuronaux de la région occipitale qui, avec les régions frontales et cingulaires, vont probablement être utiles à la catégorisation perceptive. Néanmoins, les neurones vont aussi se projeter sur l'amygdale, que les travaux de LeDoux et d'autres chercheurs ont fortement incriminée dans la genèse de la peur. Ce processus descendant va aussi toucher des structures encore plus basses du cerveau, et particulièrement la région de la substance grise périaqueducale et la formation réticulée, qui sous-tendent une excitation beaucoup plus forte. Il va se produire une suite de réactions viscérales diverses comme l'accélération du rythme cardiaque et de la respiration, et peut-être une sensation désagréable au creux de l'estomac.

L'autre côté de la pièce, la face « intérocepteurs », orchestrée à un niveau beaucoup plus bas dans le cerveau, contraste avec ces émotions liées à la perception d'une situation. Le besoin d'air émane de la base du cerveau. L'excitation touche aussi le mésencéphale – notamment certaines parties de la substance grise périaqueducale – et le tectum dorsal, le noyau parabrachial et l'hypothalamus. Ceux-ci activent à leur tour le thalamus qui irradie directement dans le gyrus

cingulaire et les régions insulaires du système limbique. L'excitation déclenchée par la formation réticulée activatrice (FRA) est sans nul doute renforcée par le trafic neuronal en retour, vers le bas, des régions limbiques vers cette même formation réticulée. Le raz-de-marée émotionnel provoqué par ces excitations simultanées est équivalent, au pire, à la sensation d'être sur le point de mourir.

Le fait est que les organisations neurophysiologiques impliquées dans le mouvement descendant lié aux émotions déclenchées par les récepteurs à distance sont très différentes de celles du mouvement ascendant amorcé par les intérocepteurs. D'une certaine manière, il est possible que ce soit là ce qui sous-tend notre capacité à choisir de résister, plus ou moins, aux compulsions que l'émotion génère dans la conscience. Et cela pourrait aussi sous-tendre la différence constatée dans la capacité à rappeler, à volonté, certaines émotions à la conscience et à les vivre, en apparence, comme une réalité, ou presque.

La neuro-imagerie des principales émotions secondaires : perception situationnelle induite par les récepteurs à distance

La catégorisation de ces émotions comme « secondaires » est arbitraire et relative. Elle a simplement pour but de définir des émotions comme la colère et la rage, la peur, la joie, l'amour, le dégoût et la tristesse, par rapport aux émotions primordiales, qui sous-tendent l'homéostasie du système neurovégétatif (et qui comportent des éléments émotionnels tout aussi importants). Le critère sous-jacent à cette dichotomie est que le déclenchement de ces émotions de second niveau au plan hiérarchique est habituellement l'effet d'influx provenant de récepteurs à distance (les yeux, les oreilles et le nez) provoquant soit une réaction directe, soit une réaction secondaire à la perception de la situation et de son caractère critique.

La caractéristique essentielle de ces émotions est qu'elles sont génétiquement « câblées » et qu'elles impliquent les régions basales – les systèmes excitateurs – exactement comme les émotions provoquées par le système neurovégétatif. Toutefois, les perceptions qui les déclenchent sont susceptibles de varier considérablement en fonction de l'expérience vécue. Il est possible d'obtenir quelque chose d'approchant au plus près le vécu psychologique des émotions secondaires en pensant à des situations ou à des personnes en particulier. C'est cette possibilité qui a fourni la base principale des études de neuro-imagerie. En outre – et c'est un avantage – un même individu peut revivre

mentalement plus d'une émotion, de sorte que l'on peut comparer des états émotionnels différents chez une seule et même personne.

Dans l'exemple de la colère et de la rage, la stimulation électrique de régions cérébrales spécifiques a permis d'établir le circuit de ces émotions, qui partent de la partie médiale de l'amygdale, passent par des régions particulières de l'hypothalamus et descendent vers la substance grise périaqueducale du mésencéphale. Jaak Panksepp souligne que si la soudaineté de la colère est la conséquence d'événements liés à l'environnement, ceux-ci ne sont pas les seuls stimuli à pouvoir activer les circuits neuronaux de la rage – il suffit, pour s'en convaincre, de considérer les explosions de colère liées à la contrainte physique ou suscitées par une irritation continue de la surface cutanée. Panksepp ajoute que les structures anatomiques sous-corticales et les neurotransmetteurs chimiques qui sous-tendent la colère sont analogues chez tous les mammifères. La stimulation électrique des mêmes régions cérébrales donne les mêmes effets pour toutes les espèces.

Le déclenchement de la colère a des effets physiologiques importants, qui se manifestent par une augmentation des rythmes cardiaques et respiratoires, de la pression sanguine, du débit sanguin musculaire et de la température corporelle. La colère conduit à la pulsion agressive. C'est une force énergisante majeure favorisant la violence, avec un potentiel de valeur de survie en cas de rencontre hostile. L'étude des lésions cérébrales a permis de connaître l'organisation hiérarchique de la colère, dont la clé de voûte se trouve dans la substance grise périaqueducale du mésencéphale, qui est le centre des influx provenant des parties supérieures et en même temps le point de départ des efférences vers les systèmes organiques qui vont servir d'intermédiaire à la réponse physiologique à la situation.

Antonio Damasio et ses collaborateurs ont utilisé la neuro-imagerie par TEP pour étudier la colère, puis la peur, la joie et la tristesse¹. Les enregistrements ont été réalisés à des moments où les sujets qui participaient à l'expérience ont évoqué une très forte expérience émotionnelle personnelle. Afin d'acquérir des images de référence, on a procédé à un enregistrement séparé pour lequel on leur a demandé d'évoquer un moment de leur vie tout à fait neutre, sans aucune connotation émotionnelle. Les auteurs de l'étude ont supposé que les éléments constitutifs du mécanisme de rappel en lui-même seraient communs aux deux expériences. La soustraction

1. « Subcortical and Cortical Brain Activity During the Feeling of Thirst-Generated Emotions », *Nature Neuroscience*, 2000, 3 : 10, 1049.

de l'activité cérébrale enregistrée lors d'un épisode neutre de celle qui correspondait à l'évocation d'une émotion véritable permettrait ainsi de révéler les changements spécifiques occasionnés par l'émotion suscitée, c'est-à-dire que les processus neuronaux impliqués dans le mécanisme de rappel en soi seraient éliminés. Les enregistrements par TEP ont été réalisés au moment où les sujets ressentait l'émotion. La réussite de l'évocation a été évaluée de manière objective, au vu de l'augmentation de la conductance de la peau reflétant la crise sudorale déclenchée par l'émotion, et en considération de l'accélération du rythme cardiaque et de l'accroissement de l'intensité de la sensation subjective de l'émotion par rapport à l'état neutre. Ces changements physiologiques sont apparus avant que l'émotion ne soit pleinement ressentie.

Les circuits neuronaux qui sous-tendent la peur ont été mis en évidence, chez les animaux, par la stimulation électrique. Ils partent de l'amygdale, centrale et latérale, pour traverser l'hypothalamus antérieur et médian, rejoindre le système périventriculaire de l'hypothalamus et du mésencéphale, et descendre vers les systèmes autonomes et comportementaux du tronc cérébral. Ces derniers provoquent des réactions cardiovasculaires et d'autres réponses autonomes comme le hérississement des cheveux ou l'évacuation de l'intestin et de la vessie. Comme Panksepp le fait remarquer, la preuve comportementale obtenue à partir de la stimulation électrique du cerveau laisse supposer que tous les animaux éprouvent une terreur intense lorsque l'on stimule les aires cérébrales en rapport avec cette émotion. Cette hypothèse est corroborée par le fait que, lorsque l'on stimule les mêmes régions chez l'homme, cela crée un pressentiment très fort, et la peur exprimée est présentée comme une sensation semblable à quelque chose d'extrêmement désagréable.

Dans un ouvrage intitulé *The Emotional Brain*¹, Joseph LeDoux expose un grand nombre de conditions nécessaires ou d'événements concomitants à l'apparition de la peur. Ainsi, dit-il, on ne peut ressentir la peur sans que certains aspects de cette expérience émotionnelle ne soient présents dans la mémoire de travail. En outre, la sensation de peur ne peut être complète sans l'activation de l'amygdale, à cause des afférences du complexe amygdalien vers la mémoire de travail et vers le système d'excitation. Ces afférences déterminent également toute la gamme de réponses physiologiques qui envoient

1. *The Emotional Brain. The Mysterious Underpinnings of Emotional Life*, New York, Touchstone (Simon & Schuster Inc.), 1998.

un retour, un « feedback » contribuant à la sensation subjective. Les systèmes d'excitation sont essentiels pour diriger l'attention sur la situation qui génère l'émotion. La rétroaction qui se produit à partir des mécanismes corporels déclenchés par la peur est soit simultanée, soit remémorée en fonction d'une expérience antérieure. Ledoux ajoute qu'il est possible d'éprouver de la peur sans avoir conscience du stimulus déclencheur qui peut être traité de manière inconsciente.

Quant à la joie, Panksepp insiste sur le rôle du système ludique – les jeux de bagarre ¹. Selon lui, le jeu crée des structures sociales et permet l'apprentissage de la vie en société, ce qui peut renforcer la réussite reproductive. En général, le jeu est une source importante de plaisir et de joie. Il est l'expression de systèmes cérébraux génétiquement connectés entre eux. Notre connaissance de ces mécanismes neuraux est cependant encore très incomplète.

Néanmoins, chez le rat, par exemple, l'analyse comportementale montre que les jeux de bagarre sont très différents d'une véritable rencontre agressive. L'étude de la neuroanatomie du jeu et de la façon dont certaines lésions nuisent à l'activité ludique a mis en évidence l'importance de l'influx somatosensoriel, du cortex somatosensoriel et du rôle des noyaux thalamiques dans la motivation pour le jeu. Le toucher en lui-même peut procurer un grand plaisir, surtout après une séparation, et déclencher l'activité ludique.

D'après les études qu'il a menées, Panksepp affirme que les lésions importantes du cortex cingulaire ont peu de conséquences sur le jeu ; en revanche, dit-il, la destruction des régions frontales et septales peut avoir pour effet d'augmenter la fonction ludique. Ce fait est intéressant lorsqu'on l'examine à la lumière de l'étude de la neuro-imagerie de la joie, que l'on exposera un peu plus loin et qui a fait apparaître des désactivations plutôt importantes au niveau des aires frontales.

Avec la tristesse, la détresse morale et le chagrin, intervient un autre élément de l'état émotionnel, lié à la séparation et à la perte. Cet état peut aller d'un sentiment d'exclusion, de l'impression d'être tenu à l'écart en société, par exemple, à la douleur de la séparation définitive d'avec quelqu'un qui vous est proche – la mort d'un enfant, ou d'un compagnon de vie ou encore d'un ami. Hormis les situations personnelles susceptibles d'entraîner ces états mentaux, il est clair que la tristesse et la dépression peuvent provenir de

1. *Affective Neuroscience, op. cit.*

désordres cérébraux endogènes liés à l'anormalité de certains processus biochimiques et neuronaux.

Les résultats des études menées par Damasio et ses collaborateurs montrent que les schémas d'activation et de désactivation cérébrale diffèrent qualitativement selon les émotions. En d'autres termes, il existe une spécificité de la configuration cérébrale qui coïncide avec l'état subjectif d'une émotion particulière.

La colère

Le rappel à la mémoire d'un épisode de colère de forte intensité a eu des effets considérables sur le cerveau (*figure 26, p. 14 du cahier central*). Des activations importantes ont été retrouvées dans la protubérance annulaire, le mésencéphale et l'hypothalamus, ainsi que dans l'insula, droite et gauche. D'autres activations ont été enregistrées dans le gyrus cingulaire antérieur, bilatéralement, ainsi que dans le cingulaire postérieur gauche et le thalamus. En concordance, peut-être, avec la nature des actes intrinsèques à la colère (l'élan qui vous pousse à attraper quelqu'un et à le frapper, d'après Panksepp), de fortes activations ont été observées bilatéralement au niveau des ganglions de la base, du cervelet latéral et du cortex moteur.

Damasio et ses collaborateurs font observer que la caractéristique la plus évidente qui se dégage de l'étude de ces quatre émotions est, d'une manière générale, l'importance des désactivations dans le néocortex. Pour la colère, les auteurs de l'étude ont constaté des désactivations étonnantes dans le gyrus cingulaire postérieur, le cortex somatosensoriel secondaire et le cortex orbito-frontal. Des désactivations majeures ont eu lieu également dans le cortex pré-frontal, latéral et médian. D'autres se sont produites aussi dans les cortex pariétal, occipital et temporal, y compris dans l'hippocampe.

La peur

L'étude de la peur a montré des activations dans le mésencéphale, l'insula et le cortex somatosensoriel secondaire (*figure 26*). Une très forte activation a eu lieu dans le parahippocampe gauche, créant un parallèle intéressant avec la soif, où l'on a vu que ce site était le foyer d'activation le plus important. Il a été activé aussi lors des études sur la faim. Les autres régions concernées ont été le thalamus, la partie médiane du cervelet et l'aire corticale motrice. La peur a été marquée de la même façon par un très grand nombre de

désactivations, dans l'hypothalamus et, chose intéressante, dans la partie basse de l'amygdale. D'autres activations ont été retrouvées dans l'insula et le gyrus cingulaire postérieur ainsi que dans le cortex somatosensoriel secondaire. Ici encore, de très fortes désactivations ont impliqué les cortex orbito-frontal et frontal – latéral et médial – ainsi que les régions pariéto-occipitales et temporales. Ces désactivations massives peuvent être mises en parallèle avec celles qui ont été retrouvées lors de l'étude combinée de l'hypercapnie et du besoin d'air. On peut se demander, bien que cela reste purement conjecturel, si de telles analogies ne permettent pas d'envisager une possible « coupure » de certains processus cognitifs, sélectifs certes, mais impliquant une grande partie du cortex, lorsque des circonstances sont subjectivement perçues comme une menace de mort immédiate.

Ce qui est flagrant, dans cette étude, lorsqu'on la confronte aux données physiologiques évoquées précédemment à propos des circuits qui sous-tendent la colère et la peur, c'est l'absence d'activations majeures au niveau du complexe amygdalien. Pour Damasio, une explication possible serait que le rappel du stimulus déclencheur de la colère produirait un effet différent de celui qu'un influx visuel pourrait provoquer, ce qui est, à n'en pas douter, la situation physiologique normale. Le neurologue suppose que les images ont pu être recueillies au moment où l'émotion a submergé le sujet – c'est-à-dire, selon lui, au stade du ressenti, et non au stade du vécu imaginaire de l'instant où l'on induit l'émotion – comme, par exemple, lors d'un stimulus déclencheur visuel ou auditif.

La joie

L'expérience remémorée de la joie a été l'origine d'une activation cérébrale considérable. Les foyers d'activation ont été les suivants : l'hypothalamus, l'amygdale, l'insula droite, les deux côtés du gyrus antérieur cingulaire, le gyrus cingulaire postérieur droit, le cortex somatosensoriel secondaire droit et le gyrus parahippocampique (*figure 27, p. 15 du cahier central*). Des activations ont été retrouvées au niveau des ganglions de la base, de la partie médiane du cervelet, avec, une fois encore, des désactivations dans les gyri suivants : préfrontal latéral et médian, temporal et pariétal.

La tristesse

La figure 27 a fait apparaître une configuration généralement similaire pour ce qui est des activations, celles-ci ayant été retrouvées dans la protubérance annulaire (le pont), le mésencéphale, l'insula, le gyrus cingulaire antérieur, à droite comme à gauche, les ganglions de la base, le thalamus, les régions médianes du cervelet et également le télencéphale basal et orbito-frontal. Des désactivations massives ont eu lieu dans le gyrus cingulaire postérieur, les gyri pariétaux, occipitaux et temporaux, tout comme dans les multiples foyers du pôle frontal, de ses gyri latéraux et médians, ainsi que dans l'aire prémotrice.

M. S. George et ses collaborateurs, du National Institute of Mental Health de Bethesda, ont mené des études approfondies visant à représenter en détail les activations et les désactivations cérébrales associées à la tristesse chez des individus normaux. Ils ont pu ainsi mettre en évidence l'activation bilatérale des structures limbiques et paralimbiques, c'est-à-dire des gyri cingulaire et préfrontal médian, ainsi que du cortex mésio-temporal, du tronc cérébral, du thalamus et des régions du noyau caudé et du putamen. La joie, en revanche, a été à l'origine d'une diminution du débit sanguin cortical, particulièrement dans la région préfrontale droite et des deux côtés du lobe temporo-pariétal. Autrement dit, les effets se sont fait sentir dans différentes régions du cerveau. Helen S. Mayberg a dressé un bilan des études qu'elle a menées au Research Imaging Center de San Antonio au Texas, en collaboration avec Peter Fox, Stephan Brannan et Mario Liotti. Selon ses conclusions, la dépression clinique (encore appelée trouble dépressif majeur) refléterait un échec de la coordination des interactions au sein d'un réseau distribué de voies corticales limbiques. En effet, les tests ont révélé une diminution du débit sanguin néocortical dorsal et au contraire son augmentation au niveau de la région paralimbique ventrale à la fois chez des sujets sains pour lesquels un état de tristesse avait été induit et chez les patients atteints de maladie dépressive. En outre, la simultanéité de l'inhibition des régions paralimbiques trop activées avec la normalisation des sites corticaux dorsaux en hypofonctionnement a caractérisé la rémission de la maladie. Pour Helen Mayberg, ces changements réciproques compensateurs requièrent un fonctionnement normal de la partie rostrale de la circonvolution cingulaire antérieure car la mesure, dans cette région, du métabolisme du glucose avant traitement ne permet de révéler que la réponse au traitement antidépresseur.

Dans son étude comparative des quatre principales émotions secondaires vécues par un même sujet, Damasio a voulu insister sur le caractère distribué des activations, celles-ci ayant impliqué des sites cérébraux concernés également par les mécanismes homéostatiques, les viscères et les systèmes musculo-squelettiques. La configuration des activations et des désactivations dans les régions insulaires, le cortex somatosensoriel secondaire et le gyrus cingulaire, diffère pour chacune des émotions et cela pourrait par conséquent expliquer la différence de paysage perceptif associé à chaque émotion. L'activation des systèmes du cerveau basal pourrait aussi contribuer à la production des réactions physiologiques, y compris celles des viscères.

TROISIÈME PARTIE

COGNITION D'ORDRE SUPÉRIEUR ET ÉMOTION

Chapitre XI

LA CONSCIENCE D'ORDRE SUPÉRIEUR : ORGANISATION ANATOMIQUE ET FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES SOUS-JACENTES

Pour situer dans un contexte général l'analyse des fonctions cérébrales, des émotions primordiales et de l'émotion, nous allons examiner ici quelques-unes des théories sur les processus d'ordre supérieur qui déterminent la cognition et le raisonnement. Ces fonctions du manteau cortical recouvrent, pour ainsi dire, les processus cérébraux qui sous-tendent les émotions primordiales.

Vernon Mountcastle

Vernon Mountcastle, professeur émérite à l'université Johns Hopkins de Baltimore, a joué un rôle majeur dans l'histoire des neurosciences en mettant l'accent sur l'organisation colonnaire du cortex cérébral et ses implications fonctionnelles. Selon lui, Constantin von Economo aurait été le premier à décrire la disposition verticale des neurones en colonnes sur toutes les couches cellulaires du cortex, et Lorente de No le premier à supposer un mode de fonctionnement vertical.

L'aire primaire répondant à l'influx sensoriel se situe sur le bord postérieur du sillon central, ou scissure de Rolando (*figure 21, p. 222*). Les études menées par Mountcastle sur des chats anesthésiés ont révélé que l'unité fonctionnelle fondamentale du cortex somatosensoriel est une colonne (un cylindre) cellulaire verticale parmi d'autres. Chaque colonne est capable d'assurer des fonctions d'entrées-sorties d'une incroyable complexité, et cela d'une manière

tout à fait indépendante de la propagation horizontale de l'activité neuronale de la matière grise, qui est aussi une caractéristique majeure de la fonction corticale. Cette organisation en colonnes a été également illustrée par les brillants travaux de David Hubel et Torsten Wiesel, lauréats du prix Nobel, sur le cortex visuel.

Quant à l'organisation anatomique qui sous-tend les systèmes distribués, ensembles de modules constitués de plusieurs entités, Mountcastle postule que le flux d'informations circulant dans un système emprunte un certain nombre de voies différentes et que la prédominance d'une voie sur une autre représente un aspect dynamique de ce système, variable à chaque instant. De la même façon, les points de commande peuvent se situer à des endroits différents, en des temps différents. À un instant donné, un lieu particulier disposera de l'information la plus urgente. Les fonctions complexes des systèmes ne sont donc pas commandées ni localisées à un endroit particulier.

Le concept général d'organisation colonnaire n'exclut pas les autres systèmes, particulièrement ceux qui sont impliqués dans la fonction régulatrice générale engageant le néocortex de différentes façons. Mountcastle cite pour exemple le système noradrénergique provenant du locus caeruleus*, noyau situé dans le mésencéphale et dont l'implication dans les mécanismes du sommeil paradoxal a été mise en évidence par le Lyonnais Michel Jouvet. Le système noradrénergique se projette vers – et peut affecter – des parties du système nerveux central très largement distribuées, y compris le néocortex dans son ensemble.

Nous allons à présent examiner quelques-unes des idées générales qui ont été émises sur la façon dont les fonctions cognitives supérieures sont organisées dans le cerveau. En d'autres termes, voir comment les opérations réalisées par des régions cérébrales topographiquement différentes sont reliées entre elles pour former une entité fonctionnelle qui sous-tend la conscience d'ordre supérieur. Il s'agit là d'une question redoutable que d'éminents spécialistes ont tenté d'élucider en expérimentant des hypothèses, en élaborant des théories. Nous analyserons leurs différents points de vue afin de donner une image assez diversifiée des caractéristiques d'intégration plus complexes de la fonction cérébrale d'ordre supérieur qui sous-tend la conscience. Une fois déclenchées, les « émotions » végétatives primordiales vont agir sur cette organisation. Le résultat de cet amalgame détermine à la fois l'évaluation de la situation et l'intention qui naîtra de l'émotion primordiale.

Jean-Pierre Changeux et l'espace de travail global

Jean-Pierre Changeux, professeur au Collège de France et à l'Institut Pasteur, est l'une des grandes figures des neurosciences contemporaines, également très versé dans l'histoire et la philosophie. Son *Homme neuronal* est devenu un classique. Ses ouvrages plus récents, comme *Matière à penser*, série d'entretiens avec le mathématicien Alain Connes, et *Ce qui nous fait penser*, dialogue avec le philosophe Paul Ricœur, explorent des questions comme celle de savoir si les lois mathématiques existent en tant qu'entités du monde naturel, indépendamment de l'esprit humain qui les formule. Le mathématicien a répondu par l'affirmative, une vision contestée par Changeux qui envisage les lois mathématiques comme des constructions de l'esprit. Le dialogue avec Paul Ricœur concerne des questions d'éthique humaine. Changeux et ses collaborateurs, Stanislas Dehaene, de l'hôpital Joliot-Curie à Orsay, et Michel Kerberg, de l'Institut Pasteur, ont proposé un modèle neurophysiologique de la conscience postulant l'existence d'un espace de travail global qui favoriserait la réalisation de tâches *cognitives* impliquant un certain effort. Il convient de distinguer celles-ci des tâches réalisables sans effort et pour lesquelles sont utilisés des modules bien définis de systèmes cérébraux spécifiques du traitement sensorimoteur.

Selon cette hypothèse, l'espace de travail global, qui constitue pour ainsi dire l'élément intégrateur du système, est composé d'un réseau de neurones distribués et fortement interconnectés, avec des axones de longue portée. Ces neurones peuvent recevoir et renvoyer des projections horizontales à leurs homologues des autres régions corticales. Ils agissent sur les connexions excitatrices ou inhibitrices, et traversent le corps calleux pour établir des connexions entre les deux hémisphères cérébraux. Les neurones à axone long proviennent, pour la plupart, des cellules pyramidales des couches II et III du néocortex. Ils se trouvent en abondance dans certaines régions corticales comme les aires préfrontale, dorso-latérale (c'est-à-dire la partie supérieure et le côté du lobe frontal) et inféro-pariétale (la partie basse du lobe). Ils ont de fortes connexions réciproques verticales avec la couche V du cortex, et également avec les noyaux thalamiques, ce qui permet, entre autres, une forme d'accès direct à l'autre élément principal du modèle proposé – les réseaux de « processeurs ». La première couche du cortex présente un enchevêtrement de connexions neuronales qui s'étendent sur la surface corticale.

Le second élément du modèle proposé par Changeux implique un ensemble d'agrégats neuronaux spécialisés et modulaires qui agissent essentiellement comme des processeurs pour la perception, la mémoire, l'évaluation, l'attention et la fonction motrice.

Ces cinq grandes catégories de processeurs (*figure 28*) ont des projections réciproques avec les neurones de l'espace de travail global intégrateur.

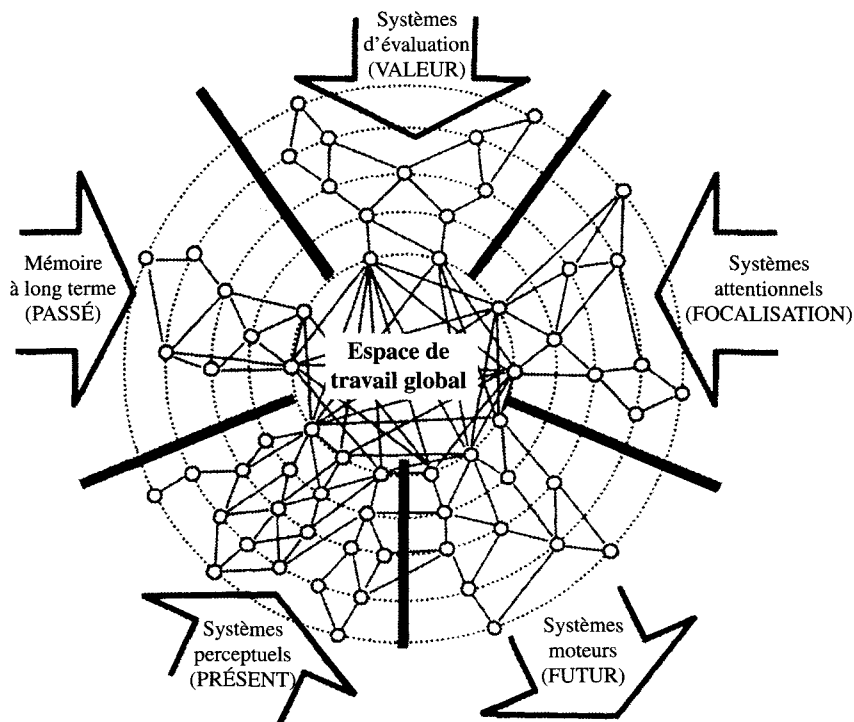


Figure 28. Représentation de l'espace de travail global et des principaux éléments d'entrées-sorties proposés par S. Dehaene, M. Kerszberg et J.-P. Changeux. Les systèmes qui viennent « alimenter » l'espace de travail neuronal sont des processeurs spécialisés dans la perception présente (présent), la mémoire à long terme (passé), l'évaluation de ce qui est perçu (valeur), et l'attention (focalisation). Les sorties de l'espace de travail, qui déterminent ce qui va se produire, se font par des processeurs de la fonction motrice, les systèmes moteurs (futur).

Ainsi, des cinq types de processeurs spécialisés proposés par Jean-Pierre Changeux et ses collaborateurs, *les systèmes perceptifs* sont ceux qui donnent à l'espace de travail global l'accès à l'état présent du monde extérieur. Les aires temporales et pariétales sont

particulièrement impliquées, notamment celles qui sous-tendent la compréhension du langage. Les *systèmes moteurs* permettent aux neurones de l'espace de travail global de provoquer et de guider le futur comportement intentionnel. Ces circuits impliquent le cortex prémoteur, le cortex pariétal postérieur, l'aire motrice supplémentaire, les ganglions de la base, le cervelet et le lobe frontal inférieur gauche (l'aire de Broca) qui commande le langage.

Les *circuits de la mémoire à long terme* permettent à l'espace de travail d'avoir accès aux événements du passé. Les régions hippocampiques et parahippocampiques sont concernées. Elles vont faire appel à d'autres aires corticales en fonction du contenu de la mémoire. Quant aux *systèmes d'évaluation*, ils permettent aux représentations sélectionnées au sein de l'espace de travail d'être associées, sous leur forme la plus simple, à une valeur positive ou négative. En d'autres termes, ils vont décider si ce qui se présente à l'espace de travail, au moment où cela se présente, est bon ou mauvais. Ces évaluations sont le fait des cortex orbito-frontal et cingulaire antérieur, de l'hypothalamus, de l'amygdale et du striatum ventral.

Les *systèmes attentionnels*, enfin, vont permettre à l'espace de travail global de mobiliser ses propres circuits indépendamment du monde extérieur. Ils peuvent modifier un comportement déjà manifeste mais aussi provoquer des basculements d'attention « tacites » de façon à amplifier ou à diminuer le nombre des signaux entrants provenant d'autres circuits de neurones processeurs.

L'hypothèse proposée par Changeux et ses collaborateurs présente d'autres particularités. Tout d'abord, les cinq réseaux de processeurs envoient des projections en direction de l'ensemble de neurones qui compose l'espace de travail global, mais, à chaque instant, seul un nombre limité des neurones ascendants y accèdent *effectivement*. Un processus de « canalisation sélective » va autoriser certaines entrées et en refuser d'autres. Ainsi, un flux modulateur de projections descendantes part de l'espace de travail vers les processeurs spécialisés pour arrêter ou au contraire amplifier les flux ascendants provenant de ces mêmes processeurs.

Le deuxième concept postule qu'un sous-ensemble de neurones de l'espace global est activé de manière soudaine, cohérente et exclusive. Toutefois, une seule modalité est active à un moment donné. Ce mode d'« invasion », qui fonctionne à partir du principe du tout ou rien, diffère de celui des processeurs périphériques pour lesquels, en raison des schémas de connectivité locale, plusieurs nœuds de formats différents peuvent coexister. C'est ainsi qu'il est possible tout à la fois de sentir, de voir et d'entendre un objet extérieur.

Troisième point, selon Changeux et ses collaborateurs, l'imagerie cérébrale a révélé que le traitement automatique d'une tâche cognitive qui ne demande aucun effort peut impliquer l'activation des processeurs spécialisés sans pour autant mobiliser les neurones de l'espace de travail. L'exemple classique (d'une tâche « acquise » mais qui n'a pas fait l'objet d'un apprentissage particulier et qui n'est pas une activité automatique), est celui qui consiste à conduire un véhicule à moteur en suivant un itinéraire familier pour se rendre au travail tout en réfléchissant aux différentes façons de réagir devant les situations susceptibles de se présenter durant la journée. Les premières recherches en neuro-imagerie de l'automatisation d'une tâche apprise ont été menées par Per Roland et ses collaborateurs du Royal Karolinka Institute, de Stockholm. Ceux-ci ont procédé à l'imagerie cérébrale de l'apprentissage d'une tâche impliquant une séquence complexe de mouvement des doigts. Certaines régions cérébrales, notamment les aires sensorielles et motrices du cortex qui sous-tendent ces mouvements, ont été activées à chacune des étapes, c'est-à-dire pendant l'apprentissage et après que la tâche est devenue automatique. Les auteurs de l'étude ont constaté qu'au stade initial de l'apprentissage, certaines aires des cortex pariétal et frontal présentaient une augmentation du débit sanguin. Toutefois, cette activation s'estompait à mesure que la tâche était de mieux en mieux maîtrisée et devenait automatique. Pour l'équipe de Stockholm, le changement était lié au fait que le rétrocontrôle sensoriel initial et les activations associées au langage interne – étapes nécessaires à l'apprentissage – disparaissaient à mesure que le sujet devenait capable d'accomplir la tâche de façon automatique.

Enfin, il semblerait que, d'une manière générale, l'état d'activation des neurones de l'espace de travail soit sous le contrôle de signaux de vigilance globaux, qui proviendraient, notamment, des neurones de la formation réticulée mésencéphalique. Ces neurones envoient des signaux extrêmement puissants qui contrôlent les principales transitions entre l'état de veille (où l'espace de travail est actif) et le sommeil lent (où l'espace de travail est inactif). À un niveau moindre, d'autres signaux envoient des entrées progressives qui modulent l'intensité de l'activation dans l'espace de travail et l'amplifient éventuellement si un élément nouveau intervient. Au contraire, l'activité de l'espace de travail sera ralentie par la routine et le manque d'intérêt. Pour donner un exemple de la modulation neurochimique de ces processus, Changeux évoque les récents travaux de T. S. Kilduff et C. Peyron, qui ont montré que l'hypocrétine* – un neuropeptide – joue un rôle essentiel dans le déclenchement de la décharge des neurones du locus caeruleus. Comme nous l'avons mentionné précédemment, ce noyau est le site privilégié des neurones qui

utilisent la noradrénaline comme neurotransmetteur dans le cortex. L'absence de l'hypocrétine chez la souris et le chien, qui peut avoir une origine génétique, provoque des troubles du comportement analogues à la narcolepsie*, maladie que l'on rencontre chez l'homme et qui se traduit par un endormissement brutal du patient en pleine activité diurne.

Bernard Baars

Jean-Pierre Changeux, ses collaborateurs, Francis Crick, ils ont tous fait référence aux idées de Bernard Baars, professeur de psychologie au Wright Institute de Berkeley, en Californie. En 1988, Baars a écrit un livre sur la théorie cognitive de la conscience¹, dans lequel il a développé son hypothèse d'un espace de travail global. Selon lui, cet espace de travail global serait quelque chose comme l'organe de publicité du système nerveux central. Baars considère le cerveau comme une vaste collection de processeurs spécialisés et automatiques. Certains sont situés et organisés au sein d'autres processeurs qui peuvent à la fois entrer en compétition et coopérer pour avoir accès à l'espace de travail global qui sous-tend la conscience. Cela leur permet d'envoyer des messages globaux à d'autres systèmes que le contexte indique comme pertinents au plan fonctionnel. *L'ensemble du cortex est vu comme un système largement distribué de processus spécialisés agissant en parallèle. La plupart d'entre eux sont inconscients et le resteront.* L'idée générale qui prévaut actuellement est que les processus conscients sont séquentiels, l'un succédant à l'autre, selon l'idée développée dans l'expression « courant de la conscience » de William James. Les contenus conscients sont diffusés à toute une collection de processeurs spécialisés non conscients. Ceux-ci peuvent à leur tour entrer en compétition et coopérer pour obtenir l'accès à l'espace de travail neuronal.

Les deux principaux éléments du modèle de Baars sont précisément ces processeurs spécialisés non conscients et l'espace de travail global conscient. Toutefois, le psychologue introduit également la notion de contexte. Le contexte est défini comme un groupe de travail stable, constitué de processeurs spécialisés ayant, à terme, un accès privilégié à l'espace de travail global. Les contextes inconscients sont donc des systèmes qui donnent forme

1. B. Baars, *A Cognitive Theory of Consciousness*, Cambridge University Press, 1988.

à l'évaluation consciente de nos expériences vécues, sans être eux-mêmes conscients à ce moment-là. Ils peuvent refléter toutes les expériences passées qui ont façonné nos attitudes émotionnelles, inclure des attentes inconscientes, modeler la conscience issue de notre expérience, mais en même temps ces contextes inconscients comprennent les intentions inconscientes qui influencent nos actes volontaires. Ainsi, si un ensemble de notions préconçues est dérangé, c'est-à-dire surpris, alors les attentes peuvent devenir rapidement accessibles à la conscience. D'une manière générale, les contextes peuvent entrer en compétition ou coopérer pour « contraindre » les processus conscients. Ils forment des coalitions stables, constituées de processeurs spécialisés ayant accès à l'espace de travail global.

Le modèle de Bernard Baars présente un intérêt particulier : selon lui, les contextes pourraient être le reflet de certains aspects de la « tournure d'esprit » de l'individu. Ils constituent le savoir conceptuel, l'acquis de l'expérience, l'imagerie mentale, les dogmes et les croyances qui modulent le processus perceptif de la personne. Une illustration pertinente de la notion de contexte pourrait être ce que sir Wilfred Trotter a appelé « le mobilier que l'on a rangé en mémoire au cours du processus éducatif », dans un ouvrage publié pendant la Première Guerre mondiale et intitulé *Les Instincts du troupeau en temps de paix et en temps de guerre*¹. Par exemple, la façon dont on nous a appris à croire en certains dogmes religieux ou à voir la vie à travers une lorgnette. Trotter a écrit : « La composante conflictuelle, dans la vie normale de tous les habitants d'un pays civilisé, est si familière qu'aucune démonstration formelle de son existence n'est nécessaire. Le processus commence dès l'enfance. Le petit homme apprend du troupeau ce qu'il doit croire – que l'honnêteté est la plus précieuse de toutes les vertus et la meilleure politique, qu'à celui qui croit en la religion la mort ne fait pas peur, et qu'il a devant lui toute une vie future de félicité et de bonheur parfait. Pourtant, l'expérience persiste à lui montrer qu'être vrai rapporte des punitions plus souvent qu'autre chose, que son camarade déloyal s'en tire aussi bien sinon mieux que lui, et que les croyants ont une peur aussi terrible de la mort que ceux qui ne croient pas, qu'ils ont le cœur brisé tout autant que les autres lorsqu'un deuil les frappe et qu'ils sont tout aussi déterminés à s'accrocher à une vie imparfaite plutôt que de

1. Wilfred Trotter, *Instincts of the Herd in Peace and War*, Oxford University Press, Londres, 1953.

croire à ce qu'ils disent être la garantie d'un bonheur à venir. Pour l'enfant, bien sûr, l'expérience possède une force suggestive assez limitée et il est facilement consolé par les rationalisations sommaires que ses aînés lui offrent en guise d'explications. » Et plus loin, sir Wilfred ajoute : « L'agitation de l'esprit qu'avec un certain cynisme nous regardons comme normale au moment de l'adolescence est la preuve du lourd handicap que nous infligeons à notre pensée en développement, en la forçant à essayer d'assimiler avec l'expérience les principes du troupeau. N'oublions pas que, pour l'adolescent, l'expérience n'est plus cette vague série de rêves facilement manipulables qu'elle est d'ordinaire pour l'enfant. Elle a été touchée par la chaleur et la réalité du sentiment instinctif. Les instincts primitifs sont maintenant pleinement développés et se trouvent bâillonnés à tout moment par les suggestions du troupeau et, en fait, même les produits de ces suggestions sont en conflit les uns avec les autres. » Et Trotter de méditer sur « la capacité remarquable qu'ont les hommes à épouser des croyances alors qu'ils ont devant eux la preuve indéniable qu'elles sont fausses ¹ ».

D'autres contextes, dérivés de croyances communautaires, sont susceptibles de revêtir un aspect nationaliste. Le monde d'aujourd'hui en regorge d'exemples. De nombreuses autres attitudes émotionnelles et contextes peuvent aussi émerger de l'expérience passée d'une personne. L'expérience passée nous laisse parfois avec un éventail de doutes, de soupçons à tendances paranoïaques et avec un sentiment d'incertitude qui oriente à la fois notre appréciation d'une situation nouvelle présentée par les processeurs perceptifs et notre comportement face à elle. Le contexte peut encore inclure nos tentatives d'évaluation des événements et des situations sur la base de données scientifiques objectivement vérifiables. Il faut pour cela une discipline rigoureuse dans l'analyse de la cause et de l'effet, conjuguée à une dose de scepticisme et détachée des influences émotionnelles.

Pour illustrer sa théorie sur les processus non conscients, Bernard Baars indique qu'un lecteur, comme vous-même qui lisez ces lignes en ce moment, est conscient de certains aspects de l'acte de lecture – la couleur et la texture de la page par exemple, et peut-être la musique de la phrase qu'il est en train de lire. De la même façon, une personne pourra être consciente de ses convictions et de ses croyances. Il est évident, pourtant, que les croyances n'ont pas les

1. *Ibid.*

qualités sensorielles du jus d'orange et de son goût particulier, ni celles du pain frais, dont nous pouvons, par évocation d'un souvenir précis, recréer la sensation de croûte craquante.

Descartes a réfléchi à cette question dans sa sixième méditation¹ : « Comme les idées perçues par le sens étaient beaucoup plus vives et expresses, et même, à leur façon, plus distinctes qu'aucune de celles que je forgeais moi-même en pleine connaissance de cause en méditant, il semblait qu'elles ne pouvaient procéder de moi-même. [...] En outre, parce que je voyais que les idées forgées par moi n'étaient pas si expresses que celles que je percevais par le sens et se composaient la plupart du temps de parties de celles-ci, je me persuadais facilement que je n'en avais aucune dans l'entendement que je n'eusse d'abord eue dans le sens. »

Bernard Baars ajoute que notre expérience consciente ne nous donne pas forcément conscience d'être assis sur une chaise à un instant précis, ni d'avoir un arrière-goût particulier dans la bouche, ni d'entendre de la musique ou des bruits de voix en fond sonore. Nous ne sommes pas non plus conscients des structures syntaxiques complexes requises pour comprendre la présente phrase, par exemple. De même, dit-il encore, il est tout à fait possible que nous n'ayons pas conscience de nos intentions concernant un ami, ni des processus complexes des canaux semi-circulaires* de notre oreille interne, qui nous aident à garder l'équilibre. Pourtant, poursuit-il, tous ces événements inconscients passent par le système nerveux. Chez l'homme, l'acquisition d'une nouvelle compétence implique le traitement d'un grand nombre d'événements conscients. De nombreux processeurs différents sont impliqués. Cependant, avec le temps, donc avec de la pratique, la tâche à apprendre est reléguée de plus en plus souvent à un seul processeur spécialisé. En réalité, un « comité distribué » se trouve supplanté par le développement d'un nouveau système expert. La nouvelle compétence devient spécialisée et automatique. Nous avons vu cela dans l'exemple de l'apprentissage d'un mouvement complexe des doigts, dont Per Roland a réalisé la neuro-imagerie.

Il ne nous est pas possible d'observer les processus inconscients directement par nous-mêmes. La seule solution est de les déduire de notre expérience et de l'observation qu'en font les autres. Baars indique que c'est à la fin du XIX^e siècle que des pen-

1. René Descartes, *Méditations métaphysiques*, méditation sixième : *De l'existence des choses matérielles, et de la réelle distinction qui est entre l'âme et le corps de l'homme* (NdT).

seurs comme Pierre Janet et Sigmund Freud ont commencé à envisager l'existence de processus inconscients, en se fondant sur des événements observables : la suggestion posthypnotique, l'hystérie de conversion, la personnalité multiple, les lapsus, le refoulement et d'autres mécanismes analogues.

Dans son analyse, Baars considère la mémoire à court terme comme étroitement liée à la conscience, mais, pour lui, ce n'est pas la même chose. Il affirme qu'il est à la fois pratique et utile d'envisager la conscience comme une sorte de mémoire de travail momentanée. La mémoire à court terme devient alors une grande réserve de mémoire courante qui retient l'information juste un peu plus longtemps que la conscience et avec un peu plus de détails.

Il reste toutefois le problème de l'attention. Dans son analyse globale, Baars voit l'attention comme un contrôle de l'accès à la conscience pour les buts à long ou à court terme. Elle peut être volontaire ou automatique. De toute évidence, elle est très sensible à l'importance de l'influx, et cette importance peut, par un phénomène d'itération, résulter en un accès à la conscience automatique et prioritaire (Baars prend l'exemple de ce qui se passe lorsque nous entendons prononcer notre nom au milieu de noms étrangers).

Quant à l'organisation neurophysiologique qui sous-tend l'espace de travail global, Baars insiste sur le fait qu'il existe dans le tronc cérébral et le télencéphale un système anatomique et fonctionnel qui possède un lien essentiel avec la conscience. Ce système comprend, bien sûr, la formation réticulée activatrice ascendante dont les travaux de Moruzzi, Magoun et Jasper ont montré l'importance. Celle-ci reçoit les influx de tous les systèmes sensoriels et moteurs du cerveau et contribue d'une manière indispensable à l'interaction des différentes sources d'information. Du mésencéphale, la formation réticulée remonte vers le thalamus, ce qui permet d'inclure le système thalamique diffus, qui a des connexions avec toutes les parties du cortex (*figure 29, page suivante*). Les connexions corticales pourraient être incluses également, de façon à fournir une base anatomique à ce système que Baars appelle le système activateur réticulo-thalamique* (SART).

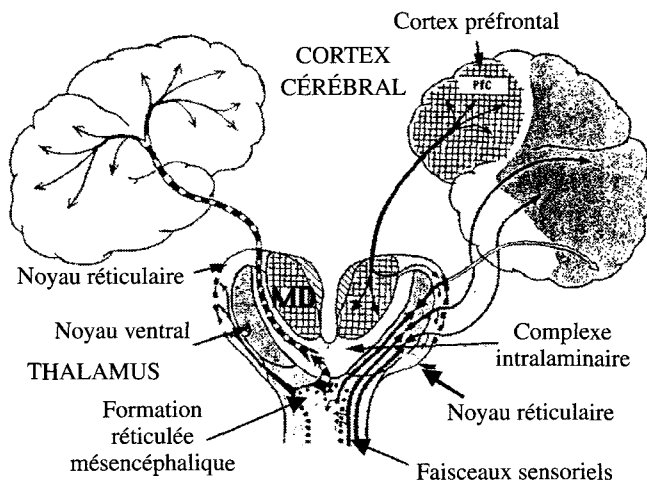


Figure 29. Régions cérébrales impliquées dans l'espace de travail global. Ce schéma représente l'espace de travail global à travers le mésencéphale et le thalamus et indique les projections (représentées par des flèches) entre ces structures et le cortex cérébral. Les zones ombrées correspondent aux voies sensorielles classiques du mésencéphale, au noyau thalamique ventral et aux aires du cortex sur lesquelles ces noyaux se projettent. Comme le montrent les flèches, les projections se font dans les deux sens. Les zones hachurées correspondent au noyau médio-dorsal thalamique (ThMD) et au cortex préfrontal (CP), les zones claires du thalamus et du mésencéphale au noyau réticulé responsable de l'activation globale d'un réseau intracortical tangentiel par des projections (flèches en pointillé) émanant de la formation réticulée mésencéphalique (sc/cun) et du complexe intralaminar thalamique. Le cœur de ce système activateur est le noyau réticulaire thalamique (NR à gauche et à droite), qui va « canaliser » l'information vers et en provenance du cortex et réguler les fluctuations rythmiques du signal électro-encéphalographique dans tout le réseau tangentiel.

La formation réticulée est responsable de l'état de veille, de la réponse d'orientation oculomotrice et du contrôle de l'attention, ainsi que de la plupart des processus intégrateurs centraux du cerveau. En effet, des lésions du tronc cérébral (du tegmentum mésencéphalique, précisément) qui touchent certaines parties de la formation réticulée – le noyau réticulaire pontique (oralis) et le noyau cunéiforme, par exemple – sont susceptibles de provoquer une perte de conscience irréversible. Cela témoigne du rôle central joué par cette structure dans l'espace de travail global.

En rapport avec le thème général du présent ouvrage, nous noterons que cette structure anatomique essentielle – la formation réticulée

activatrice ascendante – qui commande les processus excitateurs chez les mammifères, est apparue très tôt dans l'évolution des vertébrés. Elle est très développée chez la lamproie, le requin, les poissons et les reptiles. La figure 3 (p. 62), empruntée à Ann Butler et William Hodos, montre la structure nucléaire complexe de la formation réticulée mésencéphalique chez le requin et chez le rat. De toute évidence, elle est encore plus complexe chez ce dernier. Comme il a été dit précédemment, les neurones réticulaires ont des axones qui bifurquent. Leurs longues branches se projettent de haut en bas et de bas en haut à travers le mésencéphale et établissent des connexions très étendues. Butler et Hodos affirment que, chez tous les vertébrés à mâchoires, on peut reconnaître sans trop de difficulté les principaux éléments constitutifs du système réticulé. Il s'agit des noyaux du raphé dans le rhombencéphale, des noyaux parvocellulaire, magnocellulaire et gigantocellulaire au niveau bulbaire, des noyaux pontiques (caudalis et oralis), du locus caeruleus et de la formation réticulée mésencéphalique.

Aux yeux de Baars, le système activateur réticulo-thalamique sous-tend la fonction de diffusion globale que possède la conscience. À un moment donné, un « processeur » perceptif sélectionné va fournir un contenu particulier que la conscience va diffuser. Il s'agit d'un contenu typiquement perceptif, nous dit Baars, *en raison de la relation privilégiée entre l'expérience consciente et le processus de perception en rapport avec le monde extérieur*. Baars insiste ensuite sur le fait que ce n'est pas l'activité corticale en elle-même qui devient consciente, car elle doit au préalable déclencher le système activateur réticulo-thalamique. Ainsi la circulation d'un flux d'informations entre la formation réticulée et les aires sensorielles du cortex est-elle nécessaire à l'accès à la conscience des entrées sensorielles. En ce sens, la formation réticulée activatrice peut avoir une fonction de facilitation, mais de toute évidence le manteau cortical détermine le contenu réel de l'expérience consciente.

Baars indique que les nombreux travaux des spécialistes des neurosciences corroborent les caractéristiques générales du modèle qu'il propose, notamment en ce qui concerne la spécificité des différentes parties de la formation réticulée activatrice. Les sujets abordés au chapitre IX sont tout à fait pertinents par rapport à ce concept d'une formation réticulée qui favoriserait la détermination du contenu de la conscience par les processus corticaux. Nous avons notamment abordé la question de la façon dont les activations retrouvées dans la paroi antérieure du troisième ventricule produisaient la sensation très spécifique de la soif, et nous nous sommes demandés comment l'activité

des noyaux bulbaires, au niveau rostral et ventral, engendrait la difficulté respiratoire, et la question se posait également pour l'envie d'uriner, avec l'activation correspondante au niveau du noyau de Barrington, dans le tegmentum dorsal. Il est possible, comme nous l'avons mentionné précédemment, que certaines aires corticales, notamment les régions cingulaires, soient topographiquement réservées à ces sensations primordiales. Toutefois, il est probable aussi que l'excitation de ces sensations conscientes particulières dépende également des structures spécifiques du mésencéphale et du tronc cérébral, qui agiraient en même temps que certaines aires corticales pour donner un caractère conscient à la sensation déclenchée.

L'imagerie cérébrale de la sensation de soif a clairement fait apparaître qu'un état de conscience particulier peut être associé à un modèle distribué d'activations et de désactivations cérébrales. En l'état actuel des connaissances sur la fonction du système nerveux central et sur la soif, nous pouvons affirmer que certains changements corticaux régionaux apparus au cours de l'étude de cette situation physiologique particulière mettent en cause une certaine catégorie de suspects probables. D'autres sont inhabituels et rendent perplexes. Il s'agit notamment de toutes les activations ou désactivations considérées comme pertinentes et intéressantes lorsqu'elles dépassent un certain seuil – un point « limite ». La détermination d'un point limite est une nécessité si l'on veut contenir l'avalanche de données qui émerge parfois des études de neuro-imagerie, et éviter un taux excessivement élevé de faux positifs. Elle est néanmoins arbitraire, dans la mesure où les noyaux du tronc cérébral qui peuvent être fortement activés ou au contraire désactivés n'impliquent qu'une faible masse de neurones. Ces petits noyaux ne vont peut-être pas donner lieu à un signal qui dépassera le seuil limite arbitrairement fixé, en raison de la faible masse de neurones qu'ils représentent et de la résolution spatiale de l'image, mais les activations que l'on retrouve à leur niveau peuvent être très importantes.

La complexité apparente des activations au niveau des différents sites corticaux qui « s'allument » reflète la manière dont un processus principal comme la soif peut activer d'autres régions cérébrales qui sous-tendent le rappel de mémoire ou d'autres pensées et associations d'esprit pertinentes lorsque la sensation de soif occupe le courant de la conscience. Cependant, pour qu'une région particulière ressorte, il faut que l'activation de cette région soit commune à la majeure partie des participants. Pour cela, il est nécessaire d'utiliser une méthode standard, c'est-à-dire la soustraction des images de l'état cérébral des sujets au repos, avant la stimulation de la soif, des images acquises ensuite, lors de la sensation de soif. D'une manière générale, il faut retrouver les mêmes foyers d'activations (des activations communes) chez la majorité des sujets qui participent à une étude pour que l'effet soit significatif et qu'une région particulière ressorte.

Edelman et Tononi, analysant l'importance de l'activation ou de la désactivation de certaines régions cérébrales étudiées en neuro-imagerie lors d'un état conscient, ont émis l'hypothèse de l'existence d'un « noyau dynamique », dont les éléments constitutifs pourraient être considérés comme nécessaires et suffisants pour sous-tendre cet état conscient. Autrement dit, ils seraient essentiels. D'autres sites marqués par une activation ou une désactivation importante pourraient refléter la situation à l'origine d'un état conscient ou encore être particuliers à certaines circonstances, mais ils ne constitueraient pas nécessairement les éléments clés qui sous-tendent l'état conscient en question.

La conception générale de l'organisation neuronale du système activateur réticulo-thalamique est le fruit de l'analyse théorique de James Newman et de Bernard Baars. Les deux auteurs ont insisté sur le fait que le courant de la conscience ne peut représenter qu'une toute petite partie du flux d'informations qui pénètre dans notre cerveau à chaque instant. Un processus de filtrage est par conséquent nécessaire, mais il doit être souple et capable de faire une sélection de façon adaptée.

Le mécanisme neural du système activateur implique le thalamus et toutes les sources d'informations qui y parviennent – auditives, visuelles et somatosensorielles. Le thalamus est aussi la source de l'activation corticale interne. La quasi-totalité des voies thalamo-corticales passent par le noyau réticulaire thalamique avant de se projeter vers le cortex, et cela est vrai également des voies réciproques, qui se projettent, à l'inverse, du cortex vers le thalamus.

Au plan architectural, le noyau réticulaire a une situation idéale pour le contrôle central et la modulation du flux d'informations échangé entre le thalamus et le cortex. Newman expose le point de vue d'un certain nombre d'éminents spécialistes du thalamus qui ont présenté le noyau réticulé comme un vaste dispositif de petites barrières dressées pour contrôler ce flux d'informations. C'est ce dispositif qui permettrait de décider des attentions sélectives. Néanmoins, les événements douloureux, inhabituels et dangereux peuvent passer outre l'effet filtrant du noyau réticulé qui de toute évidence joue un rôle important au plan biologique. Newman cite également Jeffrey Gray¹ et sa théorie sur le contenu de la conscience. Selon Gray, ce contenu peut être assimilé aux sorties d'un système comparateur qui, à chaque instant, met en parallèle l'état actuel du monde perceptif de l'animal avec un état anticipé. En fait, ce comparateur voit si les per-

1. Jeffrey Gray, *Brain and Behavioral Science*, 14 : 1-20, 1995.

ceptions diffèrent de ce qui a été anticipé et impliquent quelque chose d'inhabituel, besoin ou menace potentielle, ou si elles requièrent la mise en place de schèmes cognitifs, buts ou plans d'action. Le système comparateur fournit un « feedback » au système activateur réticulo-thalamique, signalant que les perceptions actuelles sont « familières ou attendues », ou au contraire « inattendues ou nouvelles ».

L'hypothèse du liage

La question essentielle, qui éclipse toutes les autres, porte sur la manière dont les activations et les désactivations se produisant simultanément dans ces régions distinctes peuvent se lier entre elles pour former un ensemble fonctionnel unitaire qui donnera la conscience. Cette question mystérieuse a fait l'objet d'une étude attentive dans le domaine de la vision, et Francis Crick a fait remarquer que les attributs visuels des objets (forme, mouvement, couleur...) *sont traités dans des aires corticales distinctes* sous-tendant le processus visuel. Voir un objet implique une activité neuronale dans des régions différentes du cortex. Le même objet pourra être en même temps senti ou entendu, ce qui activera encore d'autres régions cérébrales plus éloignées. Les diverses modalités sensorielles sont ainsi liées entre elles, au sein de la conscience, en une unité perceptive globale – une jolie fleur au parfum délicieux, par exemple.

Deux équipes allemandes qui ont travaillé chacune de leur côté, l'une étant dirigée par Wolf Singer et l'autre par Reinhard Eckhorn, ont apporté une contribution majeure à l'état des connaissances actuelles dans le domaine de la vision. Ces chercheurs ont en effet découvert que les décharges neuronales qui avaient lieu dans deux régions cérébrales distinctes impliquées dans le processus de la vision s'effectuaient au même rythme de 40 hertz environ par seconde. Elles étaient en phase – pas du tout asynchrones. Or, ces décharges neuronales étaient une réponse à la perception d'un objet particulier. Les deux équipes ont émis l'hypothèse que ce phénomène pouvait être le fondement de l'opération de liage qui sous-tend le processus conscient. Divers aspects de cette découverte ont été développés par Max Bennett, de l'université de Sydney, dans un ouvrage intitulé *The Idea of Consciousness*¹, et dans lequel, entre autres choses, le neurobiolo-

1. *The Idea of Consciousness. Synapses and the Mind*, Amsterdam, Harwood Academic Publishers, 1997.

giste insiste sur le fait que des neurones thalamiques, des noyaux particuliers que Francis Crick suppose être à l'origine du projecteur de l'attention, présentent aussi un rythme de décharge situé autour de 40 hertz. Ces neurones pourraient être à l'origine de l'oscillation de 40 hertz dans le néocortex.

Ces noyaux thalamiques – les noyaux réticulés – subissent à leur tour la forte influence des noyaux du tronc cérébral, notamment du noyau parabrachial, du locus caeruleus et des noyaux du raphé. Selon Crick et Koch, la synchronisation des décharges des différents groupes neuronaux impliqués à un niveau de fréquence d'environ 40 Hertz pourrait constituer le fondement de la conscience visuelle.

L'actuelle corne d'abondance d'énigmes et de mystères a donné lieu à un certain nombre de discussions autour de cette très intéressante découverte. Beaucoup d'auteurs insistent néanmoins sur le fait que *la preuve de l'existence d'un phénomène de liage n'explique pas comment celui-ci donne naissance à l'expérience consciente*. Et la question subsiste, même si les résultats neurophysiologiques mettent en évidence l'action coordonnée fondamentale entre des groupes neuronaux dispersés, impliquant une grande complexité dans les connexions réciproques établies à différents niveaux cellulaires, y compris dans les connexions à axones longs qui traversent la ligne médiane. Il se pourrait que les choses se produisent d'une manière différente de ce que Crick a envisagé. Dans *L'Homme de vérité*, Jean-Pierre Changeux a, quant à lui, émis des réserves sur la validité de l'hypothèse du liage à une fréquence de 40 hertz.

L'anesthésie

Le lecteur qui accepte l'idée que certaines régions du cerveau jouent un rôle essentiel dans la conscience croira volontiers que l'on peut en avoir la preuve en observant les effets de l'anesthésie sur les processus cérébraux. En d'autres termes, l'étude de ce qui se produit dans le cerveau lors du passage de l'état conscient à l'état inconscient et lors de la phase de réveil pourrait révéler ce qui disparaît un moment pour revenir ensuite.

Cette question met en lumière le caractère encore relativement récent du développement de nos connaissances dans le domaine de l'anesthésie. Alkire et ses collaborateurs de l'université de Californie ont réalisé la neuro-imagerie d'une anesthésie induite par

deux agents volatiles différents, l'halothane et l'isoflurane ¹. L'étude a révélé que ces deux anesthésiants produisent apparemment des effets similaires, dans la mesure où ils ont affecté les mêmes régions du cerveau. L'anesthésie a provoqué une réduction générale du métabolisme cérébral global, mais des changements importants sont apparus au niveau régional. Les régions particulièrement touchées ont été les suivantes : le noyau ventro-latéral antérieur du thalamus, la formation réticulée mésencéphalique, ainsi que le gyrus temporal inférieur, le gyrus frontal médian, le cunéus et le cervelet. Les auteurs de l'étude ont interprété les résultats obtenus à la lumière des découvertes faites en parallèle sur la physiologie du sommeil. Selon eux, l'anesthésie induirait une hyperpolarisation inhibitrice des neurones thalamo-corticaux. Par « hyperpolarisation », il faut comprendre que la charge électrique de la membrane du neurone augmente et que par conséquent, l'intensité du signal nécessaire à la dépolarisation de la membrane et à la décharge neuronale s'amplifie également, c'est-à-dire que la membrane offre une relative résistance à la transmission d'un signal. Les résultats ont été confrontés à ceux qui ont été obtenus lors d'études menées sur les animaux par Anthony Angel, spécialiste en sciences biomédicales de l'université de Sheffield. Ces études avaient révélé que l'action principale des produits anesthésiques était peut-être de bloquer le traitement de l'information sensorielle dans le thalamus.

Pierre Fiset et ses collaborateurs de l'université McGill au Canada ont réalisé la neuro-imagerie des changements cérébraux provoqués par l'induction progressive d'un anesthésique, le propofol, administré par voie intraveineuse ². Ici encore, une réduction globale du débit sanguin cérébral a été observée, mais des diminutions régionales ont été également constatées, bilatéralement, dans le thalamus, le cunéus et le précunéus, ainsi que dans le gyrus cingulaire postérieur qui est lui-même étroitement lié, sur le plan fonctionnel, au précunéus. D'autres diminutions régionales ont également concerné les gyri orbito-frontal et angulaire. En outre, les variations simultanées du débit sanguin cérébral dans le thalamus et dans le mésencéphale ont permis

1. M.T. Alkire, R. J. Haier, J. H. Fallon, « Toward a Unified Theory of Narcosis : Brain Imaging Evidence for a Thalamocortical Switch as the Neurophysiologic Basis of Anaesthetic-Induced Unconsciousness », *Consciousness and Cognition*, 9 : 370-386, 2000.

2. P. Fiset, T. Paus, T. Daloze, G. Plourde, P. Meuret, V. Bonhomme, N. Haji-Ali, S. B. Backman, A. C. Evans, « Brain Mechanisms of Propofol-Induced Loss of Consciousness in Humans : A Positron Emission Tomographic Study », *Journal of Neuroscience*, 19 : 5506-5506-5513, 1999.

de penser qu'il existe une relation fonctionnelle étroite entre ces deux structures cérébrales, ce qui souligne le rôle du thalamus et de la partie mésencéphalique de la formation réticulée activatrice ascendante dans la régulation de la vigilance. Selon les auteurs de l'étude, les modifications associées aux agents anesthésiques concernent les régions cérébrales impliquées dans la régulation de l'éveil, de l'exécution des fonctions associatives, et du contrôle autonome. En ce qui concerne ce dernier, les auteurs ont constaté une baisse de la tension artérielle. Dans l'article qu'ils ont écrit sur cette étude, Fiset et ses collaborateurs ont fait état des résultats obtenus par d'autres chercheurs, notamment Llinas et Plourde, qui ont mis en évidence une diminution des oscillations thalamiques de 40 hertz aussi bien lors du sommeil naturel que pendant une anesthésie générale. Les auteurs de l'article ont également mentionné les effets inhibiteurs directs du propofol sur les cellules des couches II, IV, V et VI, qu'Anthony Angel avait observés au cours d'études antérieures. Selon eux, il pourrait s'agir d'un effet direct de l'agent anesthésique, mais ces changements pourraient également résulter de la baisse de l'activité neuronale dans les circuits réticulo-thalamiques ou dans les systèmes thalamo-corticaux.

D'autres chercheurs comme Antognini et ses collaborateurs de l'université de Californie ont mené des études de neuro-imagerie sur la stimulation tactile de sujets qui avaient subi une anesthésie à l'isoflurane, légère ou modérée¹. La stimulation tactile du sujet conscient a activé, comme prévu, les aires sensorielles primaires et secondaires du gyrus postcentral, mais ces activations ont disparu avec l'anesthésie.

D'une manière générale, il semblerait que les agents anesthésiques agissent sur la fonction des structures cérébrales principalement impliquées en modifiant les canaux ioniques des cellules et les récepteurs qui y sont liés.

Les qualia

La plupart des auteurs, dans le panorama qu'ils brossent des connaissances actuelles sur la conscience, en reviennent au mystère apparemment impénétrable des qualia – cette expérience subjective essentielle, intrinsèquement personnelle. Le bleu de la mer, la douceur d'une délicate senteur, chacun éprouve ces choses d'une

1. J. F. Antognini, M. H. Buonocore, E. A. Disbrow, E. Carstens, « Isoflurane Anesthesia Blunts Cerebral Responses to Noxious and Innocuous Stimuli : A fMRI Study », *Life Sciences, Pharmacol Letters*, 61 : 349-354, 1997.

manière qui lui est propre. Nous avons une capacité limitée à véhiculer notre ressenti par le langage, bien qu'il soit communément admis que tous les hommes vivent des sensations analogues par rapport aux couleurs par exemple – à moins d'avoir un problème génétique qui touche les récepteurs visuels, comme lorsqu'on est daltonien.

Une approche neurophysiologique intéressante de l'analyse des structures susceptibles de composer *un substrat hiérarchique favorable à l'émergence d'un sentiment résultant d'une expérience sensorielle directe* a été proposée par Edmund Rolls dans son ouvrage *The Brain and Emotions*¹. Rolls a effectué une analyse électrophysiologique approfondie du goût. Selon lui, pour avoir conscience de l'information sous la forme qu'elle revêt lorsqu'elle se présente au récepteur de goût pour y être traitée, il faut passer par une première étape qui est l'accès à la partie du cerveau nécessaire à la conscience. Les résultats que Rolls et ses collaborateurs ont recueillis montrent que les neurones du premier relais de la sensation gustative présents dans le cortex gustatif primaire (c'est-à-dire dans l'operculum frontal et l'insula) s'accordent parfaitement avec les stimuli gustatifs. Leur réceptivité n'est pas influencée par la sensation de faim ni par l'absence de celle-ci. Il existe cependant une aire gustative corticale secondaire dans le cortex orbito-frontal. Rolls a constaté que dans cette zone, chez le singe, la réponse neuronale aux stimuli gustatifs disparaissait complètement lorsque l'animal était nourri avec du glucose, par exemple, jusqu'à satiété. Toutefois, si on lui présentait un aliment d'un goût différent et que l'animal était prêt à le manger, on obtenait une réponse. Ainsi, la réponse de ces neurones-là était modulée par la sensation de faim. Il est établi, expérimentalement, que le goût des aliments perd son caractère agréable lorsque l'on est rassasié, ce qui est un lieu commun de l'expérience humaine.

Les projections de ces neurones orbito-frontaux de l'aire gustative secondaire agissent sur d'autres neurones qui répondent à l'ingestion de nourriture, comme ceux de l'hypothalamus. L'hypothèse développée par Rolls est que plusieurs séquences de traitement de l'information sensorielle sont nécessaires avant que la catégorisation du stimulus sensoriel puisse avoir lieu. La qualité intrinsèque et l'intensité du goût ne sont aucunement affectées par la faim, ce qui n'est pas le cas de son caractère agréable, en revanche – de sa qualité de « récompense ». En effet, le goût d'un aliment peut devenir franchement mauvais si le

1. Oxford University Press, 1999.

sujet s'en nourrit jusqu'à complète satiété. Les résultats semblent donc indiquer qu'en ce qui concerne les informations relatives à la qualité intrinsèque et à l'intensité du goût, il est nécessaire d'être conscient de ce qui est représenté dans le cortex gustatif primaire et non dans le secondaire. En revanche, la conscience du caractère agréable de ce que l'on mange ne reflète pas ce qui est représenté dans le cortex gustatif primaire, mais plutôt ce qui l'est dans le cortex secondaire ou dans d'autres régions plus éloignées où passent les voies qui servent de relais aux projections du système d'analyse sensorielle. Cela pourrait impliquer l'hippocampe, où les souvenirs pourraient agir sur la conscience de la sensation. Encore plus loin, dans des aires corticales supérieures, des systèmes linguistiques pourraient fonctionner pour tenter de décrire l'expérience vécue.

Pour terminer ce chapitre qui traite de la conscience d'ordre supérieur, nous mentionnerons les réflexions récentes de Francis Crick et de son collaborateur Christof Koch sur les processus conscients¹. Dans leur analyse, les deux chercheurs mettent l'accent sur ce qu'ils appellent la « pénombre » des corrélats neuronaux de la conscience (CNC). Ils signifient par là que si plusieurs coalitions de cellules – qui incluent ce que Koch appelle les CNCh (la formation réticulée et les noyaux intralaminaires du thalamus, qui permettent ou « habilitent » la conscience) – sont impliquées à tout instant dans le processus conscient, il existe encore bien d'autres coalitions cellulaires qui sont à l'œuvre, mais ne contribuent pas à la conscience. La « pénombre » comprendrait les associations passées des CNC, y compris les intentions. Les neurones de la pénombre peuvent devenir partie intégrante des CNC, dans la mesure où les corrélats neuronaux ne restent pas figés. L'idée de la « pénombre » a quelque chose de commun avec ce que Baars appelle le « contexte », et avec ce que j'ai décrit comme une « tournure d'esprit », c'est-à-dire l'attitude cognitive et émotionnelle dictée par l'expérience passée. Quant à Edelman, il pense que « si les interactions du noyau dynamique sont principalement des interactions mutuelles entre les groupes neuronaux qui le composent, celui-ci n'en est pas pour autant totalement coupé des activités non conscientes de tout le reste du cerveau² ».

Mis à part les qualia, question essentielle touchant à la subjectivité de l'expérience perceptive (la rougeur d'un objet, par

1. « A Framework for Consciousness », *Nature Neuroscience*, 6 : 119-126, 2003.

2. « Naturalizing Consciousness : a Theoretical Framework », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100 : 5520-5524, 2003.

exemple), il existe un autre grand mystère, véritable défi à la science : l'origine de l'expérience subjective d'une émotion. Quant à l'expérience subjective de la sensation consciente, elle pourrait avoir une spécificité qui détermine le comportement adopté. Nous allons traiter la question dans ce dernier chapitre.

Chapitre XII

LA BIOLOGIE DES ÉMOTIONS

« La poésie naît de l'émotion remémorée dans la tranquillité. »

Wordsworth, préface aux *Ballades lyriques* ¹.

L'émotion constitue un véritable mystère. Intérieurement, chacun connaît, pour l'avoir vécu, son jaillissement soudain, souvent presque incontrôlable. Elle peut être en conflit ouvert avec ce qui semble être la raison, refléter les multiples facettes du plaisir de vivre une situation telle qu'on la perçoit, en lui donnant une beauté aussi chaleureuse qu'exubérante qui fera d'elle le comble du bonheur. L'émotion est un mot-valise qui recouvre toute une diversité.

La diversité actuelle des théories sur l'émotion, que nous allons tenter de résumer ici, n'infirme en rien l'hypothèse principale du présent ouvrage, selon laquelle *les émotions primordiales – l'élément subjectif du comportement instinctif qui sous-tend le contrôle des systèmes végétatifs – seraient à l'origine de la conscience.*

La question du choix sémantique du terme « émotion » appliqué aux composantes subjectives des « instincts » qui sous-tendent les systèmes végétatifs ne permet pas de déterminer si ces états

1. W. Wordsworth et S. T. Coleridge : « J'ai dit que la poésie était le déferlement spontané de sentiments puissants : elle naît de l'émotion remémorée dans la tranquillité, émotion que l'on contemple jusqu'à ce que, par une sorte de réaction, la tranquillité peu à peu disparaisse et qu'une autre émotion, semblable à celle qui était auparavant l'objet de notre contemplation, peu à peu apparaisse et vienne à occuper vraiment notre esprit. » (*Lyrical Ballads, with Other Poems*, deuxième édition, Londres, T. N. Longman et O. Rees, 1800).

subjectifs (c'est-à-dire conscients), quelle que soit l'appellation qu'on leur donne, ont été ou non la toute première forme de conscience.

En examinant attentivement la littérature biomédicale, le discours philosophique et la lexicographie, on s'aperçoit que les nombreuses définitions qui ont été données de l'émotion reflètent des points de vue différents. Certains critères excluent purement et simplement des phénomènes que d'autres vont intégrer. D'aucuns estimeront qu'il est extrêmement difficile de définir l'émotion. Tout le monde sait ce que c'est jusqu'à ce qu'il soit question d'en donner une définition. C'est pourquoi il sera essentiel, dans la présente discussion, de définir ce que l'on entend par des termes comme « sentiments », « motivation » et « pulsion ».

Définition

Ma définition de l'émotion primordiale, adjectif que Jean-Pierre Changeux m'a conseillé de préférer à primale, ressort amplement de l'utilisation que j'en ai faite jusqu'ici. Il s'agit d'une *forme d'excitation impérieuse accompagnée d'une intention compulsive, qui est apparue au cours de l'évolution en raison de son caractère particulièrement approprié à la survie de l'organisme*. Cette définition suppose l'existence d'un élément génétique essentiel. Une sensation violente, liée à une compulsion, force à l'action. Les émotions primordiales sont des émotions dont dépend la survie immédiate. Il s'agit d'un processus conscient.

J'ai mentionné dans l'introduction le point de vue de William James sur le lien inexorable qui unit l'émotion à l'instinct – une relation structurelle génétiquement déterminée. Dans la définition que j'ai adoptée, l'état émotionnel est pleinement exprimé, mais à des degrés divers. Le déclenchement des émotions peut s'accompagner de sensations plus légères, voire très atténuées, qui se situeraient en dessous ou approcheraient seulement le seuil de détermination d'une intention. Nous avons vu que Fitzsimons a traité cette question dans son ouvrage sur la soif, lorsqu'il a comparé la sensation modérée avec ce qu'il appelle l'émotion forte, qui survient lors d'un déficit hydrique sévère.

Il est évident qu'il existe une vaste hiérarchie entre les différents types d'émotions. Au premier degré se trouvent les émotions primordiales qui sous-tendent les instincts des systèmes végétatifs et, au sommet, les états émotionnels provoqués par le jugement esthétique ou l'émerveillement, telle la forte impression que

produit sur nous la vue d'un lieu grandiose, à laquelle vient s'ajouter l'appréciation intellectuelle de son importance. Un exemple ? Ce que nous éprouvons devant la magnificence absolue du Grand Canyon lorsque vient s'y ajouter la pensée que toute l'histoire géologique de la planète se trouve là sous nos yeux – quelque chose en nous se met alors à vibrer. Ce type d'émotion provient de l'interaction d'un processus intellectuel et d'un choc visuel.

Un élément central de la théorie d'Antonio Damasio

Dans le même ordre d'idées, Antonio Damasio affirme que les émotions humaines ne se résument pas aux plaisirs du sexe ou à la peur des serpents. Il donne pour exemple le bonheur éprouvé à écouter Bach ou Mozart, ou encore « la beauté drue des mots de Shakespeare ». L'idée essentielle de son argumentation est que l'impact humain des causes de l'émotion « dépend des sentiments qu'elle engendre ». Les « sentiments » sont dirigés vers l'intérieur et appartiennent à la sphère privée, alors que les émotions, elles, sont dirigées vers l'extérieur et sont publiques. « L'impact total et durable des sentiments nécessite un état de conscience, car ce n'est qu'avec l'apparition d'un sentiment de soi que ceux-ci deviennent connus de la personne qui les nourrit ¹. »

Cette dichotomie fondée sur le sentiment de soi place au premier plan la question des origines phylogénétiques de la toute première forme de conscience de soi. Nous avons évoqué la possibilité que celle-ci remonte bien plus loin que les primates auxquels renvoie la définition opérationnelle, fondée sur le « test du miroir ».

Selon Jaak Panksepp, cette toute première forme de conscience pourrait remonter à l'apparition de l'intention, c'est-à-dire celle des systèmes moteurs primordiaux de la substance grise périaqueducale et du mésencéphale qui l'entoure.

Damasio souligne qu'il existe des états de conscience au cours desquels nous pouvons nous sentir angoissés et mal à l'aise, ou au contraire contents et détendus. Mais, dit-il, le sentiment n'est pas apparu au moment de cet état de conscience, il était déjà là depuis quelque temps. Et il ajoute : « Ni le sentiment ni l'émotion qui y a mené n'ont été dans la conscience, cependant, ils se sont déroulés comme des processus biologiques. »

1. *Le Sentiment même de soi. Corps, émotion et conscience*, Paris, Odile Jacob, 2002.

Éminent clinicien, Damasio concentre son analyse sur le plus grand défi qui soit – l'esprit humain. Le principe général de sa théorie est contenu dans le passage suivant : « L'émotion a probablement été programmée, au cours de l'évolution, avant l'apparition de la conscience, et elle émerge en chacun de nous sous l'effet d'éléments provocateurs que, bien souvent, nous ne reconnaissons pas consciemment. En revanche, c'est dans le théâtre de l'esprit conscient que les sentiments produisent leurs effets ultimes et durables » ; plus loin il dit encore : « Je soupçonne la conscience d'avoir prévalu au cours de l'évolution parce que la connaissance des sentiments provoqués par les émotions était vraiment indispensable à l'art de la vie. »

Notre approche de l'émotion diffère de celle de Damasio en ce sens que pour nous, *c'est l'émotion elle-même qui représente l'événement primordial dans le processus évolutif de l'émergence de la conscience aux premiers stades de la vie animale*. Toutefois, avec l'évolution du cerveau, il est devenu évident que les émotions primordiales sont susceptibles de produire à la fois des processus cognitifs d'ordre supérieur et des réactions physiques élémentaires comme les réponses autonomes (des modifications de la tension artérielle, et du rythme cardiaque ou respiratoire, par exemple). Ces dernières peuvent avoir un effet rétroactif et venir amplifier l'état émotionnel. William James et Carl Lange ont d'ailleurs pensé que, plutôt que les perceptions ou les sensations d'origine interne, c'étaient ces réactions organiques, autonomes et viscérales qui constituaient en fait la véritable cause des émotions.

Toutefois, nous l'avons vu, l'émotion, une fois déclenchée par des processus cérébraux élémentaires, peut lancer toute l'artillerie des souvenirs, des associations d'idées et des raisonnements qui vont donner naissance à des sentiments complexes et à des comportements particuliers. On pourrait en écrire le scénario à la manière de Bernard Baars. L'émotion et la série des événements neuraux supérieurs et propres à chacun qui s'ensuivent, et que reflètent les sentiments, seraient alors déterminées par ce que Baars appelle le contexte (voir le chapitre XI). Ainsi, chez chaque personne, la tournure d'esprit pourrait refléter les événements de la vie passée aussi bien que ceux qui viennent de se produire. Il est indubitable que les sentiments constituent, comme Damasio l'affirme, un élément distinctif du processus conscient. Ils pourraient être dissociés de l'émotion brute, mais en tant que tels, les sentiments permettent de mesurer l'*élaboration* cognitive de

l'émotion consciente qui leur est contemporaine. Des événements passés, notamment les effets des comportements antérieurs, auront préalablement dicté le contexte, l'état d'esprit, et par conséquent les sentiments sur lesquels l'émotion déclenchée va avoir un impact et à partir desquels elle sera élaborée.

Si l'on reprend mon idée d'une hiérarchie pyramidale pour l'émotion, les systèmes végétatifs impliqués dans les émotions primordiales (que l'on pourrait encore appeler homéostatiques) en constitueraient alors la base.

Les définitions du dictionnaire

Les dictionnaires attribuent des significations très diverses au terme « émotion ». L'*Oxford English Dictionary*, qui recense les termes du vocabulaire anglais depuis l'époque du roi saxon Alfred le Grand jusqu'à la seconde moitié du XX^e siècle, définit l'émotion comme « un dérangement de l'esprit, une sensation ou un état mental, un sentiment instinctif », mais sa définition inclut aussi explicitement l'émotion émanant des états corporels. La théorie psychanalytique en fait un état de tension associé à une pulsion instinctive. Le *Webster*, autre grand dictionnaire anglais unilingue, mentionne que le terme est tiré du français médiéval « mouvoir », qui signifie « se déplacer », « aller d'un lieu à un autre ». Puis il donne encore les définitions suivantes : « aspect affectif de la conscience » et « rupture physiologique de l'équilibre homéostatique, se traduisant par l'expérience subjective d'un sentiment très fort (comme l'amour, la haine, le désir ou la crainte) et se manifestant par des modifications corporelles variées – neuromusculaires, respiratoires, cardiovasculaires, hormonales et autres – et préliminaires à des actions manifestes pouvant aboutir ou non ».

Ainsi, il est clair que l'élément d'intention et de mouvement inhérent à l'expression française d'origine fait partie des acceptions du terme.

Antonio Damasio, quant à lui, pense que l'émotion ressentie est pour l'organisme une sorte d'alerte mentale. Les sentiments amplifient l'impact d'une situation donnée, renforcent l'apprentissage et augmentent la probabilité de pouvoir anticiper des émotions comparables.

Comme l'a fait observer William James, « l'instinct aveugle cesse d'être aveugle après une première mise en pratique du "câblage" génétique, dans la mesure où, après cela, la connaissance

des conséquences peut opérer ¹ ». Les états émotionnels engendrés par la première réalisation d'un schéma instinctif peuvent modifier de manière irrémédiable les processus d'évaluation mis en œuvre par la suite. En effet, l'ensemble de l'opération effectuée par les processus d'ordre supérieur du système nerveux central, incluant notamment l'intuition et l'évaluation des événements de l'expérience passée, interviendra à l'avenir, lorsque l'émotion sera à nouveau déclenchée. Le comportement instinctif qui a mis en scène les intentions engendrées par l'émotion peut avoir eu une très forte valeur de survie, et l'expérience acquise va alors représenter un substrat mémoriel sur lequel viendra s'accrocher toute future résurgence de l'état émotionnel.

L'état global qui en résulte est d'une certaine façon propre à chaque personne et à son histoire individuelle, même si les circonstances qui sont à l'origine de l'émotion et la propension à répondre sont « connectées » entre elles. Ainsi, contrairement à ce qui se sera passé une première fois, la sensation de soif qui surgit à l'occasion d'une seconde expérience où, par exemple, une même personne se sera à nouveau égarée dans le désert, entraînera le déploiement de tout un éventail de réactions corticales. Celles-ci pourraient inclure les reproches éventuels que se ferait la personne en question, d'avoir été assez stupide pour se mettre dans cette situation alors qu'elle aurait pu tirer les enseignements de son expérience passée et éviter d'en arriver là. D'un autre côté, à mesure que cette personne se sentira de plus en plus déshydratée, la bouche sèche comme un os, elle se mettra peut-être à imaginer de façon réitérative la sensation éprouvée en avalant une grande goulée d'eau.

Edelman a brièvement abordé la question des sentiments et des émotions dans son livre *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of Mind*. Selon lui, « les sentiments font partie de l'état conscient ; ce sont les processus que nous associons à la notion de qualia dans la mesure où ils sont liés au soi. *Ce ne sont pas des émotions* cependant, car les émotions possèdent de fortes composantes cognitives qui mêlent les sentiments à la volonté et aux jugements d'une façon extraordinairement complexe. De fait, on peut dire que les émotions sont les états ou les processus mentaux les plus complexes qui soient, dans la mesure où ils se mêlent à tous les autres (d'une façon très spécifique et qui dépend de l'émotion en question) ».

1. *Principles of Psychology*, op. cit.

Dans ce passage, Edelman intègre l'intention (la « volonté ») à l'émotion. Il semble mettre les sentiments à part, comme des processus d'ordre supérieur à celui de l'émotion à laquelle ils se mêlent. À cet égard, nous partageons le point de vue d'Edelman.

D'une manière générale, il est évident qu'à partir de l'expérience vécue (de l'apprentissage) et du tempérament d'une personne, il existe un nombre incalculable de perceptions situationnelles différentes qui peuvent déclencher une émotion – j'entends par là une émotion secondaire comme l'amour, la colère, la peur, la haine, etc. Chez l'homme, la diversité de ces émotions est infinie.

Dans *Mind and Brain*¹, une compilation de dialogues à laquelle il a collaboré avec Joseph LeDoux et William Hirsch, Ross Buck a introduit son point de vue de psychologue. Il a décrit les émotions sous une forme hiérarchique et insisté sur la relation entre émotion et motivation – c'est-à-dire, suivant ma définition, sur l'amalgame essentiel entre la sensation et l'intention.

Le niveau que Buck désigne comme « émotion I » est le niveau le plus élémentaire, celui de la régulation interne de l'organisme qui lui permet d'assurer les fonctions vitales – homéostasie et adaptation des réactions aux changements qui interviennent dans l'environnement externe. Buck prend l'exemple du maintien du taux de glucose sanguin (dont dépend la faim), de la température corporelle, de l'équilibre hydrique et ainsi de suite.

Le niveau « émotion II » est au-dessus du premier et la « lecture » en est accessible aux autres animaux par l'intermédiaire de signaux sensoriels. Il inclut, en autres, les expressions faciales, les mouvements corporels, les postures, gestes et autres vocalisations possibles – toute attitude pouvant être vue, entendue, sentie, ressentie ou même goûtée ; et il est l'indication d'une intention – celle de se battre, de fuir, de s'accoupler, etc. L'émotion sous-tend la communication sociale. Elle peut être structurée de manière symbolique, l'exemple le plus avancé de ce symbolisme étant évidemment le langage humain. Le niveau « émotion III » est celui qui traite de l'interaction de l'émotion avec la cognition et il engloberait apparemment la capacité des processus cognitifs à déclencher des émotions, l'excitation sexuelle, par exemple.

1. R. Buck, « The Psychology of Emotion », in J. LeDoux, W. Hirsch (dir.), *Brain and Mind : Dialogues between Cognitive Psychology and Neuroscience*, New York, Cambridge University Press, 1986.

Keith Oatley, professeur de psychologie à Toronto, et Jennifer Jenkins ont donné leur définition de l'émotion dans un ouvrage intitulé *Understanding Emotions*. Selon eux, il s'agirait d'« un état habituellement provoqué par un événement qui revêt de l'importance pour le sujet. Il est caractérisé par (a) un état mental conscient accompagné d'un sentiment reconnaissable et dirigé vers un objet, (b) des troubles physiologiques, (c) une expression du visage, un ton et des gestes reconnaissables, (d) un empressement à agir d'une certaine façon ». Cette définition intègre la composante intentionnelle, et de toute évidence, elle est orientée vers l'être humain.

Edmund Rolls, dans son livre *The Brain and Emotions*, donne de l'émotion une définition qui rejoint le point de vue béhavioriste. Selon ses propres termes, l'essence même de sa théorie est que les émotions sont des états dont l'apparition est provoquée par le système de récompense et de punition. La récompense, c'est tout ce pour quoi un animal va travailler. La punition, c'est tout ce qu'il essaiera d'éviter ou à quoi il tentera d'échapper.

Il est évident qu'il existe de nombreux degrés entre ce que l'on pourrait considérer comme une sensation brute (telle que le toucher ou une pression sur la peau, par exemple) et ce que l'on a défini ici comme des émotions primordiales, qui sont pour la plupart activées par des intérocepteurs et à ce titre sont « primaires », mais qui impliquent un phénomène conscient plus complexe intégrant une intention dont la valeur de survie est très forte. Toutefois, la distinction entre les deux est relative, comme l'est aussi celle que nous avons mentionnée précédemment, entre les émotions primordiales et celles qui sont activées par les récepteurs à distance, comme la haine, la colère, la peur, l'amour, etc. Afin d'établir une classification, j'ai qualifié ces dernières de *secondaires*, car leurs mécanismes d'activation sont plus complexes, et ils impliquent souvent la nécessité d'une perception situationnelle. On pourrait également leur appliquer le terme « classiques », dans la mesure où ce sont des émotions qui surviennent dans des circonstances où ce terme est fréquemment utilisé. Si l'on adoptait cette classification arbitraire, les émotions esthétiques comme le ravissement et le plaisir intense que l'on éprouve à se plonger dans l'univers musical de Bach seraient des émotions tertiaires, et elles constitueraient le sommet de la pyramide.

La sensation

Nous en arrivons maintenant à la question de la sensation, complètement différente de l'émotion. Il y a les sensations qui proviennent du tégument, comme le toucher de la peau ou les démangeaisons, celles qui sont transmises par les sens – le goût, l'odorat, l'ouïe et la vue – et les sensations viscérales comme la nausée et les vomissements, qui sont en grande partie des mécanismes réflexes issus des activités du tronc cérébral. Il est évident qu'un état psychologique altéré peut également déclencher ces sensations, et si les vomissements sont précédés de nausées, ils peuvent aussi entraîner un bouleversement émotionnel important. Bien sûr, les sensations provenant des récepteurs spécifiques sont également susceptibles, dans des circonstances particulières, de provoquer une émotion. Le processus de défécation, avec celui de la miction que nous avons pris pour exemple précédemment, sont par essence des sensations associées aux fonctions physiologiques, et n'ont bien souvent aucune connotation consciente. Néanmoins, lorsqu'ils sont contrariés, que leur fonctionnement est entravé, ou que l'on tente consciemment de les arrêter, une simple sensation physique peut devenir un état conscientisé impliquant une angoisse, une détresse, et un état voisin de la douleur. Ces événements simples issus de la sensation sont élaborés par des processus psychologiques complexes. L'exemple de l'étude par neuro-imagerie de la différence d'activité cérébrale entre la rétention d'urine et la simple miction illustre clairement ce point. Nous avons vu à cette occasion que les régions du gyrus cingulaire antérieur « s'allumaient » lorsque le sujet se retenait d'uriner.

La théorie de Jaak Panksepp sur les émotions

À l'instar de Joseph Ledoux à New York, Jaak Panksepp, de l'université Bowling Green, dans l'Ohio, a beaucoup écrit sur la neurophysiologie de l'émotion et l'analyse du comportement émotionnel. Leurs ouvrages constituent un immense gisement de connaissances. Panksepp mentionne les nombreuses tentatives de définition de l'émotion et il suggère qu'elles ont été tellement distillées que, lorsqu'une forte vague d'affects submerge le sentiment que nous avons de nous-mêmes par rapport au monde (une définition orientée vers l'homme), nous disons éprouver une émotion. Une sensation plus légère pourrait être décrite comme une humeur ou un état d'esprit. Panksepp s'étend longuement sur le fait que les émotions sont habituellement déclenchées par des événements

extérieurs : elles jaillissent à partir d'expériences vécues qui contraignent ou au contraire galvanisent nos désirs, et elles établissent des plans d'action cohérents pour un organisme soutenu par des changements physiologiques qui lui permettent de s'adapter. Sans doute Panksepp n'exclurait-il pas l'idée d'un désir puissant en soi, indépendant de toute action extérieure, contrariante ou excitatrice. Il affirme qu'à travers les âges, les intellectuels ont toujours été en désaccord sur les émotions. Leurs divergences portent sur les critères de définition. Puisque l'élaboration d'une définition générale valable pour toutes les espèces implique nécessairement une analyse des systèmes cérébraux, il propose de tenir compte des faits biologiques établis, à savoir qu'au moins sept systèmes émotionnels innés sont ancrés dans le cerveau mammalien. Il s'agit de la peur, de la colère, de la tristesse, de l'impatience, du jeu, du désir sexuel et de la tendresse maternelle.

Panksepp distingue encore bien d'autres émotions « affectives », comme la faim, la soif, la fatigue, la maladie, la surprise, le dégoût, etc. Selon lui, il faudrait conceptualiser ces sensations en utilisant des termes autres que ce qu'il appellerait les émotions élémentaires. Il aborde ensuite les raisons pour lesquelles il ne rangerait pas dans la catégorie des « émotions » les sensations liées à la faim, à la soif, à la douleur et à la fatigue (qui désigneraient ici, sans doute, une appétence incontrôlable pour le sommeil). Il estime que la raison conceptuelle la plus classique et la plus convaincante en est qu'il faut exclure de cette catégorie ce qu'il appelle « les réponses régulatrices liées à la périphérie ¹ », comme la faim et la soif, qu'il préfère désigner sous le terme de motivations. Par « liées à la périphérie », je suppose qu'il pense au rôle joué par la « bouche sèche » ou par les contractions stomacales qui contribuent à la sensation *centrale*, *interne*, de la faim ou de la soif.

Selon Jaak Panksepp, une approche utile pour définir les émotions est de se focaliser sur leurs fonctions intégratives centrales, adaptatives, plutôt que sur des caractéristiques générales d'entrée-sortie. Outre le critère psychologique fondamental, les systèmes émotionnels devraient être capables, dit-il, de produire des sentiments subjectifs à valence affective (ce qui n'est pas facile).

Il distingue six caractéristiques objectives des circuits neuro-naux de l'émotion :

1. Les circuits neuronaux sous-jacents sont génétiquement déterminés ou « câblés », et réagissent de manière inconditionnelle

1. *Affective Neuroscience*, op. cit.

aux stimuli engendrés par les principales situations difficiles que l'on rencontre dans la vie.

2. Ils organisent des comportements variés qui ont montré, au cours de l'évolution, leur capacité d'adaptation face à des situations difficiles.

3. L'activation des circuits de l'émotion modifie la sensibilité des systèmes sensoriels en rapport avec la séquence comportementale déclenchée.

4. L'activité neuronale des systèmes émotionnels dure plus longtemps que les circonstances déclenchantes.

5. Les circuits de l'émotion peuvent se trouver sous le contrôle conditionnel de stimuli environnementaux émotionnellement neutres.

6. Les circuits de l'émotion ont des connexions réciproques avec les mécanismes cérébraux qui élaborent la prise de décision d'ordre supérieur déterminant les processus émotifs et la conscience.

Une classification fondée sur six critères montre clairement la difficulté de l'entreprise, mais si nous devons les appliquer, nous pourrions arguer que l'appétit pour le salé, la soif et la faim par exemple, remplissent cinq de ces critères. Ces sensations sont en effet génétiquement « câblées », elles engendrent des comportements variés capables de s'adapter à la satiété, et la privation modifie les sensibilités des plaques terminales et des voies sensorielles (par exemple, lors d'une carence en sodium, les fibres du goût deviennent plus sensibles au sel), et enfin, les comportements peuvent être conditionnés et interagir avec des processus cognitifs supérieurs. Pour la durée de l'activité neuronale par rapport à celle des facteurs déclenchants, il existe une réelle dichotomie entre les émotions dictées par le système végétatif et le type classique des émotions secondaires induites par les récepteurs à distance. En ce qui concerne la soif, l'appétit pour le salé et la faim, l'acte consommatoire d'étanchement ou de satiété peut, en un laps de temps très court, provoquer la disparition complète de l'état d'appétence central et des processus cognitifs associés. Toutefois, les modifications chimiques qui ont déclenché l'émotion peuvent persister jusqu'à l'absorption complète des aliments ou des liquides ingérés. D'un autre côté, comme l'explique Panksepp, la colère ou la peur peuvent très bien subsister longtemps après que le facteur déclenchant a disparu.

Par rapport à ces six critères ou caractéristiques neuronales objectives et à la question de savoir où l'on situerait l'émotion sexuelle – du côté des systèmes végétatifs ou du côté des « véritables » émotions – Panksepp note que, logiquement, un grand

nombre des objets de récompense qui satisfont naturellement les comportements d'appétence – la nourriture, l'eau et le sexe – devraient être associés à des processus internes signalant leur pertinence au plan biologique. À cet égard, il est évident que, pour le sexe, le comportement consommatoire produit une rétroaction (un « feedback ») positive menant à l'orgasme, ce qui entraîne la baisse brutale du désir et la disparition de l'intention – exactement comme l'acte consommatoire d'étanchement ou de satiété, pour la soif, la faim et l'appétit pour le salé.

Le terme « motivation » semble avoir été important au cours de la période où la psychologie s'est échappée de la « boîte noire » du béhaviorisme pour se pencher sur les motifs réels du comportement animal. Ce terme a permis d'éviter de trop faire référence à l'idée de conscience.

Panksepp dit du terme « pulsion », qui va de pair avec « motivation », qu'il a été utilisé pour désigner ce que génèrent les systèmes de détection des besoins de l'organisme. Il ajoute cependant qu'il n'est pas crédible qu'une variable intermédiaire aussi abstraite et générale puisse être liée aux processus cérébraux unitaires. Pour lui, il s'agit d'un terme redondant pour désigner l'explication cohérente du comportement, c'est-à-dire que les états de carence favorisent d'abord et avant tout la réponse à des stimuli motivationnels externes et spécifiques.

D'une manière générale, Panksepp postule que, puisqu'il nous faut interpréter périodiquement le monde qui nous entoure afin de maintenir l'équilibre de notre organisme, nous avons développé, pour répondre à ces écarts d'équilibre, des mécanismes cérébraux qui génèrent diverses formes de souffrance (crampes d'estomac, soif, sensation de froid, etc.). Par ailleurs, nous ressentons plaisir et soulagement lorsque nous entreprenons de faire quelque chose qui corrige cette altération de l'état d'équilibre. À propos de l'utilisation du terme « émotion », Jaak Panksepp est très clair : *selon lui, nous ne pouvons pas ne pas tenir compte des états affectifs si nous voulons comprendre comment les constantes physiologiques de l'organisme sont régulées par le cerveau.* L'*Oxford English Dictionary* définit le terme « affectif » comme « se rapportant aux émotions : le contraire d'intellectuel ». Le fait est que ce point de vue de Jaak Panksepp concorde tout à fait avec mon utilisation du terme « émotion primordiale » en rapport avec la soif, le besoin d'air, etc.

L'idée de mouvement inhérente à la motivation permettrait d'accorder une importance particulière à l'action elle-même et à l'intention, aux deux éléments que ce terme englobe. L'utilisation commune du terme « émotion » est plus subjective. Elle reflète davantage l'idée de la sensation comme élément moteur principal. La sensation a parfois les « pleins pouvoirs ». Elle est alors la « cause première », et l'intention en est l'effet conséquent.

Jaak Panksepp estime que les sensations relatives à la faim, à la soif, à la douleur et à la fatigue ne devraient pas être classées dans la catégorie des émotions. Néanmoins, il note qu'elles sont « marquées par de forts sentiments affectifs ¹ ». L'*Oxford English Dictionary* définit le terme « affect » comme une émotion ou un désir influençant le comportement, et celui de « sentiment » comme un état ou une réaction émotionnelle. Ainsi, l'expression « sentiments affectifs » se rapproche-t-elle de l'assimilation de ces sensations à des émotions. Toutefois, Panksepp les désigne sous le terme de « motivations ».

Il pense que le fait de construire des systèmes de recherche et d'approche distincts pour chaque besoin physiologique aurait représenté une perte de temps pour l'évolution. Pour lui, le système le plus performant serait une forme généralisée, non spécifique, d'excitation de l'appétence dotée de divers systèmes de détection de ressources spécifiques aux besoins. Cette idée rejoint le point de vue des éthologues Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen. Dans son *Étude de l'instinct* ², Tinbergen cite Wallace Craig et son utilisation du terme « comportement d'appétence » (*appetitive behaviour*) pour caractériser un comportement désordonné, une agitation motrice, avec une intention artificielle. Ce comportement mène à une situation externe d'un caractère particulier, dans laquelle le mécanisme inné de déclenchement (MID) intervient. Le MID amorce l'acte consommatoire final d'absorption de nourriture jusqu'à satiété, par exemple, qui sera suivi d'une chute brutale de l'excitation et d'une perte d'intérêt. Au cours du tout premier éveil d'un système instinctif, le comportement de recherche exploratoire, tel que l'ont proposé Craig, Lorenz, Tinbergen et Panksepp, pourrait augmenter la probabilité pour l'animal de se trouver par hasard dans une situation où le mécanisme inné de déclenchement approprié à l'excitation centrale va être stimulé. Ensuite se produira l'acte consommatoire final, et

1. *Affective Neuroscience*, op. cit.

2. *Op. cit.*

après cela, l'apprentissage pourra dominer le comportement. Autrement dit, à l'avenir, dès que se produira une modification des conditions internes, la sensation consciente donnera naissance à une intention désormais orientée vers un but spécifique. L'animal se rendra directement là où sa mémoire lui indiquera l'objet ou la situation – le but – désiré, comme cela a été le cas pour les éléphants du mont Elgon.

Selon ce scénario fondé sur la présence d'un état d'agitation non spécifique, le comportement d'appétence ne débouche sur l'acte consommatoire final que lorsque l'activité de recherche provoque une rencontre fortuite avec les circonstances qui vont lancer le *mécanisme inné de déclenchement*. D'après mes observations des moutons qui font l'expérience des effets d'une déplétion sodique pour la toute première fois, à la suite d'une perte de salive abondante causée par une fistule de la parotide, je ne suis pas si certain, cependant, que cet état d'agitation soit tout à fait aléatoire. Car si le mouton n'a effectivement jamais été en contact avec du sel ni avec une solution salée, on constate néanmoins assez souvent que le comportement de cet animal naïf est orienté, dans une certaine mesure, vers l'oralité, c'est-à-dire qu'on le voit lécher ou mâchonner les barreaux en métal de sa cage, même si toutes les précautions ont été prises pour qu'aucune trace de salive séchée ne soit présente.

Le cas des animaux qui présentent une carence en phosphate est intéressant. Si l'on pratique une fistule dans la parotide d'une vache, par exemple (voir chapitre v) et que l'on remplace le sodium perdu par la fuite salivaire, la fistule devient alors une sorte de robinet à phosphate branché sur la circulation sanguine. À mesure que le taux de phosphate sanguin diminue et que l'état carenciel augmente, on observe un comportement orienté vers le mâchonnement, le flairerment et le léchage d'objets aléatoires. L'état d'agitation étant orienté vers l'activité buccale, les animaux qui souffrent d'une carence en phosphate se mordilleront réciproquement les bois ou les cornes lorsqu'ils sont avec le troupeau. En d'autres termes, l'accès à la conscience ne semble pas être purement aléatoire, il est axé, dans une certaine mesure, sur la stimulation de la bouche et l'exploration olfactive. Le fait de se trouver devant un os représente le mécanisme inné de déclenchement correspondant à un mâchonnement énergique. Les études que nous avons menées ont fourni la preuve expérimentale que le mécanisme inné de déclenchement du comportement de mâchonnement d'un os particulier (dans le cas de l'appétit pour le phosphate)

est le signal odorant qui provient de la moelle séchée d'un os long. Néanmoins, les animaux sur lesquels on avait produit expérimentalement une carence en phosphate ont montré ce type de comportement avant de se trouver en présence d'un os et de percevoir les stimuli sensoriels qui s'y rattachent.

De la même façon, on peut voir des chiots et des jeunes chiens étreindre la jambe d'un homme immobile et montrer un comportement quasi sexuel avec des mouvements copulateurs longtemps avant qu'ils ne rencontrent une de leurs congénères pour la première fois. Lorsque la rencontre avec la femelle se produit, des mécanismes innés de déclenchement, olfactifs et visuels, amorcent l'acte consommatoire. L'évidente excitation sexuelle avec imitation de l'acte copulateur, qui prédomine chez l'animal avant la première rencontre avec une femelle, n'est pas le moins du monde orientée vers un mordillement ou un comportement dipsique exploratoire, mais vers les jambes d'un invité sans méfiance, ce qui est différent et implique une spécificité approximative de l'orientation. En d'autres termes, tout semble indiquer que *le comportement d'appétence n'est pas tout à fait aléatoire*, que ce n'est pas seulement une recherche, ni l'exploration de quelque chose, et qu'il n'est pas sans avoir une direction explicite même approximative, donnée par la situation qui a éveillé la conscience.

Ce qui précède, qui a trait à certains aspects de la définition de l'émotion et à ce qu'elle est réellement, nous conduit à considérer les différentes tentatives de certains auteurs qui se sont attelés à la tâche d'examiner tout ce qui a été écrit sur le sujet. Très vite, certains d'entre eux, comme English et English (1958) ont déclaré qu'il était pratiquement impossible de donner une définition de l'émotion, sauf en termes de théories contradictoires. Plutchick, en 1980, a analysé vingt-sept définitions et il en est arrivé à la même conclusion, en notant toutefois que la plupart d'entre elles ne faisaient pas référence à son aspect subjectif. L'idée que l'émotion pouvait avoir un caractère adaptatif ou être liée à l'autoprotection n'a pas été souvent évoquée.

En 1981, Paul R. Kleinginna et Ann M. Kleinginna, du Georgia Southern College, ont recensé quatre-vingt-douze définitions assorties de neuf déclarations sceptiques. Ils ont classé les définitions par catégories. Le tableau ci-après propose un échantillon représentatif de quelques-unes de ces définitions. Les points de vue divergent de façon étonnante.

CATÉGORISATION DES DÉFINITIONS DE L'ÉMOTION
(classification de Paul R. Kleinginna & Ann M. Kleinginna ¹)

Définitions avec implications affectives

William McDougall (1921)

« L'excitation émotionnelle spécifique qui recouvre l'aspect affectif de l'expression de tous les principaux instincts peut être appelée émotion primaire. »

Donald Hebb (1966)

« État particulier d'excitation accompagné de processus intermédiaires qui tendent à déclencher un comportement, pour maintenir ou modifier la situation actuelle. »

Ross Buck (1976)

« L'émotion est généralement définie en termes d'états de sentiment. Il est impossible de séparer l'activation et la direction du comportement, les sentiments subjectifs et la cognition. »

Définitions en fonction des stimuli extérieurs

Robert Plutchik (1980)

Les caractéristiques de l'émotion peuvent être résumées de la façon suivante :

Les émotions sont en général suscitées par des stimuli extérieurs.

L'expression émotionnelle est habituellement orientée vers le stimulus environnemental particulier qui est à l'origine de son déclenchement.

Les émotions peuvent être déclenchées par un état physiologique, mais cela n'est ni une nécessité, ni une habitude.

Il n'existe pas d'objets « naturels », dans l'environnement, (comme les aliments ou l'eau) vers lesquels l'expression émotionnelle soit orientée.

L'état émotionnel est induit après qu'un objet a été vu ou évalué et non avant.

Définitions physiologiques

John Watson (1924)

« Une émotion est une "réaction-type" héréditaire impliquant de profonds changements dans l'ensemble des mécanismes physiologiques, et particulièrement dans les systèmes viscéraux et glandulaires. »

Pavel Siminov (1970)

« Du point de vue physiologique, les émotions constituent un mécanisme nerveux spécial qui assure le comportement adaptatif d'êtres vivants supérieurs dans des situations qui perturbent leurs systèmes d'habitudes, c'est-à-dire lorsque l'information requise pour atteindre un but ou satisfaire un besoin fait défaut. »

1. « A Categorized List of Emotion Definitions, with Suggestions for a Consensual Definition », *Motivation and Emotion*, 1981, 5 : 345-379.

Définition en fonction d'un comportement émotionnel ou expressif

Charles Darwin (1872)

« Tout acte, quel que soit sa nature, qui accompagne constamment un état déterminé de l'esprit, devient aussitôt expressif. C'est, par exemple, l'agitation de la queue chez le chien, le haussement des épaules chez l'homme, le hérissément des poils, la sécrétion de la sueur, les modifications de la circulation capillaire, la difficulté de la respiration, la production de sons divers par l'organe de la voix ou par d'autres mécanismes... Les principaux actes de l'expression, chez l'homme et les animaux, sont innés ou héréditaires, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas un produit de l'individu, c'est là une vérité universellement reconnue. »

Définition en fonction d'un comportement perturbateur

Paul T. Young (1943)

« L'émotion est une perturbation profonde de l'individu tout entier, d'origine psychologique, impliquant le comportement, l'expérience consciente et le fonctionnement viscéral. »

Définitions en fonction du critère d'adaptabilité

Sandor Rado (1969)

« L'émotion est le signal préliminaire qui prépare l'organisme à un comportement d'urgence. Le but de ce comportement est d'écarter tout danger pour l'organisme. »

Harvey A. Carr (1929)

« Une émotion peut être provisoirement définie comme un réajustement somatique instinctivement déclenché par une situation stimulante, qui à son tour va induire une réponse adaptative d'une plus grande efficacité par rapport à cette situation. »

Définitions pluri-aspectuelles

Jose M. Delgado (1973)

« Les psychologues en général considèrent que les émotions présentent deux aspects :

L'état de l'expérience individuelle ou des sentiments, qui peuvent être analysés par introspection et restitués par l'expression verbale.

L'aspect expressif ou comportemental, avec toute une gamme de réponses qui affectent (a) le système moteur, (b) le système autonome, et (c) les glandes endocrines. »

Benjamin B. Wolman (1973)

« Émotion : réaction complexe consistant en un changement physiologique de l'état homéostatique, vécu subjectivement comme un sentiment et exprimé par des changements physiques préliminaires à des actions manifestes. »

James P. Chaplin (1975)

« L'émotion peut être définie comme un état d'excitation de l'organisme provoquant des changements conscients, viscéraux et comportementaux. Les émotions sont donc plus intenses que les simples sentiments et impliquent l'organisme tout entier. »

C. T. Morgan, R. A. King et N. M. Robinson (1979)

« Il n'existe aucune définition concise de l'émotion, parce qu'une émotion, c'est beaucoup de choses à la fois, [...] ce que nous ressentons lorsque nous sommes sous le coup de l'émotion. [...] L'excitation qui déclenche un comportement. [...] Les réactions physiologiques ou organiques. [...] Les émotions s'expriment par le langage, les expressions du visage et la gestuelle. [...] Certaines émotions ressemblent beaucoup à des états moteurs en ce sens qu'elles poussent à agir. »

James V. McConnell (1980)

« Les expériences émotionnelles semblent revêtir trois aspects différents :

Les changements physiologiques associés à l'éveil et à la relaxation.

Le comportement émotionnel (les pugilats, l'amour, la fuite).

Les sentiments subjectifs qui donnent une saveur personnelle particulière à l'émotion ressentie. »

Définitions restrictives

Carl G. Jung (1923)

« Le sentiment est aussi une forme de jugement, qui diffère, toutefois, du jugement intellectuel, en ce sens qu'il n'a pas pour but d'établir une relation de l'esprit, étant uniquement concerné par la mise en place d'un critère subjectif d'acceptation ou de refus. »

Robert S. Woodworth (1938)

« Sans hésiter, chacun classera parmi les émotions la colère, la peur, le dégoût, la joie et la tristesse, et, dans les états physiologiques, la faim, la soif, la nausée, l'épuisement, la somnolence et l'intoxication. Il est difficile de trouver une distinction valable, à moins de dire que l'émotion typique est dirigée vers l'environnement de la personne, alors qu'un état physiologique comme la faim ou l'épuisement tire son origine de processus intraorganiques et n'a pas de relation directe avec l'environnement. »

Paul T. Young (1961)

« En psychologie technique, le terme "émotion" renvoie à une seule sorte de processus affectif et non à tous. Parmi les différents processus affectifs, on compte, les "sentiments sensoriels" simples et les sentiments "organiques" persistants. Les émotions sont des processus affectifs très perturbés qui proviennent d'une situation psychologique donnée et se traduisent par des changements physiologiques prononcés au niveau des glandes et des muscles lisses. Il peut s'agir des humeurs, de l'affect, des sentiments, des intérêts et aversions... »

M. S. Gazzaniga, D. Steen, et B. T. Volpe (1979)

« La seule distinction que l'on a pu faire entre la motivation et l'émotion, la voici : on pense généralement que la motivation provient de l'intérieur, souvent à la suite d'un besoin biologique ou d'une influence hormonale, et que l'émotion, par ailleurs, est une réponse cognitive déclenchée par un stimulus extérieur. Cette distinction n'est pas complètement pertinente cependant, [...] il arrive que la faim soit induite par la vue ou l'odeur d'aliments particulièrement appétissants. La peur peut aussi certainement venir de l'intérieur. »

Définitions liées à la motivation

R. Leeper (1948)

« Les processus émotionnels constituent l'une des voies fondamentales de la motivation chez les animaux supérieurs – une sorte de motivation qui repose sur des activités neuronales relativement complexes plutôt que sur des états chimiques définis ou sur l'état des récepteurs, comme dans le cas des pulsions et motivations physiologiques comme la faim, la soif, la rage de dent, ou l'appétit pour le salé. »

Sydney Ochs (1965)

« Les centres viscéraux peuvent être considérés comme l'origine des états d'appétence pulsionnels et les émotions comme des mécanismes amplificateurs qui intensifient les pulsions et conduisent à la satisfaction de ces besoins primaires. »

Peter M. Milner (1970)

« Les états motivationnels qui ne sont pas toujours accompagnés de stimuli extérieurs évidents ont pour nom la "peur" et la "colère". Nous appelons ces états (dont nous sommes conscients en grande partie grâce à l'introspection) des "émotions". »

La grande diversité des définitions qui ont été données de l'émotion justifie qu'on cite ici la déclaration qu'Edmund Fantino a faite en 1973 :

« Il apparaît généralement que le comportement émotionnel est déterminé d'une manière si complexe qu'il est difficile à l'heure actuelle de le caractériser d'une façon cohérente. Il semblerait donc que l'on ait peu à gagner à retenir le concept d'émotion en psychologie. »

Toutefois, à propos du terme « motivation », qui s'apparente à l'une des composantes – la composante intentionnelle – de l'amalgame que j'ai désigné comme émotion primordiale, je noterai que Jaak Panksepp a lui-même insisté sur le fait que l'émotion et la motivation sont toutes deux associées aux comportements végétatifs. Au sujet de la soif, Panksepp a évoqué l'épisode du Trou Noir de Calcutta ¹ et la détresse cérébrale créée par des déséquilibres physiologiques de cette importance, et il a parlé des « *tourments de la soif* ² ». Affirmer avoir besoin de comprendre « la nature affective de la faim », c'est en reconnaître la nature émotionnelle.

Panksepp dit encore que, lorsque le rythme de notre respiration est affecté par le fait que nous étouffons par exemple, « un état émotionnel très intense se déclare, donnant des signes semblables à ceux d'une attaque de panique, où l'esprit est saisi d'une angoisse soudaine ³ ». Le psychologue distingue en général plusieurs types d'excitations cognitives et émotionnelles au cours d'une situation motivationnelle forte, et il attire l'attention sur la sensation incroyablement pressante de la distension de la vessie ou du rectum, sensation qui peut envahir la pensée au point que celle-ci n'est plus occupée par rien d'autre que le besoin de se soulager. Si nous en savions davantage sur ce sujet, rappelle-t-il, nous comprendrions bien plus de choses sur la conscience que tout ce que la plupart des textes savants nous ont appris.

Le tableau précédent indique clairement que de nombreux scientifiques incluent dans leur définition, directement ou implicitement, les deux composantes de l'émotion : la sensation et l'intention. C'est ce qu'ont fait par exemple, William McDougall, Donald Hebb, Ross Buck, Jose Delgado, et Benjamin Wolman. Leur définition semble tout à fait correspondre au mode d'utilisation de l'expression « émotion primordiale » tel que nous l'avons défini ici. Le principe même de ces émotions semble être en harmonie avec le point de vue de William James, dans la mesure où elles sont la composante subjective du comportement instinctif et qu'elles sous-tendent les systèmes végétatifs. Il est intéressant que Panksepp ait écrit : « La sexualité se situe à la charnière des essais que nous faisons pour éta-

1. Célèbre épisode de la conquête des Indes au cours duquel, en 1756, cent quarante-six soldats britanniques auraient été emprisonnés sur ordre du nawâb du Bengale dans une petite pièce de huit mètres sur six, sans aération. Lorsqu'on rouvrit les portes, le lendemain matin, cent vingt-trois soldats auraient été retrouvés morts d'étouffement (*NdT*).

2. Souligné par l'auteur.

3. *Affective Neuroscience*, op. cit.

blir la distinction entre les processus que les psychologues appellent traditionnellement des motivations, où l'on voit un besoin physiologique sous-tendu par un comportement particulier, et ceux que l'on nomme "émotions", pour lesquels aucun besoin physiologique n'est manifeste. » Le psychologue ajoute que de toute évidence le sexe n'est pas essentiel à la survie d'un individu membre d'une espèce, mais « simplement à celle de l'espèce elle-même ¹ ». *Pour lui, le sexe n'est pas simplement un besoin corporel périphérique, mais plutôt un besoin émanant du cerveau et qui a de profondes conséquences pour chaque espèce.*

La distinction que Panksepp propose de prendre comme base pour définir l'émotion à partir de la motivation est discutable, dans la mesure où les émotions évoquées par les récepteurs à distance peuvent répondre à un besoin physiologique évident : la peur, notamment, a pour effet de faire fuir la personne ou de la figer sur place, comportements qui, dans les deux cas, peuvent assurer la survie immédiate de l'animal. L'ensemble du mécanisme cérébral qui sous-tend cette émotion, avec le rôle essentiel de l'amygdale, a de toute évidence une très forte valeur de survie pour l'individu et c'est à cause de cela qu'il a été favorisé par la sélection naturelle. De même, l'extériorisation de la colère et de la rage par un animal, à la suite de sa perception d'une certaine situation, aura une valeur de survie immédiate, en ce sens qu'elle sera un signal de danger pour celui qui voudra se battre contre lui. En outre, lors d'un affrontement, la rage et la colère peuvent constituer, voire constitueront à coup sûr, un mécanisme important, dynamisant et amplificateur, à forte valeur de survie et à effet immédiat, même s'il reste possible que l'animal commette une erreur de jugement et se fasse tuer.

Le rationnel et l'émotion – suppression de l'émotion par un acte de volonté

Bien que nous ayons insisté sur le caractère *relatif* de la classification des émotions, il est évident qu'il existe une sorte de hiérarchie, dans la mesure où l'on a la possibilité de chasser ou non certaines d'entre elles par un acte de volonté. Par exemple, lorsque la déshydratation de l'organisme s'accroît à cause de la chaleur, la soif occupe pleinement le courant de la conscience et si la force de la volonté peut faire disparaître la sensation, ce ne peut être que

1. *Affective Neuroscience, op. cit.*

momentané. La personne assoiffée peut imaginer une situation liée à un comportement dipsique qui satisferait son besoin, mais globalement, l'émotion se montre tyrannique. *The Rime of the Ancient Mariner*¹, le poème de Coleridge, témoigne assez bien de ce phénomène, tout comme les récits des naufragés ou des rescapés du désert. Nombre de ces récits décrivent aussi la sensation provoquée par la terrible sécheresse de la bouche et les gerçures de la muqueuse et des lèvres.

Il en est de même pour l'essoufflement et le besoin d'air associé à la sensation d'étouffement. Là encore, l'émotion peut être tyrannique et la capacité de l'organisme à s'en débarrasser est très limitée. La volonté est aussi relativement inefficace pour échapper au besoin pressant et à la sensation douloureuse causés par une vessie trop pleine, ou pour les effacer de la conscience. La sensation peut aller en s'accroissant, jusqu'à devenir une urgence toute-puissante qui prendra le pas sur tout le reste. L'envie de dormir après une très longue veille forcée peut elle aussi dominer tout autre élément du courant de la conscience. Les tortionnaires profitent souvent de la privation de sommeil pour extorquer des aveux à leurs victimes. La douleur viscérale aiguë comme celle qu'occasionne une colique néphrétique est un autre exemple typique. Ces remarques n'ont pas pour objet de nier le fait que toute tentative de classification dans un domaine aussi complexe que celui des émotions attire inévitablement l'attention sur des exceptions qui seront en contradiction avec la hiérarchie proposée. Ainsi, il est possible à des personnes entraînées à nager sous l'eau de retenir leur respiration jusqu'à en perdre connaissance. De même, les gens qui font la grève de la faim ont une volonté qui leur permet de surmonter leur très forte envie de manger.

Ces exemples reflètent la tendance générale, c'est-à-dire que les émotions primordiales ont un certain ascendant sur la personne et que dans le système de hiérarchie que nous avons choisi, il n'est pas si facile de les chasser par la force de la volonté. D'un autre côté, dans la majorité des cas que l'on peut rencontrer au sein d'une société structurée, la colère, la haine et l'envie sont enrégimentées ou suf-

1. Samuel Coleridge, *La Complainte du vieux marin*, traduit par Auguste Barbier en 1877, repris dans *Légendes traditionnelles de la mer*, Saint-Malo, Éditions L'Ancre de marine, 1998 : « Nos gosiers étaient si brûlants, nos lèvres si noires et si desséchées, que nous ne pouvions ni rire ni gémir. Avec notre extrême soif, nous demeurions muets. Je mordis mon bras, je suçai mon sang et m'écriai : "Une voile ! une voile !" Mes compagnons aux gosiers brûlants, aux lèvres cuites et noires m'entendirent parler. Miséricorde ! ils grimacèrent de joie, et tous à la fois respirèrent avec force comme des gens qui viendraient de boire. » (*NdT*)

fisamment réfrénées pour éviter que des actes de violence ne s'ensuivent. Néanmoins, il est évident que, dans certains cas, ces émotions domineront au point que les personnes qui seront sous leur emprise donneront libre cours à leur agressivité et en viendront à commettre un meurtre.

Rappel électif d'une émotion à la conscience

Un second critère pourrait servir à établir une distinction relative entre les émotions évoquées par les récepteurs à distance et les émotions primordiales activées par les intérocepteurs : la possibilité d'engendrer un état émotionnel conscient, par la force de la volonté et en l'absence de tout stimulus. La capacité ou l'incapacité à faire remonter l'expérience réelle à la conscience est susceptible de refléter des différences fondamentales dans l'organisation du cerveau qui sous-tend ces différents états émotionnels.

Pour situer la question du rappel des émotions à la conscience, nous allons d'abord étudier la capacité de se remémorer les processus sensoriels.

L'ouïe

Il est clair que le cerveau humain peut choisir de se remémorer un morceau de musique particulier et de se le jouer dans le moment présent. Ainsi une personne pourra se souvenir du concerto pour piano n° 21 en do majeur de Mozart, et se le jouer dans la tête. Les études de neuro-imagerie montrent que lorsqu'on s'adonne à ce plaisir électif, des zones cérébrales spécifiques de l'expérience auditive s'allument en même temps que l'on fait venir consciemment « l'image » du son (c'est-à-dire au moment de l'expérience subjective très forte qui permet d'imaginer un événement auditif en l'absence d'une réelle entrée acoustique). En effet, presque toutes les régions qui traduisent l'excitation lorsque le sujet entend réellement le son se trouvent également activées lors de l'écoute imaginaire. Il s'agit du gyrus temporal inférieur, mais aussi des lobes pariétaux et frontaux, de l'aire motrice supplémentaire et du mésencéphale. L'implication de l'aire motrice supplémentaire peut s'expliquer par le fait que si la tâche imaginée comporte une partie chantée, l'activation de cette région est associée à une composante vocale inexprimée. On notera que la personne schizophrène qui entend des voix a les zones auditives du lobe temporal qui s'allument, bien que cette activité n'ait rien d'électif.

La vue

Il est tout aussi simple de rappeler à la conscience un paysage ou un lieu particulier, ou le tableau d'un grand artiste, ou encore le souvenir de la beauté plastique de l'un des membres de notre espèce, et de vivre ces représentations de l'esprit avec intensité. Per Roland, du Royal Karolinska Institute de Stockholm, et Stephen Kosslyn, de Harvard, ont été les pionniers des études de neuro-imagerie qui ont mis en évidence le lien entre l'activité mentale volitionnelle consistant à faire renaître une scène visuelle à partir d'un souvenir et l'activation neuronale des régions occipitales. Ces aires cérébrales sous-tendent en effet le processus visuel. La capacité d'imagination disparaît à la suite de lésions affectant la partie du cortex normalement impliquée dans la perception de cette modalité de l'influx visuel.

L'odorat

Lorsque nous quittons le domaine de la vue et de l'ouïe pour aborder celui de l'odorat, nous nous retrouvons dans un contexte différent. Cette fois interviennent des éléments d'incertitude et de possibles controverses. Au-delà de toute discussion, un fait demeure néanmoins : le sens de l'odorat joue un rôle capital dans l'ouverture du caveau de la mémoire et permet l'accès à des souvenirs d'enfance qui peuvent même dater de plusieurs décennies. Une odeur particulière accompagnera un événement depuis longtemps oublié et envahira avec lui le courant de la conscience. Jusque-là, il n'aura peut-être pas été possible de se remémorer volontairement ce moment particulier tombé dans l'oubli. Cependant, une fois que le sens de l'odorat a provoqué l'évocation de ce très lointain souvenir, il devient aisé de retrouver par la suite la mémoire des événements. L'exemple le plus typique de ce genre de situation est peut-être celui qu'a donné Marcel Proust dans *Du côté de chez Swann*, le premier volume de *À la Recherche du temps perdu*. L'écrivain y raconte comment l'odeur de la petite madeleine trempée dans du thé a déclenché un déluge de souvenirs relatifs à une expérience vécue des dizaines d'années auparavant lorsque, enfant, il rendait visite à sa tante de Combray qui lui offrait thé et madeleines. Tout le monde ou presque connaît la madeleine de Proust, mais il n'est pas inutile de rappeler ici la remarquable description que l'écrivain a faite de cette évocation du souvenir : « Et bientôt, machinalement, accablé par la morne journée et la perspective d'un triste lendemain, je portai à mes lèvres une cuillerée de thé où j'avais laissé s'amollir un morceau de madeleine. Mais à l'instant même où la gorgée mêlée des

miettes du gâteau toucha mon palais, je tressaillis, attentif à ce qui se passait d'extraordinaire en moi. Un plaisir délicieux m'avait envahi, isolé, sans la notion de sa cause. [...]

Mais quand d'un passé ancien rien ne subsiste, après la mort des êtres, après la destruction des choses, seules, plus frêles mais plus vivaces, plus immatérielles, plus persistantes, plus fidèles, l'odeur et la saveur restent encore longtemps, comme des âmes, à se rappeler, à attendre, à espérer, sur la ruine de tout le reste, à porter sans fléchir, sur leur gouttelette presque impalpable, l'édifice immense du souvenir ¹. »

Cette très forte capacité d'évocation à partir d'une odeur, et peut-être aussi d'un goût particulier, n'est pas du même ordre que le rappel à la mémoire de la sensation elle-même – c'est-à-dire lorsque la conscience la ramène à elle et nous permet de faire directement l'expérience d'une odeur particulière. Peut-on simplement rester assis et sentir, parce qu'on le souhaite, le parfum d'une rose, le bouquet d'un vin, l'odeur de l'herbe fraîchement coupée, ou encore celle des matières fécales et d'autres choses de ce genre ? Et si l'on prétend que cela est possible, peut-on le faire de manière explicite sans visualiser en même temps la chose que l'on imagine en train de dégager cette odeur ? Pour ma part, je ne suis pas persuadé d'en être capable, même en visualisant des gardénias, des violettes ou le parfum particulier d'une personne en particulier. On ne peut pas attraper le fantôme par la queue. Plusieurs de mes amis, dont certains sont d'éminents scientifiques très attachés aux plaisirs olfactifs, et de ce fait, fins connaisseurs en vins, ce dont témoigne leur aptitude à reconnaître un vin dans une bouteille dont on a masqué l'étiquette, reconnaissent également en être incapables. Le sujet suscite toujours des débats animés parmi les convives installés autour d'une même table. Environ 30 à 40 % d'entre eux prétendront en être capables.

Si quelqu'un vous disait ce qui se passe alors dans leur tête, pourriez-vous être certain de la fiabilité de leurs affirmations ?

Robert Henkin, qui a autrefois travaillé pour le National Institute of Health de Bethesda, a réalisé, avec ses collaborateurs de l'université de Georgetown, l'imagerie cérébrale par résonance magnétique fonctionnelle de la perception d'odeurs particulières. Puis il a demandé aux participants d'imaginer qu'ils sentaient ces odeurs, mais sans visualiser les objets dont elles provenaient.

1. À la recherche du temps perdu, Du côté de chez Swann, Paris, Gallimard, 1919, p. 67.

Rappelons dès à présent que les neurones olfactifs ont des récepteurs qui tapissent l'intérieur du nez. Les axones rejoignent le bulbe olfactif pour constituer ensuite le tractus olfactif latéral. À partir de là, ils se projettent vers le cortex piriforme*, le noyau cortical antérieur de l'amygdale et la partie antéromédiale du cortex entorhinal*, qui reçoit les informations olfactives. Ce cortex olfactif primaire est situé près de la jonction des lobes temporal et frontal et envoie notamment ses projections vers l'hippocampe, l'hypothalamus, le cortex insulaire et le cortex orbito-frontal où convergent les entrées olfactives et gustatives.

Pour leur étude, Henkin et ses collègues ont utilisé de l'acétate d'isoamyle et de la menthone, qui correspondent respectivement aux arômes de la banane et de la menthe poivrée. La respiration de ces odeurs a provoqué l'activation de régions déjà connues pour être associées à la stimulation olfactive, notamment le cortex orbito-frontal (de forme concave, situé sous la surface du lobe frontal, juste au-dessus des yeux), le cortex entorhinal (*figure 30, p. 16 du cahier central*), et les régions du cortex frontal, y compris la circonvolution cingulaire.

L'imagination des odeurs a été testée sur neuf hommes et douze femmes. Trois coupes coronales ont été réalisées, de la région temporale antérieure vers la région temporale postérieure. Les activations cérébrales ont été moins nombreuses que lors de la respiration réelle des odeurs et celles qui ont été associées à l'arôme de banane ont été moins importantes chez les femmes que chez les hommes. Les régions cérébrales activées pendant l'expérience imaginaire ont été les mêmes que lors de l'expérience réelle. Il n'a pas été fait état, au cours de cette étude, d'éventuels changements intervenus dans les lobes occipitaux qui sous-tendent la vision.

Chez les patients atteints d'hypoosmie (trouble caractérisé par une diminution ou par la perte de l'odorat), la réponse à l'odeur a été réduite. Un traitement à base de théophylline a permis de la faire revenir à la normale. Les études cliniques ont également révélé que les diverses résections du lobe temporal chez des patients épileptiques entraînaient une altération de la discrimination qualitative des odeurs, indiquant par là que les lésions du lobe temporal antérieur et probablement celles du lobe piriforme surtout, étaient responsables des perturbations olfactives. On a aussi découvert que les patients qui en étaient aux premiers stades de la maladie d'Alzheimer présentaient un déficit olfactif et que chez ceux qui souffraient de schizophrénie, tous les domaines de discrimination olfactive étaient perturbés.

Lord Adrian, professeur à l'université de Cambridge et prix Nobel de physiologie, a fait observer qu'il est très rare de voir quelqu'un rêver d'odeurs, alors qu'au contraire l'imagerie visuelle onirique est très vive. Il est évident que l'organisation anatomique de la fonction olfactive est très différente de celle des fonctions visuelle et auditive, dans la mesure où le premier relais des neurorécepteurs de l'épithélium nasal est le rhinencéphale. Ce cerveau de l'olfaction possède une structure à trois couches de cellules, plus simple que celle du néocortex (qui est une structure à six couches et inclut les aires visuelles et auditives).

Le goût

En ce qui concerne le goût, nous nous trouvons devant une situation intermédiaire entre la sensation visuelle et auditive d'une part, et la sensation olfactive d'autre part. La question est de savoir si cela a du sens d'être réellement capable d'imaginer sentir le goût du sel, ou le goût très acide d'un citron par exemple, ou encore un goût sucré, ou amer comme l'arrière-goût tannique d'un vin de Bordeaux. Pour vérifier que le fait de nous imaginer en train de mordre dans un citron nous permet de sentir son goût acide, il faudrait peut-être voir si le taux de sécrétion salivaire augmente rapidement. Certes, il s'agit là d'un réflexe conditionné, mais celui-ci est néanmoins déclenché par un stimulus extérieur particulier.

Le goût est transmis au cerveau à partir de récepteurs gustatifs situés sur la langue, et la sensation est véhiculée par trois sortes de nerfs crâniens – le nerf VII, facial, qui comprend la corde du tympan, le nerf IX, glosso-pharyngien, et le nerf vague (nerf X). Ces nerfs se projettent sur le noyau ventro-postérieur du thalamus. Les relais suivants sont la partie inférieure du cortex somatosensoriel (le gyrus postcentral), l'opercule frontal et la partie antérieure du cortex insulaire. La partie latérale postérieure du cortex orbito-frontal constitue une aire gustative secondaire. Edmund Rolls, de l'université d'Oxford, a montré que les neurones de cette région étaient réglés avec précision sur des goûts spécifiques et qu'ils pouvaient en outre modifier leur taux de décharge selon que l'animal était affamé ou non.

Au cours d'études de neuro-imagerie réalisées au Japon en 1994, Kinomura et ses collègues ont montré que la discrimination qualitative entre une solution saline et de l'eau pure était associée à des activations dans le thalamus, le cortex insulaire, le gyrus cingulaire antérieur, les gyri parahippocampique et lingual, le noyau caudé et le gyrus temporal. Des études d'activation fonctionnelle menées par d'autres

chercheurs ont confirmé l'activation, par des solutions sapides, de l'aire gustative primaire dans l'insula antérieure et l'opercule frontal.

L'étude par IRMf (imagerie par résonance magnétique fonctionnelle) des effets de l'imagination du goût, réalisée par une équipe de l'université de Washington, a montré des activations dans les régions qui avaient été impliquées lors des expériences gustatives réelles. D'autre part, les régions activées par le souvenir de la saveur salée ou sucrée n'ont pas pu être différenciées.

Chez des patients ayant vécu des expériences répétées d'odeurs nauséabondes ou de goûts infects, l'étude par imagerie cérébrale (sans recours à un stimulus déclenchant extérieur) a mis en évidence un certain nombre d'activations dans les aires cérébrales gustatives et olfactives lors de l'évocation du souvenir de ces fantômes.

Quelques réflexions supplémentaires sur l'analyse de l'émotion – Le point de vue d'Antonio Damasio

L'hypothèse selon laquelle l'émotion primordiale représenterait la toute première émergence de la conscience primaire nous amène à approfondir les idées ingénieuses qu'Antonio Damasio a développées dans *Le Sentiment même de soi. Corps, émotion et conscience*¹. Damasio a su mettre au service du problème de la conscience son immense savoir, tiré de son expérience clinique dans l'Idaho, et sa non moins grande largeur de vues, acquise au contact de l'art et de la philosophie. Il se préoccupe d'abord et avant tout de ce qui arrive à l'homo sapiens sapiens, mais dans son analyse il insiste fortement sur le fait que ce qu'il décrit et catégorise s'est produit au cours de l'évolution, et il souligne la manière dont certains processus conscients sous-tendent le maintien de l'équilibre homéostatique. Son point de vue sur le rôle des émotions dans la hiérarchie de l'organisation du cerveau diffère de celui exprimé dans cet ouvrage, par conséquent l'idée qu'il se fait de la première forme de conscience diffère implicitement de celle présentée ici.

À propos de l'émotion, Damasio déclare que « il fallait bien quelque chose comme un sentiment de soi pour faire connaître les signaux qui constituent le sentiment de l'émotion à l'organisme qui a

1. Voir note 1, p. 275.

l'émotion en question ¹ ». Pour surmonter l'obstacle du soi, ce qui, de son point de vue, signifiait d'en comprendre les fondements neuro-naux, il pouvait être utile de comprendre l'impact biologique très différent de chacun de trois phénomènes *distincts*, certes (c'est moi qui souligne), mais étroitement liés : le fait d'éprouver une émotion, d'avoir le sentiment de cette émotion, et de savoir que l'on a un sentiment de cette émotion.

Dans une partie de son livre qu'il a intitulée « l'origine de la conscience », Damasio affirme que dès lors qu'il a été en mesure de se représenter la manière dont le cerveau pouvait rassembler les différentes caractéristiques qui configurent un objet et celles qui correspondent à un organisme, il a commencé à réfléchir sur les mécanismes que le cerveau serait susceptible d'utiliser pour représenter la relation entre un objet et un organisme. Selon lui, nous devenons conscients lorsque ces mécanismes représentationnels manifestent une forme très particulière de connaissance sans paroles – la connaissance du fait que l'état de notre organisme a été modifié par un objet. Le *sentiment de soi* qui accompagne l'acte de connaître un objet est une injection de connaissances nouvelles produites en continu dans le cerveau, tant que des « objets », réellement présents ou remémorés, entrent en interaction avec l'organisme et provoquent des changements. Cette position se situe manifestement à l'opposé de celle que Brentano avait adoptée en 1874, à savoir que la base de la conscience de soi résidait dans la capacité des êtres humains à reconnaître les différences entre leurs propres pensées et l'information sensorielle qui leur parvenait du monde extérieur.

Damasio affirme que la conscience est d'abord le sentiment de ce qui se passe lorsque nous nous servons de la vue, de l'ouïe ou du toucher. Puis il ajoute que si l'on veut formuler les choses de manière plus précise, il faudrait dire que c'est un sentiment qui accompagne la réalisation de toute forme d'image – auditive, visuelle, tactile ou viscérale – au sein de notre organisme vivant. Les organismes qui ne sont pas préparés à générer la conscience-noyau, comme il l'appelle, sont condamnés à former çà et là des images correspondant à ce qu'ils voient, entendent ou touchent, mais ils sont incapables d'arriver à savoir qu'ils l'ont fait. Pour lui, la conscience est connaissance, depuis ses plus humbles origines – la conscience de la connaissance, et les deux ne sont pas moins reliées l'une à l'autre que ne l'étaient la vérité et la beauté pour Keats.

Ce que Damasio appelle la conscience-noyau, c'est la forme de conscience la plus simple, qui dote l'organisme d'un sentiment de

1. *Le Sentiment même de soi : corps, émotions, conscience*, op. cit., p. 19.

soi à un seul moment, maintenant, et à un seul endroit, ici. La conscience-noyau porte sur l'ici et maintenant. Elle n'illumine pas le futur et le seul passé qu'elle nous laisse vaguement entrevoir est ce qui vient de se produire à l'instant. Ce que Damasio propose ici semble se rapprocher beaucoup des idées de Crick et d'autres, que Crick a appelés les « théoriciens de la cognition », sur l'importance capitale pour la conscience de l'association de la mémoire à court terme et de l'attention.

Damasio, lui, signale une dichotomie entre la conscience-noyau et la conscience étendue. La conscience-noyau a un seul niveau d'organisation : elle est stable tout au long de la vie de l'organisme, elle n'est pas exclusivement réservée à l'espèce humaine et ne dépend pas de la mémoire conventionnelle, ni de la mémoire de travail, ni du raisonnement, ni du langage. À l'opposé, la conscience étendue est un phénomène biologique complexe ; elle a plusieurs niveaux d'organisation, et elle évolue tout au long de la vie de l'organisme. Bien qu'elle soit présente, sous des formes simples, chez certaines espèces autres que l'espèce humaine, c'est chez l'homme qu'elle atteint son degré le plus élevé, et lorsqu'elle y parvient, elle est encore renforcée par le langage.

D'une manière générale, la théorie que Damasio propose sur l'origine de la conscience – sur la relation entre l'objet et l'organisme – est essentiellement centrée sur les influx des « récepteurs à distance ». Il semble y avoir une certaine concordance entre cette vue d'ensemble et la théorie majeure de la « catégorisation perceptive » avancée par Edelman et fondée sur l'analyse des influx provenant des récepteurs à distance et la création d'une « scène ». Toutefois, lorsqu'il aborde la conscience primaire, Edelman ne paraît pas invoquer la conscience de soi, alors que c'est implicite chez Damasio.

Chez Damasio, que je citerai presque mot pour mot, l'usage du terme « émotion » fait habituellement référence à l'une des six émotions dites primaires ou universelles, c'est-à-dire la joie, la tristesse, la peur, la colère, la surprise ou le dégoût. Le terme « primaire » désigne ce que j'ai moi-même appelé les émotions secondaires, déclenchées par les récepteurs à distance. Damasio ne fait pas référence aux émotions primordiales instinctives et comportementales associées au système végétatif (soif, faim, besoin d'air, etc.). Selon lui, « penser aux émotions primaires rend la discussion du problème plus facile, mais il importe de noter qu'il y a de nombreux autres comportements auxquels le label "émotion" a été attaché. Parmi lesquels les fameuses émotions secondaires ou sociales, telles que

l'embarras, la jalousie, la culpabilité ou l'orgueil et ce [qu'il] appelle les émotions d'arrière-plan, telles que le bien-être ou le malaise, le calme ou la tension ¹. »

Après avoir établi une distinction majeure entre l'émotion et le sentiment de l'émotion, respectivement comme le début et la fin d'une progression, Damasio affirme – d'une manière qui, à mon avis, surprend un peu – que l'on pourrait s'étonner du bien-fondé des discussions sur la fonction biologique des émotions dans un texte consacré au problème de la conscience.

Selon Antonio Damasio, « les émotions permettent à l'organisme d'accéder automatiquement à des comportements orientés vers la survie. Au sein d'un organisme doté de la faculté de ressentir des émotions, c'est-à-dire d'avoir des sentiments, celles-ci ont également un impact sur l'esprit, dans l'ici et maintenant. Toutefois, pour un organisme doué de conscience, c'est-à-dire capable de savoir qu'il éprouve des sentiments, il existe un autre niveau de régulation. La conscience permet aux sentiments d'être connus et augmente ainsi l'impact de l'émotion à l'intérieur de l'organisme ; elle permet à l'émotion de s'infiltrer dans le processus de pensée par l'entremise du sentiment. [...] L'émotion est consacrée à la survie d'un organisme et l'on peut dire la même chose de la conscience ² ».

La teneur ou le sens général de cette analyse qui s'articule autour de l'homme et de la conscience semble établir une distinction considérable entre les émotions et la conscience.

Pour ma part, je reconnais bien évidemment que le panorama de la conscience humaine est extrêmement vaste et dépasse de loin le cadre de la conscience de l'émotion, incluant notamment les plus hauts degrés de raisonnement, d'imagination et de créativité. D'un autre côté, il est vrai aussi qu'il existe un large réseau de processus neuraux qui n'atteignent pas la conscience. L'attention est sélective. *Cela ne paraît cependant pas contredire le fait que l'émotion est un aspect de la conscience à la fois irrécusable et extrêmement puissant.* La soif et le besoin d'air, deux émotions primordiales qui n'ont pas été mentionnées dans le classement de Damasio, en sont des exemples typiques. Et si elles se situent à un niveau inférieur de l'échelle, par rapport à la colère par exemple, cela ne contredit en rien le fait qu'il s'agit d'expériences conscientes extrêmement puissantes

1. *Le Sentiment même de soi...*, op. cit., p. 71.

2. *Ibid.*

ayant un fort potentiel de domination tyrannique sur le flux de la conscience.

En résumé, pour Damasio, la conscience n'existe qu'avec le sentiment de soi. « Le soi apparent émerge comme le sentiment de ce que l'on sent. » Si cela est vrai, cette idée éclaire la question abordée au début du présent ouvrage sur la conscience de soi, et sur le fait que celle-ci peut remonter plus loin dans l'échelle évolutive que la conscience de soi définie par la « reconnaissance de soi dans le miroir » (le lecteur se reportera au chapitre II, avec l'exemple du renard pris au piège et qui se ronge la patte). La reconnaissance de soi dans le miroir est réservée à l'homme et aux grands singes. Dans son *Expression de l'émotion chez l'homme et les animaux*, Darwin semble avoir peu de doutes sur l'existence des émotions chez les animaux, ainsi que sur le fait qu'une émotion forte peut déterminer la « tournure d'esprit » future d'un animal – c'est-à-dire les sentiments qu'il éprouvera lorsqu'il se trouvera au milieu de circonstances annonçant une situation analogue à celle qui a provoqué l'émotion précédente.

S'il est juste d'établir une dichotomie entre émotion et sentiment, celle-ci est peut-être largement, bien que non exclusivement, un phénomène humain directement lié à la présence d'une conscience de soi hautement développée. Il est presque certain que chez un organisme doté d'une conscience de soi, une émotion primordiale peut être recouverte, à la lumière de l'expérience passée, par tout un éventail de sentiments – l'appréhension, l'inquiétude et parfois la peur.

Ray Dolan, directeur du célèbre département de neuro-imagerie cognitive de Wellcome à Londres, a publié un article sur l'émotion dans la revue américaine *Science*. Il y souligne un point important, que de nombreux médecins peuvent constater dans leur pratique. Le déséquilibre émotionnel est à la source de la plupart des accès de tristesse et c'est un dénominateur commun à tous les désordres psychiques que l'on rencontre en psychiatrie, de la névrose à la psychose. Dolan met l'accent sur les effets globaux des émotions – différents de ceux des autres états psychologiques – sur tous les aspects de la cognition. Il souligne notamment l'influence de l'émotion sur l'attention. Il note aussi que dans les cas d'altération lésionnelle d'une fonction corticale supérieure comme la fonction visuelle, on a la preuve que le traitement préconscient des stimuli émotionnels a lieu avant l'attention sélective et que ce traitement préattentionnel résulte en un renforcement du processus de détection – c'est-à-dire de

la perception – du stimulus. Ray Dolan insiste également sur le rôle joué par l'amygdale dans la mémoire émotionnelle.

Comme Damasio, Dolan fait une distinction entre émotions et sentiments. Il affirme que « les sentiments sont définis comme *les représentations mentales de changements physiologiques* ¹ qui caractérisent la façon dont sont traités les objets ou les états déclencheurs d'une émotion et qui en sont la conséquence ² ». Cette définition des sentiments semble assez proche de celle que William James a donnée des émotions en 1884 : « Ma théorie [...] est que ces modifications organiques suivent immédiatement la perception de l'objet qui les provoque, et c'est le sentiment que nous avons de ces changements, à mesure qu'ils se produisent, qui constitue [véritablement] l'émotion ³. »

Cette théorie particulière sur l'origine des émotions n'est pas communément admise à l'heure actuelle.

Dolan attribue cependant, reconnaît-il, un rôle important à la rétroaction afférente – sensorielle et neurochimique – relative aux modifications physiologiques induites par l'émotion. En soi, elle contribue à former un amalgame d'éléments associés à la genèse centrale primaire.

Pour ma part, je pense que la rétroaction physiologique est certainement l'une des composantes de l'état émotionnel. Celui-ci naît dans le télencéphale, c'est-à-dire à un niveau centralisé. L'élaboration de l'émotion en ce qu'on appelle des « sentiments » implique essentiellement des processus cognitifs traités dans cette partie du cerveau. Il peut s'agir d'un ensemble de perceptions situationnelles, influencées en particulier par la mémoire, où se mêlent l'anticipation des conséquences possibles, la sensation de l'émotion passée et l'appréhension présente. Sans doute, comme nous l'avons vu, l'émotion peut-elle être amplifiée par la rétroaction de la sensation viscérale déclenchée par la perception initiale. En outre, il peut y avoir en surimpression une évaluation intellectuelle du poids des diverses options possibles. Dolan fait remarquer que l'importance de la rétroaction afférente dans le vécu de l'émotion est confirmée par le fait que les patients atteints de dysautonomie pure* – c'est-à-dire d'un trouble de la régulation du système nerveux périphérique autonome – voient leur expérience émotionnelle subtilement émoussée.

1. Souligné par l'auteur.

2. « Emotion, Cognition and Behaviour », art. cit.

3. *Principles of Psychology*, op. cit.

En résumé

Les processus qui génèrent les émotions reflètent une organisation neuronale cohérente, intégrative et génétiquement déterminée, dont le siège principal se situe au niveau du télencéphale – un système unifié, distribué mais fonctionnel. Conformément aux hypothèses avancées, la conscience a probablement émergé, dans l'histoire phylogénétique, au moment de l'élaboration des connexions du mésencéphale et du diencephale avec le télencéphale en développement.

Le scénario imaginé est le suivant : assez tôt dans l'histoire de l'évolution, la détection, par des structures hypothalamiques, de certains changements biochimiques comme l'augmentation du taux de sodium plasmatique a probablement favorisé la libération de l'hormone antidiurétique, qui a provoqué à son tour la rétention de l'eau organique. Cette réponse physiologiquement appropriée se situe à un niveau non conscient. Il s'agit d'un processus homéostatique. Toutefois, chez les animaux supérieurs, celui-ci est *accessible et modifiable par des processus conscients*. La peur et l'appréhension, qui sont des processus émotionnels d'ordre supérieur, peuvent provoquer la libération de l'hormone antidiurétique chez l'animal en état de réplétion hydrique. De même, chez les poissons osseux, l'augmentation de la concentration en sodium dans le sang provoque une accentuation du comportement dipsique qui les fait consommer une plus grande quantité d'eau de mer. Cette réponse est probablement réflexe, mais il se trouve qu'à un stade ultérieur de l'évolution, pour la plupart des espèces vertébrées, l'eau n'a plus fait partie du milieu de vie immédiat. La réponse automatique qui consistait à avaler une certaine quantité d'eau pour corriger le déséquilibre chimique n'a plus été possible après la migration vers la terre ferme. La situation avait complètement changé. *Dès lors, l'importance de la détection de la déshydratation de l'organisme par les récepteurs hypothalamiques n'a plus du tout été la même et les rôles ont changé*. Certes, la sécrétion appropriée de l'hormone antidiurétique a continué, mais l'intérêt biologique fondamental de la détection a été inextricablement lié à l'apparition de la soif. Celle-ci a été accompagnée d'une impulsion, d'une intention de se procurer de l'eau et d'en boire. En d'autres termes, la conscience a émergé avec le développement de la partie rostrale du cerveau. À ce moment-là, les structures télencéphaliques, dont certaines semblent avoir été identifiées au cours des études de neuro-imagerie, ont répondu aux flux stimulateurs ascendants provenant des récepteurs de sodium

(osmotiques) situés dans l'hypothalamus. De même, un flux ascendant est venu des mécanismes excitateurs du mésencéphale, c'est-à-dire de la formation réticulée activatrice au niveau des noyaux thalamiques. Les structures cérébrales qui se sont développées, y compris l'allocortex et le cortex transitionnel, sont devenues parties intégrantes du système distribué qui sous-tend l'émergence de la soif. La conscience de la soif a été un phénomène déclenché par les intérocepteurs (les récepteurs internes). Les mécanismes hypothalamo-mésencéphaliques détecteurs des changements de concentration plasmatique sont devenus incroyablement plus pertinents pour la survie, tout comme les intentions appropriées qui servaient le même but. Ce type de développement s'est avéré d'une manière générale pour les systèmes végétatifs, que ce soit pour le changement de la concentration en sodium plasmatique, pour l'augmentation du taux de dioxyde de carbone dans le sang artériel, pour l'élévation ou la chute de la température centrale, ou pour la baisse du taux de glucose sanguin accompagnée de la sensation de faim déclenchant la recherche d'une proie.

Manifestement, Damasio met lui aussi l'accent sur une organisation hiérarchique de la conscience. Celle-ci reflète à la fois les différences de structures neurophysiologiques et la réalité de l'histoire évolutive qui nous a menés au sommet de la hiérarchie des émotions avec, par exemple, le sentiment que nous éprouvons à l'écoute d'un morceau de Bach. Une telle dissection des éléments dans les hautes sphères des processus conscients de l'être humain est à la fois stimulante, imaginative et évocative, mais il est aussi vrai que la quintessence même de l'émotion se trouve dans l'envahissement tyrannique du courant de la conscience par un besoin primordial, comme celui de respirer lorsque toute alimentation en air est coupée.

Le mot « émotion » me paraît tout à fait approprié – comme l'affirment à la fois l'*Oxford English Dictionary* et William James – pour décrire la perception consciente des changements physiologiques que j'ai analysés et discutés ici, aussi bien que celle des émotions comme la fureur, la peur, etc. Selon Damasio, la plupart sinon toutes les réponses émotionnelles sont le produit d'une longue série d'ajustements qui ont eu lieu au cours de l'évolution – ce sont des mécanismes biorégulateurs dont nous nous équipons pour survivre.

Je proposerai donc de considérer les émotions associées aux régulations physiologiques végétatives comme des émotions fondamentales, alors que celles que Damasio présente comme primaires, à savoir la joie, la tristesse, la peur, la colère, la surprise et le dégoût, sont différentes. Celles-ci seraient plutôt d'ordre supérieur, dans la

mesure où elles sont déclenchées par des récepteurs à distance, et où la plupart du temps la perception d'une situation spécifique est sous-jacente à la décharge neuronale de ces systèmes « câblés ». *Néanmoins, ces deux grandes variétés d'émotions présentent toutes deux une organisation en réseau et leur classification est tout à fait relative. Dans une certaine mesure, on peut dire que les émotions induites par les « récepteurs à distance » fonctionnent du haut vers le bas, tandis que celles qui proviennent des « intérocepteurs » vont du bas vers le haut.* L'arbitraire de cette classification – dû à l'ambiguïté même de la définition – est parfaitement illustré par l'exemple évident de la pulsion sexuelle, une émotion émanant du système végétatif, mais pouvant être déclenchée par les intérocepteurs comme par des extérocepteurs, et contrôlée ou non par la volonté, d'une manière analogue aux accès de colère. Damasio n'a pas été sans souligner le caractère arbitraire de la définition de l'émotion. Dans une note de bas de page de son chapitre sur les émotions, il a ajouté : « Décider de ce qui constitue une émotion n'est pas chose facile, et une fois que l'on a passé en revue toute la gamme des phénomènes possibles, on se demande vraiment si l'on peut en formuler une définition sensée, et s'il reste un seul terme utile pour représenter tous ces états. » « D'autres, dit-il encore, se sont débattus avec ce problème et ont fini par conclure qu'il était impossible d'en venir à bout ¹. »

D'un côté, nous avons le point de vue de Damasio, selon lequel les émotions, initialement situées en dessous du niveau conscient, sont devenues manifestes lorsque l'émergence phylogénétique du sentiment de soi – la conscience de soi – a permis les sentiments. Cependant, Damasio affirme qu'« au niveau le plus fondamental, les émotions font partie de la régulation homéostatique et se tiennent prêtes à l'action, pour éviter la perte d'intégrité qui est un signe avant-coureur de la mort, ou pour éviter la mort elle-même, et aussi pour favoriser l'accès à une source d'énergie, à un abri, ou à la sexualité ». D'un autre côté, l'alternative à ce point de vue serait que l'évolution des systèmes de réponse génétiquement programmés – les instincts associés aux systèmes végétatifs et possédant une forte valeur de survie – a impliqué une forme de subjectivité qui a donné les émotions primordiales.

En fait, c'est à William James que nous pourrions laisser le dernier mot sur la classification des émotions :

1. *Le Sentiment même de soi...*, op. cit.

« Si l'on devait chercher à donner un nom à chacune de celles qui siègent dans le cœur humain, dit-il, il est clair qu'il n'y aurait de limite à leur nombre que celle du vocabulaire de celui qui chercherait, chaque peuple ayant trouvé des noms pour des sentiments que d'autres auront laissés dans l'ombre... Le lecteur pourra donc classer les émotions comme il l'entend, selon qu'elles sont joyeuses ou tristes, sthéniques ou asthéniques, naturelles ou acquises, inspirées par des objets animés ou inanimés, formelles ou pertinentes, sensuelles ou idéales, spontanées ou réfléchies, égoïstes ou altruistes, rétrospectives, futures ou immédiates, d'origine organique ou environnementale, et tant d'autres choses encore. Chaque classe a ses vertus et chacune rassemble des émotions que les autres gardent séparées ¹. »

La position que j'ai adoptée tout au long de cet ouvrage concorde avec le point de vue énoncé par William James, il y a plus d'un siècle, sur le lien inéluctable qui existe entre l'émotion et l'instinct qui, disait-il, « se fondent imperceptiblement l'un dans l'autre ».

1. *Principles of Psychology*, op. cit.

CONCLUSION

L'émotion demeure un mystère. Pour reprendre les propos d'Edelman, « les sentiments font partie de l'état conscient. [...] *Ce ne sont pas des émotions* cependant, car les émotions possèdent de fortes composantes cognitives qui mêlent les sentiments à la volonté et aux jugements d'une façon extraordinairement complexe. De fait, on peut dire que les émotions sont les états ou les processus mentaux les plus complexes qui soient, dans la mesure où ils se mêlent à tous les autres, d'une façon très spécifique et qui dépend de l'émotion elle-même ¹ ».

De toute évidence, les émotions varient en intensité selon les circonstances et sont susceptibles de jaillir en nous pour venir occuper la conscience de façon tyrannique. Elles peuvent être irrépressibles et submerger toute volonté ou toute autre forme de rationalité qui jusque-là fonctionnait sans problème.

Les émotions incluent la composante subjective de systèmes neuronaux génétiquement programmés, à forte valeur de survie – les systèmes régulateurs végétatifs comme les circuits neuronaux activés par les récepteurs à distance, qui sous-tendent la colère, la peur, etc. Elles sont donc conservées dans l'arbre phylogénétique. L'étude neurophysiologique a montré que ces mêmes noyaux neuronaux fonctionnent d'une façon similaire en bas de l'arbre.

Les études de neuro-imagerie ont révélé que les différentes variétés d'émotion sont transmises par des systèmes neuronaux distincts. Toutefois, il apparaît clairement que certains centres sont fortement impliqués dans plusieurs émotions – il s'agit notamment de

1. *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of Mind*, op. cit.

l'insula, du claustrum et du gyrus cingulaire. Par ailleurs, il est évident que pour l'homme, qui dispose de facultés introspectives, il existe, au moins, des limites à la possibilité de rappeler volontairement à la conscience l'expérience d'une émotion particulière. Il s'agit en effet de quelque chose de radicalement différent de la capacité à se remémorer volontairement un paysage ou un morceau de musique particulier.

Si un nombre restreint d'études a permis d'établir que, chez l'homme, par exemple, la stimulation de l'aire septale pouvait provoquer le plaisir et la sensation orgasmique, tandis que la stimulation de la région amygdalienne déclenchait la peur et un très grand malaise, les travaux du prix Nobel Rudolph Hess et d'autres ont montré par ailleurs que la stimulation de sites hypothalamiques isolés était susceptible de provoquer des accès de fureur, de la hargne, des sifflements, l'envie de manger, de boire, de déféquer, de vomir, d'uriner, ainsi qu'une sexualité exacerbée. Cette partie complexe du cerveau est constituée d'un très grand nombre de noyaux. Olds et ses collaborateurs ont également montré que l'implantation d'électrodes dans l'aire septale à l'avant de l'hypothalamus provoque chez le rat un comportement d'autostimulation et le pousse à appuyer sur un levier des milliers de fois par heure plutôt que de rechercher la nourriture ou le sexe. La stimulation de l'amygdale est susceptible de produire une grande frayeur. L'ablation de cette même amygdale rend les animaux calmes et doux alors que jusque-là ils se montraient agressifs. La même chose se vérifie aussi pour l'homme. Il est donc clair que des zones neuronales particulières déterminent la spécificité des états émotionnels.

De toute évidence, l'hypothalamus joue un rôle majeur dans l'orientation de la vie émotionnelle, en raison de ses nombreuses projections vers la circonvolution cingulaire et des connexions de celle-ci avec d'autres structures importantes du système limbique et avec le cortex frontal.

La question de la conscience de soi, en termes de connaissance de son propre corps, a été abordée ici dans le cadre d'exemples comme celui du renard pris au piège, qui commence à se ronger la patte arrière. Donald Griffin a affirmé qu'un animal en pâture « perceptivement » conscient ne pouvait pas ne pas se rendre compte que ses compagnons étaient tranquillement occupés à manger ou qu'ils étaient au contraire en train de s'enfuir. Un animal doté d'une conscience perceptive ne peut guère ne pas être conscient de ses propres actions comme lorsqu'il mange ou prend la fuite. Autrement, il nous faudrait reconnaître que son expérience mentale

du soi est un trou noir perceptuel. La conscience de soi n'est peut-être pas l'apanage de l'homme et des pongidés. La question nous ramène à la pensée de Brentano sur l'intentionnalité et ce qu'elle implique, c'est-à-dire la reconnaissance d'une distinction entre ses propres pensées et l'information sensorielle qui parvient de l'extérieur.

Dans le cas de la soif, par exemple, cela peut se résumer à un jugement de valeur. La soif engendre la ferme intention de boire, qui est au centre de la conscience, mais l'information provenant de l'extérieur peut signaler la présence d'un prédateur sur le chemin qui mène à la source d'eau que l'animal aura mémorisée.

Globalement, il est clair que la « gestalt » de l'émotion ne peut en aucun cas être exclusivement un phénomène cérébral et particulièrement du tronc cérébral. Un large éventail de réactions viscérales, cardiovasculaires, respiratoires et hormonales est en effet déclenché par les émotions, produisant une avalanche de sensations qui exercent une rétroaction sur les processus stimulateurs originaux situés dans le cortex et à la base du cerveau. La conscience qu'un individu a de ses propres sensations devient alors un élément dominant pour l'amplification de l'état émotionnel. Ceci est particulièrement évident dans le cas de l'amour romantique, que Zeki et d'autres ont récemment étudié par imagerie cérébrale. Le striatum, l'insula et le gyrus cingulaire antérieur ont été activés, ainsi que l'hippocampe, l'hypothalamus et l'aire tegmentale ventrale.

La vision de l'être aimé provoque un enchaînement de processus cérébraux complexes, mais l'éveil du désir sexuel est lui-même susceptible d'entraîner une érection pénienne et des modifications vasculaires du même ordre au niveau du clitoris et du vagin. Ces processus exercent une forte rétroaction sensorielle qui va enflammer encore davantage l'état nerveux central et engendrer des pulsions comportementales visant à obtenir la « récompense » orgasmique impliquant, entre autres choses, un phénomène de type épileptique, localisé dans l'aire septale. Il est possible d'obtenir un effet similaire en libérant de l'acétylcholine dans cette région, par l'intermédiaire de sondes placées là à des fins thérapeutiques. Ce qui se dégage des diverses études que nous avons, pour certaines, rapportées dans le présent ouvrage, en même temps que les résultats obtenus en neuro-imagerie, c'est que les émotions spécifiques mettent en cause un système distribué d'activations et de désactivations – une véritable constellation. L'activité implique des régions du tronc cérébral concernées par la stimulation émotionnelle et essentielles pour la conscience, mais aussi le mésencéphale, l'hypotha-

lamus, le thalamus et le système limbique qui a lui-même des connexions variables avec les aires frontales, où convergent de nombreux systèmes sensoriels. À partir de là, des connexions multiples rejoignent les ganglions de la base, concernés par les actes moteurs. Les intentions sont synthétisées dans les aires frontales. Pour Changeux, le cortex frontal est le grand orgue de la civilisation. Il est impliqué dans le calcul, l'anticipation et la prévision, un rôle amplement confirmé par le cas célèbre de Phineas Gage¹ dont les lésions du cortex frontal ont profondément perturbé la vie émotionnelle. L'émotion est un état particulier de la conscience et même plus encore : la thèse développée ici la présente comme la première incarnation d'une vague conscience qui prédispose à un état intentionnel et influe, par exemple, sur le comportement alimentaire et dipsique, ainsi que sur la respiration, la reproduction, la régulation de la température centrale, et la douleur.

Malgré l'extrême importance des émotions dans le comportement des vertébrés, souvent déterminantes pour leur survie, les scientifiques intéressés par l'analyse de la conscience n'ont pas porté une attention considérable à l'étude des différents processus émotionnels. Une attitude somme toute réaliste, dans la mesure où les processus qui sous-tendent la conscience, tels ceux déclenchés par les sens, se prêtent bien mieux aux études neurophysiologiques et aux méthodes d'investigation par imagerie fonctionnelle cérébrale. Ils peuvent en effet « s'allumer » et « s'éteindre » très rapidement, ce qui convient particulièrement à une approche par des techniques d'imagerie comme l'IRMf.

S'il n'aurait pas été possible d'exposer dans un tel ouvrage l'immense quantité de documents qui sont, à n'en pas douter, d'une grande pertinence par rapport au thème abordé, du moins espérons-nous avoir donné au lecteur un aperçu de l'idée que des instincts particuliers pourraient avoir été à l'origine de l'éveil de la conscience « consciente ».

1. En 1848, Phineas Gage, ouvrier des chemins de fer de la Nouvelle-Angleterre, a eu le crâne transpercé par une barre de fer après l'explosion d'une charge de dynamite. La barre est ressortie par le front. Gage a survécu douze ans sans rien perdre de sa motricité, mais il a présenté des troubles du comportement. Le médecin qui l'a soigné, le docteur John Harlow, l'a décrit comme un homme devenu irrévérencieux, proférant jurons et grossièretés, sans respect pour ses amis et collègues, supportant mal les contraintes et les conseils qui venaient contrarier ses désirs. Il était capricieux, indécis et obstiné, et formait quantité de projets qu'il abandonnait tout aussitôt pour en élaborer d'autres.

On peut aisément reconnaître dans l'émotion un élément dominant de l'existence et du comportement de l'homme, qui en conséquence remonte assez loin dans l'arbre phylogénétique, comme l'a affirmé Darwin dans son *Expression de l'émotion chez l'homme et les animaux*.

Au bout du compte, la position philosophique que nous avons soutenue tout au long de cet ouvrage pourrait se résumer ainsi : l'esprit qui, au fil de l'histoire, a été si longtemps tenu pour le sujet incorporel de toutes les facultés psychiques et si souvent séparé du corps qui l'abrite, ne saurait être une entité à part entière. Alors, en définitive, il semble bien que l'esprit soit, tout simplement, ce que fait le cerveau...

GLOSSAIRE

Acétylcholine : substance chimique qui transmet des messages par l'intermédiaire d'une synapse.

Adrénérquique : le neurone adrénérquique est un neurone qui libère de l'adrénaline (un neurotransmetteur).

Agnathe : classe de « poissons » primitifs, sans mâchoires, comme la lamproie, par exemple.

Allocortex : l'autre cortex, partie du système limbique qui inclut, entre autres, le cortex olfactif. Alors que le néocortex compte six couches de neurones, celui-ci est une structure à trois couches.

Amniotes : animaux dont l'embryon est enveloppé dans une membrane – l'amnios – qui contient le liquide amniotique ; c'est-à-dire tous les mammifères et les oiseaux, ainsi que les reptiles diapsides et les tortues.

Amygdale : structure cérébrale en forme d'amande, impliquée dans des émotions comme la peur et le sentiment agressif. Elle est située dans la partie frontale du lobe temporal et possède des connexions avec les cortex olfactifs et limbiques, l'isocortex et les ganglions de la base.

Anencéphale : dépourvu d'encéphale.

Anosognosie : incapacité à reconnaître un déficit de l'organisme, imputable à des atteintes lésionnelles du cerveau droit, caractérisées par une inconscience ou une négation de la paralysie du bras gauche, par exemple.

Anthropomorphique : tendance à attribuer des caractéristiques humaines, comportementales notamment, à des animaux ou à d'anciennes divinités.

Antidiurétique : l'hormone antidiurétique, encore appelée vasopressine, agit au niveau des reins pour limiter l'élimination de l'eau dans les urines.

Arbre phylogénétique : diagramme représentant les relations de parenté évolutive entre différents taxons. L'emplacement du taxon donne

une indication relative de l'époque à laquelle il est apparu dans l'histoire des organismes fossiles.

Asomatognosie : incapacité du patient à reconnaître le membre atteint comme sien.

Autonome : composante du système nerveux, chargée de l'innervation des glandes, des viscères et des muscles lisses et du cœur, divisé en deux systèmes – le sympathique et le parasympathique.

Base (ganglions de la) : situés dans le télencéphale. Ensemble de gros noyaux enfouis profondément sous le cortex, comprenant le noyau caudé, le globus pallidus et le putamen. Ils ont des connexions importantes avec le cortex frontal, ainsi qu'avec d'autres régions corticales et avec le thalamus. Ils sont endommagés chez les personnes atteintes de maladies dégénératives comme Parkinson et la chorée de Huntington, où l'on observe des troubles du mouvement volontaire et des comportements acquis.

Béhaviorisme : étude qui se limite à la relation entre les stimulations produites par l'environnement et la réaction comportementale de l'animal. Cette théorie tend à exclure toute considération d'ordre subjectif.

Bulbe rachidien : partie arrière du cerveau située entre la protubérance annulaire et la moelle épinière où sont localisées, par exemple, les cellules qui contrôlent la respiration.

Câblé : terme s'appliquant aux parties des schémas comportementaux qui ont été déterminés par l'hérédité (génétiquement déterminés). Il s'agit d'une utilisation analogue à celle que l'on rencontre en informatique pour signifier que le programme fait partie de la structure et ne peut varier en fonction du logiciel.

Canaux semi-circulaires : structures de l'oreille interne qui jouent un rôle important dans l'équilibre.

Céphalopodes : classe de mollusques d'ordre supérieur, caractérisés par une tête distincte et pourvus de bras ou tentacules qui y sont attachés, comme la pieuvre, par exemple.

Cervelet : lobe volumineux situé à l'arrière des hémisphères cérébraux et au-dessus du cerveau postérieur. Il joue un rôle important dans la fonction motrice, et l'on a découvert récemment son implication majeure dans les processus sensoriels et les émotions.

Cholinergique : terme qui s'applique aux neurones transmetteurs de l'acétylcholine.

Conditionnement de Pavlov : association, dans le cerveau, entre un stimulus arbitraire – comme le son d'une cloche par exemple – et une réponse inconditionnée (naturelle) issue d'une action réflexe génétiquement programmée, comme la sécrétion de salive à la vue de la nourriture.

Conscience de soi : conscience de sa propre existence, conscience d'être conscient.

Corps calleux : faisceau d'axones très important (environ deux cents millions de fibres) qui traversent la ligne médiane et relient les deux hémisphères chez les mammifères placentaires.

Corps genouillé : le gyrus cingulaire antérieur est enroulé autour du genou du corps calleux (la partie rostrale).

Corps mamillaires : situés bilatéralement à l'arrière de l'hypothalamus. Ils reçoivent des projections de l'hippocampe via le fornix, et ils ont des connexions avec le thalamus par l'intermédiaire du faisceau mamillo-thalamique.

Cortex cingulaire : situé sur la face médiale de l'hémisphère. Il enveloppe le corps calleux. Il est fortement impliqué dans les processus émotionnels et également dans les fonctions exécutives et les fonctions cognitives élaborées.

Cortex entorhinal : partie du système olfactif. Cortex transitionnel à cinq couches, situé entre l'isocortex et l'hippocampe, dans l'allocortex.

Cortex piriforme : partie du système olfactif située à la base de la partie frontale du cerveau.

Cortex somatosensoriel : partie du cortex qui reçoit les signaux provenant du tégument. Situé à la limite postérieure du sillon central, qui sépare le cortex frontal du cortex pariétal.

Cortex somatosensoriel secondaire : situé à l'arrière du cortex somatosensoriel, sur la lèvre supérieure du sillon latéral, à l'endroit de la jonction avec le sillon central (*figure 21, p. 222*). Cette aire cérébrale fonctionnelle inclut l'opercule.

Cortex strié : cortex visuel primaire situé dans la partie postérieure du lobe occipital.

Cortex transitionnel : intermédiaire entre l'allocortex à trois couches de cellules et l'isocortex à six couches.

Déplétion : état d'insuffisance (hydrique, sodique...), consécutif à une déperdition d'eau, de sodium, etc.

Diencéphale : partie postérieure du télencéphale constituée du thalamus, dorsal et ventral, de l'hypothalamus, et de l'épithalamus (il comprend la glande pinéale, ou épiphyse).

Dipsique : concerne la sensation de soif et l'apport hydrique.

Dualisme : théorie philosophique qui considère l'esprit et le cerveau (la matière cérébrale) comme deux entités indépendantes l'une de l'autre.

Dysautonomie pure : maladie neurodégénérative du système nerveux autonome. Ce terme regroupe les affections connues sous le nom d'hypotension orthostatique idiopathique, insuffisance autonome progressive et syndrome de Bradbury-Eggleston.

Électroencéphalogramme (EEG) : enregistrement des différences de potentiels électriques effectués en posant des électrodes sur la surface du cuir chevelu. Chez une personne en état de veille détendue, avec les yeux

fermés, les variations sont régulières, au rythme de dix par seconde (rythme alpha). Lorsque la personne réfléchit, les ondes sont irrégulières. Pendant le sommeil sans rêves, elles sont réduites à quatre par secondes – c'est le rythme delta.

Énergie spécifique à l'action : terme utilisé par les éthologues, en particulier par Konrad Lorenz, pour désigner la montée de l'excitabilité cérébrale orientée vers un comportement particulier.

Éthologie : études des animaux dans leur milieu de vie naturel.

Extérocepteurs : récepteurs spécialisés dans la détection des événements extérieurs à l'organisme, c'est-à-dire les yeux, les oreilles, le nez et la peau.

Formation réticulée : réseau neuronal mésencéphalique, avec des faisceaux ascendants (vers le thalamus) et descendants (vers le bulbe rachidien), et responsable, entre autres choses, de la régulation de l'éveil et du sommeil.

Gestalt : tout intégré dans lequel chacune des parties affecte toutes les autres, le tout étant plus que la somme de ses parties. Le cerveau construit le tout à partir de la perception pertinente des parties d'un objet, cette opération du cerveau étant déterminée à la fois par l'hérédité et l'expérience.

Gyrus fusiforme : surface ventrale du lobe temporal qui borde le gyrus occipital dans sa partie arrière. Une région qui joue un rôle majeur dans la vision des couleurs.

Gyrus lingual : situé au-dessous du sillon calcarin, dans le lobe occipital, il s'étend jusqu'au milieu du lobe temporal.

Gyrus orbital : aire corticale située sous la surface du lobe frontal, au niveau de l'orbite, structure osseuse qui entoure l'œil.

Gyrus postcentral : cortex situé juste derrière le sillon central de l'hémisphère cérébral (scissure de Rolando), qui sépare le lobe frontal du lobe pariétal. La partie frontale du lobe pariétal reçoit les signaux provenant du tégument et constitue le cortex somatosensoriel.

Gyrus rectus : aire corticale située sous la surface du lobe frontal.

Hippocampe : situé dans la partie médiale du lobe temporal, il joue un rôle majeur dans l'organisation de la mémoire.

Homéostasie (ou homéostase) : capacité de l'organisme à maintenir un état de stabilité des différentes composantes de son milieu interne (comme la température et la pression osmotique) malgré l'influence de forces physico-chimiques. Claude Bernard a été le premier à affirmer que la stabilité du milieu intérieur était la condition essentielle pour une vie libre et indépendante. Le processus dépend de programmes génétiques (génétiquement déterminés). Ces programmes sont issus de la sélection naturelle et présentent de nombreuses similarités entre les différentes

espèces du règne animal, comme le taux de sodium plasmatique, voisin de 2 %, qui déclenche le comportement dipsique à la fois chez l'homme et chez l'iguane.

Hypocrétine : hormone sécrétée par l'hypothalamus latéral et postérieur, qui joue un rôle dans la régulation du comportement alimentaire et des cycles veille-sommeil.

Hypothalamus : région cérébrale située sous le thalamus, devant le mésencéphale. Il contrôle l'homéostasie, les comportements alimentaires, dipsiques et sexuels et les sécrétions hormonales de l'hypophyse. La tige pituitaire relie l'hypophyse à la surface hypothalamique ventrale et, grâce à la libération des hormones hypophysaires dans la circulation sanguine, l'hypothalamus contrôle la croissance, le métabolisme, la reproduction sexuelle, et les réactions au stress.

Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IMRf) : technique d'enregistrement des variations du débit sanguin dans des endroits très localisés du cerveau, consécutivement à des changements métaboliques locaux en rapport avec l'activité neuronale. C'est une imagerie par contraste, utilisant l'effet BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) et fondée sur le principe que le sang désoxygéné (qui a libéré son oxygène) a des propriétés magnétiques différentes de celles du sang oxygéné. L'IRMf a une meilleure résolution spatiale que la tomographie par émission de positons.

Instinctif : terme utilisé pour désigner la composante héréditaire, génétiquement programmée ou « câblée » du comportement. Les schémas comportementaux instinctifs peuvent être une superposition d'éléments d'apprentissage (se reporter au chapitre II et à la définition de l'instinct donnée par Darwin).

Insula : l'insula est enfouie au fond de la scissure de Sylvius (sillon latéral), dont il faut écarter les lèvres pour l'apercevoir. Elle faisait partie du cortex superficiel, mais elle a été submergée par l'expansion corticale au cours de l'évolution. Elle comporte plusieurs divisions et possède de fortes connexions avec le gyrus cingulaire antérieur. Elle est impliquée, entre autres, dans les fonctions des organes internes.

Intention : objectif ou but.

Intérocepteurs : récepteurs ou capteurs qui réagissent aux événements ou aux écarts des paramètres physiologiques par rapport à la normale, comme pour la température centrale, la concentration en sodium plasmatique, la pression artérielle et le dioxyde de carbone sanguin, ainsi que pour la distension des organes internes et la douleur qu'elle provoque.

Isocortex : développement évolutivement plus récent du cortex cérébral, possédant une structure à six couches de cellules. Il comprend les lobes frontaux, pariétaux, temporaux et occipitaux.

Knock-out (ciblage de gène) : technique de biologie moléculaire qui consiste à créer une délétion dans un gène à partir du génome et à en étudier les effets fonctionnels, en les comparant avec l'animal non modifié (de type « sauvage »).

Lobe temporal : partie du cerveau située sous l'os temporal et qui comprend le cortex temporal dans la partie externe, ainsi que plusieurs aires basales impliquées dans les émotions.

Locus caeruleus : région de pigmentation bleue, située dans la protubérance annulaire. Les axones des neurones du locus coeruleus irradient largement dans le cortex et utilisent la noradrénaline comme neurotransmetteur pour exciter celui-ci.

Matière blanche : tissu cérébral constitué principalement d'axones myélinisés.

Matière grise : tissu cérébral constitué principalement des corps cellulaires des neurones et des dendrites. Elle présente un aspect de couleur grise. Les couches superficielles des hémisphères cérébraux constituent un exemple type de matière grise.

Mécanisme inné de déclenchement : stimulus approprié génétiquement déterminé qui met en route un comportement génétiquement déterminé.

Mésencéphale : Situé derrière le télencéphale (cerveau antérieur) et à l'avant du rhombencéphale (cerveau postérieur), plus exactement derrière le thalamus et l'hypothalamus et au-dessus du bulbe rachidien.

Métazoaire : organisme animal constitué de plusieurs cellules, par opposition au protozoaire, organisme unicellulaire.

Miction : processus physiologique qui permet l'évacuation de la vessie et l'écoulement de l'urine.

Milieu intérieur : liquide salin dans lequel baignent toutes les cellules de l'organisme. C'est le liquide extracellulaire et il transporte l'oxygène et les nutriments aux cellules et permet l'élimination des déchets et du dioxyde de carbone. Le mouvement du milieu intérieur dépend de la pompe cardiaque. Claude Bernard a fait à son propos une généralisation devenue historique, en déclarant que sa fixité, c'est-à-dire sa stabilité physico-chimique, était la condition essentielle d'une vie libre et indépendante pour tous les animaux.

Monotrème : mammifère ovipare.

Narcolepsie : crises brusques et passagères de sommeil au cours de la journée.

Néocortex : partie du cerveau la plus récente au plan évolutif. Elle est essentielle pour la vision, l'ouïe, la pensée, l'élaboration de plans et le langage.

Neurone : cellule nerveuse composée d'un corps neuronal comportant un noyau. Le corps neuronal est entouré de dendrites qui reçoivent des signaux provenant d'autres cellules. Il est prolongé par un axone, par lequel il transmet à distance l'influx nerveux à d'autres cellules.

Noyau parabrachial : situé dans la partie dorsale du pont, il reçoit les influx du noyau gustatif à l'arrière du bulbe rachidien. Il envoie ses projections vers l'hypothalamus et l'amygdale, et se projette aussi sur le thalamus dorsal et le cortex gustatif.

Noyau pontis oralis : partie de la protubérance annulaire (pont) essentielle à la conscience et dont les lésions peuvent provoquer un coma.

Noyaux intralaminaires du thalamus : ils jouent un rôle majeur dans la conscience et se projettent massivement vers les ganglions de la base ainsi que vers une grande partie du néocortex. Ils reçoivent des projections des neurones cholinergiques du tronc cérébral et font partie de la formation réticulée activatrice ascendante.

Noyaux réticulés thalamiques : minces feuillets qui enveloppent le thalamus. Ils ne se projettent pas vers le cortex cérébral, mais ils ont des connexions avec les axones thalamo-corticaux et corticothalamiques qui le traversent. Il a été dit que ces noyaux jouaient un rôle majeur dans la direction de l'attention.

Œsophage : gosier ou tube qui transporte les liquides et les aliments de la bouche à l'estomac.

Opércule : constitué par les lèvres du sillon latéral près de sa jonction avec le sillon central, qui, lorsqu'on les écarte, laissent apercevoir l'insula au fond de la fosse.

Pallium : terme d'embryologie désignant la couche superficielle du cortex cérébral en développement. Partie dorsale du télencéphale possédant des aires dorsales, médiales et latérales.

Parahippocampe : ce gyrus occupe la partie médiale du cortex temporal voisine de l'hippocampe et constitue une connexion majeure entre celui-ci et le néocortex. De nombreux influx sensoriels y convergent, notamment ceux de l'olfaction. Il est fortement impliqué dans la mémoire.

Phylogénie : histoire évolutive d'un taxon, c'est-à-dire un groupe d'organismes de tout rang (espèces, genres, classes etc.).

Plénipotentiaire : qui exerce les pleins pouvoirs.

Préfrontal (cortex) : partie antérieure du cortex frontal.

Primaire (conscience) : ce qui a émergé comme toute première et vague conscience. La théorie développée ici est qu'il s'agit de la composante subjective d'un instinct « activé » par des changements physico-chimiques de l'organisme, comme la sensation de soif, par exemple. Pour Gerald Edelman, il s'agit de la capacité à construire, dans le présent, une « scène » mentale intégrée.

Primordiale (émotion) : excitation impérieuse accompagnée d'une intention compulsive, qui est apparue au cours de l'évolution en raison de son caractère approprié pour la survie de l'organisme.

Protubérance annulaire, ou pont : partie du cerveau située entre le bulbe rachidien à l'arrière, et le mésencéphale à l'avant. C'est là que sont logés les noyaux sensoriels et moteurs de nombreux nerfs crâniens et de la formation réticulée, avec ses faisceaux d'axones à la fois ascendants et descendants.

Pulsion : terme inexact suggérant une tendance motivée à agir d'une certaine façon.

Putamen : le noyau caudé et le noyau lentiforme forment le striatum, ou corps strié. Le noyau lentiforme correspond au globus pallidus interne et au putamen externe qui continue le noyau caudé. Ces masses de noyaux situées à la base du cerveau sont appelées les ganglions de la base.

Qualia (au singulier quale) : qualité sensible d'une chose. Composante subjective et donc personnelle d'une expérience consciente, comme celle de la couleur bleue de la mer par exemple.

Récepteur à distance : organe sensoriel qui détecte les stimuli à distance – en l'occurrence, les yeux, les oreilles, le nez.

Récepteur de l'acétylcholine : protéine de la membrane cellulaire qui lie l'acétylcholine. La liaison de l'acétylcholine entraîne l'ouverture d'un canal ionique dans la membrane ou déclenche des processus chimiques intracellulaires.

Réticulé, ou Réticulaire : s'applique à la formation réticulée.

Rhombencéphale : cerveau postérieur, situé derrière le mésencéphale (dans la partie caudale). Il comprend le cervelet et la protubérance annulaire, ainsi que le bulbe rachidien.

Ruminants : animaux pourvus d'un compartiment stomacal antérieur où bactéries et protozoaires contribuent à la digestion de l'herbe ou du feuillage ingéré. Le terme recouvre l'ensemble des animaux de pâture (mouton, bovins et chèvres) et les animaux sauvages herbivores (antilopes, cerfs et élans).

SART : système d'activation de la formation réticulée proposé par Baars, comprenant les projections thalamiques vers le cortex.

Septum : situé dans la paroi médiale du lobe frontal, c'est-à-dire sur la ligne médiane. Le septum a de fortes connexions avec les autres aires limbiques, notamment avec les noyaux amygdaliens et l'hypothalamus. Chez l'homme, les lésions de cette partie du cerveau sont susceptibles d'intensifier les états émotionnels et les réactions de colère.

Solipsisme : théorie philosophique affirmant que personne ne sait vraiment si quelqu'un d'autre existe en tant qu'être conscient.

Split brain ou cerveau dédoublé : terme qui désigne les patients chez lesquels on a pratiqué une section chirurgicale du corps calleux, c'est-à-dire des deux cents millions de fibres qui rejoignent les deux hémisphères cérébraux. Cette opération est réalisée dans le cadre du traitement des épilepsies sévères. Le cerveau était donc séparé en deux moitiés indépendantes l'une de l'autre.

Striatum, ou corps strié, ou ganglions de la base : situé dans la partie latéro-ventrale du télencéphale.

Stridulation : bruit strident et grinçant émis par certains insectes.

Subjectif : déterminé par l'esprit d'un individu, c'est-à-dire appartenant à sa vie consciente. Dans le cas présent, les émotions primordiales sont les éléments subjectifs des instincts qui sous-tendent ou surveillent, entre autres, l'équilibre du milieu intérieur de l'organisme.

Substance grise périaqueducale : tissu neuronal qui entoure l'aqueduc de Sylvius, conduit qui fait communiquer les troisième et quatrième ventricules. La substance grise périaqueducale a de nombreuses connexions avec le thalamus et le gyrus cingulaire antérieur. Elle est très impliquée, entre autres, dans le mécanisme de la douleur.

Substance noire : située dans la partie ventrale ou inférieure de l'aire tegmentale du mésencéphale. La substance noire synthétise la dopamine. Les neurones dopaminergiques se projettent sur le corps strié et sont fortement impliqués dans le contrôle du mouvement.

Synapse : zone de contact entre un axone présynaptique et les dendrites d'une autre cellule neuronale (postsynaptique). Les synapses chimiques libèrent des neurotransmetteurs qui excitent ou au contraire inhibent la cellule postsynaptique.

Système limbique : ensemble de structures profondément impliquées dans l'émotion et la mémoire. Le système limbique comprend le gyrus cingulaire, l'insula, l'hippocampe, le gyrus parahippocampique et les structures sous-corticales, notamment le complexe amygdalien, le noyau septal, ainsi que des parties du striatum et du diencephale.

Systèmes végétatifs : systèmes physiologiques situés dans le cerveau basal (diencephale, mésencéphale et rhombencéphale) et chargés de réguler les constantes physiologiques du milieu intérieur de l'organisme. Ces opérations sont en général des processus inconscients.

Tegmentum : partie dorsale du tronc cérébral, sauf dans le mésencéphale où il est recouvert par le tectum (toit).

Télencéphale : le cerveau antérieur est composé du télencéphale et du diencephale qui se trouve derrière ce dernier et qui comprend le thalamus, l'épithalamus et l'hypothalamus.

TEP : tomographie par émission de positons. Étude de l'activité du cerveau en action, par injection d'isotopes qui émettent des positons et permettent la localisation de régions cérébrales qui subissent une augmentation ou une diminution du débit sanguin.

Thalamus : partie supérieure du diencephale, située par conséquent au-dessus de l'hypothalamus. Il est constitué d'une paire de noyaux gris qui transmettent les signaux des systèmes sensoriels de l'organisme au cortex et reçoivent de nombreux signaux en retour.

Transmetteur ou neurotransmetteur : substance chimique libérée à la terminaison d'un neurone présynaptique, qui excite ou inhibe la cellule postsynaptique. Ce sont principalement de petites molécules comme la noradrénaline, l'acétylcholine, les acides aminés (glutamate) ou des purines.

Tronc cérébral : terme général désignant le cerveau postérieur et le mésencéphale, à l'exclusion du cervelet.

V1 : aire visuelle primaire qui transmet des signaux vers les autres aires V2, V3, V4 et V5 qui sont impliquées notamment dans la détection des couleurs ou du mouvement.

Ventral : partie du corps située en avant (par exemple, l'abdomen), par opposition à la partie dorsale, qui est le dos de l'animal.

Vermis : partie axiale du cervelet.

Vitalisme : doctrine affirmant que la vie repose sur des forces vitales inexplicables d'après les seuls principes de la physique et de la chimie.

BIBLIOGRAPHIE

- Alkire, M. T., Haier, R. J. et J. H. Fallon, « Toward a Unified Theory of Narcosis : Brain Imaging Evidence for a Thalamocortical Switch as the Neurophysiologic Basis of Anaesthetic-Induced Unconsciousness », *Consciousness and Cognition*, 2000, 9 : 370-386.
- Andersson, B., McCann, S. M., « A Further Study of Polydipsia Evoked by Hypothalamic Stimulation in the Goat », *Acta Physiologica Scandinavica*, 1955, 33 : 333.
- Andersson, J. R., « Self-Recognition in Dolphins : Credible Cetaceans ; Compromised Criteria, Controls and Conclusions », *Consciousness and Cognition*, 1995, 4 : 239-243.
- Angel, A., « The G. L. Brown Lecture : Adventures in Anaesthesia », *Experimental Physiology*, 1991, 76 : 1-38.
- Antognini, J. F., Buonocore, M. H., Disbrow, E. A. et Carstens, E., « Isoflurane Anesthesia Blunts Cerebral Responses to Noxious and Innocuous Stimuli : A fMRI Study », *Life Sciences, Pharmacol. Letters*, 1997, 61 : 349-354.
- Augustine, J. R., « Circuitry and Functional Aspects of the Insula Lobe in Primates Including Humans », *Brain Res. Revs*, 1996, 22 : 229-244.
- Baars, B. J. et Newman, J. A., « Neurobiological Interpretation of Global Workspace Theory », in Revonsuo A. et Kamppinen, M. (dir.), *Consciousness in Philosophy and Cognitive Neuroscience*, NJ, Hillsdale, 1995.
- Baars, B. J., *A Cognitive Theory of Consciousness*, Cambridge, Cambridge University Press, 1988.
- Banzett, R. B., Lansing, R. W., Evans, K. C. et Shea, S. A., « Stimulus-Response characteristics of CO₂-induced Air Hunger in Normal Subjects », *Respiration Physiology*, 1996, 103 : 19-31.

- Banzett, R. B., Mulnier, H. E., Murphy, K., Rosen, S. D., Wise, R. J. S. et Adams, L., « Breathlessness in Humans Activates Insular Cortex », *Neuroreport*, 2000, 11 : 2117-2120.
- Barbeau, E. et Poncet, M., « La dyspraxie diagonistique dans les lésions antérieures et postérieures du corps calleux », *Revue de neuropsychologie*, 2001, 11 : 241-256.
- Bateson, P., « Do Animals Feel Pain ? », *New Scientist*, 1992, 134 : 30.
- Bennett, M. R., *The Idea of Consciousness. Synapses and the Mind*, Amsterdam, Harwood Academic Publishers, 1997.
- Bernard, C., *An Introduction to the Study of Experimental Medicine*, New York, Dover Publications Inc., 1957.
- Blok, B. F. M., Willemsen, A. T., Holstege, G., « A PET Study on Brain Control of Micturition in Humans », *Brain*, 1997, 120 : 111-121.
- Bonhomme, V., Fiset, P., Meuret, P., Backman, S., Plourde, G., Paus, T., Bushnell, M. C. et Evans, A. C., « Propofol Anesthesia and Cerebral Blood Flow Changes Elicited by Vibrotactile Stimulation : A Positron Emission Tomography Study », *Journal of Neurophysiology*, 2001, 85 : 1299-1308.
- Brannan, S., Liotti, M., Egan, G., Shade, R., Madden, L., Robbillaard, R., Abplanalp, B., Stofer, K., Denton, D. et Fox, P. T., « Neuroimaging of Cerebral Activations and Deactivations Associated with Hypercapnia and Hunger for Air », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98 : 2029-2034, 2001.
- Bridgman, P. W., *The Logic of Modern Physics*, New York, The Macmillan Company, 1927.
- Bromm, B., « Brain Images of Pain », *News in Physiological Sciences*, 16 : 244, 2001.
- Bullock, T. H., « After Thoughts on Animal Minds. Animal Mind-Human Mind », in Griffin, D. R. (dir.), *Dahlem Konferenzen*, Berlin, Springer Verlag, 407-414, 1982.
- Burghardt, G. M., « Cognitive Ethology and Critical Anthropomorphism : A Snake with Two Heads and Hognose Snakes that Play Dead », in Ristau, C. A. (dir.), *Cognitive Ethology. The Minds of Other Animals. Essays in Honor of Donald R. Griffin*, N.J., Hillsdale, Lawrence Erlbaum Assoc. Pubs., 1991.
- Bush, G., Luu, P., Posner, M. I., « Cognitive and Emotional Influences in Anterior Cingulate Cortex », *Trends in Cognitive Science*, 4 : 216, 2000.
- Butler, A. et Hodos, W., *Comparative Vertebrate Neuroanatomy. Evolution and Adaptation*, New York, Wiley Liss, 1996.
- Cannon, W. B., *Proceedings of the Royal Society* (Londres), 90 : 283, 1919.
- Changeux, J. P., *L'Homme neuronal*, Paris, Fayard, 1983 ; en anglais, *Neuronal Man. The Biology of Mind*, Oxford, Oxford University Press, 1985.

- Changeux, J.-P., *L'Homme de vérité*, Paris, Odile Jacob, 2002 ; en anglais, *The Physiology of Truth*, Harvard University Press, 2003.
- Changeux, J.-P., et Connes, A., *Conversation on Mind, Matter and Mathematics*, Princeton, Princeton University Press, 1995.
- Coghill, R. C., Talbot, J. D., Evans, A. C., Meyer, E., Gjedde, A., Bushnell, M. C. et Duncan, G. H., « Distributed Processing of Pain and Vibration by the Human Brain », *Journal of Neuroscience*, 1994, 14 : 4095-4108.
- Colebatch, J. G., Adams, L., Murphy, K., Martin, A. J., Lammertsma, Tochon-Danguy, H. J., Clark, J. L., Friston, K. J. et Guz, A., « Regional Cerebral Blood Flow During Volitional Breathing in Man », *Journal of Physiology*, 1991, 443 : 91-103.
- Craig, A. D., Chen, K., Bandy, D. et Reiman, E. M., « Thermosensory Activation of Insular Cortex », *Nature Neuroscience*, 2000, 3 : 184-190.
- Craig, A. D., « A New View of Pain as a Homeostatic Emotion », *Trends in Neurosciences*, 2003, 26 : 303-307.
- Craig, W., « Appetite and Aversions as Constituents of Instincts », *Biological Bulletin*, Mass., Woods Hole, 1918, 2 : 91-107.
- Crick, F., « Function of the Thalamic Reticular Complex : The Searchlight Hypothesis », *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1984, 81 : 4586-4590.
- Crick, F., *The Astonishing Hypothesis : The Scientific Search for the Soul*, Londres, Simon & Schuster, 1994 ; en français, *L'Hypothèse stupéfiante*, Paris, Plon, 1995.
- Crick, F., interviewé par Margaret Wertheim, *New York Times*, 13 avril 2004.
- Crick, F. et Koch, C., « A Framework for Consciousness », *Nature Neuroscience*, 2003, 6 : 119-126.
- Damasio, A. R., *Descartes'Error*, New York, Avon Books, 1994 ; en français, *L'Erreur de Descartes*, Paris, Odile Jacob, 1997.
- Damasio, A. R., « How the Brain Creates the Mind », *Scientific American*, décembre 1999, p. 74-79.
- Damasio, A. R., *The Feeling of What Happens. Body, Emotion and the Making of Consciousness*, Londres, The Random House Group Ltd., 1999 ; en français, *Le Sentiment même de soi : corps, émotions, conscience*, Paris, Odile Jacob, 2002.
- Darwin, C., *L'Expression des émotions chez l'homme et les animaux*, Paris, 1974.
- Davidson, R. J. et Irwin, W., « The Functional Neuroanatomy of Emotion and Affective Style », *Trends in Cognitive Science*, 3: 11-21, 1999.
- Dawes, J., Fernandes, J. et Robertson, J. D., « *Octopus vulgaris* Can Learn by Visual Observation », *American Association of Anatomists 106th Meeting. Anatomical Record*, Suppl. 1B, 1993.

- Dawkins, M. S., « Animal Minds and Animal Emotions », *Amer. Zool.*, 40 : 883-888, 2000.
- Dehaene, S., Kerszberg, M. et Changeux, J.-P., « A Neuronal Model of a Global Workspace in Effortful Cognitive Tasks », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1998, 95 : 14529-14534.
- Denton, D. A., *The Hunger for Salt*, Londres, Springer-Verlag, 1983.
- Denton, D. A., Shade, R., Zamarippa, F., Egan, G., Blair-West, J., McKinley, M. et Fox, P., « The Correlation of Regional Cerebral Blood Flow (rCBF) and Change of Plasma Sodium Concentration During Genesis and Satiation of Thirst », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 2532-2537.
- Denton, D. A., Shade, R., Zamarippa, F., Egan, G., Blair-West, J., McKinley, M., Lancaster, J. et Fox, P., « Neuroimaging of Genesis and Satiation of Thirst : An Interoceptor Driven Theory of Origins of Primary Consciousness », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 5304-5309.
- Denton, D. A., McKinley, M. J. et Weisinger, R. S., « Hypothalamic Integration of Body Fluid Regulation », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1996, 93 : 7397-7404.
- Derbyshire, S. W. G., « A Systemic Review of Neuroimaging Data During Visceral Stimulation », *American Journal of Gastroenterology*, 2003, 98 : 13-20.
- Devinsky, O., Morrell, M. J. et Vogt, B. A., « Contributions of Anterior Cingulate Cortex to Behaviour », *Brain*, 1995, 118 : 279-306.
- Dolan, R. J., « Emotion, Cognition and Behaviour », *Science*, 2002, 298 : 119-122.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M. et Reitboeck, H. J., « Coherent oscillations : A Mechanism of Feature Linking in the Visual Cortex ? », *Biological Cybernetics*, 1988, 60 : 121-130.
- Edelman, G. M., *Neural Darwinism : The Theory of Neuronal Group Selection*, New York, Basic Books, 1987.
- Edelman, G. M., *The Remembered Present : A Biological Theory of Consciousness*, New York, Basic Books, 1989 ; en français, *Biologie de la conscience*, Paris, Odile Jacob, 1992.
- Edelman, G. M., *Bright Air, Brilliant Fire : On the Matter of the Mind*, New York, Basic Books, 1992.
- Edelman, G. M., « Building a Picture of the Brain », *Daedalus, Journal of the American Academy of Arts and Sciences*, 127 : 37-69, printemps 1998.
- Edelman, G. M. et Tononi, G., *A Universe of Consciousness : How Matter Becomes Imagination*, New York, Basic Books, 2000 ; en français, *Comment la matière devient conscience*, Paris, Odile Jacob, 2000.

- Edelman, G. M., « Naturalizing Consciousness : A Theoretical Framework », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100 : 5520-5524.
- Egan, G., Silk, T., Zamarripa, F., Williams, J., Federico, P., Cunnington, R., Carabott, L., Blair-West, J., Shade, R., McKinley, M., Farrell, M., Lancaster, J., Fox, P. et Denton, D., « Neural Correlates of the Emergence of Consciousness of Thirst », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100 : 15241-15246.
- Engelage, J. et Bischof, H.-J., « The Organization of the Tectofugal Pathway in Birds. A Comparative Review », in Zeigler, H. P. et Bischof, H. J. (dir.), *Vision, Brain and Behavior in Bird*, Massachusetts, The MIT Press, 1993, p. 137-158.
- Fioritto, G. et Scotto, P., « Observational Learning in *Octopus vulgaris* », *Science*, 1992, 256 : 545-547.
- Fiset, P., Paus, T., Daloze, T., Plourde, G., Meuret, P., Bonhomme, V., Haji-Ali, N., Backman, S. B. et Evans, A. C., « Brain Mechanisms of Propofol-Induced Loss of Consciousness in Humans : A Positron Emission Tomographic Study », *Journal of Neuroscience*, 1999, 19 : 5506-5506-5513.
- Fitzsimons, J., *Physiology of Thirst and Sodium Appetite*, Cambridge, Cambridge University Press, 1979.
- Fitzsimons, J. T., « Angiotensin, Thirst, and Sodium Appetite », *Physiological Reviews*, 1998, 78 : 583-686.
- Franks, N. P. et Lieb, W. R., « Molecular and Cellular Mechanisms of General Anaesthesia », *Nature*, 1994, 367 : 607-614.
- Gallup, G. G. Jnr., « Chimpanzees : Self-Recognition », *Science*, 167 : 86-87, 1970.
- Gallup, G. G. Jnr., « Towards an Operational Definition of Self-Awareness », in Tuttle, R. H. (dir.), *Socio-Ecology and Psychology of Primates*, La Haye, Mouton & Co, 1975, p. 309-341.
- Gallup, G. G. Jnr., « Self-Recognition in Primates : A Comparative Approach to the Bidirectional Properties of Consciousness », *American Psychologist*, 1977, p. 329.
- Gallup, G. G. Jnr., « Toward a Comparative Psychology of Mind », in Mellgren, R. L. (dir.), *Animal Cognition and Behavior*, Amsterdam, 1983, p. 473-510.
- Gallup, G. G. Jnr., « Self-Awareness », in Mitchell, G. et Erwin, J. (dir.), *Comparative Primate Biology. Behavior, Cognition and Motivation*, vol. 2, partie B, New York, Wiley Liss, 1987, p. 3-16.
- Gallup, G. G. Jnr., « Toward a Comparative Psychology of Self-Awareness : Species Limitations and Cognitive Consequences », in Goethals, G. R. et Strauss, J. (dir.), *The Self : An Interdisciplinary Approach*, New York, Springer-Verlag, 1991, p. 121-135.

- George, M. S., Ketter, T., Parekh, A., Priti, I., Horwitz, B., Herscovitch, P. et Post, R. M., « Brain Activity During Transient Sadness and Happiness in Healthy Women », *American Journal of Psychiatry*, 1995, 152 (3) : 341-351.
- Gould, J. L. et Gould, C. G., « Invertebrate Intelligence », in Hoage, R. J. et Goldman, L. (dir.), *Animal Intelligence. Insights into the Animal Mind*, Washington DC, Smithsonian Institution Press, 1986, p. 21-36.
- Granon, S., Faure, P. et Changeux, J.-P., « Executive and Social Behaviors under Nicotinic Receptor Regulation », *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2003, 100 : 9596-9601.
- Gray, C. M. et Singer, W., « Stimulus-Specific Neuronal Oscillations in Orientation Columns of Cat Visual Cortex », *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1989, 86 : 1698-1702.
- Gray, C. M., König, P., Engel, A. K. et Singer, W., « Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties », *Nature*, 1989, 338 : 334-337.
- Griffin, D. R., « Scientific Approaches to Animal Consciousness », *American Zoology*, 2000, 4 : 889-892.
- Griffin, D. R., *Animal Minds*, Chicago, University of Chicago Press, 1992.
- Grossman, R. G., « Are Current Concepts And Methods In Neuroscience Adequate For Studying The Neural Basis Of Consciousness And Mental Activity », in Pinsker, H. M. et Willis Jr., W. D. (dir.), *Information Processing In The Nervous System*, New York, Raven Press, 331, 1980.
- Guz, A., « Brain, Breathing and Breathlessness », *Respiration Physiology*, 1997, 109 : 197-204.
- Hauser, M. D., Kralik, J., Botto-MaHan, C., Garrett, M. and Oser, J., « Self-Recognition in Primates : Phylogeny and the Salience of Species-Typical Features », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1995, 92 : 10811-10814.
- Herrenstein, R. J. et Loveland, D. H., « Complex Visual Concept in the Pigeon », *Science*, 1964, 146 : 549.
- Herrenstein, R. J., Loveland, D. H. et Cable, C., « Natural Concepts in Pigeons », *Journal of Experimental Psychology, Animal Behaviour Processes*, 1976, 2 : 285.
- Hodos, W. et Campbell, C. B. G., « Evolutionary Scales and Comparative Studies of Cognition », in Kesner, R. et Olton, D. (dir.), *Animal Cognition*, Hillsdale, NJ, Erlbaum, 1990, p. 1-21.
- Holstege, G., Georgiadis, J. R., Paans, A. M. J., Meiners, L. C., van der Graaf, F. et Reinders, A., « Brain Activation During Human Male Ejaculation », *Journal of Neuroscience*, 2003, 23 : 9185-9193.
- Horgan, D., *The Undiscovered Mind : How the Brain Defies Explanation*, New York, Free Press, 1999.

- Hubel, D. H. et Wiesel, T. N., « The Ferrier Lecture : Functional Architecture of the Macaque Monkey Visual Cortex », *Proceedings of the Royal Society* (Londres), 1997, 198 : 1.
- Huxley, T. H., « On Descartes' Discourse Touching the Method of Using One's Reason Rightly and of Seeking Scientific Truth », *Method and Results*, New York, D. Appleton and Co., 1898, p. 166-198.
- Huxley, T. H., « On the Hypothesis that Animals are Automata and its History », in *Methods and Results*, New York, D. Appleton and Co., 1898, p. 199-240.
- Izzard, C. E., *Human Emotions*, New York, Plenum Press, 1977.
- James, W., *The Principles of Psychology* [1890], New York, Henry Holt and Co., American Science Series (2 volumes), 1918.
- Jones, P. G., Rosser, S. J. et Bulloch, A. G. M., « Glutamate Suppression of Feeding and the Underlying Output of Effector Neurons », *Heli-soma. Brain Research*, 1987, 437 : 56-68.
- Jouvet, M., *Le Sommeil et le Rêve*, Paris, Odile Jacob, 1992.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H. et Jessell, T. M., *Principles of Neural Science*, 3^e éd., New York, Elsevier, 1991.
- Keenan, J. P., Nelson, A., O'Connor, M., Paseual-Leone, A., « Self-Recognition and the Right Hemisphere », *Nature*, 2001, 409 : 305.
- Kitchen, A., Denton, D. A. et Brent, L., « Self-Recognition and Abstraction Abilities in The Common Chimpanzee Studied with Distorting Mirrors », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1996, 93 : 7405-7408.
- Kinomura, S., Larsson, J., Gulyas, B. et Roland, P. E., « Activation by Attention of the Human Reticular Formation and Thalamic Intralaminar Nuclei », *Science*, 1996, 271 : 512-515.
- Kleinginna, P. R. Jr. et Kleinginna, A. M., « A Categorized List of Emotion Definitions, with Suggestions for a Consensual Definition », *Motivation and Emotion*, 1981, 5 : 345-379.
- Koch, C., *The Quest for Consciousness*, Colorado, Roberts & Co. Publishers, 2004.
- Laland, K. N., Brown, C. et Krause, J., « Learning in Fishes : from Three-second Memory to Culture », *Fish and Fisheries*, 2004, 4 : 199-202.
- LeDoux, J., *The Emotional Brain. The Mysterious Underpinnings of Emotional Life*, New York, Touchstone (Simon & Schuster Inc.), 1998 ; en français, *Le Cerveau des émotions. Les mystérieux fondements de notre vie émotionnelle*, Paris, Odile Jacob, 2005.
- LeDoux, J. E., Hirst, W., *Mind and Brain*, Cambridge, Cambridge University Press, 1986.

- Levy, L. M., Henkin, R. L., Lin, C. S., Finley, A. Schellinger, D., « Taste Memory Induces Brain Activation as Revealed by Functional MRI », *Journal of Computer Assisted Tomography*, 1999, 23 : 499-505.
- Levy, L. M., Henkin, R. I., Lin, C. S., Hutter, A., « Odor Memory Induces Brain Activation as Measured by Functional MRI », *Journal of Computer Assisted Tomography*, 1999, 23 : 487-498.
- Liotti, M., Brannan, S., Egan, G., Shade, R., Madden, L., Abplanalp, B., Robillard, R., Lancaster, J., Zamarripa, F. E., Fox, P. T. et Denton, D., « Brain Responses Associated with Consciousness of Breathlessness (Air Hunger) », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 99 : 2035-2040.
- Liotti, M., Mayberg, H. S., Brannan S. K., McGinnis, S., Jerabek, P. et Fox, P. T., « Differential Limbic-Cortical Correlates of Sadness and Anxiety in Health Subjects : Implications for Affective Disorders », *Biological Psychiatry*, 2000, 48 : 30-42.
- Liotti, M. et Mayberg, H. S., « The Role of Functional Neuroimaging in the Neuropsychology of Depression », *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 2001, 23 : 121-136.
- Lorenz, K. Z., « The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns », in *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour – Symposia of Society of Experimental Biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 1950.
- Loveland, K. A., « Self-Recognition in the Bottlenose Dolphin : Ecological Considerations », *Consciousness and Cognition*, 1995, 4 : 254-257.
- Lovell, H. B., « Baiting of Fish by a Green Heron », *Wilson Bulletin*, 1958, 70 (3) : 280-281.
- Maquet, P., Péters, J-M., Aerts, J., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A. et Franck, G., « Functional Neuroanatomy of Human Rapid-Eye Movement Sleep and Dreaming », *Nature*, 1996, 383 : 163-166.
- Maquet, P., Degueldre, C., Delfiore, G., Aerts, J., Péters, J-M., Luxen, A. et Franck, G., « Functional Neuroanatomy of Human Slow Wave Sleep », *Journal of Neuroscience*, 1997, 17 : 2807-2812.
- Mason, W. A., « Windows on Other Minds », *Science*, 1976, 194 : 930-931.
- Marten, K. et Psarakos, S., « Using Self-View Television to Distinguish Between Self-Examination and Social Behavior in the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) », *Consciousness and Cognition*, 1995, 4 : 205-224.
- Mayberg, H. S., « Frontal Lobe Dysfunction in Secondary Depression », *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, 1994, 6 : 428-442.
- Mayberg, H. S., « Limbic-Cortical Dysregulation : A Proposed Model of Depression », *Journal of Neuropsychiatry*, 1997, 9 : 471-481.

- Mayberg, H. S., Liotti, M., Brannan, S., McGinis, S., Mahurin, R. K., Jerabek, P. A., Silva, J. A., Tekell, J. L., Martin, C. C., Lancaster, J. L. et Fox, P. T., « Reciprocal Limbic-Cortical Function and Negative Mood : Converging PET Findings in Depression and Normal Sadness », *American Journal of Psychiatry*, 1999, 156 : 675-682.
- Miklos, G., « The Evolution and Modification of Brains and Sensory Systems », *Daedalus (Journal of the American Academy of Arts and Sciences)*, printemps 1998, 127 : 197-216.
- Mitchell, R. W., « Mental Models of Mirror-Self-Recognition : Two Theories », *New Ideas in Psychology*, 1993, 11 : 295-325.
- Monod, J., *Hasard et Nécessité*, Paris, Le Seuil, 1970 ; en anglais, *Chance and Necessity*, Londres, Collins Publishers, 1972.
- Mountcastle, V. B., « Sleep, Wakefulness, and the Conscious State : Intrinsic Regulatory Mechanisms of the Brain », in Mountcastle, V. B. (dir.), *Medical Physiology*, St. Louis, C. V. Mosby, 1980.
- Mountcastle, V. B., « Modality and Topographic Properties of Single Neurons of Cats' Somatic Sensory Cortex », *Journal of Neurophysiology*, 1957, 20 : 408.
- Newman, J. et Baars, B. J., « A Neural Attentional Model for Access to Consciousness : A Global Workspace Perspective », *Concepts in Neuroscience*, 1993, 4 : 255-290.
- Newman, J., « Putting the Puzzle Together. Part I : Towards a General Theory of the Neural Correlates of Consciousness », *Journal of Consciousness Studies*, 1997, 4 (1) : 47-66.
- Newman, J., « Putting the Puzzle Together. Part II : Towards a General Theory of the Neural Correlates of Consciousness », *Journal of Consciousness Studies*, 1997, 4 (2) : 100-121.
- Oatley, K., Jenkins, J., *Understanding Emotions*, Oxford, Blackwell Publishing, 1996.
- Overmier, J. B. et Hollis, K. L., « Fish in the Think Tank : Learning, Memory and Integrated Behavior », in Kesner, R. P. et Olton, D. S. (dir.), *Neurobiology of Comparative Cognition*, Hillsdale, N. J., Lawrence Erlbaum Assoc. Pubs., 1990.
- Panksepp, J., *Affective Neuroscience. The Foundations of Human and Animal Emotions*, New York, Oxford University Press Inc., 1998.
- Papez, J. W., « A Proposed Mechanism of Emotion », *Archives of Neurology and Psychiatry*, 1937, 38 : 725-743.
- Parsons, L. M., Denton, D., Egan, G., McKinley, M., Shade, R., Lancaster, J. et Fox, P. T., « Neuroimaging Evidence Implicating Cerebellum In Support Of Sensory/Cognitive Processes Associated With Thirst », *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2000, 97 : 2332-2336.

- Parsons, L. M., Egan, E., Liotti, M., Brannan, S., Denton, D., Shade, R., Robillard, R., Madden, L., Abplanalp, B. et Fox, P. T., « Neuroimaging Evidence Implicating Cerebellum In The Experience Of Hypercapnia And Hunger For Air », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 99 : 2041-2046.
- Peiffer, C., Proline, J. B., Thivardl-Aubiert, M. et Samson, Y., « Neural Substrates for the Perception of Acutely Induced Dyspnoea », *American J. Res. Crit. Care Med*, 2001, 163 : 951-957.
- Pitts, G. C., « An Evolutionary Approach to Pain. Perspectives », *Biology and Medicine*, 1994, 37 : 275.
- Plum, F., Schiff, N., Ribrary, U. et Llinás, R., « Coordinated Expression in Chronically Unconscious Persons », *Philosophical Transactions of the Royal Society* (Londres), 1998, 353 : 1929-1933.
- Powers, A. S., « Brain Mechanisms of Learning in Reptiles. In Neurobiology of Comparative Cognition », Kesner, R. P. et Olton, D. S. (dir.), *Neurobiology of Comparative Cognition*, NJ, Hillsdale, Lawrence Erlbaum Assoc. Pubs, 1990.
- Rainville, P., Duncan, G. H., Price, D. D., Carrier, B. et Bushnell, M. C., « Pain Affect Encoded in Human Anterior Cingulate But Not Somatosensory Cortex », *Science*, 1997, 277 : 968-971.
- Redmond, I., « Elephant Family Values », in Taylor, V. I. et Dunstone, N. (dir.), *The Exploitation of Mammal Populations*, Londres, Chapman & Hall, 1996.
- Redmond, I., *Report on Ivory Poaching in the Mount Elgon National Park*, juillet 1987.
- Redmond, I., « Underground Elephants. Animal Kingdom », *New York Zoological Society Magazine*, décembre 1984-janvier 1985.
- Redmond, I., « The Salt-Mining Elephants of Mount Elgon », *Wildlife*, août 1982.
- Reiss, D., Marino, L., « Mirror Self-Recognition in the Bottlenose Dolphin : A Case of Cognitive Convergence », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98 : 5937-5942.
- Robinson, B. W. et Mishkin, M., « Alimentary Responses to Forebrain Stimulation in Monkeys », *Experimental Brain Research*, 1968, 4 : 330-366.
- Rolls, E. T., « The Orbitofrontal Cortex and Reward », *Cerebral Cortex*, 2000, 10 : 284-294.
- Rolls, E. T., *The Brain and Emotions*, Oxford, Oxford University Press, 1999.
- Rose, M., « Gyrus limbicus anterior und Regio retrosplenialis (Cortex holoprotoptychos quinquestratificus). Vergleichende Architektonik bei Tier und Mensch », *Journal of Psychology and Neurology*, 1927, 35 : 65-173.

- Sanders, K. F. et Young, J. Z., « Learning and Other Functions of the Higher Nervous Centres of Sepia », *Journal of Neurophysiology*, 1940, 3 : 501-525.
- Schmahmann, J. D. et Sherman, J. C., « The Cerebellar Cognitive Affective Syndrome », *Brain*, 1998, 121 : 561-579.
- Searle, J. R., *The Rediscovery of the Mind*, Cambridge, Mass., MIT Press, 1992 ; en français, *La Redécouverte de l'esprit*, Paris, Gallimard, 1995.
- Searle, J. R., *Minds, Brains and Science (The 1984 Reith Lectures)*, Londres, British Broadcasting Corporation, Penguin Books, 1989 ; Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1985 ; en français, *Du cerveau au savoir : Conférences Reith 1984 de la BBC*, Paris, Hermann, 1985.
- Searle, J. R., *Intentionality : an Essay in the Philosophy of Mind*, Cambridge, Cambridge University Press, 1983.
- Searle, J. R., *The Problem of Consciousness*, [http : www. u. arizona. edu/~chalmers/online. Html](http://www.u.arizona.edu/~chalmers/online.Html)
- Searle, J. R., *Le Mystère de la conscience*, Paris, Odile Jacob, 1999.
- Sewards, T. V. et Sewards, M. A., « The Awareness of Thirst : Proposed Neural Correlates », *Consciousness and Cognition*, 2000, 9 : 463-487.
- Schmidt-Nielsen, K., *Desert Animals : Physiological problems of heat and water*, Oxford, Oxford University Press, 1964.
- Smith, H. W., « The Biology of Consciousness », in Brooks, C. McC. et Cranefield, P. (dir.), *The Historical Development of Physiological Thought*, New York, The Hafner Publishing Co., 1959, p. 109-136.
- Sperry, R. W., « Lateral Specialization in the Surgically Separated Hemispheres », in Schmitt, F. O., et al., *The Neurosciences. Third Study Program*, Cambridge, Mass., MIT Press, 5 : 1974.
- Stellar, E., « Drive and Motivation », in Field, J., Mazour, H. W. et Hall, V. E. (dir.), *Handbook of Physiology : Neurophysiology*, vol. 3, American Physiological Society, Washington, 1960.
- Steriade, M., « Thalamus », in Adelman, G. (dir.), *Encyclopedia of Neuroscience*, vol. 2, Boston, Birkhauser Boston Inc, 1987, 1204-1208.
- Sutcliffe, A. J., « Caves of East Africa Rift Valley », *Trans. Cave Research Group of Great Britain*, 1973, 15: 41.
- Tataranni, P. A., Gautier, J.-F., Chen, K., Ueckler, A., Bandy, D., Salbe, A. D., Pratley, R. E., Lawson, M., Reiman, E. M. et Ravussin, E., « Neuroanatomical Correlates of Hunger and Satiation in Humans using Positron Emission Tomography », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 4569-4574.
- Thorpe, W. H., « Ethology and Consciousness », in J. C. Eccles (dir.), *Brain and Conscious Experience*, Berlin, Springer Verlag, 1966.

- Tinbergen, N., *The Study of Instinct*, Oxford, Oxford University Press, 1951.
- Tononi, G. et Edelman, G. M., « Consciousness and Complexity », *Science*, 1998, 282 : 1846-1850.
- Trotter, W., *Instincts of the Herd in Peace and War*, Londres, T. Fisher Unwin Ltd., 1922.
- Vogt, B. A., Gabriel, M., *Neurobiology of Cingulate Cortex and Limbic Thalamus*, Boston, Birkhauser, 1993.
- Walker, S., *Animal Thought*, Londres, Routledge & Kegan Paul, 1983.
- Watson, J. B., « Psychology as the Behaviourist Views It », *Psychology Review*, 1913, 20 : 158.
- Whitman, C. O., *Animal Behaviour. Biology Lectures of the Marine Biological Laboratory*, Woods Hole, Mass., 1899.
- Young, J. Z., *A Model of the Brain*, Oxford, Oxford University Press, 1964.
- Young, J. Z., *Philosophy and the Brain*, Oxford, Oxford University Press, 1986.
- Zaidel, D. W., « A View of the World from a Split Brain Perspective », in E. M. R. Critchley, *The Neurological Boundaries of Reality*, Londres, Farrand Press, 1994, 161-174.
- Zeki, S., *A Vision of the Brain*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1993.

INDEX

- Abeilles, 9, 19, 20, 80, 88, 89, 97.
 Acte consommatoire, 107, 108, 109, 110, 181, 283, 284, 285, 286, 287.
 Activité automatique, 90, 91, 108, 210, 256, 257, 260, 261, 303, 306.
 Activité corticale, 154, 205, 263.
 Activité réticulaire mésencéphalique et augmentation du sodium plasmatique, 201.
 Activités roboratives et plaisir, 22, 219.
 Adams, L., 211, 215.
 Adolph, 170, 173, 175.
 Adrian, lord, 299.
 Affect, 199, 237, 281, 285, 290.
 Akelaitis, A. J., 68.
 Aldostérone, 123, 124, 125, 128, 156, 183.
 Allocortex, 26, 152, 233, 307, 317, 319.
 Amniotes, 139, 153, 317.
 Amour, 25, 102, 158, 240, 277, 279, 280, 290, 313.
 Amphibiens, 121, 122, 138, 139, 153, 171, 173, 210, 219.
 Amygdale, 153, 193, 199, 201, 210, 214, 215, 216, 228, 231, 232, 237, 239, 241, 242, 245, 255, 293, 298, 305, 312, 317, 323.
 Andersson, B., 169, 177.
 Anesthésie, 39, 69, 127, 132, 224, 251, 267-269
 – modification des canaux ioniques, 269
 – régions cérébrales régulatrices de l'éveil, 267, 269.
 Animaux à sang froid, 101, 148, 233.
 Animaux aquatiques, 121, 170-171, 233.
 Animaux et problème quadridimensionnel, 57.
 Animaux marins, 80, 170, 171, 172.
 Anosognosie, 44, 45, 69, 72, 317.
 Anthropomorphisme, 76, 92, 99, 106, 132, 317.
 Anticorps, 142-143.
 Apparition des mâchoires, 197-198.
 Appétit,
 – pour des sels minéraux spécifiques, 24, 78-79, 151
 – pour le fer, 132
 – pour le phosphate, 132, 286
 – pour le salé, 14, 111-132, 169, 181, 192, 206, 283, 284, 291
 – sexuel, 8, 25, 67-68, 110, 182, 282, 313
 – et comportement d'ingestion, 78, 113, 123, 132, 170, 173, 177, 182, 270
 – et programmation génétique, 78.
 Apprentissage, 10, 63, 81, 83, 86, 87, 89, 90, 91, 96, 97, 99, 108, 144, 155, 202, 221, 242, 256, 260, 277, 279, 286, 321.

- Arbre phylogénétique, 23, 27, 60, 76-106, 120, 135-140, 148, 149, 155, 170, 210, 311, 315, 317.
- Aristote, 59.
- Attaque (cérébrale), 45, 72.
- Attentes inconscientes, 258.
- Attention, 27, 37, 44, 61, 76, 85, 87, 90, 104, 106, 159, 163, 206, 216, 226, 228, 229, 230, 243, 254, 255, 261, 262, 267, 302, 304, 323
– sélective, 32, 59, 265, 303, 304.
- Augustine, J., 216.
- Auto-investigation avec miroir, 12, 38-44, 69, 275, 304.
- Baars, B., 11, 19, 28, 257-266, 270, 276, 324.
- Babouins, 101, 112, 128.
- Banzett, R., 209, 211, 215.
- Barbeau, E., 68.
- Basar, E., 85.
- Bateson, P., 93, 94.
- Béhaviorisme, 47, 76, 77, 79, 97, 106, 132, 280, 284, 318.
- Béritoff, J. S., 99, 100, 101.
- Berlin, I., 143.
- Bernard, C., 119, 120, 175, 176, 177, 320, 322.
- Besoin d'air, 8, 14, 16, 21, 22, 23, 24, 25, 151, 156, 158, 209, 210, 211, 214-217, 228, 235, 236, 239, 245, 284, 294, 303.
- Bichat, X., 176.
- Blair-West, J., 182.
- Blessing, W., 153.
- Blok, B., 229.
- Bogen, J., 63.
- Bonheur, 258, 259, 273, 275.
- Brannan, S., 246.
- Brent, L., 39, 40.
- Brentano, F., 32, 160, 301, 313.
- Bridgman, P. W., 27, 33, 35-37.
- Brodal, A., 153.
- Brook, A., 182.
- Bruno, G., 53.
- Buck, R., 279, 288, 292.
- Bullock, T. H., 85, 86.
- Burghardt, G., 97, 98, 99, 100.
- Burnet, M., 142.
- Bush, G., 237.
- Bushnell, M. C., 222.
- But (gratification et récompense), 11, 25, 32, 34, 47, 60, 75, 78, 79, 104, 108, 109, 110, 111, 117, 126, 129, 131, 155, 165, 179-183, 195, 196, 199, 208, 218, 221, 233, 241, 278, 280, 286, 288, 289, 293, 307, 308, 311, 321.
- But et plan, 9, 11, 47, 59, 75, 83, 103, 104, 131, 139.
- Butler, A., 61, 94, 95, 96, 136, 148, 153, 197, 263.
- Câblage génétique du cerveau, 22, 26, 79, 97, 129, 240, 308.
- Câblage génétique du comportement, 89, 124, 155, 277, 282, 283, 318, 321.
- Campbell, C. B. G., 136, 138, 139.
- Cannon, W., 176, 177.
- Capacité d'abstraction, 41, 59.
- Caractéristiques intégratives, 181, 201, 218, 252, 282, 306.
- Carence en sodium, 22, 283
– des éléphants du mont Elgon, 125-129
– et diarrhée, 124.
- Carr, H., 289.
- Cartes mentales, 89, 116.
- Catégorisation, 146, 240, 270.
- Catégorisation perceptive, 25, 26, 146, 149, 239
– événements non identiques traités comme des équivalents, 20, 144, 147
– fonction cérébrale fondamentale, 20, 26, 145
– théorie des récepteurs à distance, 144, 302.
- Centres de corrélation, 81, 82, 221.
- Cerveau dédoublé, 16, 63-70, 72, 74, 159, 325
– et conscience de soi, 68-69.
- Cervelet, 56, 152, 161, 186, 192, 193, 196, 197, 198, 202, 203, 204, 205, 210, 214, 215, 216, 217, 221, 244, 245, 246, 255, 268, 318, 324, 326.
- Cervelet cunéus, 197, 205, 268.

- Chameaux, 175.
- Changeux, J.-P., 28, 33, 61, 103, 104, 164, 253-257, 267, 274, 314.
- Chaplin, J. P., 290.
- Chimpanzés, 10, 38, 39, 40-41, 42, 59, 60, 99, 138, 219.
- Claustrium, 10, 188, 193, 214, 217, 222, 235, 312.
- Codage génétique des connexions neuronales, 18, 103, 129, 145, 155.
- Coghill, R. C., 200, 222.
- Cognition, 97, 105, 108, 239, 251, 279, 288, 302, 304.
- Colère, 23, 25, 28, 74, 102, 158, 238, 240, 241, 244, 245, 279, 280, 282, 283, 290, 291, 293, 294, 302, 303, 307, 308, 311, 324
- neuro-imagerie du rappel d'épisodes de colère, 25, 238, 244
 - valeur de survie de la, 241, 293.
- Colonnes verticales (de neurones), 58, 60, 251, 252.
- Comportement intentionnel, 76, 101, 122, 132, 135, 233, 255.
- Comportement animal, 9, 10, 18, 21, 23, 30, 38, 39, 40, 42, 43, 57, 59, 60, 76, 78, 79, 80, 81, 82, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 106-110, 111, 115-117, 122, 124, 128, 129-132, 135, 138, 139, 141, 145, 146, 180, 220, 227, 233, 243, 255, 284, 293
- autoréférencé, 38, 40, 42, 46, 149
 - d'appétence, 78, 109, 129, 130, 284, 285, 286, 287
 - de recherche, 106, 285
 - dipsique, 155, 162, 165, 166, 169-176, 200, 202, 235, 287, 294, 306, 314, 321
 - génétiquement programmé, 34, 78, 202, 220, 322
 - et valeur de survie, 18, 180, 303.
- Comportement humain, 38, 53, 66, 67, 68, 89, 221, 223, 235, 315.
- Comportement instinctif, 21, 106, 107, 129, 156, 157, 227, 272, 278, 292, 321.
- Concentration en glucose, 109, 156, 279, 307.
- Conditionnement, 91, 96, 99, 283, 299, 318.
- Connes, A., 33, 253.
- Connexions neuronales, 66, 105, 141, 155-156, 198, 253.
- Conscience, 7, 8, 23, 24, 25, 33, 56, 59, 63, 70, 190, 210, 213, 214, 216, 217, 218, 219, 221, 227, 232, 235, 236, 237, 238, 240, 243, 273, 274, 275, 277, 282, 284, 286, 287, 292, 293, 294, 301, 303, 304, 306, 310, 313, 314, 323
- animale, 9, 27, 53, 55, 56, 75-132, 170
 - d'ordre supérieur, 51, 59, 103, 143, 147, 249-272
 - définitions de la, 31, 33, 50, 51, 55, 57, 58, 225
 - définition opérationnelle, 19, 37
 - de la soif, 9, 28, 33, 165, 166, 168, 181, 183, 190, 196, 202, 203, 207, 208, 307
 - de la souffrance, 46, 92, 93, 218, 220, 223, 224
 - déterminante pour le comportement, 135
 - Edelman (G.), 9, 17, 135-149
 - étendue, 302
 - formes différentes de, 10, 60, 72, 140, 148, 160
 - forte valeur de survie, 155, 208, 233, 293
 - genèse de l'évolution cérébrale de la, 10, 18, 20, 55, 58, 202
 - image mentale, 101, 102, 103, 131, 133, 143, 145, 147
 - immédiate, 16, 20, 47, 50, 66, 97
 - et intelligence, 59
 - introspective, 37, 312
 - perceptive, 27, 47, 159, 312
 - primaire, 15, 20, 23, 80, 135-149, 151-164, 300, 302, 323
 - et processus non conscients, 208, 257, 259, 271, 306
 - rappel des états émotionnels, 16, 295-300, 312.

- Conscience de soi, 9, 27, 29-48, 57, 69, 143, 163, 275, 302, 304, 308, 312, 313, 318
 – chez l'animal, 9, 60, 103
 – émergence dans l'évolution, 15, 16, 28, 56, 276.
- Continuité de la vie, 27, 55.
- Contrôle de la respiration, 210, 211, 216.
- Corfield, D. R., 215.
- Corps mamillaires, 153, 193, 205, 319.
- Cortex cérébral, 11, 45, 58, 61, 71, 72, 92, 128, 192, 202, 217, 223, 224, 225, 235, 251, 262, 319, 323.
- Cortex cingulaire, 10, 104, 152, 153, 154, 193, 194, 198, 199, 200, 202, 223, 231, 236, 237, 243, 319.
- Cortex gustatif primaire, 270, 271.
- Cortex gustatif secondaire, 271.
- Cortex limbique, 152, 154, 195.
- Cortex orbito-frontal, 199, 216, 217, 231, 235, 237, 244, 245, 255, 270, 298, 299.
- Cortex piriforme, 298, 319.
- Cortex sensoriel primaire, 45.
- Cortex somatosensoriel S1, 45, 58, 222, 225, 243, 251, 299, 319.
- Cortex somatosensoriel S2, 216, 221, 244, 245, 247, 319.
- Cortex strié, 94, 95, 319.
- Cortex transitionnel, 26, 152, 233, 307, 319.
- Craig, A. D., 22, 223, 233.
- Craig, W., 107, 108, 109, 285.
- Crick, F., 8, 17, 24, 27, 33, 34, 51, 77, 85, 205, 206, 208, 226, 257, 266, 267, 271, 302.
- Crocodiles, 139, 153.
- Cycle veille/sommeil, 101-102, 321.
- Damasio, A., 8, 12, 24, 25, 29, 44, 46, 237, 238, 241, 244, 245, 247, 275-277, 300-305, 307, 308.
- Darwin, C., 34, 53, 98, 102, 103, 140, 238, 289, 304, 315, 321.
- Dauphins, 42-44, 60, 103.
- Déclenchement des émotions primordiales, 128, 129, 152, 155, 172, 174, 203, 238, 240, 241, 274, 288.
- Défécation, 227, 281.
- Définition opérationnelle, 19, 37, 38, 58, 79, 275.
- Dégoût, 238, 240, 282, 290, 302, 307.
- Dehaene, S., 11, 28, 253, 254.
- Delgado, J. M., 289, 292.
- Dendrones, 70.
- Déplétion sodique, 123, 129, 286.
- Derbyshire, S., 231.
- Descartes, R., 16, 44, 52, 53, 54, 70, 260.
- Déshydratation cellulaire, 123, 167, 174.
- Détresse respiratoire, 24.
- Développement phylogénétique du cerveau, 18, 23, 26, 148, 180.
- Développement rostral du cerveau, 26, 161, 306.
- Devinsky, O., 199, 236.
- Diencéphale, 145, 148, 152, 159, 306, 319, 325, 326.
- Difficulté respiratoire, 209, 212, 213, 214-217.
- Digestion, 50, 126, 127, 178, 237, 324.
- Dioxyde de carbone sanguin, 22, 109, 156, 210, 211, 212, 213, 215, 307, 321.
- Distension de la vessie, 24, 292.
- Distension rectale, 12, 24, 151, 230, 231, 292.
- Dolan, R. J., 304, 305.
- Douleur, 16, 22, 24, 25, 45, 46, 93, 94, 147, 151, 201, 217, 218-224, 225, 229, 231, 233, 235, 281, 282, 285, 294, 321, 325
 – chez les animaux, 47, 82, 92, 93, 94, 95
 – et intention, 158, 314
 – expérience de la, 44, 92, 93, 96, 132, 238, 239
 – localisation de la, 92, 216, 231
 – et stimulation électrique du cortex, 93, 200-201
 – structure neuronale sous-jacente chez les vertébrés, 95, 219.
- Dupuytren, G., 176.
- Eccles, J. (sir), 7, 49, 70-74.
- Échelle phylogénétique, 23, 27, 60, 61, 63, 76-106, 120, 135-140, 148, 149, 155, 170, 311, 315, 317.

- Eckhorn, R., 266.
 Economo, C. von, 251.
 Edelman, G., 8, 9, 15, 17, 20, 21, 24, 26, 28, 31, 51, 135-149, 151, 156, 158, 206, 265, 271, 278, 281, 302, 311, 323.
 Électroencéphalogramme (EEG), 56, 85, 224, 225, 226, 262, 319.
 Egan, G., 235.
 Einstein, A., 36.
 Élaboration cognitive de l'émotion, 276-277, 288.
 Éléphants, 12, 28, 80, 111-132, 286.
 Émotion, 12, 21, 25, 28, 73, 76, 102, 103, 106, 129, 153, 193, 194, 212, 228, 292
 – classification des émotions, 24, 308-309
 – définition, 29, 157, 273, 274, 276-280, 281, 282, 284, 285, 287, 288, 289, 290, 291, 293, 294, 295, 302, 303, 305, 308, 311
 – effets globaux sur la cognition de l', 237, 251
 – et régulation homéostatique, 308
 – et sens de l'esthétique, 29, 275, 280
 – origine de l'expérience subjective, 272
 – rappel électif à la conscience de l', 25, 235-240, 295-300
 – et sentiments, 160, 275, 276, 277, 301, 304, 305, 308, 311.
 Émotion homéostatique, 24, 223, 233, 277.
 Émotion primordiale, 8, 10, 11, 12, 16, 18, 21, 23, 26, 28, 29, 122, 151, 164, 197, 202, 209, 215, 216, 217, 233, 274, 292, 300
 – élément subjectif de l'instinct, 21, 273, 274
 – événement primordial dans l'évolution de la conscience, 158, 161, 163, 276
 – excitation impérieuse et intention compulsive, 8, 9, 16, 21, 151, 152, 158, 236, 284, 324
 – et régions cérébrales évolutive-ment anciennes, 22, 26, 147, 161, 166, 209
 – sous-tendue par une organisation génétiquement déterminée, 311
 – valeur de survie, 274, 303.
 Émotion secondaire, 9, 28, 158, 240-244
 – chez l'homme et l'animal, 247, 283, 302.
 Émotion tertiaire, 280.
 Envie d'uriner, 24, 158, 217, 229-231, 236, 264, 312.
 Envie de dormir, 22, 151, 152, 217, 227, 294.
 Épilepsie, 63, 69, 199, 232, 236, 298, 313, 325.
 Epstein, A., 79.
 Espace de travail global, 28, 253-257, 258, 261, 262.
 Esprit (fonction cérébrale de l'), 8, 16, 17, 32, 49, 51, 75, 131, 143, 190, 253, 315.
 Étanchement de la soif, 79, 152, 177, 179, 180, 182, 191, 195, 196-204, 206, 208, 283, 284.
 Evans, A. C., 215.
 Éveil, 14, 26, 284.
 Évolution du système circulatoire fermé, 119, 121.
 Faim, 8, 10, 14, 16, 22, 24, 25, 79, 83, 85, 86, 109, 147, 149, 151, 156, 176, 203, 216, 217, 223, 228, 235, 236, 238, 244, 270, 279, 282, 283, 284, 285, 290, 291, 292, 294, 302, 307.
 Faim de sel, 10, 124, 129, 131, 156, 182, 283, 284.
 Faisceau mamillo-thalamique, 319.
 Fantino, E., 291.
 Fay, M., 114.
 Fiorito, G., 86, 87.
 Fiset, P., 268, 269.
 Fitzsimons, J., 24, 79, 169, 170, 172, 173, 174, 176, 274.
 Fonction motrice, 164, 199, 217, 254, 318.
 Fonction végétative primitive, 154, 176, 197, 229.
 Fonction viscérale, 24, 203.
 Formation réticulée, 11, 62, 219, 226, 227, 228, 239, 240, 261, 262, 268, 271, 307, 320

- destruction de la (perte de conscience), 61, 164, 262
- éveil et fonctions attentionnelles, 11, 163, 201, 225, 256, 262, 269
- et évolution, 61
- organisation de la, 61, 93, 154, 263, 323, 324
- projections corticales, 145.
- Forster, M., 53.
- Fox, P. T., 183, 246.
- Frackowiak, R., 215.
- Freud, S., 7, 8, 33, 263.
- Friston, K., 211.
- Fuite, 47, 81, 82, 100, 218, 219, 227, 290, 312.
- Fureur, 307, 312.

- Galilée, G., 53, 54.
- Gallup, G., 38, 39.
- Gandevia, S., 211.
- Gazzaniga, M., 63, 67, 70, 291.
- George, M. S., 246.
- Gestalt, 50, 51, 179, 180, 313, 320.
- Gillette, R., 86.
- Glutamate, 86, 326.
- Goodhall, J., 59.
- Gorilles, 39, 114.
- Gould, C. G., 87, 88, 89, 90.
- Gould, J. L., 87, 88, 89, 90.
- Goût,
 - imagination du (IRMf), 270, 271, 299, 300
 - et satiété, 270
 - électrophysiologie du, 270
 - et mémoire, 260, 297
 - goûts fantômes (IRMf), 300.
- Gratification/récompense, 8-9, 25, 47, 82, 86, 87, 91, 106-110, 131, 144, 146, 147, 165, 179-183, 195, 196, 199, 206, 208, 229, 270, 280, 284, 313.
- Greenspan, R., 102.
- Griffin, D., 18, 19, 20, 47, 79, 80, 92, 97, 98, 99, 101, 135, 312.
- Grossman, R. G., 154.
- Grotte de Kitum, 28, 112, 113, 115, 117, 130, 131.
- Guêpe, 80, 88.
- Guz, A., 211, 212.

- Gyrus cingulaire antérieur, 94, 191, 193, 198, 200, 206, 207, 208, 214, 215, 216, 217, 222, 223, 228, 236, 237, 244, 246, 255, 281, 299, 313, 319, 321, 325.
- Gyrus cingulaire postérieur, 195, 196, 197, 198, 214, 217, 222, 228, 230, 235, 244, 245, 246, 268.
- Gyrus fusiforme, 212, 214.
- Gyrus orbital, 214, 320.
- Gyrus parahippocampique, 152, 153, 188, 190, 192, 193, 194, 235, 245, 299, 325.
- Gyrus postcentral du lobe pariétal, 192, 205, 221, 269, 299, 320.
- Gyrus rectus, 214, 320.

- Habituatation, 42.
- Harvey, A., 289.
- Harvey, W., 54.
- Hauser, M., 39.
- Haute teneur en CO₂ et essoufflement, 109, 156, 210, 211, 212, 213, 215.
- Hebb, D. O., 75, 288, 292.
- Hémisphère gauche, 46, 63, 64, 65, 69, 71, 72, 222.
- Hémisphère droit, 45, 46, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 73, 230.
- Henkin, R., 297, 298, 334.
- Herbivores, 22, 112, 117, 118, 125, 126, 156, 180, 324.
- Hérons, 102, 157.
- Herrenstein, R. J., 20, 144.
- Hétérodon (serpent à groin), 98.
- Hess, R., 177, 312.
- Hippocampe, 152, 153, 188, 191, 196, 197, 200, 210, 212, 214, 217, 244, 271, 298, 313, 319, 320, 323, 325.
- Hirano, H., 170.
- Hobson, A., 228.
- Hodos, W., 61, 94, 136, 138, 153, 197, 263.
- Hollis, K. L., 90.
- Holstege, G., 229, 230, 232, 235.
- Homéostasie, 22, 149, 215, 223, 233, 240, 249, 277, 279, 289, 300, 306, 308, 320, 321.
- Homéostat exploratoire, 82.
- Homéothermes, 233.

- Horgan, D., 77.
 Hormone antidiurétique, 123, 182, 208, 306, 317.
 Hubel, D., 58, 252.
 Huxley, T. H., 27, 52, 54, 55, 56.
 Hyperpolarisation, 227, 268.
 Hypnose et neuro-imagerie, 223.
 Hypocrétine, 256, 257, 321.
 Hypothalamus, 10, 23, 25, 26, 124, 128, 148, 153, 154, 162, 166, 168-169, 173, 177, 179, 186, 193, 194, 195, 198, 202, 203, 205, 210, 212, 213, 214, 217, 230, 232, 233, 235, 236, 239, 241, 242, 244, 245, 255, 270, 298, 307, 312, 313, 319, 321, 322, 323, 324, 325, 326.
 Hypothalamus postérieur, 214.
 Hypothèse de liage, 266-267.
- Image corporelle, 43, 44-47, 158-164.
 Image du miroir, 10, 38-47, 69, 275, 304.
 Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), 77, 195, 204-208, 215, 221, 300, 314, 321.
 Images mentales, 101, 102, 103, 131, 132, 143, 146, 147.
 Imitation (conscience réfléchie de l'image corporelle), 60.
 Insectes, 9, 97, 102, 325.
 Instinct, 78, 106, 107, 108, 109, 129, 132, 147, 153, 155, 156-157, 227, 229, 258, 259, 273, 274, 276, 278, 285, 288, 292, 308, 314, 321, 323, 325
 – aveugle, 277-278
 – définitions, 34
 – et émotion, 21, 274, 309
 – et système végétatif, 21
 – inséparable des émotions, 157-158
 – perception situationnelle, 279.
 Insula, 10, 26, 45, 128, 152, 188, 191, 192, 193, 194, 196, 199, 205, 210, 212, 214, 215, 216, 217, 222, 223, 231, 235, 237, 240, 244, 245, 246, 247, 270, 298, 299, 300, 312, 313, 321, 323, 325.
- Intention, 16, 25, 28, 44, 51, 56, 70, 74, 75, 107, 110, 111, 122, 131, 146, 147, 151, 154, 160, 161, 162, 198, 203, 209, 219, 221, 233, 252, 255, 258, 271, 274, 277, 278, 279, 280, 284, 285, 286, 292, 306, 307, 313, 314, 321, 324.
 Intention,
 – consciente, 32, 49, 236, 260
 – et conscience de soi, 21, 46
 – première genèse de l', 76-106, 119-120, 275.
 Intentionnalité, 32, 51, 66, 111-132, 147, 149, 159, 161, 162, 313
 – et expérience subjective, 51
 – et objets non observables, 32, 75.
 Intérocepteurs, 16, 21, 22, 23, 24, 86, 151-164, 238, 239, 240, 280, 295, 307, 308, 321.
 Intuition, 33, 74, 278.
 Invertébrés, 80, 81-90, 92, 93, 132, 218, 220, 221.
 Isocortex, 26, 92, 152, 317, 319, 321.
- Jackson, H., 143.
 James, W., 21, 22, 25, 27, 31, 32, 33, 157, 158, 163, 219, 233, 257, 274, 276, 277, 292, 305, 307, 308, 309.
 Jasper, H., 261.
 Janet, P., 261.
 Jenkins, J., 280.
 Jeux de bagarre, 243.
 Johnson, J., 234.
 Johnson, K., 170.
 Joie, 17, 238, 240, 241, 243, 245, 246, 290, 302, 307.
 Joubert, S., 68.
 Juvet, M., 226, 227, 236, 252.
 Jung, C. G., 290.
- Kandel, E., 50.
 Kant, E., 50.
 Keenan, J. P., 68.
 Kerszberg, M., 28.
 Kilduff, T. S., 256.
 Kinomura, S., 299.
 Kitchen, A., 39, 40.
 Kitum, voir *Grotte de Kitum*.
 Kleinginna, P. R. et A. M., 287, 288.

- Knock-out (souris), 103, 104, 322.
 Koyabashi, S., 170.
 Kosslyn, S., 296.
- Labyrinthe, 104.
 Lame terminale, 204, 206, 207.
 Langage et conscience de soi, 18, 20, 37, 52, 63, 66, 69, 71, 143, 255, 256, 270, 290, 302.
 Langage et symboles, 147, 279.
 Lange, C., 158, 276.
 LeDoux, J., 24, 153, 239, 242, 243, 279, 281.
 Leeper, R., 291.
 Lésions cérébrales, 44, 45, 46, 68, 82, 93, 104, 159, 164, 166, 177, 197, 201, 203, 241, 243, 262, 296, 298, 304, 314, 316, 324.
 Lésions dans le cingulaire, 199, 236, 237, 243.
 Lésions frontales, 68.
 Lézards, 11, 61, 100, 101, 105, 153, 173, 174, 233.
 Lindauer, M., 20.
 Liotti, M., 235, 246.
 Llinas, R., 269.
 Lobe vertical, 81, 82, 83, 148, 221.
 Lobes frontaux, 23, 26, 45, 68, 81, 82, 105, 186, 196, 205, 214, 253, 255, 295, 298, 320, 321, 324.
 Lobes optiques, 81, 82, 85, 148.
 Locomotive (analogie de la conscience avec la), 55.
 Locus caeruleus, 252, 256, 263, 267, 322.
 Longuet-Higgins, C., 75, 101, 104.
 Lorenz, K., 78, 106, 107, 108, 109, 129, 285, 320.
 Ludwig, C., 52.
 Luu, P., 237.
- Magendie, F., 176.
 Magoun, H., 261.
 Maldonado, H., 83.
 Manteau cortical, 159, 164, 228, 251, 263.
 Maquet, P., 227, 235.
- Marquage sur le corps et expérience du miroir, 39, 42.
- Marten, K., 43.
 Masque buccal, 213, 214, 215.
 Masque facial, 213, 214, 215.
 Mayberg, H. S., 246.
 McCann, S. M., 177.
 McConnell, J., 290.
 McDougall, W., 157, 288, 292.
 McKay, L., 215.
 McKinley, M., 46, 169.
 Mécanisme inné de déclenchement (MID), 78, 107, 109, 285, 286, 322.
 Membrane cellulaire, 167, 324.
 Mémoire, 25, 28, 32, 43, 60, 63, 67, 76, 82, 83, 84, 90, 96, 99, 100, 101, 129, 131, 139, 147, 191, 193, 199, 218, 220, 221, 242, 244, 254, 258, 264, 286, 296, 297, 302, 305, 320, 323, 325.
 Mémoire à long terme, 254, 255.
 Mémoire à court terme, 146, 261, 302.
 Mémoire axiologique et catégorielle, 147, 148, 149.
 Mémoire des valeurs, 145, 147, 254.
 Mésencéphale, 23, 25, 26, 61, 105, 145, 148, 152, 154, 159, 161, 163, 173, 186, 192, 193, 194, 197, 199, 201, 210, 211, 213, 217, 219, 221, 227, 233, 236, 239, 241, 242, 244, 246, 252, 261, 262, 263, 264, 268, 275, 295, 306, 307, 313, 321, 322, 324, 325, 326.
 Miction, 14, 227-231, 235, 281, 322.
 Migration des animaux vers la terre ferme, 122, 161, 306.
 Miklos, G., 80, 138.
 Milner, P. M., 291.
 Miroirs, 38-44, 69, 275, 304.
 Miroirs déformants, 10, 38-44.
 Mishkin, M., 200, 235.
 Montaigne, 15.
 Morgan, C. T., 290.
 Morrell, M. J., 236.
 Moruzzi, G., 261.
 Mont Elgon, 10, 28, 111-117, 127, 130, 132, 286.
 Mountcastle, V., 57-62, 251-252.
 Moutons, 78, 127, 128, 286.
 Mutisme akinétique, 199, 237.

- Naloxone, 93.
 Narcolepsie, 257, 322.
 Neuro-imagerie, 25, 26, 28, 56, 208, 209-247, 256, 260, 264, 267, 268, 269, 281, 295, 296, 299, 304, 306, 311, 313
 – de la colère, 25, 238, 244
 – de la difficulté respiratoire, 209-210, 212
 – de la faim, 217
 – de la joie, 245
 – de la miction, 227-231
 – de la peur, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244-245, 311
 – de la soif, 152, 154, 165, 179, 185-208
 – de la tristesse, 240, 241, 242, 246-247
 – de l'orgasme sexuel, 232.
 Neurones, 11, 17, 18, 19, 28, 70, 72, 80, 81, 82, 85, 95, 96, 102, 128, 138, 141, 148, 154, 155, 160, 166, 189, 194, 199, 201, 202, 206, 221, 224, 225, 226, 227, 230, 239, 251, 253, 254, 255, 256, 263, 264, 267, 268, 270, 271, 298, 299, 317, 318, 322, 323, 325, 326.
 Neuroscience et mathématiques, 253.
 Neuroscience et philosophie, 17, 32, 49, 70, 77, 253.
 Newman, J., 28, 265.
 Nicolaïdes, S., 182.
 No, L. de, 251.
 Nociception, 83, 93.
 Noyau caudé, 186, 188, 192, 199, 214, 231, 246, 299, 318, 324.
 Noyau dynamique, 149, 206, 235, 236, 265, 271.
 Noyau réticulé, 145, 225, 226, 262, 265, 267.
 Noyaux cérébelleux profonds, 160, 232.
 Noyaux pontins, 164.
 Noyaux réticulés du thalamus, 163, 226, 323.
 Noyaux thalamiques, 145, 152, 199, 201, 202, 227, 228, 229, 232, 243, 253, 262, 267, 307.
 Oakley, K., 59.
 Ochs, S., 291.
 Odeurs, 296-300.
 Odorat, 143, 281, 296-299.
 Oiseaux, 34, 60, 97, 98, 101, 102, 121, 136, 137, 138, 139, 145, 157, 171-172, 219, 317
 – capacités mentales des, 21, 38, 95, 96, 101, 102-103, 144.
 Olsson, K., 169.
 Opérationnalisme (ou opérationnisme), 35, 37.
 Orang-outans, 39.
 Organe circumventriculaire, 195.
 Organisation neuronale dans les aires basales du cerveau, 22, 69, 93, 122, 140, 141, 152, 155, 201, 219, 238, 265, 308.
 Orgasme sexuel, 10, 14, 23, 25, 182, 217, 232, 239, 284.
 Outils, 59, 138.
 Overmier, J. B., 90, 91.
 Palatine (Princesse), 16.
 Panksepp, J., 24, 110, 158, 159, 160, 161, 163, 230, 241, 242, 243, 244, 275, 281-287, 292, 293.
 Papez, J., 153
 – circuit de, 154, 193, 194, 195.
 Parahippocampe, 128, 193, 194, 200, 205, 212, 217, 244, 323.
 Parsons, L., 198.
 Pascual-Leone, A., 68.
 Patterson, F., 39.
 Penrose, R., 24.
 Perception,
 – perception consciente des changements dans l'organisme, 307
 – processus créatif actif, 51.
 Peur, 25, 28, 54, 89, 92, 158, 220, 258, 275, 279, 280, 282, 283, 290, 291, 293, 302, 304, 306, 307, 312, 317
 – neuro-imagerie de la, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244-245, 311.
 Peyron, R., 216.
 Peyron, C., p. 256.
 Physiologie moléculaire, 53.
 Pieuvre, 9, 80, 81, 82, 83, 85, 86, 87, 148, 221, 318.

- Pitts, G., 132, 218, 219, 220, 221.
 Plan d'attaque, 139.
 Plasma, 109, 117, 118, 119, 120, 132, 167, 168, 169, 174, 175, 176, 179, 185, 190, 191, 192, 198, 200, 201, 202, 203, 213, 215, 306, 307, 321.
 Plourde, G., 269.
 Plutchik, R., 288.
 Poïkilothermes, 233.
 Poisson,
 – conscience, 9, 27, 38, 90-96, 100, 105, 136, 148, 155, 172
 – expérience de la douleur, 9
 – expérience de la soif, 172
 – réponse dipsique réflexe, 161, 172, 174.
 Poncet, M., 68.
 Pont, 164, 186, 192, 211, 214, 227, 228, 230, 236, 246, 323, 326.
 Porter, R., 142.
 Posner, M., 237.
 Powers, A., 99.
 Précunéus, 197, 217, 228, 268.
 Pression osmotique, 167-169, 170, 174, 191, 200, 320.
 Prise de boisson, 109, 149, 155, 162, 169, 174, 175, 176, 182, 194, 195, 197, 198, 199, 200, 205, 207, 208.
 Privation de sommeil, 22, 151, 152, 226, 227, 228, 294.
 Processeurs perceptifs, 28, 259, 263.
 Protozoaires, 170, 322, 324.
 Proust, M., 296.
 Psarakos, S., 43.
 Pulsions, 79, 82, 85, 106, 179, 225, 241, 274, 276, 284, 291, 308, 313, 324.
 Putamen, 188, 194, 196, 199, 214, 215, 217, 222, 246, 318, 324.
 Quadriplégie et étouffement, 211.
 Qualia, 73, 269-272, 278, 324.
 Rado, S., 289.
 Rainville, P., 222, 235.
 Ramsay, D., 182.
 Rapuggi, R., 182.
 Reconnaissance de soi, 38-40, 41, 42, 43, 68, 73, 304.
 Redmond, I., 112, 113, 114, 115, 116, 117, 130, 131.
 Réentrée, 141, 142, 145, 146.
 Réflexe, 26, 88, 91, 93, 96, 99, 101, 151, 154, 157, 161, 163, 172, 220, 234, 281, 299, 306, 318.
 Régions centro-médiales du mésencéphale, 161, 213, 221.
 Régions corticales sensorielles, 45, 57-58, 61, 99, 148, 153, 192, 202, 203, 216, 221, 222, 225, 235, 256, 262, 263.
 Régions motrices primordiales, 159, 194, 199.
 Régions palliales, 95.
 Régulation de la température, 97, 123, 156, 223, 233-235, 314, 320.
 Rapid Eye Movement (REM), voir *Sommeil paradoxal*.
 Renard, 46, 47, 304, 312.
 Rénine, 124.
 Représentation de soi, 10, 41, 46, 159, 160, 301.
 Reproduction, 8, 109, 110, 140, 144, 156, 157, 232, 243, 314, 321.
 Reptiles, 11, 92, 97-101, 121, 122, 136, 138, 139, 145, 153, 155, 171-172, 173, 174, 219, 263.
 Reptiles diapsides, 153, 317.
 Résection du lobe frontal et odorat, 298.
 Respiration, 24, 98, 123, 158, 209-214, 229, 239, 289, 292, 294, 298, 314, 318
 – et conscience, 210
 – effet de la teneur en CO₂ plasmatique sur la, 213, 215
 – et manque d'oxygène, 214-217.
 Rétention de l'eau, 123, 233, 306.
 Rétroaction, 141, 161, 176, 177, 182, 243, 284, 313.
 Rétroaction physiologique, 305.
 Rétroaction viscérale, 305.
 Rêves, 11, 25, 50, 56, 101, 102, 224, 225, 226, 227, 228, 239, 259, 299, 320.
 Rhombencéphale, 105, 152, 154, 163, 197, 202, 210, 263, 322, 324, 325.
 Richter, C., 78, 79, 156.

- Ricœur, P., 253.
 Robinson, B. W., 200, 235.
 Robinson, N. M., 290.
 Roland, P., 61, 201, 216, 229, 256, 260, 296.
 Rolls, B., 176.
 Rolls, E., 196, 270, 280, 299.
 Rose, J., 92, 93, 94, 95.
 Rothschild, D. M., 103, 343.
 Rullier, 166, 176.
- Salive, 123, 125, 128, 286, 318
 – et digestion chez les ruminants, 125-126, 127, 178.
 Saumon, 170.
 Schiff, M., 176.
 Schulkin, J., 79.
 Scotto, P., 86, 87.
 Searle, J., 17, 32, 50-52, 66, 101, 161, 162.
 Sécheresse de la bouche, 165, 176, 177-179, 180, 190, 191, 192, 194, 205, 238, 278, 282, 294.
 Seiche, 80, 83, 84, 85.
 Sel, 10, 15, 22, 28, 111-132, 156, 181, 182, 236, 283, 286, 299
 – et circulation sanguine, 124.
 Sélection clonale, 142.
 Sélection des groupes neuronaux (théorie de la), 142, 156.
 Sélection somatique au cours du développement du cerveau, 141, 143.
 Sélection synaptique, 141.
 Sens de soi, 20.
 Sentiment de mort immédiate, 209.
 Sentiment de soi,
 – et vécu de l'émotion, 143, 259, 300-301
 – régions motrices du, 56, 66, 159-163
 – rudimentaire, 40, 44, 46, 160, 301-302.
 Sentiments et émotions, 160, 243, 275, 276, 277, 278, 285, 289, 290, 301, 303, 304, 305, 308, 309, 311.
 Serpent à groin, voir *Hétérodon*.
 Sexe, 23, 25, 176-177, 182, 217, 232.
 Sexualité, 8, 9, 23, 40, 68, 73, 91, 110, 157, 177, 227, 239, 275, 279, 282, 283, 284, 287, 292-293, 308, 312, 313, 321.
 Shakespeare, W., 33, 37, 275.
 Siminov, P., 288.
 Singer, W., 266.
 Skinner, B. F., 76.
 Smith, H., 52-57, 160, 218, 319.
 Sodium, 113-114, 117, 118, 119, 121, 129, 130, 132, 151, 170, 174, 176, 182, 183, 185.
 Sodium sanguin, 8, 9, 22, 33, 109, 118, 122, 123, 124, 125-129, 155, 156, 167-168, 169, 171, 179, 180, 181, 190, 192, 194, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 205, 206, 207, 208, 283, 286, 306, 307, 321.
 Soif, 8, 9, 10, 14, 18, 22, 24, 25, 33, 79, 109, 122-123, 147, 151, 154, 155, 156, 162, 165-183, 185-208, 214, 216, 233, 235, 236, 238, 244, 263, 264, 274, 278, 282, 283, 284, 285, 290, 291, 292, 302, 303, 313, 319, 323
 – émergence de la sensation, 8, 21, 22, 124, 152, 161, 166, 306, 307
 – émotion impérieuse, 158, 293-294
 – état intentionnel, 161, 162
 – IMRf, 16, 23, 28, 129, 192-195, 204-207
 – intense, 189-190, 207.
 Solipsisme, 18, 324.
 Sommeil, 11, 23, 25, 26, 50, 56, 101-102, 152, 176, 226-229, 268, 269, 282, 320, 321, 322.
 Sommeil lent, 224, 256.
 Sommeil paradoxal (voir aussi *REM*, *Rapid Eye Movement*), 14, 102, 225, 228, 229, 235, 236, 252.
 Souris, 27, 80, 103, 104, 144, 257.
 Sperry, R., 16, 63, 70, 71, 73, 159.
 Steen, D., 291.
 Stellar, E., 79.
 Steriade, M., 224, 225.
 Stricker, E., 79, 170.
 Structures cérébrales primitives, 26, 61, 148, 149, 154, 159, 191, 199, 236.
 Structures neuronales (similitudes entre l'homme et l'animal), 18, 44, 53, 106, 320-321.

- Substance grise périaqueducale, 199, 200, 201, 202, 213, 214, 230, 231, 235, 239, 241, 275, 325.
- Suffocation, 213.
- Sutcliffe, A., 112.
- Syndrome « locked in », 164, 211, 212.
- Système de transmission noradrénergique, 252.
- Système limbique, 10, 81, 82, 90, 152-154, 159, 191, 192, 194, 195, 199, 200, 212, 214, 216, 219, 222, 240, 246, 312, 314, 317, 324, 325.
- Systèmes moteurs primordiaux, 158-164, 221, 237, 254, 255, 261, 275.
- Systèmes végétatifs, 23, 25, 157, 158, 208, 277, 283, 302, 307, 308, 325
– génétiquement déterminés, 26, 151, 152, 311.
- Tanaka, 68.
- Tataranni, P. A., 217.
- Tegmentum mésencéphalique, 213, 228, 229, 230, 236, 262, 325.
- Télocéphale, 61, 62, 90, 91, 94, 95, 96, 105, 106, 148, 152, 154, 173, 197, 225, 246, 261, 305, 306, 318, 319, 322, 323, 325.
- Téléostéens, 90, 96, 136, 170.
- Température, 22, 23, 35, 45, 97, 112, 113, 123, 148, 151, 156, 217, 222, 223, 233-235, 241, 279, 307, 314, 320, 321.
- Test de Turing, 9, 27, 85, 101, 103.
- Test de Wada, 69.
- Thalamus, 26, 46, 61, 99, 145, 153, 154, 186, 192, 193, 194, 196, 201, 210, 212, 214, 216, 219, 221, 222, 224-226, 228, 231, 233, 235, 239, 244, 246, 261, 262, 265, 268, 269, 271, 299, 314, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 325, 326.
- Thorpe, W. H., 59, 107.
- Thrasher, T., 182.
- Tinbergen, N., 78, 87, 107, 129, 285.
- Toit optique, 95, 147, 148.
- Tolstoï, L., 55.
- Tomographie par émission de positons (TEP), 61, 77, 185-208, 221, 222, 227, 232, 234, 235, 241, 242, 321, 325.
- Tononi, G., 140, 144, 145, 206, 265.
- Tortues, 99, 100, 101, 136, 171, 317.
- Toucher, 42, 45, 65, 219, 243, 280, 281, 301.
- Transition des reptiles aux mammifères, 145.
- Tristesse, 74, 238, 282, 290, 302, 304, 307
– neuro-imagerie de la, 240, 241, 242, 246-247.
- Tronc cérébral, 11, 24, 62, 93, 145, 153, 154, 158, 159, 161, 164, 166, 192, 200, 205, 210, 211, 212, 224, 228, 230, 242, 246, 261, 262, 264, 267, 281, 313, 323, 325, 326.
- Trotter, W. (sir), 258, 259.
- Trouble dépressif, 243, 246.
- Truite, 120, 220.
- Tutin, C., 114.
- Urine, 229-231.
- V1 aire visuelle, 58, 94, 326.
- Vacuole contractile, 170.
- Valeurs esthétiques et éthiques chez les animaux, 60.
- Van Swinderen, B., 102.
- Vanini, L., 53.
- Variations de température, 233-235.
- Vasopressine (rétention d'eau), 123, 168, 169, 208, 317.
- Ventilation à pression positive, 215.
- Vertébrés, 9, 10, 11, 26, 61, 62, 85, 86, 87, 90, 92, 101, 105-106, 132, 136, 137, 139, 145, 149, 153, 154, 170, 171, 173, 197, 198, 218, 219, 220, 221, 223, 263, 306, 314.
- Vincent, J.-D., 182.
- Vision, 23, 44, 58, 76, 82, 85, 95, 100, 142, 145, 205, 266, 298, 313, 320, 322
– chez les oiseaux, 95, 96
– des formes chez les rats et les oiseaux, 95, 96
– primatocentrique, 95.
- Vitalisme, 52, 108, 326.

- Vogel, P., 63.
Vogt, 194, 199, 236.
Volcan, 111, 112, 113, 130.
Volpe, B., 291.
- Walker, S., 16, 96, 99, 101, 105, 106.
Wall, P., 93.
Watson, D., 33, 47.
Watson, James, 17, 35.
Watson, John, 288.
Wiesel, T., 252.
Willemsen, A., 229.
- Woolf, V., 15.
Wolman, B., 289, 292.
Woodworth, R., 290.
- Young, J. Z., 32, 33, 57, 75, 80, 82, 83,
84, 85, 104, 111, 160, 221.
Young, P. T., 289, 290.
- Zaidel, D., 63, 66, 74.
Zaidel, E., 63.
Zeki, S., 58, 313.
Zotterman, Y., 77.

TABLE DES CRÉDITS

CHAPITRE II

Figure 1. Illustration de l'auteur.

CHAPITRE III

Figure 2. Dessin de M. McKinley.

Figure 3. A. Butler et W. Hodos, *Comparative Vertebrate Anatomy*, New York publishers, Wiley-Liss Inc., 1996, avec l'aimable autorisation de l'éditeur.

Figure 4. D'après le dessin de C. Trevarthen.

CHAPITRE IV

Tableau 1. G. L. Gabor Miklos, « The Evolution and Modification of Brains and Sensory Systems », *Daedalus*, printemps 1998, 127 : 2, p. 197-216. Ce tableau a été reproduit avec l'autorisation de *Daedalus*, la revue de l'Académie américaine des arts et des sciences.

Figure 5. J. Z. Young, *A Model of the Brain*, 1964, Clarendon Press, avec l'aimable autorisation d'Oxford University Press.

Figure 6. D'après F. K. Sanders et J. Z. Young, « Learning and Other Functions of the Higher Nervous Centres of Sepia », *Journal of Neurophysiology*, 1940, 3 : 501-525, avec l'aimable autorisation de l'*American Physiological Society*.

CHAPITRE V

Figures 7a et 7b. © Ian Redmond.

Tableau 2. Pour la lamproie, le requin, la truite brune, la truite de mer, la grenouille, l'iguane, le poulet et le cachalot, J. T. Fitzsimons, *The Physiology of Thirst and Sodium Appetite*, Cambridge University Press, 1979, extrait du tableau 3.2. Pour les autres animaux, D. Denton, Wynn, McDonald et Simon, *Acta Medica Scandinavica*, 1951, 140 : Supp. 261, 1-202.

Figure 8. D. Denton, « NaK Ratio of Sheep Parotid Saliva », *Journal of Physiology*, 1956 : 131, 510, fig. 1, avec l'aimable autorisation de l'éditeur.

CHAPITRE VI

Figure 9. D'après A. Butler et W. Hodos, *Comparative Vertebrate Anatomy*, New York, Wiley-Liss Inc., 1996, avec l'aimable autorisation de l'éditeur.

Figure 10. D'après A. Butler et W. Hodos, *Comparative Vertebrate Anatomy*, Wiley-Liss Inc., New York, 1996, avec l'aimable autorisation de l'éditeur.

CHAPITRE IX

Figure 11a. Illustration de l'auteur.

Figure 11b. Illustration de l'auteur.

Figure 11c. Illustration de l'auteur.

Figure 11d. Illustration de l'auteur.

Figure 11e. D'après J. Talairach, P. Tournoux, *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*, Georg Thieme Verlag, 1988.

Figure 12. Illustration de l'auteur.

Figure 13. Image du haut : résultats rapportés dans G. Egan *et al.*, « Neural Correlates of the Emergence of Consciousness of Thirst », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100 : 15241-15246, fig. 3. Image du milieu : D. Denton *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 96 : 2532-2537. Image du bas : D. Denton *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 96 : 5304-5309. Images reproduites avec l'aimable autorisation de PNAS USA. © 2005 National Academy of Sciences, USA.

Figure 14. D. Denton *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 53-5309, avec l'aimable autorisation de PNAS USA. © 2005 National Academy of Sciences, USA.

Figure 15. Illustration de l'auteur.

Figure 16. Illustration de l'auteur.

Figure 17. Illustration de l'auteur.

CHAPITRE X

Figure 18. S. Brannan *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98 : 2029-2034, avec l'autorisation de PNAS USA. © 2005 National Academy of Sciences, USA.

Figure 19. Image du haut : M. Liotti *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98 : 2035-2040, avec l'autorisation de PNAS USA. Image du milieu : L. M. Parsons *et al.*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98 : 2041-2046, avec l'autorisation de PNAS USA. © 2005 National Academy of Sciences, USA. Image du bas : R. B. Banzett *et al.*, *Journal of Neurophysiology*,

2002, 88 : 1500-1511, avec l'aimable autorisation de The American Physiological Society.

Figure 20. Image du haut : aimablement préparée par Tataranni et ses collaborateurs à partir des résultats publiés dans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 4569-4574. Images du bas : G. Tataranni et collaborateurs, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999, 96 : 4569-4574. © 2005 National Academy of Sciences, USA.

Figure 21. Illustration de l'auteur.

Figure 22. S. Kinomura, J. Larsson, G. Gulyas et P. Roland, « Activation by attention of the Human Reticular Formation and Thalamic Intralaminar Nuclei », *Science*, 1996, 271 : 512-515, reproduit avec l'autorisation de AAAS. © 2005 AAAS.

Figure 23. G. Holstege et collaborateurs, « A PET Study of the Brain », *Brain*, 1997, 120 : 111-121, fig. 6.

Figure 24. Illustration de l'auteur.

Figure 25. Voir M. Liotti *et al.*, « Brain Responses Associated with Consciousness of Breathlessness (Air Hunger) », *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 2001, 99 : 2035-2040, avec l'autorisation de PNAS USA. © 2005 National Academy of Sciences, USA.

Figure 26. A. Damasio et collaborateurs, *Nature Neuroscience*, 2000, 3 : 1049-1056, avec l'aimable autorisation d'A. Damasio.

Figure 27. A. Damasio et ses collaborateurs, *Nature Neuroscience*, 2000, 3 : 1049-1056, avec l'aimable autorisation d'A. Damasio.

CHAPITRE XI

Figure 28. J.-P. Changeux, *L'Homme de vérité*, Paris, Odile Jacob, 2002.

Figure 29. D'après J. Newman et B. J. Baars, *Concepts in neuroscience*, 1993, 4 : 255-290, avec l'aimable autorisation de B. Baars.

CHAPITRE XII

Figure 30. R. J. Zatorre et M. Jones Gotman, « Functional Imaging of the Chemical Senses », *Brain Mapping : The Systems*, Academic Press, 2000, fig. 1.

REMERCIEMENTS

Je voudrais exprimer toute ma gratitude à Jean-Pierre Changeux qui a si généreusement accepté d'écrire la préface de ce livre, et aussi aux amis et collaborateurs qui m'ont aimablement fait part de leurs commentaires sur certains chapitres spécifiques, particulièrement John Blair-West, James Fitzsimons de Cambridge, Don Watson de Melbourne, Peter Robb de Sydney et John McKenzie de Melbourne. Mes remerciements vont aussi à Jean-Pierre Changeux, Francis Crick, Roger Guillemin, Christof Koch, Peter Fox, Gary Egan, John McKenzie, Dame Miriam Rothschild et sir Andrew Huxley pour le temps qu'ils ont passé à discuter avec moi des questions abordées dans le présent ouvrage. Je suis aussi très reconnaissant envers Ann Butler et William Hodos pour les discussions que nous avons eues sur les structures mésencéphaliques et je suis particulièrement redevable à Ann Butler pour ses réflexions sur la question de la conscience de la douleur chez les poissons.

Je voudrais aussi remercier ceux de mes collaborateurs qui ont participé aux études de neuro-imagerie des émotions primordiales. Je citerai notamment Gary Egan, Peter Fox, Robert Shade, Lawrence Parsons, Jack Lancaster, Graeme Jackson, Steve Brannan, Mario Liotti, Michael McKinley, Robin McAllen, John Johnson, Frank Zamarripa et Michael Farrell. Gary Egan, Léonie Carabott, Tim Silk, Michael Farrell et Mariella McKinley, m'ont apporté leur aide généreuse pour les illustrations. Je dois également beaucoup à Leslie Walker pour m'avoir aidé à parcourir la littérature médicale et également pour avoir préparé une grande partie des figures. Je tiens aussi à remercier Sally Hood et Michael McKinley, pour m'avoir permis d'enregistrer des images de leur cerveau par résonance magnétique fonctionnelle.

Les études expérimentales menées à San Antonio, au Texas, à l'Institut Howard Florey de Melbourne, et à l'Institut d'imagerie cérébrale, de Melbourne également, ont pu être réalisées grâce au concours des fondations Robert J. Jr. et Helen C. Kleberg, G. Harld et Leila Y. Mathers, ainsi qu'à celui des fondations Brown et Search. Ma gratitude va aussi aux administrateurs de ces différentes fondations pour l'aide et le soutien qu'ils m'ont apportés. Je suis extrêmement reconnaissant envers sir Evelyn de Rothschild pour m'avoir généreusement accueilli dans le cadre serein de Lodsbridge Mill afin d'y écrire cet ouvrage, comme il l'a déjà fait pour mes deux livres précédents, *The Hunger for Salt* et *L'Émergence de la conscience*.

Je voudrais enfin faire part de toute ma gratitude à mon assistante, Eira Parry, pour le travail considérable qu'elle a patiemment fourni au cours des trois ou quatre dernières années.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

L'HYPOTHÈSE

CHAPITRE I. L' HYPOTHÈSE ET SON CONTEXTE	15
Objectif de la présente étude.....	20
Descriptif du champ de l'étude	27
CHAPITRE II. CONSCIENCE ET CONSCIENCE DE SOI.....	31
Bridgman et les concepts	35
Le concept de conscience de soi et sa définition opérationnelle.....	37
La conscience de soi chez les singes : reconnaissance de soi dans le miroir et effet de « cirque », miroirs déformants	38
Les chimpanzés et les miroirs déformants	40
Les dauphins	42
Les animaux et leur image corporelle	44
CHAPITRE III. LA NATURE DE LA CONSCIENCE : JOHN SEARLE, HOMER SMITH, VERNON MOUNTCASTLE ET ROGER SPERRY	49
John Searle	50
Homer Smith	52
Vernon Mountcastle	57
Roger Sperry et le « cerveau dédoublé »	63
Discussion avec sir John Eccles sur le dualisme.....	70

CHAPITRE IV. LA CONSCIENCE CHEZ LES ANIMAUX	75
Le comportement intentionnel à différents niveaux de l'arbre phylogénétique	76
<i>Les invertébrés</i>	80
<i>Les poissons</i>	90
<i>Débat autour du thème de la conscience chez les poissons</i>	92
<i>Reptiles</i>	97
<i>Cycle veille-sommeil</i>	101
<i>Les oiseaux</i>	102
<i>Les mammifères</i>	103
<i>Aperçu général de certains aspects de l'évolution du cerveau des vertébrés et des processus cognitifs</i>	105
Éthologie ou étude comparée du comportement animal (distinction entre la recherche de récompense et la poursuite d'un objectif biologique)	106
 CHAPITRE V. L'APPÉTIT POUR LE SALÉ ET L'ESPRIT-INTENTION CHEZ LES ÉLÉPHANTS MINEURS DE SEL	111
Le mont Elgon au Kenya	111
La formation des grottes du mont Elgon	112
Comportement des éléphants à l'intérieur des grottes	115
Pourquoi les éléphants manquent-ils de sel et pour quelles raisons le recherchent-ils ?	117
L'histoire évolutive de la colonisation des écosystèmes planétaires appauvris en sel et/ou en eau. La régulation des fluides corporels et l'émergence de l'intention	119
L'océan primordial	120
La soif	122
L'appétit spécifique pour le sel	123
Vérification de la carence en sodium chez les animaux sauvages	125
Autre hypothèse relative au comportement des éléphants	129

DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE VI. LA PHYLOGÉNIE ET L'ÉMERGENCE DE LA CONSCIENCE PRIMAIRE – LA THÉORIE D'EDELMAN	135
L'arbre phylogénétique	135
La théorie d'Edelman sur l'émergence de la conscience primaire : le développement du cerveau	140
Parallèle avec la formation des anticorps	142
L'émergence de la conscience primaire	143

CHAPITRE VII. L'ORIGINE DE LA CONSCIENCE PRIMAIRE : LA THÉORIE DES INTÉROCEPTEURS.....	151
Théorie des intérocepteurs	151
Le système limbique	152
Connexions neuronales génétiquement programmées.....	155
Les instincts	156
Instinct et émotion	157
Le système moteur primitif, le sentiment de soi et l'image corporelle..	158
CHAPITRE VIII. PHYSIOLOGIE D'UNE ÉMOTION PRIMORDIALE : LA SOIF...	165
À propos de la soif... ..	165
Les mécanismes qui engendrent la soif	166
Modifications de la pression osmotique et du taux de sodium sanguin ..	167
Localisation des détecteurs de changement de la pression osmotique.	168
La soif et le comportement dipsique au cours de l'évolution	169
<i>Les animaux aquatiques</i>	170
<i>Les reptiles et les oiseaux</i>	171
<i>Les migrations diadromes</i>	172
<i>Les mammifères</i>	174
Réflexions médicales sur la soif.....	176
La théorie de la bouche sèche dans la genèse de la soif	177
Gratification rapide de l'envie de boire.....	179
CHAPITRE IX. NEURO-IMAGERIE DE LA SOIF EN TOMOGRAPHIE PAR ÉMISSION DE POSITONS	185
Plan expérimental de l'étude.....	185
Le protocole expérimental	189
Résultats de l'imagerie vingt-cinq à trente minutes après l'injection du soluté chloruré sodique	191
Images recueillies au paroxysme de la soif	192
Humidification de la bouche	195
Étanchement de la soif.....	196
L'imagerie de la soif par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)...	204
CHAPITRE X. NEURO-IMAGERIE DES ÉMOTIONS PRIMORDIALES ET DES ÉMOTIONS SECONDAIRES DÉCLENCHÉES PAR LES RÉCEPTEURS À DISTANCE.....	209
La respiration	209
Neuro-imagerie de la respiration	212
Action simultanée de la forte concentration en gaz carbonique et de l'essoufflement	213
Le besoin d'air ou la difficulté respiratoire.....	214
Structures cérébrales fréquemment impliquées dans les émotions primordiales	217

La faim	217
La douleur	218
Le thalamus et l'état de veille	224
Le sommeil	226
L'envie d'uriner et la miction.....	229
L'orgasme sexuel et l'éjaculation.....	232
Le contrôle de la température corporelle	233
La circonvolution cingulaire antérieure et l'émotion primordiale	235
Rappel électif des états émotionnels à la conscience : organisation hiérarchique	237
La neuro-imagerie des principales émotions secondaires : perception situationnelle induite par les récepteurs à distance	240
La colère	244
La peur	244
La joie	245
La tristesse	246

TROISIÈME PARTIE

COGNITION D'ORDRE SUPÉRIEUR ET ÉMOTION

CHAPITRE XI. LA CONSCIENCE D'ORDRE SUPÉRIEUR : ORGANISATION ANATOMIQUE ET FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES SOUS-JACENTES	251
Vernon Mountcastle	251
Jean-Pierre Changeux et l'espace de travail global	253
Bernard Baars	257
L'hypothèse du liage	266
L'anesthésie.....	267
Les qualia.....	269
CHAPITRE XII. LA BIOLOGIE DES ÉMOTIONS.....	273
Définition	274
Un élément central de la théorie d'Antonio Damasio.....	275
Les définitions du dictionnaire.....	277
La sensation	281
La théorie de Jaak Panksepp sur les émotions	281
Le rationnel et l'émotion – suppression de l'émotion par un acte de volonté.....	293
Rappel électif d'une émotion à la conscience.....	295
<i>L'ouïe</i>	295
<i>La vue</i>	296
<i>L'odorat</i>	296
<i>Le goût</i>	299

TABLE DES MATIÈRES	363
Quelques réflexions supplémentaires sur l'analyse de l'émotion – Le point de vue d'Antonio Damasio	300
En résumé	306
CONCLUSION.....	311
GLOSSAIRE	317
BIBLIOGRAPHIE	327
INDEX.....	339
TABLE DES CRÉDITS	353
REMERCIEMENTS.....	357

CET OUVRAGE
A ÉTÉ TRANSCODÉ
PAR L'IMPRIMERIE FLOCH
À MAYENNE

Achevé d'imprimer en octobre 2005
dans les ateliers de Normandie Roto Impression s.a.s.
61250 Lonrai
N° d'édition : FU029201.
N° d'impression : 05-2827.
D.L. : novembre 2005.
(Imprimé en France)

LES ÉMOTIONS PRIMORDIALES ET L'ÉVEIL DE LA CONSCIENCE

DEREK DENTON

Professeur à l'université de Melbourne (Australie), fondateur de l'Institut de physiologie expérimentale et de médecine Howard Florey, Derek Denton est mondialement connu pour ses travaux en biologie animale et membre de plusieurs académies internationales. Il est l'auteur de nombreuses publications et d'ouvrages, dont L'Émergence de la conscience : de l'animal à l'homme (Flammarion, coll. « Champs », 1998).

Sur un thème qui ne cesse de faire débat, les origines et la nature de la conscience, Derek Denton, spécialiste de l'instinct animal et de la physiologie, apporte un éclairage radicalement nouveau : la conscience apparaît avec les « émotions primordiales » – la soif, la faim, le besoin d'air ou la sensation d'étouffement, le désir sexuel, la douleur, etc. –, des émotions qui indiquent à l'organisme que son existence est en jeu, s'imposent à lui et le contraignent à agir. Ces premiers signes de la conscience se seraient manifestés très tôt au cours de l'évolution, jouant un rôle majeur pour la survie.

Conjuguant les derniers apports de la physiologie, de la biologie de la conscience, des neurosciences et les travaux d'imagerie cérébrale, Derek Denton montre que ces émotions primordiales sont déclenchées par l'action de récepteurs internes, ou « intérocepteurs », situés dans les régions inférieures du cerveau, qui perçoivent dans la composition du sang ou le système végétatif une modification présentant un risque pour l'organisme – ainsi une montée rapide de sodium dans le sang provoque-t-elle la soif. Il élabore sa théorie en s'appuyant sur les études de comportement de nombreux animaux, du chimpanzé et de ses modes de reconnaissance dans un miroir à l'exemple saisissant des éléphants qui vont régulièrement se ravitailler en sel sur le mont Elgon, au Kenya.

Cette conception se démarque nettement de celles de ses contemporains, notamment de Gerald Edelman : pour Derek Denton, c'est l'émotion qui serait à l'origine de la conscience, et ce dès les premiers stades de la vie animale. Discutant les thèses d'Antonio Damasio, l'auteur considère aussi que ces émotions primordiales jouent un rôle central dans les états de conscience – de la soif jusqu'au sentiment amoureux ou à l'émotion ressentie devant une œuvre d'art. Et qu'elles seraient donc au fondement de la diversité des sentiments et des émotions proprement humains.

FU 0292-05-XI
Prix France : 23 €



9 782082 102926

www.editions.flammarion.com

N.B.S.

Flammarion

Couverture :
Atelier Michel Bouvet

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