

La Lettre des Neurosciences



La Lettre - Automne / Hiver 2022

Vol. 63 No 1 (2022) | Publié le 13 décembre 2022

Sommaire

HISTOIRE DES NEUROSCIENCES



Cœur, cerveau et nerfs dans les théories explicatives antiques et médiévales des mouvements...

Par Laetitia Loviconi

[Voir l'article](#)

DOSSIER



Polysémie et polyphonie de la conscience (2ème partie)

Par Francis Eustache, Carine Cleren et Yves Tillet

[Lire le dossier](#)

TRIBUNE LIBRE - QUESTION D'ACTUALITÉ



Prendre des responsabilités éditoriales fait partie de nos missions

Par Erwan Bezard

[Voir l'article](#)

LECTURE ALFRED FESSARD



On the neural origin of attachment and sociality

Par Paolo Bertolomeo

[Voir l'article](#)

SEMAINE DU CERVEAU

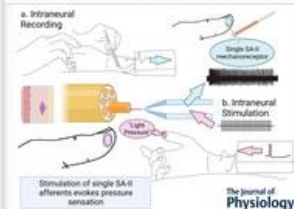


Edition 2022 : un retour timide du public

Par Isabelle Dusart, Laurence Lanfumey

[Voir l'article](#)

NOUVEAUTÉS EN NEUROSCIENCES



Ressentir le toucher sans être touché

Par Rochelle Akerley, Roger Watkins, Mariama Dione

[Voir l'article](#)

Edito

La Lettre évolue. Vous avez sous les yeux, j'allais dire dans la main, la nouvelle présentation de la Lettre, entièrement dématérialisée, mais dans laquelle vous retrouverez les rubriques habituelles. La Lettre s'adapte ainsi à l'évolution de l'édition scientifique et adopte les standards de nos revues favorites. Chaque article sera accessible indépendamment du reste de la Lettre, et cette évolution devrait s'accompagner d'une meilleure visibilité et augmenter notre lectorat. Mais que les nostalgiques de l'ancienne formule se rassurent, nous allons garder la possibilité de télécharger l'ensemble du contenu de chaque numéro dans un seul fichier pdf imprimable (il y a aussi des nostalgiques du papier, j'en suis). Merci au secrétariat de la Société des Neurosciences pour son aide indispensable pour la mise en place de site web de la Lettre.



YVES TILLET

Vous retrouverez dans ce numéro le second volet du dossier sur la conscience que nous n'avons pas fini d'explorer. Dans cette seconde partie vous lirez comment notre état de conscience se retrouve fortement modifié dans les situations de mort imminente et les expériences de sortie de corps. Vous lirez également, que d'autres modifications de la conscience, telles que l'hypnose ou la méditation ont des applications cliniques, par exemple dans le traitement du ressenti de la douleur ou certaines psychoses. Vous apprendrez enfin, avec les tous récents résultats de l'équipe de B Jarraya, que la stimulation du thalamus permet de restaurer la conscience chez des primates profondément anesthésiés, une observation qui permet d'envisager de futurs essais cliniques chez les patients souffrant de troubles chroniques de la conscience.

Ce second volet aborde aussi la conscience chez les animaux des plus simples tels que les insectes aux plus complexes comme les primates. Les résultats des recherches menées dans ces domaines ont des conséquences importantes sur la manière dont nous considérons les animaux et dont nous les utilisons dans les élevages, que ce soit pour notre alimentation, pour la recherche et l'industrie dans les laboratoires, ou pour nos loisirs. Les connaissances acquises dans ce

domaine ont permis de mettre en place une réglementation et une législation adaptée à la protection animale dans ces différents secteurs. Malgré cela, l'utilisation des animaux dans le cadre de la recherche scientifique reste un sujet sensible. Vous découvrirez également que de nombreuses espèces ont conscience d'elles-mêmes, qu'elles ont la capacité de faire des voyages mentaux dans le temps, une capacité que l'on a longtemps crue réservée aux humains. Après lecture de ce dossier qui contient bien d'autres choses encore, peut-être aurez-vous un autre regard sur vos animaux favoris, au laboratoire ou à la maison !

Dans cette Lettre, l'histoire des neurosciences nous transporte dans l'antiquité et au Moyen Age sous la plume de Laetitia Loviconi qui nous invite à découvrir les théories d'alors sur l'explication des mouvements volontaires. Elle présente l'évolution des théories depuis Aristote qui considère que c'est le cœur qui est à l'origine de nos mouvements et qui reçoit les informations de notre environnement jusqu'à celle de Galien qui replace le cerveau au centre de ces régulations en s'appuyant notamment sur les travaux d'anatomie entrepris à l'École d'Alexandrie au III^{ème} siècle avant J. C. Je vous invite à découvrir cette histoire passionnante sans attendre.

Dans les Nouveautés en Neurosciences, nous revenons sur l'importance du codage neuronal du toucher qui a valu le prix Nobel de physiologie ou médecine 2021 aux chercheurs Ardem Patapoutian et David Julius. Dans leur article Rochelle Ackerley, Roger Watkins et Mariama Dione nous font partager leurs dernières découvertes sur la transmission du signal qui chemine de ces récepteurs vers le système nerveux central et comment ces résultats peuvent contribuer à l'innovation prothétique, à la mise au point de nouvelle prothèse de bras ou de jambes pour remplacer les membres chez les personnes ayant subi une amputation. Ces prothèses de nouvelle génération redonne une sensibilité extraordinaire et « deviennent des robots intelligents connectés à la musculature restante voire aux nerfs par chirurgie ». Un bel exemple de recherche translationnelle en plein développement.

Dans la Tribune Libre, Erwan Bézard nous rappelle l'importance de l'édition scientifique dans la recherche et la place que nous devons y tenir. Il se fait le porte-parole de douze d'éditeurs en chefs français de revue internationale de neurosciences pour attirer notre attention sur la baisse de notre implication dans les comités éditoriaux. Cette activité, la diffusion de nos résultats, fait pourtant partie intégrante de notre mission de chercheur et ne doit pas être négligée. Erwan Bézard nous livre une analyse tout à fait percutante de l'impact de cette situation notamment sur la qualité rédactionnelle et la visibilité de nos travaux ainsi que sur les taux de succès aux appels d'offres

internationaux. Autant de bonnes raisons pour s'impliquer dans ces comités, et au-delà, pour s'enrichir de nouvelles découvertes.

Isabelle Dusart et Laurence Lanfumey font un rapide bilan de l'édition 2022 de la Semaine du Cerveau qui est repartie timidement après la pandémie. C'est l'occasion de vous rappeler que c'est maintenant le bon moment pour vous investir dans l'édition 2023 et porter auprès du public vos derniers résultats et votre enthousiasme pour les neurosciences. Comme pour l'édition scientifique, cette forme de diffusion du savoir fait partie de nos missions, c'est aussi une expérience enrichissante et gratifiante qui montre combien le public est intéressé par nos travaux.

N'oubliez pas que 2023 sera l'année du colloque biennal où les neurosciences se donnent rendez-vous à Lyon, j'espère vous y retrouver nombreux.

J'espère que vous aurez plaisir à lire cette Lettre sous sa nouvelle forme. Nous restons à l'écoute de vos commentaires en vous rappelant aussi que cette Lettre est aussi la vôtre, n'hésitez pas à nous soumettre des articles. Je terminerai en vous souhaitant de belles fêtes de fin d'années et une très bonne année 2023, en neurosciences bien sûr mais aussi pour tous vos projets.

Cœur, cerveau et nerfs dans les théories explicatives antiques et médiévales des mouvements volontaires

LAETITIA LOVICONI

École pratique des hautes études, Section des sciences historiques et philologiques, équipe Saprat

Dès l'Antiquité, les animaux ont souvent été distingués des végétaux par leur aptitude à se mouvoir par eux-mêmes. Aujourd'hui un consensus scientifique existe quant au rôle central du cerveau et de nerfs moteurs dans la réalisation des mouvements volontaires, mais quelles théories explicatives ont été développées au cours de l'Antiquité et du Moyen Âge ?

Au cours de l'Antiquité, l'exploration du vivant dans ses aspects anatomiques et physiologiques a intéressé tant certains philosophes que des médecins. Dans le cadre de la philosophie naturelle, incluant la science aujourd'hui nommée biologie, Aristote (384-322 av. J.-C.) s'est ainsi distingué par son intérêt marqué pour l'étude des animaux, du point de vue de l'anatomie comparée, de la physiologie et de l'éthologie. Il est notamment l'auteur des traités *Parties des animaux*, *Histoire des animaux*, *Génération des animaux*, *Du mouvement des animaux*. De nombreux médecins antiques ont également attaché une importance remarquable à la réalisation de dissections voire de vivisections animales afin de mieux connaître l'anatomie et le fonctionnement du corps humain. Parmi ceux-ci, Hérophile de Chalcédoine et Érasistrate de Céos (IV^e-III^e siècle avant J.-C.), rattachés à l'École d'Alexandrie, ont contribué à une distinction des systèmes nerveux, artériels, veineux et à une meilleure connaissance des structures encéphaliques. Près de 500 ans plus tard, Galien de Pergame (ca 129-216) a repris, prolongé et élargi certaines de leurs explorations anatomo-physiologiques et en a rendu compte dans plusieurs œuvres dont *Utilité des parties*, *Des dogmes d'Hippocrate et de Platon*, *Utilité de la respiration*, *Utilité*

du pouls, *Mouvement des muscles*, *Des facultés naturelles*, *De la formation du fœtus*.

Nous nous proposons de comparer la façon dont Aristote et Galien ont rendu compte des mouvements corporels, et plus particulièrement des mouvements qui peuvent être rattachés à ceux aujourd'hui qualifiés de « volontaires », une question anatomo-physiologique à laquelle tous deux se sont intéressés. En effet, parmi les mouvements corporels, entendus comme mouvements locaux ou déplacements du corps ou de certaines de ses parties, certains se manifestent extérieurement (marche ou course déplaçant tout le corps, mouvements limités aux jambes, aux bras, à la tête), alors que d'autres sont intérieurs et ne peuvent se découvrir qu'indirectement (par exemple par le soulèvement de la poitrine, par le pouls, par une imagerie exploratoire). Selon les connaissances scientifiques actuelles, les mouvements locaux peuvent être distingués en mouvements volontaires et mouvements involontaires, les premiers ayant pour centre nerveux le cerveau et engageant une forme de processus décisionnel, les seconds ayant pour centre nerveux la moelle épinière et s'effectuant sans délibération, de façon stéréotypée dans le cas des réflexes. S'il est aujourd'hui établi que les mouvements volontaires obéissent à un processus

cérébral et requièrent des informations efférentes véhiculées par des nerfs jusqu'à la partie corporelle devant être mue, on peut se demander quels rôles Aristote et Galien ont donnés au cerveau et aux nerfs dans l'accomplissement des mouvements volontaires, et comment se sont positionnés les auteurs médiévaux à l'égard de leurs théories respectives.

La doctrine du mouvement volontaire chez Aristote et chez Galien : du cœur et des neurâ au cerveau et aux nerfs

Aristote et la théorie cardiocentriste

Dans son *Des mouvements des animaux*, Aristote (1) évoque différentes catégories de mouvements au rang desquels des mouvements de déplacement « selon le gré de l'animal », « contre le gré de l'animal » et « indépendant du gré de l'animal ». Selon Aristote, les premiers, qualifiés en latin de « volontaires » ou « appétitifs » par les auteurs médiévaux, participent à la locomotion des animaux et leur principe (centre de commande) corporel est le cœur. Aristote base cette affirmation d'un principe moteur cardiaque sur plusieurs arguments. Il considère notamment que le mouvement animal pouvant se faire à droite ou à gauche, vers le haut ou vers le bas, vers l'avant ou l'arrière, le principe moteur doit être situé au centre de l'animal, centre qui est dans un égal rapport à l'égard des sens opposés. De plus, comme on va le détailler, selon Aristote, la mise en mouvement volontaire de l'animal succède à une perception sensorielle et requiert des variations de chaleur. Or, Aristote juge que le cœur est le principe corporel de la sensibilité ainsi que le siège de la chaleur innée. Par ces caractéristiques ainsi que par sa position centrale, il est ainsi démontré que le cœur est le principe corporel des mouvements, notamment des mouvements de locomotion par lesquels l'animal est mû tout entier selon son gré. De tels mouvements se font en réponse à un objet de désir dont le caractère plaisant ou déplaisant est connu grâce à une faculté de jugement (imagination agissant après que l'objet a été perçu par les sens, ou intellect prenant pour objet de pensée cet objet de désir). Après jugement du caractère plaisant ou déplaisant, entre ensuite en jeu un appétit (désir, volonté) qui va incliner l'animal respectivement à se déplacer vers l'objet ou à s'en éloigner. D'après Aristote, le cœur est le principe de la sensibilité et de l'appétit, le lieu où ces facultés se localisent. Quand l'appétit est déclenché, le cœur, également principe corporel de la motricité, envoie une certaine chaleur qui siège en lui ainsi qu'une substance très ténue appelée *pneuma* (en latin *spiritus*) vers les membres qui vont être mis en mouvement à leur arrivée, en particulier grâce aux phénomènes de

dilatation et de constriction consécutifs respectivement à l'arrivée et au retrait de la chaleur d'origine cardiaque. Aristote distingue des structures qu'il désigne sous le terme de *neurâ* qui prennent naissance au niveau du cœur et parviennent aux différentes parties corporelles. Ces *neurâ* désignent toute structure mince et allongée, indistinctement nerfs, tendons, ligaments car c'est seulement à partir d'Hérophile de Chalcédoine que sont distingués les nerfs à l'égard des tendons et ligaments. Les variations de chaleur cardiaque relâchent ou tendent les *neurâ* nés dans le cœur, ce qui ferait bouger les os et les membres qui y sont rattachés. Dans l'œuvre d'Aristote (2), le cerveau n'est donc pas évoqué dans la réalisation des mouvements corporels. Au contraire il a un rôle éminent dans le processus de refroidissement corporel et le sommeil.

Galien et la théorie encéphalocentriste

Plusieurs œuvres du médecin Galien (3, 4) (ca 129-216) présentent une conception bien distincte des mouvements « volontaires », mais il convient d'abord de noter que, derrière ce terme, Galien entend une réalité bien distincte de l'acception scientifique actuelle. Dans *Utilité des parties* ou dans *Du mouvement des muscles* par exemple, la circonscription des mouvements volontaires fournie par Galien est d'ordre anatomique et se base sur l'implication de nerfs et de muscles. Se plaçant dans la continuité des travaux anatomiques (dissection et vivisection) entrepris à l'École d'Alexandrie au III^e siècle avant J.-C (5), Galien considère que sont volontaires les mouvements qui s'effectuent en ayant pour principe corporel le cerveau et, comme instruments corporels, les nerfs issus de ce dernier et les muscles, conjointement avec les tendons et articulations (6). Galien postule que l'âme considérée dans son acception restreinte de principe directeur (*hégemonikon*) se localise dans le cerveau et est notamment responsable de la sensation, de la mémoire, de la raison et des mouvements volontaires. Il s'oppose ainsi au cardiocentrisme aristotélicien mais aussi stoïcien qui faisait du cœur le principe de toutes les activités corporelles y compris les mouvements « volontaires ». Dans *Du mouvement des muscles*, Galien affirme également l'équivalence des expressions « avec préméditation », « intentionnellement » et « volontairement » pour qualifier les mouvements musculaires dépendant des nerfs et d'un principe cérébral. Il parle aussi parfois de mouvements « suivant une impulsion » d'origine interne. Néanmoins, au gré de ses investigations anatomo-physiologiques, Galien devint conscient des limites explicatives de sa théorie. Par exemple, il ne distinguait aucun muscle susceptible d'expliquer l'existence des mouvements volontaires

d'extrusion de la langue hors de la bouche, ni ne distinguait de nerfs ou de muscles au niveau de l'estomac susceptibles d'expliquer que certaines personnes peuvent se faire vomir volontairement. Il dût ainsi proposer des modèles explicatifs complémentaires pour certains mouvements corporels dans son opuscule *Des mouvements obscurs*. De plus, il faut souligner que, selon les conceptions de Galien, le caractère volontaire ne sous-entend pas toujours un processus délibératif saisissable : ainsi considère-t-il que le mouvement respiratoire peut être qualifié de « volontaire » dans la mesure où il a démontré que ce mouvement s'effectue grâce au muscle du diaphragme et que les nerfs encéphaliques (7) (on sait aujourd'hui qu'ils proviennent du centre bulbaire respiratoire) et parvenant au diaphragme doivent être intacts pour que s'effectuent les mouvements respiratoires. Peu importe que la respiration se poursuive pendant notre sommeil : le caractère volontaire ne requiert pas chez Galien un processus délibératif, une décision requérant un état de veille. Sans que nous en ayons la connaissance, sans que soit nécessaire une délibération saisissable, l'âme siégeant dans le cerveau continuerait son activité durant le sommeil et permettrait notamment que se poursuivent volontairement les mouvements respiratoires.

Philosophes et médecins médiévaux face aux discordances des théories antiques du mouvement volontaire

Au cours du Moyen Âge, la diffusion des écrits aristotéliens et galéniques, leur examen et le développement d'une réflexion physiologique approfondie se déroulèrent d'abord dans le monde arabe grâce à des traductions en arabe établies directement depuis le grec ou indirectement à travers le syriaque, à partir du IX^e siècle surtout (8). Dans les œuvres médicales arabes, la théorie prédominante mais non pas exclusive est celle de Galien (Figure 1).

Ainsi, Ali ibn Abbas al-Majusi (ca 930- ca 994) affirme dans son *Kitab al-Maliki (Livre royal)* que l'âme, qui est incorporelle, demeure dans le cerveau et que, par son instrument corporel, le *pneuma*, se réalisent la sensibilité et le mouvement volontaire. Au contraire, si le philosophe et médecin Avicenne (980- 1037) adopta les conceptions d'Aristote dans ses écrits philosophiques, il exposa à la fois le point de vue cardiocentrique d'Aristote et le point de vue encéphalocentrique de Galien dans son œuvre médicale majeure, le *Qanûn fi al-Tibb (Canon de la médecine)*. Dans cette œuvre, il affirme que l'opinion du philosophe serait plus conforme à la vérité des choses, celle du médecin à leur saisie sensorielle et à leur apparence. Néanmoins, dans la

perspective médicale, la connaissance des choses « selon leur apparence » serait suffisante au succès opératoire en termes de diagnostic, pronostic et thérapeutique. C'est pourquoi dans la subdivision consacrée à la faculté motrice volontaire, Avicenne affirme que cette dernière est celle qui permet de contracter et relâcher les tendons grâce auxquels sont mues les parties corporelles et les articulations, sous l'effet de la dilatation et de la flexion. Il indique également que cette faculté pénètre dans ces parties corporelles grâce aux nerfs en continuité avec les muscles et que le mouvement volontaire ne s'accomplit dans un membre que s'il reçoit du cerveau et par l'intermédiaire des nerfs la faculté motrice. Au contraire, Averroès (1126- 1198), à la fois philosophe et médecin comme Avicenne, n'a accordé aucun crédit aux théories de Galien dans son œuvre médicale *Kitab al-kulliyat fil-tibb* ou *Colliget* (9). Le muscle serait bel et bien impliqué dans le mouvement volontaire (du moins chez les animaux qui effectuent de tels mouvements), cependant les médecins auraient une opinion inexacte quand ils soutiennent que le mouvement du muscle se produit



Figure 1– Représentation schématique de l'organisation nerveuse et de la liaison à la moelle épinière (manuscrit datant d'environ 1165 : Munich, Bayerische Staatsbibliothek, Clm 13002, folio 3r).

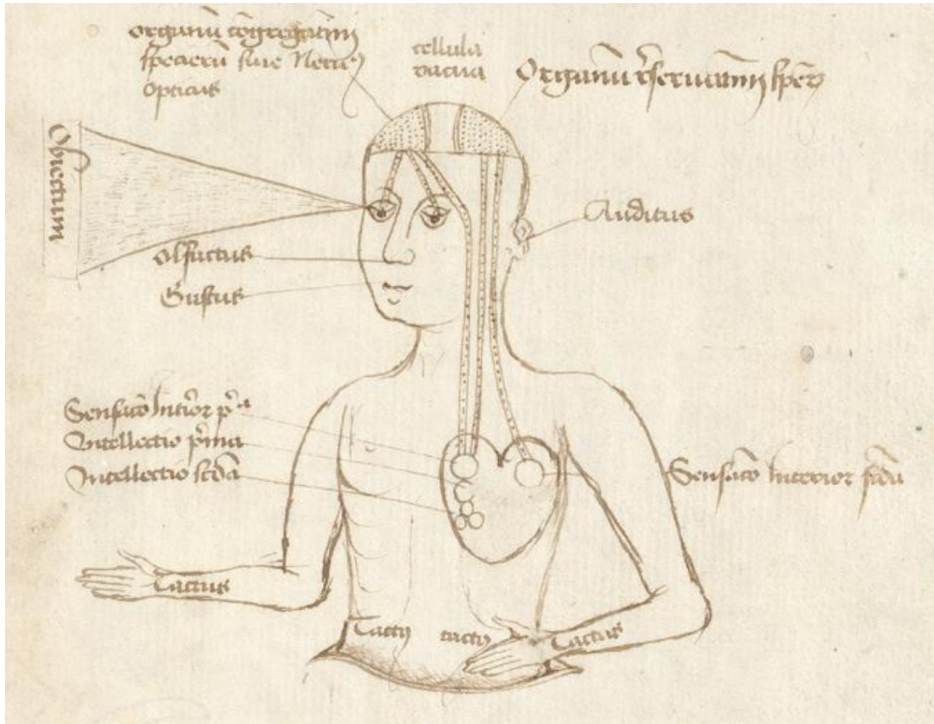


Figure 2 – Représentation de l'implication du cœur et du cerveau dans la perception sensorielle (manuscrit datant du XVe siècle, comportant les questions sur la Physique d'Aristote par Martin von Weissenburg : manuscrit Cod. Aug. pap. 145, folio 1a). Le cœur y est représenté comme organe principal de la sensibilité recevant les différentes informations sensorielles et au niveau duquel différentes formes de cognition (cogitatio prima, cogitatio secunda). Intervendrait ensuite le cerveau au niveau duquel se réalisent des formes plus déterminées de cognition dans des « cellules » (cellulae) du cerveau.

l'embryon, est nécessairement le « premier moteur ». En outre, les deux composantes de tout mouvement animal, à savoir la dilatation et la constriction ou contraction, se retrouvent dans la

grâce au nerf. Ce ne serait pas les nerfs mais une chaleur naturelle qui permettrait le mouvement des muscles et des parties qui en sont pourvues. En effet, rappelle Averroès, quand les membres sont refroidis, ils sont privés de leur mobilité. De plus les nerfs, considérés comme de qualité froide, sont impropres à fournir aux muscles le mouvement. Cette chaleur assurant le mouvement volontaire serait d'origine cardiaque et non pas envoyé par le cerveau à travers les nerfs, de sorte que la faculté volontaire première serait dans le cœur.

Ces différentes théories du mouvement volontaire développées par Aristote, Galien et certains savants médiévaux arabes furent portées à la connaissance des philosophes et des médecins médiévaux de l'Occident latin à partir du XI^e siècle (10, 11). Les philosophes s'intéressant aux traités sur les animaux rédigés par Aristote (12) adoptèrent le point de vue cardiocentrique de ce dernier, mais sans nécessairement rejeter l'idée d'une intervention du cerveau et le rôle médiateur des nerfs (Figure 2). Tel est notamment le cas d'Albert le Grand (ca 1200- 1280) qui, dans son *De motibus animalium*, énumère et détaille longuement les arguments des partisans de Galien et de Platon, également favorable à une conception cérébrocentrée du mouvement volontaire, avant d'en montrer les insuffisances, en rappelant que selon les Péripatéticiens, Avicenne et Averroès, c'est au niveau du cœur, non de la tête, que réside le principe corporel des opérations corporelles et notamment des mouvements locaux. Entre autres arguments à l'appui de sa démonstration, Albert le Grand avance le fait que le cœur, premier organe formé mais également premier organe mû dans

la diastole et la systole cardiaques. Quant aux nerfs, Albert affirme dans son *De animalibus* que le cœur serait l'origine des nerfs en tant qu'origine première et du point de vue des facultés dont ils disposent, le cerveau étant seulement leur origine corporelle seconde et immédiate. Parmi les médecins occidentaux des XIII^e-XV^e siècles, on trouve trace des critiques d'Averroès à l'égard de Galien quant au rôle moteur des nerfs, mais il semble que tous adoptent au contraire l'idée d'un rôle éminent des nerfs dans la réalisation des mouvements, dans la mesure où leur est reconnue la fonction de véhiculer cette substance tenue nommée *pneuma*, dans sa variante motrice, c'est-à-dire propre à assurer le mouvement de la partie qui le reçoit. En revanche, il apparaît une diversité d'opinions concernant l'origine des nerfs à travers laquelle se joue l'attribution du statut de principe de la faculté motrice soit au cœur soit au cerveau. Dans de nombreux écrits médicaux scholastiques, les auteurs adoptent, comme Avicenne ou Albert le Grand, une conception tendant à laisser place à la fois au cœur et au cerveau dans la réalisation des mouvements volontaires et/ou dans la question de la naissance des nerfs, sur la base d'une différenciation d'un « principe radical » et d'un « principe secondaire », d'un principe selon la « vérité » (c'est-à-dire selon la réalité), et d'un principe apparent. D'après le médecin Taddeo Alderotti (ca 1210- 1295), contemporain d'Albert le Grand, les nerfs proviendraient du cœur de façon absolue et selon la « vérité », mais ce serait seulement en parvenant au cerveau qu'ils deviendraient parfaitement aptes à procurer la motricité aux parties corporelles vers lesquelles ils se dirigent après ce « relais » cérébral. Ce nuancement est aussi apporté

par les œuvres scholastiques de nombreux médecins. À titre d'exemple, Pietro Torrigiano (m. ca 1320) considère le cœur comme origine des nerfs et principe du mouvement à l'égard du cerveau, ce dernier comme principe du mouvement à l'égard des autres parties corporelles, dans la mesure où le *pneuma* véhiculant la faculté motrice ne deviendrait complètement approprié à sa fonction qu'en recevant une certaine disposition dans le cerveau (13).

Néanmoins, dans des œuvres ayant également de longues discussions à caractère spéculatif, certains médecins tels que Jacques de Forli (ca 1360- 1414) et Ugo Benzi (1376- 1439) ont critiqué la distinction entre origine secondaire et matérielle (cerveau) et origine radicale et virtuelle (cœur) des nerfs, ou se sont contentés d'exposer des arguments en faveur de chacune des conceptions, cardiocentrée ou céphalocentrée, sans trancher en faveur de l'une d'entre elles. Dans son *Conciliator controversarium [...] inter philosophos et medicos*, qui, comme son nom l'indique tend entre autres à examiner et résoudre les controverses entre philosophes et médecins, Pietro d'Abano (ca 1250-1316) a largement développé les arguments en faveur de chacun des deux conceptions, cardiocentrique et encéphalocentrique. Dans le cadre de l'examen de l'origine corporelle des nerfs, la dépendance des mouvements volontaires à l'égard du cerveau à travers la médiation des nerfs est appuyée par des citations d'autorités nombreuses, mentionnant que la faculté qui meut volontairement les membres provient du cerveau et de la moelle épinière à travers les nerfs qui en sont issus. Pietro d'Abano semble en désaccord avec les attaques d'Averroès contre Galien concernant la qualité nécessaire attribuée aux nerfs par ce dernier pour la réalisation de mouvements volontaires : c'est à tort qu'Averroès aurait attaqué Galien car les muscles ne manifesteraient une faculté motrice que grâce aux nerfs et au cerveau par lequel ils sont mus volontairement. Jacques Despars (ca 1380-1458), auteur d'un commentaire au *Canon* d'Avicenne, critique plus fermement encore l'opinion d'Averroès (14). Il réfute l'idée de ce dernier selon laquelle c'est la chaleur naturelle issue du cœur, et non la faculté motrice transmise par les nerfs, qui met en mouvement les muscles. De plus, il n'ignore pas les différentes opinions concernant l'origine corporelle des nerfs, mais se positionnant explicitement comme médecin, il affirme que tout nerf prend naissance de façon médiate ou immédiate au niveau du cerveau ou de la moelle épinière. C'est bel et bien cette seule origine qui doit être prise en compte par le praticien (Figure 3). Il en est de même dans les œuvres médicales davantage tournées vers la pratique, faisant moins de place aux débats

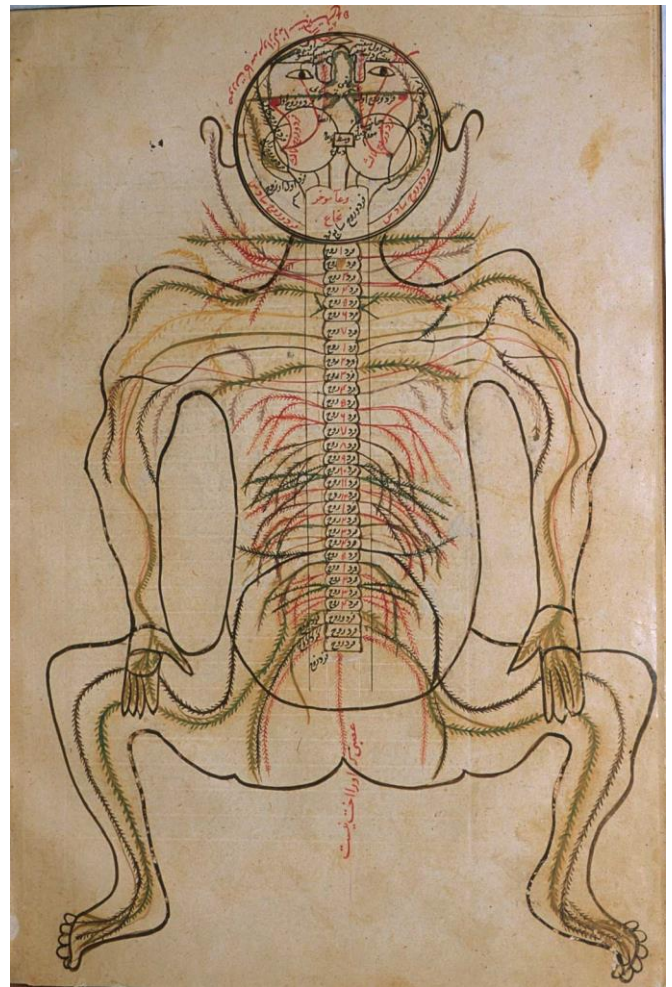


Figure 3 : Représentation anatomique des nerfs et de leur liaison à la moelle épinière et au cerveau : les différentes paires de nerfs étant distinguées par des couleurs distinctes (manuscrit d'anatomie du corps humaine datant d'environ 1450, œuvre de Mansur ibn Ilyas (XIV^e siècle) : U.S. National Library of Medicine, MS P 19, folio 11b).

doctrinaux. Tel est le cas dans l'*Anatomia* de Mondino dei Liuzzi (ca 1275- 1326) : l'auteur y affirme également que les mouvements contribuant à l'émission de sons au niveau du larynx sont volontaires car ils tirent leur origine du cerveau. Pareillement, dans de nombreuses œuvres dédiées à l'exposé des connaissances utiles à l'exercice médical, les auteurs associent systématiquement un rôle moteur aux nerfs ou à certains nerfs (dans le cas où le discours évoque les deux fonctions nerveuses : motrice et sensorielle), mais ils ont aussi tendance à ne retenir que la théorie cérébrocentrée du mouvement volontaire et à n'évoquer que l'origine cérébrale des nerfs (15), sans doute renforcée dans cette démarche par l'influence croissante du *Canon* d'Avicenne, lequel mentionnait que les théories de Galien s'avéraient suffisantes pour la réussite du praticien, qui, contrairement au philosophe, n'était pas tourné vers une connaissance plus vraie, mais vers une connaissance fidèle aux sens et suffisante à la réussite de l'action médicale.

Conclusion

Bien que le rôle central du cerveau, de la moelle épinière et des nerfs dans la réalisation de mouvements volontaires ait été établi par le biais d'expérimentations et de dissections par des médecins antiques, des arguments apportés par Aristote dans le cadre de théories possédant une grande cohérence et logique internes favorisaient une conception faisant du cœur à la fois le principe moteur du corps et le principe premier et radical des nerfs. Confrontés à ces divergences doctrinales, les médecins médiévaux de l'Occident latin adoptèrent des points de vue variables entre le XIII^e et le XV^e siècle. Si certains, attentifs à l'intégration philosophique dans l'élaboration des théories physiologiques, s'attachèrent à faire cohabiter cœur et cerveau comme principes de la motricité, d'autres ne présentèrent dans leurs œuvres que la théorie cérébrocentrique de la motricité, mais, contrairement à Averroès, tous reconnurent les nerfs comme nécessaires à l'accomplissement des mouvements volontaires.

laetitia.loviconi@ephe.psl.eu

Références

- (1) Christof Rapp et Oliver Primavesi (eds.), *Aristotelis De motu animalium- Symposium Aristotelicum*, Oxford/ New York : Oxford University Press, 2020.
- (2) Sophia M. Connell (ed.), *The Cambridge companion to Aristotle's biology*, Cambridge : Cambridge University Press, 2021.
- (3) Rudolf E. Siegel, *Galen on psychology, psychopathology, and function and diseases of the nervous system : an analysis of his doctrines, observations and experiments*, Bâle, Munich, Paris : Karger, 1973.
- (4) Robert J. Hankinson (ed.), *The Cambridge companion to Galen*, Cambridge, New York, Melbourne : Cambridge university press, 2008 (notam. p. 184- 210, 242- 262, 263- 282).
- (5) Heinrich von Staden (ed., trad.), *Herophilus : The Art of Medicine in Early Alexandria*, Cambridge, Cambridge University Press, 1989 ; « Experiment and Experience in Hellenistic Medicine », *Bulletin of the Institute of Classical Studies*, 1975, (22-1) p. 178–199.
- (6) Julius Rocca, *Galen on the Brain : anatomical knowledge and physiological speculation in the second century AD*, Leyde, Boston : Brill, 2003.
- (7) Armelle Debru, « L'expérimentation sur le cerveau et le système nerveux dans l'Antiquité », *La lettre des neurosciences*, 2007 (32), p. 3-7.
- (8) Danielle Jacquart, Françoise Micheau, *La médecine arabe et l'Occident médiéval*, Paris : Maisonneuve et Larose, 1990.
- (9) Laetitia Loviconi, *Physiologie et pathologie de la respiration dans les œuvres médicales des XIV^e et XV^e siècles*, Paris, Champion, 2017, p. 71- 92.
- (10) Danielle Jacquart, *La médecine médiévale dans le cadre parisien : XIV^e-XV^e siècle*, Paris : Fayard, 1998 (notam. p. 347-364).
- (11) Nancy Siraisi, *Medicine and the italian universities, 1250-1600*, Leyde, Boston, Cologne : Brill, 2001.
- (12) Miguel de Asúa, « Medicine and Philosophy in Peter of Spain's Commentary on De animalibus », in Carlos Steel, Guy Guldentops, Pieter Beullens (eds.), *Aristotle's Animals in the Middle Ages and Renaissance*, Leuven : Leuven University Press, 1999, p. 189-211.
- (13) Danielle Jacquart, « Cœur ou cerveau ? Les hésitations médiévales sur l'origine de la sensation et le choix de Turisanus », in *Il cuore / The Heart*, Florence : Sismel, 2003, p. 73-95.
- (14) Danielle Jacquart, « Le mouvement volontaire selon Jacques Despars (m. 1458) », in *Recherches médiévales sur la nature humaine- Essais sur la réflexion médicale (XII^e-XV^e s.)*, Florence : Sismel, 2014, p. 432-433.
- (15) Laetitia Loviconi, « Nerfs, sensibilité et motricité à la fin du Moyen Âge (XIII^e-XV^e siècle) : entre philosophie naturelle, théories physiologiques et pratique médicale », *Revue d'histoire des sciences*, 2021/1 (74), p. 7-40.

Polysémie et polyphonie de la conscience (2^{ème} partie)

FRANCIS EUSTACHE, CARINE CLEREN, YVES TILLET

Poursuivons dans ce nouveau numéro de la Lettre l'exploration des différentes formes de conscience. Dans le premier volet nous avons abordé la conscience chez l'Humain, celle qui nous concerne et nous intrigue personnellement, mais nous n'avons pas tout dit et ce second volet va encore plus loin...

Vous découvrirez comment l'hypnose, et l'expérience de mort imminente avec les impressions de sortie de corps peuvent altérer et modifier nos états de conscience avec l'article de Charlotte Martial et Audrey Vanhauzenhuysse et celui de Loretxu Bergouignan. La méditation peut, elle aussi, modifier nos états de conscience, favoriser la sélection attentionnelle et réguler les émotions. Ainsi dans son article, Arnaud Poublan nous explique comment la méditation peut modifier les réactions émotionnelles en réponse à des stimuli aversifs. Ces observations permettent déjà d'envisager le recours à la méditation pour diminuer le ressenti de la douleur. Par ailleurs, il est un état, après un traumatisme et dans certaines pathologies, où la conscience est profondément altérée, c'est le coma. Béchir Jarraya et son groupe nous rapportent brièvement les récents progrès qu'ils ont obtenus avec la stimulation du nerf vague qui permet spécifiquement de réveiller instantanément des macaques profondément anesthésiés, dans un modèle de perte de conscience semblable au coma. Ce résultat pourrait bientôt constituer une piste thérapeutique chez les patients souffrant de troubles chroniques de la conscience.

Cette seconde partie du dossier aborde aussi l'exploration de la conscience chez des animaux dont l'organisation du système nerveux va du plus simple au plus complexe. Ces études modifient les représentations que nous avons de ces animaux et ont

des conséquences directes sur les relations que nous pouvons avoir avec eux, et en premier lieu concernant leur utilisation dans le cadre de l'expérimentation et de l'élevage. Cependant cette exploration est compliquée car, contrairement aux humains, les animaux ne peuvent pas décrire verbalement s'ils ont conscience de leurs actions. Pour contourner cette difficulté, les chercheurs étudient les processus mentaux qui impliquent chez l'Humain un traitement conscient de l'information telle que la mémoire. La conscience est étudiée chez de nombreuses espèces depuis les invertébrés jusqu'aux mammifères. Chez ces derniers, elle constitue un véritable défi, comme nous l'explique Ludovic Dickel avec les études principalement réalisées chez les insectes et les céphalopodes. Ces espèces sont capables de comportements extrêmement sophistiqués qui reposent sur des capacités cognitives remarquables. Christelle Jozet-Alves et Lisa Poncet explorent le rôle de la mémoire chez des animaux aussi différents que les seiches ou les oiseaux, et apportent des arguments montrant qu'ils sont capables d'effectuer des voyages mentaux conscients dans le temps, capacité que l'on a crue longtemps réservée aux seuls humains. Un peu plus loin dans l'arbre phylogénétique, Ludovic Calandreau et al. montrent que certains animaux comme les dauphins et des primates sont capables de prendre conscience de la difficulté d'un test de choix et d'évaluer leur propre capacité à le réaliser,

une capacité là encore que l'on pensait typiquement humaine. Ce sont ces observations, la compréhension des états émotionnels et des capacités de mémoire, des éléments constitutifs de la conscience chez les animaux, qui ont conduit en 2012 six neurobiologistes à rédiger la

déclaration de Cambridge, remettant en cause l'absence de conscience chez les animaux. Dix ans après l'avoir commentée dans les colonnes de la Lettre, Georges Chapouthier fait le point sur cette déclaration et sur ses conséquences.

Bonne lecture !

Les expériences de décorporation

CHARLOTTE MARTIAL^{1,2} et AUDREY VANHAUDENHUYSE^{3,4}

¹Coma Science Group, GIGA-Consciousness, Université de Liège, Belgique

²Centre du Cerveau² (Centre intégré pluridisciplinaire de l'étude du cerveau, de la cognition et de la conscience), Centre Hospitalier Universitaire de Liège, Belgique

³Centre Interdisciplinaire d'Algologie, Centre Hospitalier Universitaire de Liège, Belgique

⁴Sensation & Perception Research Group, GIGA-Consciousness, Université de Liège, Belgique

Introduction

Il y a un peu moins de 50 ans, le Pr Raymond Moody sortait le best-seller « *Life after life* » (1975) (1), décrivant plus de 150 témoignages de patients post-coma. Cet ouvrage a popularisé le phénomène des *expériences de mort imminente* (EMI) auprès du grand public, mais également auprès de la communauté académique permettant le lancement de la recherche scientifique à ce sujet. Les EMI sont des expériences subjectives particulières caractérisées par certaines dimensions prototypiques (c'est-à-dire, des événements mentaux spécifiques qu'on retrouve de façon récurrente dans les EMI ; leur présence permet d'identifier les EMI), telles qu'une expérience de bien-être intense, la vision d'un tunnel ou encore la rencontre avec des entités (qui sont interprétées par les sujets comme étant des esprits, âmes, personnages, présences, etc.). Parmi ces dimensions prototypiques figurent les *expériences de décorporation* qui sont rapportées dans environ 80% des témoignages (2).

La popularisation du phénomène des EMI a également contribué à faire connaître les expériences de décorporation. En effet, bien que l'on retrouve des représentations de ces expériences au XIX^e siècle (Figure 1), la recherche à ce sujet reste limitée. En effet, seul un total de 224 publications est obtenu lorsque l'on réalise une recherche à propos des expériences de décorporation (avec les mots clés suivants « (*out-of-body experience*) OR (*out-of-body experiences*) ») sur

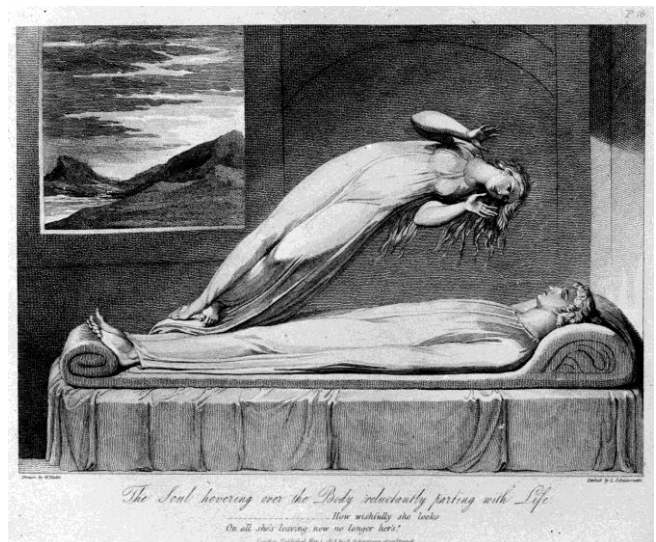


Figure 1 - Illustration du poème *The Grave* de Robert Blair datant du XIX^e siècle par l'artiste Luigi Schiavonetti

le moteur de recherche *Pubmed* indexant les références scientifiques biomédicales).

Sorties hors du corps, autoscopie et heautoscopie

Les expériences de décorporation sont très intrigantes par leur aspect extraordinaire. Classiquement, l'individu a l'impression de sortir de son corps et de flotter en dehors de celui-ci. La personne « existe en dehors de » son corps, on parle alors de « sortie hors du corps ». On distingue les expériences de sortie hors du corps, des expériences d'autoscopie et d'heautoscopie (Figure 2). L'*autoscopie* définit un état où l'individu vit un

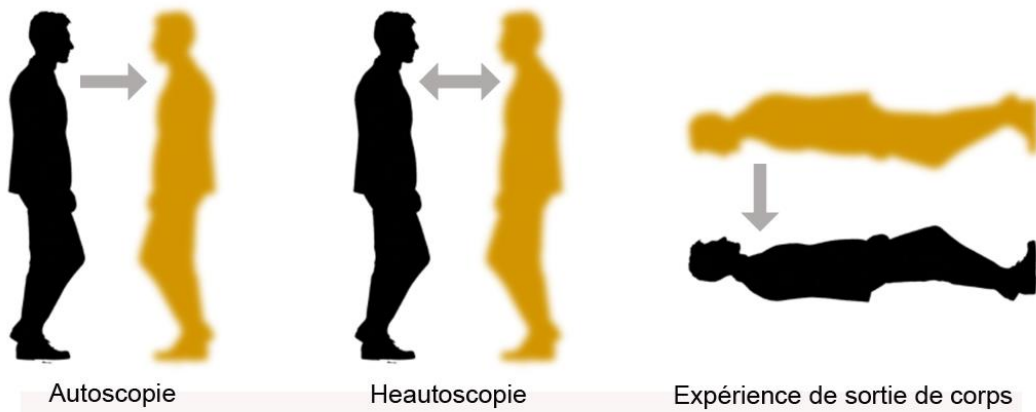


Figure 2 : Trois types d'expérience de décorporation peuvent être vécues : l'autoscopie, l'heautoscopie et l'expérience de sortie de corps.

dédoublément de son corps sans avoir la sensation de quitter son propre corps, alors que l'*heautoscopie* se réfère à une expérience où la personne vit le même phénomène, mais à cela s'ajoute la faculté de pouvoir changer de perspective (c'est-à-dire être dans son propre corps ou plutôt avoir l'impression d'être dans ce dédoublement). Ces expériences de décorporation sont relativement courantes et peuvent survenir spontanément, apparaître dans des conditions spécifiques que n'importe quel individu sain peut vivre au quotidien, par exemple, durant un état particulier du sommeil ou lors de maux de tête, ou encore survenir dans des conditions pathologiques (par exemple, schizophrénie ou épilepsie). Bien que ces trois types d'expérience de décorporation soient décrits et considérés comme des phénomènes distincts en soi, le vécu des individus n'est parfois pas si clair et simple à comprendre pour quelqu'un qui n'a pas vécu cette sensation spécifiquement. D'une part, l'expérience vécue par chaque individu est unique et interprétée de façon très personnelle (en fonction de son ressenti, de ses émotions, des connaissances qu'il a de lui-même et de son approche du monde, etc.), et, d'autre part, le caractère ineffable de ces expériences est souvent rapporté. Cet extrait d'un témoignage provenant de la base de données du Coma Science Group, expérience rappelée à la suite d'une méningite ayant entraîné un coma en 1984, en est un exemple : « ... *Et puis une sorte d'évolution, pas nécessairement une marche mais une avancée, un glissement sur un chemin qui n'est pas vraiment un chemin avec un sol, mais plutôt un site voûté, jaune et clair, de dimensions neutres, ni large ni étroit. Une sensation finalement assez décorporée. Si "moi" est un corps, ce n'est pas moi qui avance. Si "moi" est une entité pensante, oui. Mais avec quelque chose qui n'est pas la pensée que l'on a normalement. C'est aussi autre chose, de l'ordre de "l'évidente existence", mais qui ne ressemble pas à ce qu'on peut appeler*

qu'on peut appeler l'âme ou l'esprit. Et c'est vers cette abstraction de nature inconnue, que m'amène cet éloignement. ... ».

Comment expliquer ces phénomènes ?

Aujourd'hui, les chercheurs s'interrogent toujours : quels sont les mécanismes sous-jacents à ces phénomènes ? La littérature scientifique empirique démontre que ces expériences résulteraient d'une perturbation au niveau de l'intégration multisensorielle des inputs sensoriels (3). En effet, le cerveau met constamment en place des mécanismes d'intégration multisensorielle dans le but de créer une représentation unifiée de notre corps. En parallèle à cette théorie, on retrouve d'autres hypothèses psychologiques suggérant que ces expériences serviraient de mécanisme de protection pour faire face à un stress aigu ou à des expériences difficiles ou traumatiques. Selon cette hypothèse, ces expériences pourraient refléter des tentatives de l'individu de donner un sens aux caractéristiques perceptives ambiguës et ainsi offrir une « réalité » moins angoissante. Enfin, il convient de noter que certains auteurs prônent une hypothèse totalement différente : les expériences de décorporation seraient précisément ce qu'elles semblent être pour l'individu qui les vit, à savoir des expériences qui peuvent être considérées comme la preuve d'un modèle dualiste de la relation esprit-cerveau. Néanmoins, à l'heure actuelle, aucune étude empirique n'a pu démontrer la véracité des souvenirs rapportés par certaines personnes ayant vécu une expérience de décorporation (par exemple, rapporter une scène ou un détail de son opération chirurgicale comme si la personne y avait assisté du plafond/point de vue de son « corps décorporé »). Quelques études ont décrit cet aspect des expériences de décorporation (4), néanmoins, aucune de ces investigations n'avait un protocole méthodologique suffisamment rigoureux pour exclure le fait que ces

souvenirs ne soient pas le résultat de (re)constructions rétrospectives basées sur d'autres souvenirs, attentes sur le monde et/ou connaissances antérieures (voir (5) pour une discussion plus complète à ce sujet). Des études supplémentaires sont nécessaires pour tester rigoureusement et objectivement ces souvenirs. Fait intéressant, beaucoup d'auteurs s'intéressant aux EMI et aux expériences de décorporation ne reconnaissent pas l'explication d'expériences conscientes découlant de mécanismes neurophysiologiques bien précis. Force est de constater que certains débats associés à ces expériences se cristallisent autour des croyances personnelles des auteurs ou autour d'une connaissance neuroscientifique lacunaire. C'est d'autant plus intéressant de constater que ce type de débat survient avec ce phénomène, alors que, parallèlement, cela fait longtemps que la recherche a montré que la conscience (considérée ici comme l'expérience subjective, et donc incluant les expériences vécues mentalement – non associé à l'environnement/stimuli extérieurs) et les réponses comportementales (incluant également les réflexes) sont des phénomènes qui peuvent être observés de manière distinctes, comme cela a été démontré grâce aux techniques d'imagerie cérébrale dans certaines conditions pharmacologiques (par exemple, certains individus peuvent rappeler, à leur réveil, des expériences subjectives alors qu'ils étaient sous kétamine et non-répondant (6)) ou pathologiques (par exemple, le cas particulier des patients souffrant d'un état de conscience minimale *star*¹ qui ne montrent aucun signe de conscience lors d'évaluations comportementales mais où les techniques de neuroimagerie ou neurophysiologiques ont par ailleurs mis en évidence une activité cérébrale résiduelle associée à un certain niveau de conscience (7)).

La popularisation des expériences de décorporation a ouvert la voie à un nouveau paradigme pour étudier la conscience et ses états non-ordinaires. L'état de conscience associé aux expériences de décorporation est appelé état de *conscience déconnectée*, ce qui correspond à une expérience subjective vécue sans avoir de conscience de l'environnement ni de connexion avec celui-ci, comme observé lors des rêves en sommeil (5). De par leur nature subjective et leur caractère imprévisible, ces expériences représentent un challenge pour les chercheurs. Néanmoins, la recherche repousse chaque jour un peu plus ses limites. Notamment, certaines équipes, dont la nôtre, ont récemment utilisé différentes techniques pour induire en laboratoire des

expériences subjectives qui s'apparentent à ces expériences de décorporation. Dans l'une de nos études, nous avons proposé à cinq personnes ayant vécu une EMI dans leur passé, de tenter de revivre cette expérience grâce à une induction hypnotique, tout en enregistrant simultanément leur activité cérébrale électrique grâce à un électroencéphalogramme (EEG) (8). Sur le plan phénoménologique, lorsque l'EMI était « re-vécue » en état d'hypnose, les participants ont témoigné d'une sensation de décorporation, ainsi que d'un sentiment de paix intense, presque similaires aux perceptions ressenties lors de leur EMI passée. Notons que ces sensations n'ont pas du tout été ressenties lorsque les participants se souvenaient de leur EMI en état de conscience ordinaire. Par ailleurs, une augmentation du rythme alpha était observée lorsque les participants se souvenaient de l'EMI, tant en état de conscience ordinaire, qu'en hypnose, particulièrement dans les régions frontales et postérieures. L'activité alpha dans ces régions a été préalablement mise en lien avec les processus attentionnels, de vigilance et de mémoire de travail. Grâce à la suggestion du souvenir de l'EMI en hypnose, les participants ont donc rapporté un sentiment de réalité et de similarité plus importants que lors du souvenir en état de conscience ordinaire. Un sentiment de décorporation a également pu être induit grâce à des suggestions hypnotiques chez 15 volontaires sains et était associé à une diminution des rythmes beta et gamma, particulièrement dans les régions pariéto-temporales droites (9). Ces régions cérébrales sont connues pour leur implication dans les expériences de décorporation, notamment grâce à différentes études au cours desquelles des stimulations électriques intracrâniennes étaient administrées chez des patients (10). Par exemple, une patiente témoignait d'une impression de sortie hors du corps accompagnée d'illusions visuelles de déformations de certaines parties de son corps (impression de rétrécissement d'un bras et d'une jambe) lorsque des stimulations électriques étaient réalisées au niveau de la jonction temporale droite (11). Ces observations spécifiquement liées aux stimulations de la région temporo-pariétale ont été rapportées dans plusieurs études (12). Ces études pionnières mettent en évidence la possibilité d'induire des caractéristiques spécifiques, telles qu'un sentiment de décorporation, grâce à des suggestions hypnotiques. L'hypnose semble donc être un outil pertinent pour étudier ce phénomène encore peu maîtrisé en termes de mécanismes psychologiques et neurophysiologiques

¹ L'état de conscience minimale *star* se distingue de l'état de conscience minimale par le fait que le diagnostic est établi par des

résultats de neuro-imagerie démontrant un minimum de conscience, alors qu'au chevet, aucun signe de conscience n'a pu être observé.

sous-jacents. D'autres techniques, telles que la réalité virtuelle ou les substances psychédéliques, semblent également prometteuses. La réalité virtuelle peut permettre, grâce à un avatar virtuel que le participant s'approprie, d'induire des expériences subjectives particulières, comme une expérience de décorporation (12). Certaines substances psychédéliques comme la N,N-diméthyltryptamine (DMT) sont également connues pour induire des expériences subjectives qui ressemblent fortement aux EMI (13). Le fait de pouvoir induire ces expériences subjectives en laboratoire permet aux chercheurs de pouvoir cartographier objectivement les changements neurophysiologiques associés à celles-ci grâce à différentes techniques d'imagerie mentale (par exemple, l'hypnose) et de neuro-imagerie/neurophysiologie (telles que l'Imagerie par Résonance Magnétique ou l'EEG).

Conclusion

Pour conclure, nous avons encore actuellement une compréhension limitée de ces phénomènes fascinants que sont les expériences de décorporation. Une compréhension approfondie des phénomènes sous-jacents à ces expériences permettra, *in fine*, de mieux comprendre la conscience humaine et ses mystères.

Références

- (1) Moody, R. *Life after Life*. (1975). Bantam Books
- (2) Charland-Verville, V., et al. *Front Hum Neurosci*, 8, 203. (2014).
- (3) Blanke, O. et al. *Brain* **127**, 243–258 (2004).
- (4) Parnia, S. et al. *Resuscitation* **85**, 1799–1805 (2014).
- (5) Martial C. et al. *Trends in cognitive sciences* **24**, (2020).
- (6) Sarasso, S. et al. *Curr Biol* **25**, 3099–3105 (2015).
- (7) Thibaut, A. et al. *Ann Neurol* **90**, 89–100 (2021).
- (8) Martial, C. et al. *Sci Rep* **9**, 14047 (2019).
- (9) Facco, E. et al. *Int J Clin Exp Hypn* **67**, 39–68 (2019).
- (10) Blanke, O. et Arzy, S. *Neuroscientist* **11**, 16–24 (2005).
- (11) Blanke, O. et al., *Nature* **419**, 269–270 (2002).
- (12) Bourdin, P. et al. *PLOS ONE* **12**, e0169343 (2017).
- (13) Martial, C. et al. *Conscious Cogn* **69**, 52–69 (2019).

cmartial@uliege.be

avanhaudenhuyse@chuliege.be

La conscience du « soi corporel » et la sortie de corps : Leur rôle dans la mémoire et le « soi étendu »

LORETXU BERGOUIGNAN

Basque Center on Cognition, Brain and Language (BCBL), centre ikerbasque, Donostia (Saint Sébastien)

Nous proposons une ébauche de compréhension du concept d'intégration multisensorielle qui sous-tend la conscience corporelle, c'est-à-dire le « soi corporel ». Ceci nous permettra d'approcher les effets de situations de sortie corporelle, situations communément présentes lors d'événements traumatiques qui affectent directement le système hippocampo-cortical. Les systèmes neuronaux multisensoriels associés à la conscience corporelle (1) et les systèmes mnésiques (2) sont souvent étudiés comme des systèmes isolés; pourtant, notre corps est bien un réceptacle constamment présent lors de chaque événement de notre vie encodé par le système mnésique. Il est temps d'adopter une vision intégrée et incorporée de l'assimilation des événements vécus.

Intégration multisensorielle et conscience corporelle

La conscience de « soi corporel » comprend la perception centrée sur le corps, fondée sur l'intégration des entrées sensorielles (1). Elle implique des mécanismes spatio-temporels intégrant des stimuli corporels multisensoriels dans l'espace péripersonnel (espace entourant le corps de l'individu). Le traitement des signaux corporels multisensoriels s'effectue dans le cortex fronto-pariétal, les régions temporo-pariétales plus postérieures et le cortex prémoteur (1). Dans certaines situations, les processus perceptifs se différencient des entrées sensorielles (voir plus bas). La perspective visuelle en conjonction avec une stimulation tactile, impliquant entre autre une synchronie de stimulation visuo-tactile, crée une stimulation multisensorielle sur le corps qui induit au niveau cérébral

une superadditivité. L'activité cérébrale au niveau des régions multisensorielles est alors supérieure à la simple addition des deux entrées sensorielles individuelles (i.e. la stimulation visuelle et la stimulation tactile, voir aussi l'exemple de superadditivité audiovisuelle Figure 1A). Les entrées multisensorielles permettraient ainsi à l'individu de localiser sa conscience de « soi corporel » au lieu même où se situe son corps.

Illusion modifiant la localisation du « soi corporel »

Les illusions perceptives, telles que l'illusion de la main en caoutchouc, ont démontré les possibles relocalisations de la conscience de « soi corporel » permettant l'identification d'un faux membre comme étant son propre membre corporel (3) (Figure 1B). L'illusion de la main en caoutchouc se produit lorsque la vraie et la fausse main sont caressées en même temps et à la même vitesse pendant une à deux minutes. En combinant, en synchronie, les entrées visuelles avec les sensations tactiles, le cerveau du participant conclut, à tort, que la main en caoutchouc fait partie de son propre corps. Basé sur le même fonctionnement, avec une installation comportant des outils de la réalité virtuelle, les participants sont exposés à l'illusion du corps entier (Figure 1C), ils s'identifient alors avec le corps entier illusoire (1, 4). Plus précisément, le participant perçoit l'entrée visuelle via une caméra 3D qui enregistre les entrées visuelles à l'emplacement choisi par l'expérimentateur. La retransmission aux participants s'effectue via des lunettes 3D. Un expérimentateur effectuera en parallèle, et en synchronie, une stimulation tactile sur la caméra où se trouve le corps illusoire, et

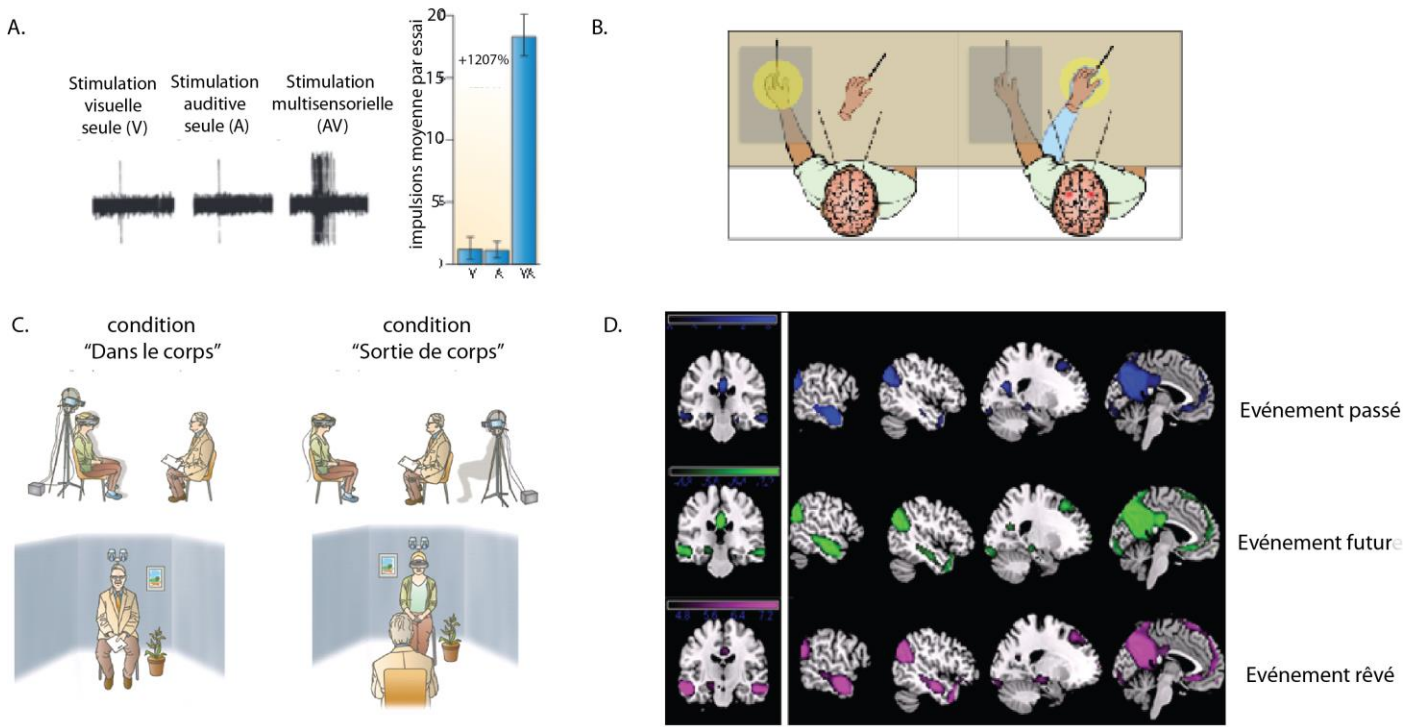


Figure 1 :

A. Exemple de l'effet de superadditivité au niveau d'un neurone multimodal chez l'animal. La superadditivité correspond à un calcul neuronal dans lequel la réponse multisensorielle est supérieure à la somme arithmétique de la réponse des stimuli le composant. Ici, l'activité neuronale lors de stimulation visuelle seule ; auditive seule, puis visuo-auditive. (À partir de Stein B. et Stanford R. 2008).

B. Protocole de l'illusion de la main en caoutchouc. La main gauche du participant ne lui est pas visible, seule la main en caoutchouc entre dans l'espace visuel du participant. La main réelle et la main en caoutchouc sont stimulées en synchronie par une stimulation tactile avec un pinceau, c'est alors que se produit, pour le/la participant(e), la sensation que la main en caoutchouc fait partie de son propre corps, alors que sa main gauche n'en fait plus partie. Illustration en libre accès de W. Wiese (correspondant au protocole expérimentale de Botvinick M. et Cohen J. 1998).

C. Protocole de l'illusion en corps entiers d'une interaction sociale avec le « professeur ». (À partir de Bergouignan L. et al. 2014).

D. Illustration du réseau hippocampo-cortical, actif lors du rappel de souvenir (mémoire autobiographique épisodique), mais aussi lors de simulation d'événements futurs ou événements rêvés en rêve éveillé. (À partir de Bergouignan L. & Paz-Alonso P. 2022).

sur le corps physique du participant. Le système visuel, en synchronie avec la stimulation tactile en direction du corps illusoire en même temps qu'une réelle stimulation tactile du corps physique du participant, permet un déplacement de la conscience du « soi corporel » vers la position du corps illusoire. Les neurones multimodaux qui intègrent les informations visuelles, tactiles et vestibulaires telles que définies dans le cortex pariétal postérieur et prémoteur du singe sont d'une importance clé pour ces aspects de la conscience de « soi corporel » (1). Chez l'être humain, selon les résultats de neuroimagerie décrits plus haut, ce sont les régions fronto-pariétales, temporo-pariétales et prémotrices qui sous-tendent l'identification et la localisation du « soi corporel » (5).

Expérience corporelle, expérience de vie

Les événements que nous traversons dans notre vie composent certainement ce que certains appelleraient le « soi étendu », c'est-à-dire ce que nous sommes,

notre soi autobiographique. Cette composition est fondamentalement unie à un « soi corporel » qui est en interaction avec l'environnement et les autres corps (autres objets ou autres individus, les événements vécus impliquant souvent des interactions sociales). Le « soi corporel » est le lieu d'interactions dans chaque événement vécu ou simulé (tels que pour les souvenirs, les événements futurs, ou les événements des rêves éveillés, Figure 1D). L'intégration de l'information se fait donc via une perception filtrée par ce corps qui perçoit. En parallèle, la conscience du « soi étendu » s'appuie sur le système cérébral lié à l'intégration des événements vécus (6). L'encodage ainsi que le rappel des événements vécus et simulés s'effectuent via le système hippocampo-cortical, incluant entre autre le cortex préfrontal médian et le précuneus (Figure 1D). Si la conscience du « soi corporel » émane des régions qui intègrent les entrées multisensorielles, la localisation de ce corps dans son contexte spatial est, pour sa part établie, en particulier, par le système hippocampique (5).

Distorsion de la conscience du « soi corporel » lors d'événements traumatiques

Chacun de nos événements vécus serait encodé à partir de notre propre corps, du point de vue naturel, i.e. à la première personne. Cette perspective à la première personne constitue le mode par défaut du traitement de l'information dans la cognition humaine et définit le cadre de référence spatial égocentrique, fondamental pour la perception spatiale, l'action et la cognition. Cependant, il est aussi commun qu'une dissociation corporelle se produise spontanément lors d'événements traumatiques. Au moment même du traumatisme où le corps de l'individu est impliqué, bien que l'individu recevant coups ou blessures ait les entrées sensorielles directement dirigées vers son corps, la perception des entrées sensorielles est ressentie comme en dehors de son corps. L'individu vit alors une dissociation corporelle comme s'il se regardait lui-même. La recherche clinique propose que la vulnérabilité aux flash-back pourrait être liée à ces réactions dissociatives au moment du traumatisme dans lesquelles la personne a ressenti une altération du sens du temps qui passe, une perte de réactivité émotionnelle ou une expérience de dissociation corporelle (7). Ces réactions dissociatives correspondraient à une réponse de "freezing" décrite chez l'animal. En effet, lors de danger corporel via la présence de prédateur ou lors d'accident, l'animal peut répondre avec l'une des trois réactions adaptatives: "fight", "fly", "freeze". L'état de "freezing" correspond à l'incapacité de bouger et d'agir face au danger, le corps de l'animal reste alors immobile. Chez l'homme son équivalent serait la réponse dissociative incluant la sortie de corps, celle-ci prédit le développement du syndrome post-traumatique (7). Aussi, il a été maintes fois démontré que les patients souffrant de trouble de stress post-traumatique ont une capacité réduite à se souvenir de l'événement traumatique, comme si l'événement traumatique était fragmenté, de même, ils perdent l'accès du rappel des autres événements vécus (déficit de la mémoire épisodique autobiographique) et ont une atrophie au niveau postérieur de l'hippocampe gauche (8, 9). La recherche ne permet pas, pour le moment, de préciser les causes de l'atrophie hippocampique et ni les causes des déficits mnésiques des patients en stress post-traumatiques.

Sortie de corps expérimentale en situation d'interaction sociale

Nous avons voulu déterminer si le processus de dissociation corporelle en lui-même pourrait être à l'origine de la perturbation du système mnésique (10). Nous avons donc mis en place un protocole

expérimental où le participant vit plusieurs événements correspondant écologiquement à un événement de vie: interaction sociale dans un contexte spatial complexe. Nous avons alors directement étudié l'effet spécifique de la dissociation corporelle sur l'encodage d'un événement chez le sujet adulte sans vécu traumatique, via l'utilisation de l'illusion de sortie de corps décrite au-dessus.

Dans ce protocole, nous indiquons au participant qu'elle/il aura un examen oral avec le Pr Ericson concernant quatre domaines de connaissances (géopolitique internationale, poésie, mécanique, neuroscience). Nous lui indiquons que l'expérience aura lieu dans une autre salle, une salle avec des outils de réalité virtuelle, où ses connaissances générales seront évaluées. Le/la participant(e) étudie alors la documentation concernant les quatre domaines de connaissances. Il/elle entre ensuite dans la salle d'expérimentation de réalité virtuelle. Dans cette salle, le/la participant(e) porte des lunettes 3D ainsi qu'un système audio durant tout le processus (Figure 1C). Une induction d'illusion s'effectue avant chaque événement avec une synchronie tactile et visuelle: deux expérimentateurs touchent en synchronie le lieu corporel illusoire (expérimentateur 1) et le même lieu au niveau du corps physique du participant (expérimentateur 2). Les expérimentateurs sortent du lieu et le "professeur" entre afin que l'événement commence. Le système audio 3D prend le relais durant tout l'événement pour une synchronie multisensorielle (visuo-auditive). Chaque participant vit deux événements en "sortie de corps", situation de dissociation corporelle induite, et deux événements "dans le corps", situation de soi corporelle incarnée au niveau de son propre corps (Figure 1C).

Le "professeur", qui est en réalité un acteur jouant le rôle de professeur, entre en interaction avec le/la participant(e) après l'induction de l'illusion corporelle choisie expérimentalement ("sortie de corps", ou "dans le corps"). Au-delà de l'évaluation, le "professeur" insère des monologues et injonctions dans chaque événement afin de rendre l'événement mémorable. Il s'agit donc d'un exercice d'acteur à script ouvert semi-structuré. Le "professeur" intègre les réponses personnelles du/de la participant(e) dans ses propos. Le contexte spatial de l'événement est également contrôlé. Une semaine plus tard, la capacité de rappel épisodique de chaque événement est testée. Les événements vécus en "sortie de corps" montraient significativement moins de rappels épisodiques que les événements encodés "dans le corps". L'étude en IRMf nous montre ensuite que la dissociation corporelle induite affecte directement le

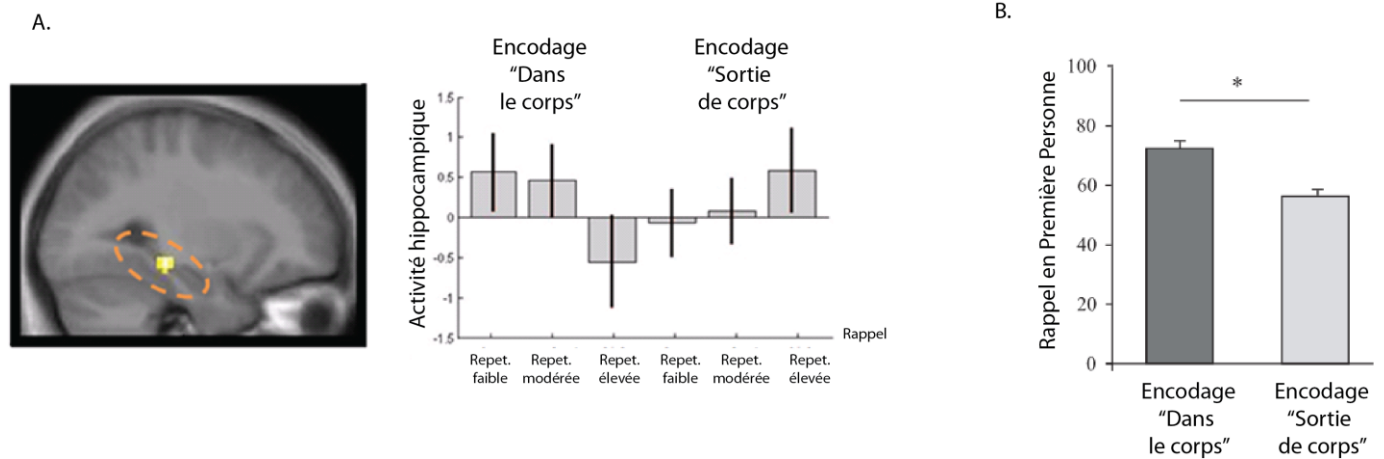


Figure 2 :

A. Effet sur le réseau hippocampo-cortical lors du rappel épisodique d'événements encodés « dans le corps » vs. « sortie de corps ». Seule la région postérieure hippocampique gauche reste sans activité lors des premiers rappels d'événements encodés en sortie de corps. Avec l'augmentation du nombre de rappels, lors de répétitions fréquentes, l'hippocampe s'active ; l'activité hippocampique suit donc l'inverse de la situation contrôle des événements encodés « dans le corps ».

B. Effet sur la qualité perceptive et plus précisément sur la perspective associée au rappel d'un événement encodé en condition « dans le corps » vs. en condition « sortie de corps ».

système hippocampique des participants. Tout se passe comme si la dissociation corporelle bloquait le système hippocampique à l'encodage, et qu'une demande de rappel récurrent inversait l'activité du système hippocampique lors du rappel (10) (Figure 2A). En effet, seule la région postérieure hippocampique gauche montre une différence d'activité cérébrale dans tout le réseau hippocampo-cortical. L'hippocampe reste sans activité lors des premiers rappels d'événements encodés en sortie de corps. Avec l'augmentation du nombre de rappels, lors de répétitions fréquentes, l'hippocampe s'active. Lors des rappels, l'activité hippocampique des événements encodés en « sortie de corps » suit donc l'inverse de la condition contrôle, i.e. les événements encodés « dans le corps ».

L'encodage épisodique des événements vécus nécessite donc de percevoir le monde du point de vue de la première personne centrée sur son corps physique réel. Les violations perceptives de cette condition de base produisent un rappel épisodique altéré, indicatif d'un encodage fragmenté. Ces résultats suggèrent un lien entre les expériences perceptives du corps et du monde du point de vue de la première personne et le système hippocampo-cortical de mémoire épisodique. Une expérience dissociative hors du corps lors d'un événement traumatique pourrait, à elle seule, altérer le mécanisme d'encodage et produire des images fragmentées, avec des informations spatio-temporelles désorganisées.

Interaction entre perception à l'encodage et perspective visuelle du rappel

Lors de dissociations corporelles simulées (Figure 1C), tout comme lors de dissociations corporelles vécues, la perception est encodée dans une perspective d'observateur, c'est à dire en troisième personne, par rapport au corps physique du participant. Si le percept du « soi corporel » est la source d'encodage de l'événement, un rappel à la troisième personne régulièrement observé chez les individus ayant vécu un traumatisme, pourrait provenir du percept d'encodage. Concernant la perspective visuelle du rappel, Freud notait, il y a plus de 100 ans, que dans la majorité des scènes d'enfance remémorées, une personne se souvient en se voyant « comme le verrait un observateur extérieur à la scène » (11). Dans ce type de perspective à la troisième personne lors du rappel, l'agent de l'expérience vécue devient un spectateur passif de son propre vécu. Freud a suggéré que la perspective à la troisième personne était un moyen de se distancer des vécus émotionnels difficiles qui ont eu lieu pendant l'enfance (souvenirs « écran », (11)). Selon ce modèle, le rappel des souvenirs d'un point de vue à la troisième personne, était compris comme nécessitant la transformation, pendant l'acte de rappel, de l'événement qui était supposé originellement être encodé à la première personne. Cette conception de transformation du souvenir lors du rappel a prévalu dans la littérature scientifique jusqu'à nos jours. Une autre possibilité est que la perspective à la troisième personne ait été adoptée lorsque l'événement a été vécu. Il pourrait donc

s'agir, lors d'événements spécifiques, de perspective en troisième personne au niveau de l'encodage perceptif.

L'événement serait alors plus tard rappelé dans sa forme originale. Nous avons récemment testé cette hypothèse avec le paradigme expérimental décrit plus haut (12). Les participants ont pris part à la fameuse interaction sociale (voir plus haut) tout en vivant une illusion de "sortie du corps" où ils ont perçu l'évènement et leur propre corps à la troisième personne. Lors des sessions de rappel environ 1 semaine plus tard, les événements encodés dans la condition "sortie du corps" par rapport à la condition de contrôle "dans le corps" étaient d'avantage rappelés en troisième personne (Figure 2B). Un élément essentiel à souligner dans cette étude est l'absence de lien entre le déficit épisodique et le rappel en troisième personne. L'effet perceptuel n'était absolument pas lié au déficit épisodique du rappel, mais seulement dû à la perception induite lors de l'encodage. Le rappel en troisième personne des événements traumatiques peut donc provenir du percept d'encodage, lorsqu'une dissociation corporelle a eu lieu.

En conclusion, lorsque la conscience du « soi corporel » est désincarnée, le système perceptif accompagne cette désincarnation et en parallèle le système hippocampo-cortical bloque l'intégration automatique de l'évènement: tout le système épisodique hippocampo-cortical qui gère notre capacité de rappel des souvenirs épisodiques autobiographiques et notre « soi étendu » est alors perturbé. L'incarnation de la conscience de « soi corporel » est essentielle pour une conscience du « soi étendu » intégrant nos événements vécus. Les processus mnésiques ont donc un lien direct avec les processus perceptifs corporels qu'il nous faut prendre en compte.

l.bergouignan@ni.eus

Remerciements: Nous remercions A. Bessouet pour la relecture orthographique du manuscrit.

Références

- (1) Blanke, O. *Nat Rev Neurosci* 13, 556–571. (2012)
- (2) Andersen, P. *The Hippocampus Book*, Oxford Neuroscience Series. (2007)
- (3) Botvinick M et Cohen J. *Nature* 391, 756. (1998)
- (4) Ehrsson HH. *Science*. 317 (5841):1048 (2007)
- (5) Guterstam A. et al. *Front Hum Neurosci*. 9:412. (2015)
- (6) Bergouignan L et Paz-Alonso P. *Cerebral Cortex*, 2022, bhac047. (2022)
- (7) Brewin CR. et al. *Psychol Rev*. 117(1):210-32. (2010)
- (8) Logue MW. et al. *Biological psychiatry*, 1:83(3):244-253. (2018)
- (9) Postel C. et al. *Neurobiology of stress*, vol 15, 100346. (2021)
- (10) Bergouignan L. et al. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 111(12):4421-6 (2014)
- (11) Freud, S. (1899/1953). In J. Strachey (Ed.), *Sigmund Freud: Collected papers* (vol. VI, pp. 43–63). The Hogarth Press.
- (12) Bergouignan L. et al. *J Cogn Psychol*, 34 : 1, 160-178. (2022)

La méditation peut-elle modifier notre état de conscience ?

ARNAUD PUBLAN-COUZARDOT,

Equipe EDUWELL, Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon (CRNL)

Qu'est-ce que la méditation ?

Les premières descriptions connues de méditation permettent de dater cet ensemble de pratiques spirituelles alliant le corps et l'esprit à au moins 2500 ans. Si les textes védiques indiens laissent entrevoir des pratiques basées sur la respiration encore plus anciennes, les enseignements oraux de Siddharta Gautama (le Bouddha historique) en Inde aux alentours de 500 ans avant Jésus-Christ ont donné lieu à la majorité des techniques de méditation modernes issues du Bouddhisme (1). Les méditations initialement enseignées étaient focalisées sur la prise de conscience de la respiration et des sensations corporelles. On parle souvent de pratiques « contemplatives » pour souligner l'accent mis sur la contemplation (l'observation) de l'expérience consciente « telle qu'elle est », sans exercer d'action dessus ou tenter de la modifier. Au fil des siècles, la diversification des pratiques et leur adaptation aux contextes culturels et politiques de divers pays asiatiques a donné lieu à de nombreuses traditions contemplatives: le Bouddhisme Vipassana dans les pays du Sud-Est (Birmanie, Thaïlande, Cambodge, etc), le Bouddhisme Zen au Japon (mais aussi Corée et Vietnam), et le Bouddhisme Tibétain au Tibet, Népal et Bhoutan, pour ne citer que les traditions principales (1). L'ensemble des pratiques méditatives qui en découlent ont en commun d'établir un régime d'entraînement mental, avec un accent particulier sur la capacité à rediriger son attention vers un objet spécifique de la conscience, que ce soit la respiration,

les sensations corporelles ou externes (audition, vision, etc) et les pensées ou les émotions. Les pratiques méditatives préconisent pour ce faire une posture stable (assis ou allongé) favorisant l'immobilité physique et ce faisant, le calme corporel et mental. Enfin, l'objectif principal de la plupart des traditions spirituelles prônant l'usage de la méditation est de favoriser une transformation dans la façon dont nous appréhendons le monde, mais aussi nous-mêmes et les autres, que ce soit en termes de bien-être personnel, d'épanouissement spirituel ou de quête existentielle.

Si l'Europe a été témoin d'émergences localisées de pratiques contemplatives, par exemple dans la Grèce antique ou au sein de l'Église catholique (sous l'influence de Saint-Ignace de Loyola par exemple), il faudra attendre le XIX^e siècle pour que des philosophes et penseurs occidentaux comprennent l'ampleur du développement attentionnel et spirituel prôné par la philosophie Bouddhiste. Le XX^e siècle a ensuite connu un renouveau d'intérêt pour le yoga et la méditation après la seconde Guerre Mondiale avec l'arrivée de nombreux maîtres de méditation indiens, japonais, vietnamien ou encore tibétains en Europe et en Amérique. Le mélange de diverses pratiques et leur association aux connaissances scientifiques sur le stress et les émotions a donné lieu à un ensemble de pratiques modernes réunies sous le nom de « pleine conscience ». L'étude de cette forme occidentalisée de méditation dans des protocoles standardisés de 8 semaines (e.g. Mindfulness-based stress reduction, MBSR¹) a démontré son efficacité contre la dépression,

¹ <https://www.association-mindfulness.org/tout-savoir-sur-mbsr.php>

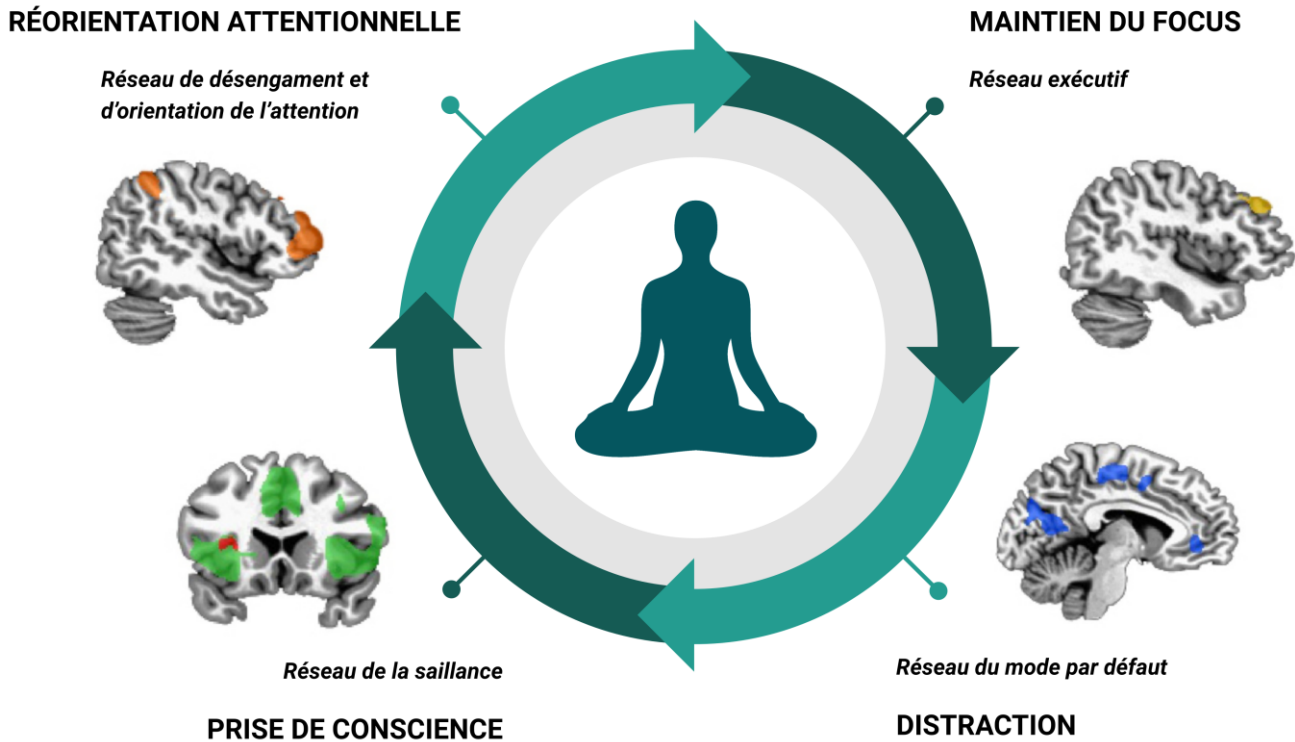


Figure 1 : Cycle attentionnel lors d'une pratique de méditation focalisée et réseaux cérébraux associés.

Au cours d'une pratique d'attention focalisée, sur la respiration par exemple, le maintien du focus est dû à l'activation du cortex préfrontal dorsolatéral appartenant au réseau exécutif. Au bout d'un temps plus ou moins long le méditant ou la méditante va être distrait et perdre le focus attentionnel sur sa respiration. Ce « vagabondage de l'esprit » est associé à l'activité du réseau du mode par défaut constitué du cortex cingulaire postérieur, du cortex préfrontal médian, des cortex postérieurs latéraux pariétal/temporal et du gyrus parahippocampique. La prise de conscience de la distraction (e.g. pensées, sons, etc) serait due au réseau de la saillance formé par le cortex cingulaire antérieur dorsal et l'insula antérieure. Enfin la réorientation attentionnelle sur l'objet de la méditation implique une partie du réseau exécutif guidant le désengagement et l'orientation de l'attention. Cette phase a montré des activations dans les cortex préfrontal latéral (dorsal et ventral) et pariétal inféro-latéral. Les images d'activation IRMf ont été extraites de (3) (avec la permission de l'éditeur).

les addictions, l'anxiété ou encore pour améliorer les symptômes psychologiques liés à des douleurs chroniques (2). Le nombre important de publications scientifiques sur l'effet thérapeutique de la méditation nous permet d'en dresser un bilan positif, cependant la compréhension des mécanismes d'action au niveau cérébral n'en est encore qu'à ses prémices.

Effets sur la régulation attentionnelle et émotionnelle

Les aspects de la méditation les plus étudiés scientifiquement concernent la régulation de l'attention et des émotions. Un rôle central des méditations dites « d'attention focalisée » est d'entraîner à reconnaître les moments de distractions où notre esprit est happé par une pensée ou une perturbation extérieure, de s'en désengager et de rediriger l'attention vers l'objet de la méditation (la respiration, les sensations, etc). L'étude de méditantes et méditants expérimentés en IRM (Imagerie par Résonance Magnétique) fonctionnelle a permis de mettre en évidence les réseaux cérébraux

impliqués dans ces processus attentionnels ((3), Figure 1). Le réseau exécutif serait notamment impliqué dans le maintien de l'attention sur l'objet de méditation. La distraction est due à l'activité du réseau du « mode par défaut » constitué entre autres des cortex préfrontaux dorso- et ventro-médian et cingulaire postérieur. La reconnaissance de l'état de distraction serait faite par le réseau de la saillance (cortex cingulaire antérieur, cortex préfrontal ventrolatéral et insula antérieure). Enfin un réseau d'orientation de l'attention impliquant de nombreuses aires cérébrales permettrait de revenir sur l'objet de méditation. L'activation de ces réseaux attentionnels et la désactivation du réseau par défaut, acteur principal du « vagabondage » de l'esprit, ne seraient pas seulement impliquées dans des pratiques d'attention focalisée. Les méditations dites de « conscience ouverte » ou de compassion ont aussi montré une diminution de l'activité du réseau par défaut chez des méditantes et méditants comparés à des participants contrôles (4,5). La méditation de pleine conscience telle qu'enseignée dans des programmes de

8 semaines, inclue à la fois des pratiques d'attention focalisée mais aussi d'attention ouverte. Au niveau comportemental, il a été mis en évidence que la pratique méditative lors de programmes spécialisés ou des retraites de méditation, entraîne une amélioration de la sélection attentionnelle et de sa stabilité (6).

Une autre fonction essentielle développée dans de nombreuses pratiques méditatives est la régulation émotionnelle prescrite par les instructions de non-réactivité et non-jugement à n'importe quelle expérience consciente. La non-réactivité peut être vue comme une prise de distance par rapport à une situation émotionnellement difficile, par exemple lorsque que quelqu'un ou quelque chose nous met en colère. L'entraînement méditatif va idéalement permettre au méditant d'observer cette émotion forte arriver sans se laisser emporter par l'enchaînement habituel de réactions physiques et mentales aux conséquences parfois néfastes. De même, ne pas porter de jugement sur notre expérience consciente permettrait d'observer les sensations, émotions ou pensées avec plus de sérénité et de détachement.

Ces deux aspects de la régulation émotionnelle promus par la méditation expliqueraient aussi certains de ses effets thérapeutiques. En effet des participants avec une expérience de méditation montrent des réactions émotionnelles différentes à des stimuli négatifs ou aversifs, comparés à des participants novices, aussi bien au niveau du comportement que de la réponse des régions cérébrales impliquées dans ces processus comme l'amygdale ou l'insula (7). Une expérience aversive qui a été particulièrement étudiée dans le cadre de la méditation est la perception de la douleur. Plusieurs études semblent indiquer que la méditation ne modifierait pas forcément la composante sensorielle de la douleur, mais plutôt son aspect désagréable et émotionnellement déstabilisant (8). Ces résultats sont corroborés par des études en IRM fonctionnelle montrant des différences dans les régions cérébrales activées par la douleur entre des novices et des experts en méditation (par exemple le thalamus et le cortex préfrontal), mais aussi entre la méditation et des traitements placebo sans principes actifs (9).

Les états profonds de méditation

Les différents aspects de la pratique méditative abordés précédemment peuvent amener, dans certaines circonstances et avec une pratique assidue, à des états profonds de méditation pouvant s'apparenter à des états altérés de conscience. Un type de pratique particulier cherche notamment à dissoudre notre perception habituelle du monde qui distingue un sujet de

l'expérience consciente (nous-même) et ses objets de conscience (le reste du monde). Ces méditations amènent à des états de conscience dits « non-duels » car ils sont supposément dépourvus de la dualité sujet/objet, et sont théorisées dans la philosophie bouddhiste comme des pratiques avancées enseignées à des pratiquantes et pratiquants expérimentés et avertis (10). C'est notamment le cas de la pratique de « présence ouverte » enseignée dans le Bouddhisme Tibétain, la pratique « shikantaza » du Bouddhisme Zen (Japon, Corée du Sud, Vietnam) mais aussi certaines formes de méditation dites « d'insight » issues du Bouddhisme Theravada (sud-est Asiatique). Un aspect crucial des pratiques « non-duelles » est de remettre en cause, au niveau expérientiel, le sens du « soi », le fait que nous nous percevons comme une entité permanente, indivisible et indépendante du reste du monde. La dissolution du sens du soi a été étudiée chez des méditantes et méditants experts en combinant des enregistrements cérébraux en magnétoencéphalographie (MEG) à des entretiens (dits « phénoménologiques ») détaillés de leur expérience lors de ces états (11). Ces recherches ont montré que différentes modalités d'expérience du soi impliquaient des réseaux cérébraux fonctionnant à des fréquences oscillatoires distinctes. Le mode habituel d'expérience et sa panoplie de pensées et ruminations sur le passé et le futur, appelé le soi « narratif », était caractérisé par un fort rythme gamma (60-80 Hz) dans les régions frontales et médio-préfrontales. Différemment, un mode plus « minimal » du soi composé majoritairement d'expériences corporelles et sensorielles et centré sur le moment présent affichait une activité beta (13-25 Hz) dans des régions plus postérieures du cerveau (précuneus, cortex cingulaire postérieur et lobule pariétal inférieur). Enfin, un état de conscience supposément dénué de soi atteint par les pratiquantes et pratiquants se caractérisait par une diminution encore plus forte du rythme beta dans le lobule pariétal inférieur droit. L'étude de ces états de conscience très particuliers est encore à un stade embryonnaire et comme souligné par les auteurs, un programme de recherche complet mêlant mesures objectives et subjectives est nécessaire pour mieux les caractériser (11).

Conclusion

L'étude des pratiques contemplatives par les neurosciences depuis une vingtaine d'années a déjà permis la compréhension de certains des mécanismes d'actions de la méditation au niveau cérébral. Des processus cognitifs comme la régulation attentionnelle et émotionnelle sont par exemple impliqués et œuvrent

très probablement à son efficacité thérapeutique. Cependant de nombreux pans de connaissance restent à découvrir et les biais affectant ce type de recherche (et plus généralement la psychologie et les neurosciences cognitives) comme les faibles tailles d'échantillons et taux de répliquabilité, nécessitent d'être surmontés dans le futur. Par ailleurs nous avons pu voir que l'association de méthodes d'imagerie cérébrale dites objectives (à la troisième personne) avec une investigation détaillée et rigoureuse du rapport subjectif à la première personne ², offre des possibilités passionnantes pour l'étude de l'expérience consciente durant la méditation. Ce projet de recherche, nommé par le neurobiologiste pionnier Francisco Varela « neurophénoménologie », a tout intérêt à s'inspirer de l'expertise des traditions contemplatives sur la question de la conscience. Comme envisagé 30 ans auparavant par Varela et ses collaborateurs, l'étude transdisciplinaire de « l'inscription corporelle de l'esprit » laisse entrevoir une compréhension plus fine et intégrée du grand problème de la conscience (12).

arnaudpoublan@gmail.com

Références

- (1) Conze E. *Buddhism: A short history*. Oneworld Publications; 2007.
- (2) Goldberg SB, et al. *Perspect Psychol Sci*. 17(1):108–30 (2022)
- (3) Hasenkamp W, et al. *NeuroImage*. 59(1):750–60 (2012)
- (4) Brewer JA, et al. *Proc Natl Acad Sci*. 108(50):20254–9 (2011)
- (5) Valk SL, et al. *Sci Adv*.;12. (2017)
- (6) Sumantry D. et Stewart KE. *Mindfulness*. 12(6):1332–49 (2021)
- (7) Magalhaes et al. *Front Hum Neurosci*. 13;12:448 (2018)
- (8) Zorn J. et al. *Eur J Pain*. 24(7):1301–13. (2020)
- (9) Zeidan F. et al. *Pain Rep*. 4(4):e759. (2019)
- (10) Dunne J. *Contemp Buddhism*. 12(1):71–88. (2011)
- (11) Berkovich-Ohana A, et al. *Front Psychol*. 11:1680. (2020)
- (12) Varela FJ, Rosch E, Thompson E. *The embodied mind: Cognitive science and human experience*. MIT press; 1992.

² Une observation à la troisième personne est faite par un tiers (le scientifique) sur le sujet de la recherche, par exemple en mesurant son activité cérébrale via l'IRM ou une autre technique. Différemment une observation à la première

personne est faite par le sujet lui-même en remplissant un questionnaire ou en évoquant le contenu de son expérience consciente lors de la tâche expérimentale.

Restaurer la conscience grâce à la stimulation cérébrale profonde

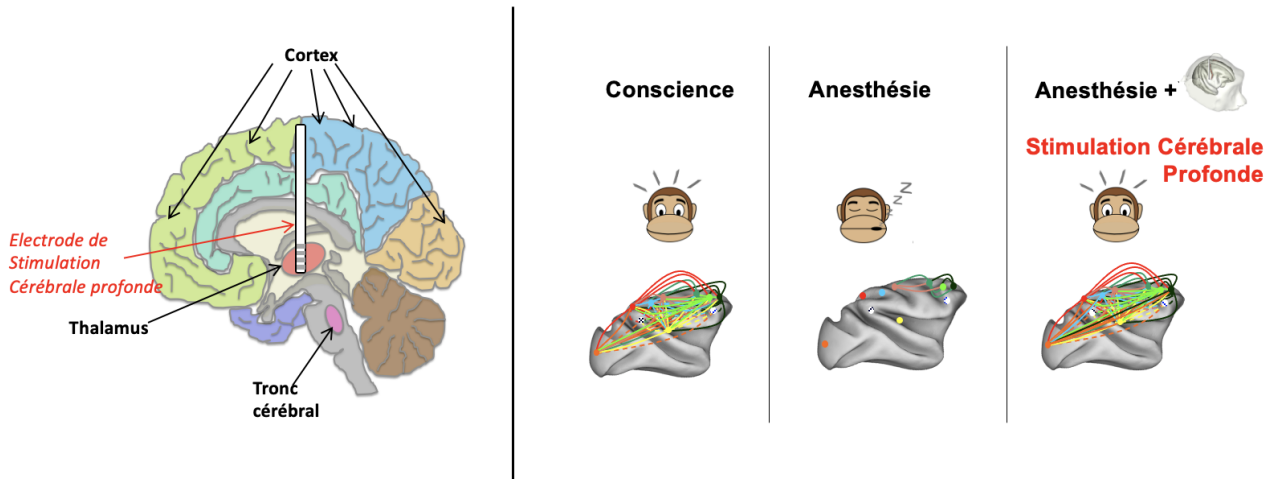
JORDY TASSERIE, LYNN UHRIG, JACOBO SITT, DRAGANA MANASOVA, MORGAN DUPONT, STANISLAS DEHAENE et BECHIR JARRAYA

NeuroSpin, CEA-INSERM U992 Unicog, Université Paris-Saclay & Institut du cerveau et de la moelle, Paris

La conscience est un processus dynamique et complexe qui repose sur l'activité coordonnée de différentes régions du cerveau, particulièrement le tronc cérébral, le thalamus et les régions associatives du cortex, notamment le cortex préfrontal. Il existe deux niveaux hiérarchiques de conscience. Le premier est celui de l'éveil, ou vigilance, caractérisé par l'ouverture au monde extérieur. Il correspond à l'activation de structures très profondes du cerveau nichées dans le tronc cérébral. Le deuxième est « l'accès conscient », caractérisé par la perception consciente de telle ou telle information (1). A chaque fois que nous prenons conscience d'une information, par exemple une note de musique, ce contenu de conscience est codé par l'activation simultanée de groupes de neurones distribués dans différentes aires du cortex cérébral. Un lien a été établi entre la perte de conscience et une forte perturbation des communications entre les différentes aires du cortex cérébral, et entre le cortex et le thalamus, une région du cerveau à mi-chemin entre le tronc cérébral et le cortex. Et si le centre du thalamus était la bonne cible à stimuler pour rétablir les deux niveaux hiérarchiques d'une conscience altérée ? C'est l'hypothèse testée par notre équipe (2).

Pour tester cette hypothèse, nous avons appliqué une anesthésie générale à des primates non-humains, et ce afin de supprimer les deux composantes de la conscience, à savoir l'éveil et l'accès conscient. Une électrode de stimulation cérébrale profonde avait préalablement été implantée chez ces animaux. Il s'agit d'une technologie préalablement mise au point pour traiter la maladie de Parkinson en stimulant d'autres noyaux profonds du cerveau. Résultat : pendant l'anesthésie générale, la stimulation électrique de la partie centrale du thalamus, avec des paramètres

électriques assez proches de ceux utilisés dans la maladie de parkinson, a permis de réveiller les primates anesthésiés. Alors que l'agent anesthésiant continuait de circuler dans le corps, nécessitant ainsi une ventilation mécanique contrôlée, la stimulation électrique a induit immédiatement un éveil avec une ouverture des yeux, la reprise d'une respiration spontanée comme dans les états d'éveil, et des mouvements spontanés des membres. L'arrêt de la stimulation électrique a fait immédiatement replonger le primate dans un état de sédation profonde. Cette expérience a ainsi pu démontrer dans un premier temps que la stimulation cérébrale profonde peut restaurer le premier niveau de la conscience, à savoir l'éveil. Grâce à la technologie de l'imagerie cérébrale par IRM fonctionnelle et également d'un examen par électroencéphalographie, nous sommes parvenus à mesurer finement, durant la stimulation du thalamus, les deux niveaux de la conscience (éveil et accès conscient). Nous avons observé de près les activations cérébrales de l'animal, pendant l'anesthésie et pendant les périodes de « réveil » induit par la stimulation. De plus, un casque permettait de faire écouter au primate une série de sons différents réalisant une composition complexe. Il s'agit de séquences de sons répétitifs avec un son différent (son déviant), ou avec une séquence différente (séquence déviante), créant ainsi un effet de « surprise ». La détection d'une séquence déviante est une signature de l'accès conscient (3). Alors qu'il avait perdu sa capacité à intégrer la complexité de la composition sonore (détection des sons déviants et des séquences déviantes) sous l'effet de l'anesthésie profonde, le cerveau a retrouvé cette capacité dès la mise en route de la stimulation cérébrale. Une autre signature de la conscience consiste à observer la



A gauche : illustration montrant l'emplacement de l'électrode de stimulation implantée dans les noyaux centraux du thalamus.

A droite : illustration des 3 conditions expérimentales avec l'état de conscience du primate ainsi que la richesse des corrélations fonctionnelles entre différentes aires du cortex cérébral (connectivité fonctionnelle riche). L'anesthésie supprime la conscience en appauvrissant les corrélations fonctionnelles corticales (connectivité fonctionnelle pauvre). La stimulation électrique du thalamus rétablit une riche connectivité fonctionnelle corticale ce qui aboutit au réveil du primate malgré l'administration continue d'agents anesthésiques

richesse des corrélations fonctionnelles dynamiques entre aires cérébrales par une analyse algorithmique appliquée au signal IRM fonctionnelle de repos (4). Là encore, nous avons pu démontrer que la stimulation cérébrale ramenait au cerveau la richesse de corrélations fonctionnelles dynamiques perdue sous anesthésie générale (Figure). Ainsi, la stimulation cérébrale du thalamus a pu restaurer les deux dimensions fondamentales et hiérarchiques de la conscience (2).

Ce travail scientifique apporte une pièce maîtresse pour envisager de futurs essais cliniques chez les patients souffrant de troubles chroniques de la conscience.

Références

- (1) Mashour G. A. et al. *Neuron* 105, 776–798 (2020).
- (2) Tasserie J. et al. *Sci Adv.* 2022 Mar 18;8(11):eabl5547.
- (3) Bekinschtein T. A., et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 1672–1677 (2009).
- (4) Bartfeld P. et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 887–892 (2015).

La conscience chez les invertébrés

LUDOVIC DICKEL

UMR 6552 Éthos (Ethologie Animale et Humaine - équipe Neuro Éthologie Cognitive des Céphalopodes, CNRS, Université de Caen-Normandie, Université de Rennes I)

Au sens très large, la conscience est intime et réflexive, elle a une dimension subjective, un contenu perceptif (sensoriel) et non perceptif (la pensée). La conscience chez les animaux non-humains suscite un intérêt spectaculaire. Il y a eu autant de communications scientifiques sur le sujet cette dernière décennie (plus de 10.000 articles entre 2010 et 2022, *mots clefs « animal » et « consciousness », source bases de donnée BibCNRS*) qu'entre 1900 et 2010 (environ 8 500 articles). Cependant les spécialistes de la conscience, scientifiques et philosophes entendent le plus souvent par « animal non-humain » les vertébrés, la très grande majorité de la littérature sur le sujet ne s'intéressant en fait qu'aux mammifères. On peut rappeler ici qu'à l'échelle de l'évolution des espèces, les vertébrés sont un petit îlot perdu au milieu d'un océan d'espèces d'animaux invertébrés : on a répertorié environ 45 000 espèces de vertébrés (dont 5 000 espèces de mammifères) contre un million d'espèces d'invertébrés. L'intérêt porté à la conscience chez les invertébrés a suivi la même dynamique que chez les autres animaux non-humain, mais à une toute autre échelle : 4 articles au cours du 20^{ème} siècle (mots clefs « invertebrate » et « consciousness »), 19 communications entre 2000 et 2010 et 53 publications entre 2010 et 2022 mentionnent ces termes dans leur titre ou leurs mots-clefs. Paradoxalement, c'est un petit îlot de réflexions et d'études sur la conscience chez les invertébrés au milieu d'un océan de travaux sur la conscience chez les vertébrés. Cela illustre bien que les verrous à lever pour étudier la conscience chez les invertébrés sont nombreux, je peux ici en mentionner quatre.



*Ceux des céphalopodes qui ont été étudiés, principalement la pieuvre commune (*Octopus vulgaris*) montrent des comportements extrêmement sophistiqués (Illustration Sandrine Dickel©)*

Des verrous à lever pour étudier la conscience chez les invertébrés

Le premier est que les invertébrés dans leur immense majorité ne possèdent pas de « cerveau ». C'est une évidence chez les spongiaires (éponges), les cnidaires et les cténaïres (méduses, coraux). C'est le cas également de la majorité des protostomiens (arthropodes, mollusques, annélides...). Le consensus semble large pour considérer qu'une forme de conscience ne peut émerger que chez des organismes dont le système nerveux est suffisamment centralisé

pour intégrer des informations de différentes natures ou de différents systèmes sensoriels (1). De nombreuses études sur la conscience sont basées sur les homologies anatomiques et fonctionnelles entre humains et animaux. Des activations corticales et thalamocorticales similaires interviennent chez un humain et un animal soumis à des tâches similaires (2). Dans les faits, ces approches comparatives ne concernent que quelques mammifères et quelques oiseaux. Les plans d'organisation des systèmes nerveux des invertébrés sont trop différents de ceux des vertébrés pour envisager de telles démarches. Un autre verrou concerne les capacités perceptives, motrices, cognitives de la plupart des invertébrés. Un nématode (vers rond) ne peut collecter que des informations proches de lui (chimiques, visuelles, tactiles). Il est capable de certains conditionnements classiques, mais pas de conditionnement opérant, sa mémoire est limitée. Selon certains auteurs, il ne posséderait pas les capacités suffisantes pour accéder à une forme de conscience (1). Certains soulignent toutefois que le cahier des charges requis pour que l'on considère qu'une espèce peut exprimer une forme de conscience (taille du cerveau, performances sensorielles et capacités cognitives) est plus « communément admis » que le résultat d'études comparatives rigoureuses qui viseraient à déterminer des critères neuro-cognitifs précis. Le troisième verrou est méthodologique. Définir la conscience n'est pas chose aisée. Les moyens d'investigation des processus conscients et inconscients chez l'humain sont principalement basés sur la verbalisation des perceptions, des sensations et des émotions ou l'utilisation d'objets. Depuis des décennies, d'innombrables outils d'investigations ont été développés pour tenter de contourner l'absence de langage chez l'animal. Même si ces outils d'exploration cognitive n'ont pas tous eu pour but d'étudier la conscience, ils constituent des outils précieux pour en explorer certaines composantes, notamment en relation avec l'attention ou les états subjectifs. Ces batteries de tests n'existent pas encore chez les invertébrés. Lorsque certains ont été développés, ils ne concernent que très peu d'espèces, comme la pieuvre ou l'abeille. De nouveaux moyens d'investigation et de nouveaux questionnements doivent être envisagés chez les animaux, les invertébrés en particulier. Le quatrième verrou est

éthique. Les recherches sur la conscience chez l'animal sont à peu près concomitantes de l'évolution des dispositions législatives relatives au bien-être des animaux de rente ou utilisés en recherche. On peut citer, pour les animaux utilisés à des fins de recherche, la Directive 2010/63/EU en Europe ou, en France, la modification du code civil en 2015 qui considère les animaux comme des « êtres sensibles » (Loi #2015-177, article 515-14). Que l'on considère un animal comme sensible change la nature des relations que nous entretenons avec lui. À l'opposé, les précautions éthiques que nous devons prendre envers les animaux changent notre façon d'appréhender leurs états mentaux. Les dispositions législatives vis-à-vis de l'animal sont donc à la fois les résultats et de puissants moteurs dans l'évolution de l'opinion publique. Et c'est l'opinion publique qui pousse largement les institutions à soutenir de nombreux projets de recherche visant à optimiser le bien-être animal. Cet effet cumulatif peut expliquer, au moins en partie, l'explosion brutale des recherches sur la conscience chez l'animal non-humain. Ce phénomène vertueux n'a cependant concerné jusqu'à présent que les espèces vertébrées. Aucun invertébré n'a été intégré à la réglementation sur le bien-être animal, pour la recherche ou à des fins commerciales. Enfin presque aucun invertébré...

Conscience et bien-être chez les invertébrés

Extraits de *la Cambridge Declaration on Consciousness* (7 juillet 2012) : « il y a suffisamment d'évidences convergentes pour que les animaux non-humains possèdent [tous les substrats neuronaux] qui permettent

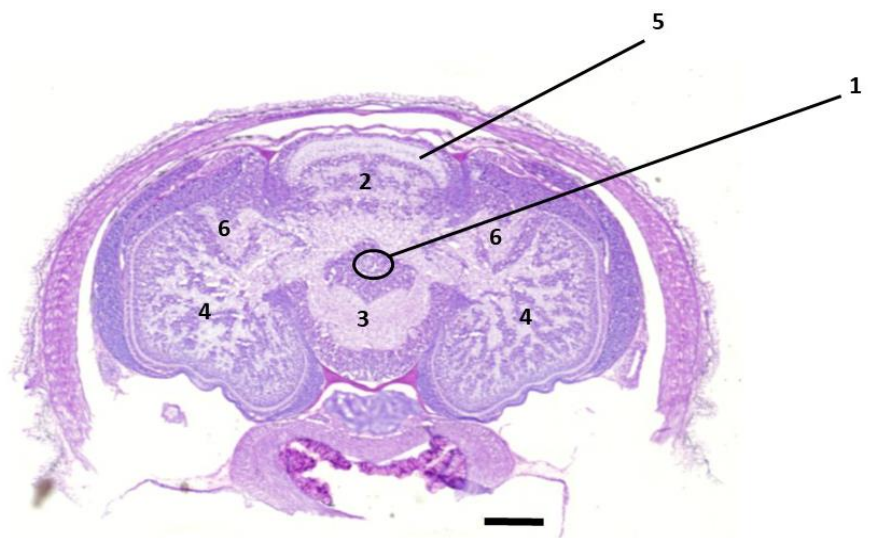


Figure 1 : Coupe frontale du cerveau d'une seiche juvénile : 1- œsophage ; 2- lobes de la masse supra-œsophagienne ; 3 – lobes de la masse sous-œsophagienne ; 4- lobes optiques ; 5 – lobe vertical (l' « hippocampe » du cerveau des céphalopodes) ; 6 – lobes pédonculés (le « cervelet » du cerveau des céphalopodes). Barre d'échelle : 1 mm.

des stades conscients [...] ». « Les animaux non-humains, incluant les mammifères, les oiseaux et beaucoup d'autres créatures [...] possèdent ces substrats [...] ». Il est spécifié que les animaux concernés « incluent les invertébrés », et il est ajouté « ...de façon *évidente* pour les insectes et les mollusques céphalopodes » (nautes, calmars, seiches, poulpes). En corolaire, la réglementation européenne sur le bien-être des animaux utilisés à des fins de recherches (Directive 2010/63/EU) inclut les Céphalopodes. Plusieurs raisons peuvent expliquer cela : ils possèdent un véritable cerveau, de très loin le plus développé de tous les invertébrés : 300 millions de neurones. Il n'y a pas de cortex ni de thalamus chez la pieuvre, leur cerveau étant constitué d'une agglomération de lobes (Figure 1). Autre « invertébritude », plusieurs lobes sensorimoteurs et/ou intégratifs sont situés en dehors du cerveau. Alors pourquoi les neuroscientifiques à Cambridge ont-ils proposé que les pieuvres fassent partie des animaux possédant un système nerveux compatible avec l'expression d'une forme de conscience ? Parce que de nombreux travaux ont mis en évidence la présence de lobes fonctionnellement analogues à des structures corticales très associatives des vertébrés. On peut citer le lobe vertical, analogue de l'hippocampe ou les lobes optiques, analogues fonctionnels des structures corticales d'intégration visuelles (Figure 1). Ces structures sont impliquées dans les processus d'apprentissage, dans la mémoire, et dans certains processus de décision (3). L'existence de ces analogies entre le cerveau de la pieuvre et celui des vertébrés, un haut niveau de complexité, une proportion élevée de micro- et d'interneurones permettent d'envisager qu'un céphalopode puisse être doué d'une forme de conscience. Chez les insectes, le cerveau est certes moins volumineux (900.000 neurones chez une abeille). Mais de nombreuses études sur l'abeille soulignent la présence de structures cérébrales qui intègrent des informations multimodales (visuelles, olfactives). Elles sont impliquées dans l'apprentissage, la mémoire et, par leurs influences inhibitrices, probablement également sur certains processus d'évaluation des informations de l'environnement (4). Malgré certaines analogies fonctionnelles, le plan d'organisation du cerveau des insectes est, là encore, complètement différent de celui des vertébrés humains ou non-humains, et aussi de celui des invertébrés non-arthropodes d'ailleurs. Malgré ces analogies fonctionnelles et en l'état actuel des connaissances sur les invertébrés, il est plus prudent se contenter de similarités comportementales entre vertébrés et invertébrés pour les recherches sur la conscience. L'écueil de raisonnements tautologiques de

type : « telle structure du cerveau de l'abeille est impliquée dans la réalisation d'une tâche dont on sait qu'elle nécessite des processus conscients chez l'humain, donc l'activation de cette structure signale une forme de conscience chez l'animal » est proche.

La conscience chez les invertébrés : un défi pour les chercheurs

A part un article, très controversé, qui argumente explicitement l'existence d'une conscience chez la drosophile sur la seule base de leurs capacités d'attention sélective (5), les pionniers du domaine se contentent de proposer certains invertébrés d'intérêts pour étudier la conscience : céphalopodes (6) et insectes (7). Ceux des céphalopodes qui ont été étudiés, principalement la pieuvre commune (*Octopus vulgaris*) et la seiche commune (*Sepia officinalis*) (sur les 800 espèces connues...), montrent des comportements extrêmement sophistiqués (communication, recherche de nourriture, navigation, sommeil, jeu...) et des capacités cognitives remarquables (catégorisation, généralisation, apprentissages opérants de règles et contextuels, différents types de mémoire, planification ... (3)). Du côté des arthropodes, c'est l'abeille qui tient la corde : navigation, communication, reconnaissance individuelle et collective, apprentissages sociaux, manipulations de concepts ... (8). Problème : toutes ces capacités très spectaculaires peuvent s'exprimer, au moins chez l'humain, sans intervention de processus conscients (9, chap.2). On peut, sur la base d'une architecture cognitive complexe, proposer des candidats potentiels aux études sur la conscience mais il est téméraire de présupposer l'existence d'une forme de conscience sur la seule base d'arguments neurocognitifs. Les recherches d'une forme de conscience chez les invertébrés constituent un redoutable défi pour les chercheurs en éthologie et en neurosciences. Redoutable car le contexte n'est pas à l'apaisement : le législateur semble avoir déjà tranché la question, les invertébrés, au moins les céphalopodes doivent être traités comme des êtres « sentients » (Directive 2010/63/UE, Chap. 1 point 12). Ce terme indique explicitement une forme de conscience phénoménale (capacité à ressentir subjectivement un évènement). Certes « doit être considéré comme » ne veut pas exactement dire « sont », mais ces deux expressions prennent curieusement le même sens dans les médias. Ce défi est redoutable car les invertébrés ont depuis toujours été utilisés par les neuroscientifiques comme modèles pour découvrir les phénomènes cellulaires et moléculaires sous-tendant des comportements complexes (on pense ici aux

travaux d'Eric Kandel sur l'aplysie). Tous les organismes étant très similaires à l'échelle cellulaire, l'aplysie a pu constituer un excellent modèle pour comprendre les autres espèces. Pourra-t-on envisager une telle démarche en étudiant une forme de conscience dans les systèmes nerveux hyper-complexes d'invertébrés très « sophistiqués » comme la pieuvre ? Rien n'est moins sûr. Par contre ces recherches apporteront de précieuses informations sur les fonctions adaptatives des stades, des formes et des contenus de la conscience chez des espèces confrontées à des pressions évolutives très différentes. Les outils développés par les sciences cognitives sont intéressants, mais ne sont probablement pas suffisants dans ce domaine. Il est nécessaire de trouver des portes qui nous donneront accès aux états subjectifs de l'animal. Des recherches sur les émotions et les effets des états émotionnels des individus sur leurs comportements sont indispensables. Ces approches se développent chez les animaux domestiques en éthologie appliquée (9 chap. 3), chez l'abeille (10). Au laboratoire, nous menons des investigations approfondies de ces phénomènes chez les Céphalopodes¹.

Existe-t-il une forme de conscience chez des invertébrés ? Nous aurons peut-être des arguments robustes pour répondre à cette question. Mais le problème semble insurmontable lorsqu'il s'agira de savoir chez quels invertébrés la conscience a émergé. S'il est peut-être possible de déceler qu'un phénomène aussi intime que la conscience existe chez une espèce, comment démontrer qu'il n'existe pas chez une autre ?

ludovic.dickel@unicaen.fr

Références

- (1) Feinberg TE et Mallat JA, The question of invertebrate consciousness, in *Consciousness demystified*, MIT Press (2018)
- (2) Ehret G et Romand R, *Front Syst Neurosci.*, DOI:10.3389/fnsys.2022.941534 (2022)
- (3) Mather J et Dickel L. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 16, 131–137. DOI: 10.1016/j.cobeha.2017.06.008. (2017)
- (4) Klein C. et Barron AB. *Anim. Sent.* 9(1). DOI:10.51291/2377-7478.1113 (2016)
- (5) Swinderen Bv. *Bioessays*; 321-330. DOI: 10.1002/bies.20195 (2005)
- (6) Mather J. et Carere C. *Anim. sent.* 9(2). DOI:10.51291/2377-7478.1127 (2016)
- (7) Chittka L. et Wilson C. *American Scie.* 107(6):364-369. DOI:10.1511/2019.107.6.364 (2019)
- (8) Menzel P. et al. *Cognition in Invertebrates pp 403-442, In Evolution of Nervous System*, Ed Elsevier (2007)
- (9) Le Neindre P. et al. *INRAE, External Scientific Report 2017*, DOI:10.2903/sp.efsa.2017.EN-1196. (2018)
- (10) Solvi C. et al. *Science*, 353(6307): 1529-1531. DOI: 10.1126/science.aaf445 (2016)

¹ *Projet ANR-18-CE02-0022 EthiCs (Emotion et prises de décision chez le Seiche). L. Dickel (porteur, EthoS, France) et CC Chiao (Visual Neuroscience Laboratory, Taïwan).*

Conscience et mémoire : de la seiche au geai

CHRISTELLE JOZET-ALVES ET LISA PONCET

Laboratoire EthoS – Ethologie Animale et Humaine, Université de Caen, CNRS UMR 6552



Illustration : La seiche commune et le geai à gorge blanche sont deux espèces qui pourraient voyager mentalement dans le temps, à travers leur mémoire « de type » épisodique. Posséder une telle capacité soulève la question de la conscience de soi dans le temps chez l'animal.

Les animaux sont-ils capables de se souvenir de leur passé et d'imaginer de futurs scénarios ? Est-ce qu'ils ont conscience de leur propre existence le long d'un continuum passé-présent-futur (conscience de soi dans un temps subjectif), ou mémorisent-ils leur existence comme une succession d'événements plus ou moins juxtaposés ? L'existence de la mémoire épisodique chez les animaux non-humains, celle-là même qui nous permet d'effectuer ces voyages mentaux dans le temps, pose question car elle est intrinsèquement ancrée dans un temps et un espace subjectif (1). En l'absence de capacités de verbalisation permettant d'évaluer objectivement ces aspects phénoménologiques, la solution la plus simple serait de nier l'existence de cette mémoire si particulière chez l'animal : c'est notamment le point de vue de Tulving (1), premier à décrire et définir ce type de mémoire, et qui la considère comme une caractéristique de l'espèce humaine. Les animaux seraient capables d'apprendre, de modifier de manière flexible leur comportement en fonction de leurs expériences passées, mais resteraient invariablement bloqués dans le présent. La solution alternative serait

d'évaluer la vraisemblance d'expériences subjectives via une approche scientifique rigoureuse se fondant sur l'évaluation d'un panel de critères comportementaux, cognitifs et neuronaux. Les espèces-phares pour l'étude de ces capacités cognitives sont les corvidés, et plus particulièrement le geai à gorge blanche, chez qui des expériences robustes et très innovantes ont été menées depuis un peu plus d'une vingtaine d'années. Ces expériences ont permis d'établir un cadre théorique qui a été appliqué par la suite à diverses espèces réputées pour leurs capacités cognitives complexes, comme les grands singes, les rats et plus récemment, au sein des invertébrés, la seiche.

Mémoire épisodique ou de type épisodique ?

L'équipe de Nicola Clayton a été la première à montrer que les geais à gorge blanche privilégiaient la recherche d'aliments non périssables (i.e. des cacahuètes) au détriment d'aliments préférés mais périssables (i.e. des vers), seulement si un long délai s'était écoulé depuis qu'ils avaient caché ces différents items (2). Cette flexibilité comportementale indique leur capacité à

replacer des événements précédemment vécus (Quoi : cache de la nourriture) dans un contexte spatio-temporel (Où et Quand), ce qui présente toutes les propriétés de la mémoire épisodique pouvant être évaluées objectivement. Les geais possèdent ainsi des capacités cognitives qui, d'un point de vue comportemental, ressemblent en tous points à la mémoire épisodique. Cette procédure du « quand-quoi-où » a été adaptée avec plus ou moins de succès chez des mammifères (e.g. primates non-humains) (3), mais étonnement également chez une espèce invertébrée : la seiche, un mollusque céphalopode. Ainsi, bien que les seiches ne stockent pas leur nourriture, nous avons montré qu'elles optimisent leur comportement de recherche de nourriture en se fondant sur leurs expériences passées (4) : quelles proies (préférées ou non ; quoi), ont été consommées à quel endroit (où), et ceci depuis combien de temps (quand). En effet, les seiches prennent en compte les délais de renouvellement des différentes proies présentes à différents endroits, et le délai écoulé depuis leurs précédentes visites en ces lieux pour déterminer préalablement à toute visite où il est le plus profitable d'aller chasser. Bien que ces expériences requièrent indubitablement des capacités cognitives complexes, il demeure impossible de faire la distinction entre le fait qu'un animal soit capable de se souvenir d'un événement de son passé (récupération consciente du contexte d'encodage) ou simplement qu'il sache ce qu'il s'est passé sans impression de reviviscence. Bien que cette distinction soit également délicate chez l'humain, cela a conduit les chercheurs à privilégier chez l'animal l'expression « mémoire de type épisodique » à « mémoire épisodique » (5).

Mémoire de la source

La mémoire de la source permet la récupération des caractéristiques contextuelles (perceptives, émotionnelles...) présentes lorsqu'un souvenir épisodique a été formé. Cette capacité cognitive nous permet de déterminer l'origine d'un souvenir (comment l'ai-je appris ?), ce qui s'avère indispensable pour distinguer différents souvenirs présentant des caractéristiques communes. Connaître l'origine d'une connaissance (e.g. la source de l'information) apparaît indispensable à l'encodage d'un événement comme ayant été personnellement vécu, et ce distinctement d'un événement identique mais vécu puis décrit par une tierce personne. Ainsi, étudier la mémoire de la source chez l'animal pourrait apporter des informations sur une possible expérience subjective, notamment s'il est question de caractéristiques perceptives ou

émotionnelles. Récemment, nous avons montré que les seiches étaient capables de récupérer les caractéristiques perceptives (as-tu vu ou senti ?) d'un souvenir et pas seulement son contenu (rencontre avec une proie) (6). Lors de cette expérience, les seiches étaient dans un premier temps entraînées à sélectionner un symbole pour indiquer si elles voyaient une proie ou si elles sentaient uniquement l'odeur de celle-ci. Par la suite, elles étaient exposées à une nouvelle proie sans pouvoir sélectionner le symbole correspondant. La question leur était seulement posée plusieurs heures plus tard, et les seiches devaient alors se remémorer les caractéristiques perceptives de la proie rencontrée précédemment et sélectionner la réponse adéquate. L'utilisation de cette question inattendue permet d'éviter l'apprentissage d'un encodage volontaire de l'information pour une utilisation ultérieure. Ce paradigme pourrait ainsi nécessiter un rappel conscient de l'information chez les individus testés. Bien que la mémoire de la source n'ait quasiment pas été étudiée chez l'animal, elle pourrait apporter des informations cruciales sur l'expérience subjective des animaux. En effet, lorsqu'un paradigme étudiant cette mémoire est utilisé, il requiert des animaux qu'ils ne récupèrent pas seulement les informations dites externes (e.g. quand-quoi-où) comme dans le cas des tâches classiques d'évaluation de la mémoire de type épisodique, mais également internes (e.g. propre perception).

Mémoire du passé vers un futur subjectif

La mémoire épisodique permet non seulement de voyager mentalement dans son propre passé, mais également de se projeter mentalement dans son propre futur subjectif. Ainsi, nous pouvons simuler différents scénarios en recombinaison de manière flexible diverses informations épisodiques issues de nos expériences passées. Sur ces bases, des décisions peuvent être prises sur le comportement le plus approprié à avoir à l'instant présent. Des critères comportementaux ont été établis afin d'évaluer, de la manière la plus objective, la capacité de planification chez les animaux, en mettant de côté les comportements dirigés vers le futur qui seraient ancrés génétiquement (e.g. préparation à l'hibernation), ou issus d'un entraînement préalable (i.e. utilisation de renforcements). Les comportements de planification doivent ainsi émerger spontanément, et répondre à un besoin ultérieur, et ceci indépendamment de l'état de motivation actuel. Ainsi, les geais choisissent de cacher des aliments différents, en fonction de ce dont ils auront envie le jour suivant, et non en fonction de ce dont ils souhaiteraient se nourrir au moment présent (7). En outre, chez cette même espèce, lorsque les individus

savent que dans une pièce expérimentale de la nourriture est disponible tous les jours, mais pas dans la seconde, ils iront sélectivement cacher de la nourriture dans la seconde si on leur en donne l'opportunité (8). Bien que le comportement de cache de la nourriture soit un comportement inné, il n'en demeure pas moins extrêmement flexible puisque les oiseaux se basent sur leurs expériences passées pour prendre des décisions dans le présent qui auront des répercussions dans leur futur. Ces comportements de planification spontanés pourraient être un indicateur non-verbal de la conscience du temps comme un continuum. Si des comportements de planification ont été mis en évidence chez les corvidés et les grands singes notamment via l'étude de la préparation d'outils, ils n'ont pas été directement évalués chez les céphalopodes. Toutefois, nous avons montré récemment que les seiches modifient de manière flexible leur comportement prédateur présent en fonction de leur futur proche. Ainsi, elles mangeront peu de crabes (un type de proie communément consommé par la seiche) pendant la journée si elles savent que des crevettes (un type de proie typiquement préféré) seront disponibles la nuit suivante, et elles mangeront des crabes à satiété dans le cas contraire (9). Si ce comportement est bien orienté vers le futur et particulièrement flexible, nous ne pouvons toutefois pas exclure qu'il soit motivé par le besoin présent de manger leur proie préférée.

L'étude du cerveau sera-t-elle la clef ?

Les différents travaux qui se focalisent sur la recherche des corrélats neuronaux de la conscience n'ont pas mis en évidence de structures cérébrales ou de processus neuronaux qui seraient caractéristiques de l'espèce humaine. Le lobe temporal médian, et notamment l'hippocampe, joue un rôle crucial en nous permettant de nous remémorer les événements de notre passé dans leur contexte spatio-temporel. Chez l'animal, particulièrement le rat, l'étude des activations cérébrales au niveau de l'hippocampe au cours de certaines tâches semble apporter un éclairage complémentaire sur l'existence de simulations conscientes lors des voyages mentaux dans le temps (10). Chez le rat, de nombreuses expériences utilisant la technique d'électrophysiologie *in vivo* ont permis d'enregistrer l'activation de cellules de lieu. Bien que ces neurones aient été décrits initialement comme s'activant sélectivement en fonction de la position d'un animal dans son environnement, il a été montré qu'ils peuvent s'activer séquentiellement pendant le sommeil paradoxal ou lors d'un choix entre plusieurs routes possibles. Ces séquences d'activation appelées

« replays » correspondent à des déplacements précédemment réalisés. Il est difficile de dire si ces replays sont une remémoration consciente ou le résultat de processus seulement nécessaires à la consolidation de la mémoire spatiale et/ou procédurale. Toutefois, des études ont mis en évidence, des séquences d'activation ne correspondant pas forcément à des déplacements déjà effectués dans le dispositif, dites « pré-plays » : e.g. déplacements en sens inverse ou nouveaux trajets combinant différentes portions de l'environnement visitées précédemment. Ces résultats suggèrent la mise en jeu de processus d'imagerie mentale sous-tendant la cognition épisodique. En effet, ces replays et pré-plays pourraient alors être interprétés comme le fait de vivre mentalement un déplacement, qu'il ait déjà été vécu ou qu'il soit imaginé. L'hippocampe pourrait ainsi être le support de représentations spatiales allocentrées où différentes routes peuvent être explorées de manière flexible avant même de se déplacer, voire même être impliqué dans une projection de soi dans un temps et un espace subjectif. L'exploration de l'hippocampe des mammifères, mais également des oiseaux, pourrait ainsi nous apporter une compréhension plus fine des liens entre mémoire et conscience animale. Et au-delà des vertébrés, la recherche de structures cérébrales fonctionnellement similaires à l'hippocampe, telles que le complexe vertical des céphalopodes, nous permettra peut-être un jour d'appréhender les bases biologiques et évolutives de ces processus cognitifs complexes.

Conclusion

Il a longtemps été affirmé que la capacité à voyager mentalement dans le temps était une capacité uniquement humaine, ayant potentiellement évolué en parallèle du langage. Pour autant, bien qu'aucun des travaux présentés ci-dessus ne constitue en soi une preuve absolue, cette accumulation de données rend vraisemblable que certaines espèces animales soient capables d'effectuer des voyages mentaux conscients dans le temps. Si l'on accepte qu'elles possèdent ce niveau de conscience de soi dans un temps subjectif, il adviendra alors de se poser la question de l'origine de cette conscience : a-t-elle pu apparaître plusieurs fois au cours de l'évolution ? Et pourquoi ? Ces questions sont d'autant plus centrales que les systèmes neuronaux pouvant servir de support à cette conscience ont une histoire évolutive complètement indépendante chez des espèces comme la seiche et le geai.

christelle.alves@unicaen.fr

lisa.poncet@unicaen.fr

Références

- (1) Tulving E. Annual Review Psychology 53, 1-25. (2002).
- (2) Clayton N.S. et Dickinson A. Nature 395(6699), 272-274. (1998)
- (3) Martin-Ordas G. et al. Animal cognition 13(2), 331-340. (2010).
- (4) Jozet-Alves C. et al. Current Biology 23(23),R1033-R1035. (2013)
- (5) Clayton N. S. et al. Nature Reviews Neuroscience 4(8), 685-691. (2003)
- (6) Billard P. et al. Scientific Reports 10 (1), 1-7. (2020)
- (7) Raby C.R. et al. Nature, 445(7130) 919-921. (2007)
- (8) Correia S.P. et al. Current Biology 17(10), 856-861. (2007)
- (9) Billard P. et al. Biology letters 16 (2), 20190743. (2020)
- (10) Pfeiffer B.E. et Foster D.J. Nature 497, 74–79. (2013)

Tester les capacités de métacognition pour étudier la conscience chez les mammifères

LUDOVIC CALANDREAU, RACHEL DEGRANDE, PLOTINE JARDAT ET LEA LANSADE

Equipe Cognition, Ethologie, Bien-être animal ; UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRAE, CNRS, Université de Tours, Nouzilly)

Chez les animaux, étudier la conscience ou les processus mentaux de manière générale reste relativement compliqué. En effet ces derniers ne peuvent pas rapporter verbalement s'ils sont conscients de leurs actions, de ce qu'ils ont ou non en mémoire, ou de ce qu'ils comprennent des informations présentées. Pour contourner cette difficulté inhérente aux études animales, les recherches ont consisté à développer des méthodologies pour étudier des processus mentaux qui, chez l'humain, impliquent un traitement conscient des informations. L'étude de la métacognition animale est probablement un des domaines de recherche où ce type de développement méthodologique a été très poussé et qui a largement contribué au questionnement sur la conscience chez les animaux.

La métacognition est une forme de cognition qui permet à un individu d'évaluer le niveau de ses connaissances. En d'autres termes, elle lui permet de rendre compte « qu'il sait qu'il sait » ou « qu'il sait qu'il ne sait pas », et donc qu'il a conscience de son niveau de connaissance. Cette faculté mentale a longtemps été considérée comme exclusivement humaine mais une étude pionnière chez le dauphin en 1995 a remis en question cette vision (1). Depuis cette expérience, un développement important de paradigmes expérimentaux a été entrepris pour tester la métacognition animale, en particulier chez les mammifères. Ces paradigmes permettent de tester deux aspects de la métacognition : le monitoring métacognitif (i.e. la capacité à juger de son propre état de connaissance) et le contrôle métacognitif (la capacité à rechercher des informations lorsqu'un manque de connaissance a été détecté) (2).

Tester le monitoring métacognitif

L'évaluation du monitoring métacognitif repose sur l'apprentissage préalable d'une tâche. L'objectif est ensuite d'intégrer une variation dans la tâche qui met l'animal face à une incertitude. L'animal pourra exprimer cette incertitude grâce à un système d'auto-évaluation. Trois types de tests comportementaux sont généralement utilisés : des tests de discrimination perceptive, de mémoire ou de recherche de nourriture. Dans les tests de discrimination, les animaux sont dans un premier temps entraînés à différencier des stimuli en fonction de leurs propriétés sonores ou visuelles. Par exemple, dans l'étude pionnière chez le dauphin, celui-ci était entraîné à classer un son en fonction de sa fréquence (basse ou haute) afin de recevoir une récompense alimentaire. Dans une autre étude chez des singes, ces derniers devaient classer un stimulus visuel selon qu'il était peu ou très pixellisé. Les tests de mémoire, quant à eux, sont généralement fondés sur le test d'appariement différé à un échantillon. Au cours de celui-ci, un échantillon (par exemple une image) est d'abord présenté au sujet au début de l'essai. Après un court délai, l'animal doit retrouver parmi différents éléments (différentes images) celui qui correspond à l'échantillon présenté précédemment afin d'obtenir de la nourriture. Enfin, dans le test de recherche de nourriture, également appelé test de dissimulation de nourriture, le sujet doit chercher une récompense après avoir vu l'expérimentateur la cacher.

Quelle que soit l'épreuve initiale, une fois que le sujet est capable d'effectuer le test, la difficulté de celui-ci est augmentée afin d'intégrer des situations pour lesquelles l'animal ne peut pas / a du mal à trouver la réponse

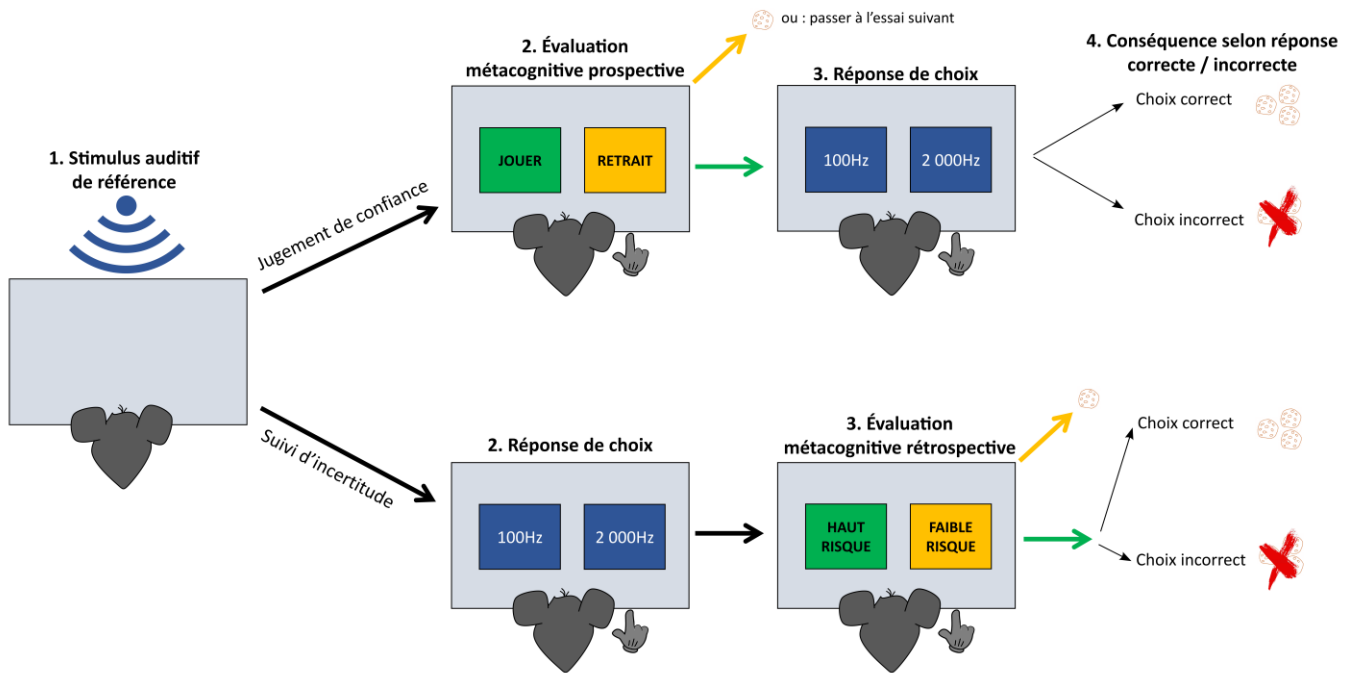


Figure 1 : Principe d'une tâche de monitoring métacognitif. Dans cet exemple, l'animal entend dans un premier temps un stimulus auditif. Dans la tâche de jugement de confiance, l'auto-évaluation sur l'incertitude de la réponse se fait avant la réponse au test (évaluation prospective : à quel point est-il sûr de pouvoir donner la réponse correcte). Dans la tâche de suivi d'incertitude, l'auto-évaluation se fait après la réponse au test (évaluation rétrospective : à quel point est-il sûr d'avoir donné la réponse correcte). Les options de retrait ou de faible risque permettent de signifier une incertitude élevée et l'animal obtient une récompense intermédiaire.

correcte (incertitude élevée). Pendant le test de discrimination perceptive, les deux stimuli présentés aux animaux deviennent plus difficiles à discriminer (par exemple stimuli de fréquence très proche). Dans l'appariement différé à un échantillon, le délai de temps entre la présentation de l'échantillon et le moment où les animaux doivent le retrouver est augmenté, ce qui oblige l'animal à maintenir en mémoire les informations. Dans le test de recherche de nourriture, les expérimentateurs peuvent cacher la nourriture hors du champs de vision de l'animal, déplacer la nourriture pour induire une confusion, ou encore prolonger le délai entre le moment où la nourriture est cachée et le moment où l'animal est autorisé à venir la récupérer. L'intérêt sous-jacent de rendre le test plus compliqué est que si l'individu est capable de juger son propre état de connaissance, il devrait être capable de détecter le niveau de difficulté du test et différencier les situations où il est certain de connaître la réponse de celles où il ne l'est pas. Selon ce degré de certitude, l'animal devrait être capable d'émettre une appréciation qui est fonction de son niveau de connaissance. Pour évaluer cette capacité, il existe deux manières de proposer à l'animal d'exprimer son état d'incertitude : le suivi d'incertitude, ou le jugement de confiance (Figure 1).

Dans le suivi d'incertitude, l'animal peut choisir d'accepter ou de refuser d'effectuer l'un des tests

présentés ci-dessus. Pour cela une option « de retrait » lui est proposée. Cette option entraîne une valeur de récompense plus élevée (en quantité ou en qualité) que la récompense donnée pour une réponse incorrecte, mais plus faible que la récompense donnée pour une réponse correcte. La prédiction est qu'un animal capable de monitoring métacognitif réalisera plus souvent le test lorsqu'il est certain de la réponse et choisira l'option de retrait lorsqu'il est incertain. Des mammifères tels que le dauphin, le singe rhésus, l'orang-outan, le chimpanzé ou encore les rats ont refusé de manière sélective les tests les plus difficiles (1, 3, 4, 5). Ces résultats suggèrent qu'ils sont tous capables d'un suivi métacognitif, et que cette capacité est donc présente dans une large diversité d'espèces allant des primates aux rongeurs. En revanche, cette épreuve semble plus difficile pour les singes capucins et les corbeaux à gros bec, qui n'utilisent pas ou peu l'option de retrait (6, 7).

Dans le jugement de confiance, il n'y a pas d'option de retrait, l'animal ne peut pas refuser le test et doit faire un choix. Cependant, une fois que le sujet a terminé le test, il lui est demandé d'évaluer la qualité de sa réponse. Pour cela, avant d'avoir accès à la récompense, l'animal doit sélectionner, soit une icône de risque faible, soit une icône de risque élevé. Si le sujet sélectionne l'icône à faible risque, il obtient une petite récompense qu'il ait

donné ou non la bonne réponse. Si le sujet choisit l'icône à haut risque, il obtient une récompense importante en cas de réponse correcte, mais une perte tout aussi importante (voire aucune récompense) si la réponse est incorrecte. L'animal comprend la signification de ces icônes au fur et à mesure des essais. L'hypothèse est qu'un animal capable de monitoring métacognitif sélectionnera l'icône à haut risque pour les essais dans lesquels il est certain d'avoir répondu correctement et l'icône à faible risque pour ceux dans lesquels il pense pouvoir s'être trompé. La capacité de jugement de confiance a été testée avec succès chez des macaques rhésus (3).

Ces deux méthodes testent des moments différents où l'évaluation métacognitive est réalisée par l'animal : avant de faire un choix dans le cas du suivi de l'incertitude ; après le choix pour le jugement de confiance. Ces deux types d'évaluation sont qualifiés respectivement de jugement métacognitif prospectif ou rétrospectif. Les études citées ci-dessus indiquent, d'une façon générale, que davantage d'animaux semblent capables d'une évaluation prospective, les macaques rhésus étant capables à la fois de s'évaluer prospectivement et rétrospectivement.

Tester le contrôle métacognitif

L'évaluation du contrôle métacognitif (i.e. la capacité à rechercher des informations lorsqu'un manque de connaissance a été détecté) repose sur les mêmes tests de base que ceux présentés auparavant : tests de discrimination perceptive, d'appariement à un échantillon ou de recherche de nourriture. Dans ce cas, l'option de retrait est remplacée par une option

permettant de recueillir davantage d'informations pour aider le sujet à choisir la bonne réponse dans le test (Figure 2). L'idée est que si l'animal est conscient de son niveau de connaissance (ce qu'il a en mémoire ou non), qu'il comprend qu'il lui manque de l'information et qu'il lui faut combler ce manque d'information pour résoudre la tâche, alors son comportement de recherche d'indices devrait être positivement corrélé avec son niveau d'incertitude. Des études indiquent que des capucins et macaques rhésus, des babouins, des chimpanzés, des orangs outans ou encore des rats semblent capables d'une telle capacité de contrôle métacognitif (8, 9). Par exemple, dans une expérience, des rats devaient classer un son en indiquant s'il était « court » ou « long ». Après avoir entendu le son, si celui-ci avait une durée intermédiaire, ils préféraient demander de le réécouter avant de donner leur réponse (5).

Éléments de discussion

Les processus mentaux impliqués dans ces aptitudes métacognitives chez les mammifères sont encore discutés (10). En effet, des processus associatifs relativement simples pourraient guider certaines réponses métacognitives dans les tests. Par exemple, dans certains cas, les animaux peuvent apprendre que les stimuli ambigus (par exemple de fréquence intermédiaire), présentés dans les situations d'incertitude, sont associés à une faible probabilité d'obtenir une récompense. De telles associations pourraient guider l'animal, l'inciter à choisir une option de retrait ou de recherche d'indices, sans avoir besoin d'une connaissance consciente de l'ambiguïté du stimulus ou de son propre niveau de connaissance. Le sujet pourrait aussi associer son propre comportement à une réponse à donner, ses performances métacognitives seraient ainsi guidées sans que des processus mentaux conscients aient lieu. Par exemple, les sujets ont souvent des latences de réponse bien plus longues pour les essais difficiles (situation ambiguë) que pour les essais faciles. Cette différence comportementale pourrait guider la réponse de l'animal lors des essais difficiles. Afin d'exclure de telles interprétations, les paradigmes

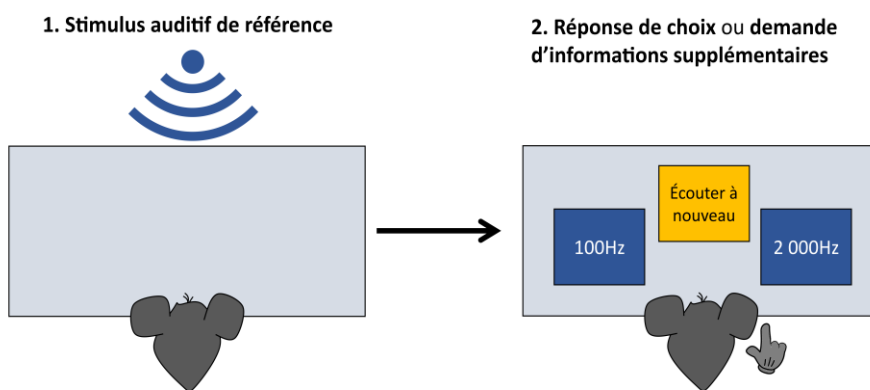


Figure 2 : Principe d'une tâche de contrôle métacognitif. Dans cet exemple, l'animal entend dans un premier temps un stimulus auditif. Puis un choix lui est proposé entre 3 icônes. Si le son entendu correspond au son de 100 Hz ou au son de 2 000 Hz qui ont été utilisés pendant l'entraînement, l'animal fait le choix correspondant (touche de gauche ou de droite, respectivement) comme il a appris à le faire. Dans la situation de test, le son entendu correspond à un son intermédiaire entre 900 et 1 100 Hz. Dans cet exemple, si l'animal est capable de se rendre compte de l'ambiguïté de la tâche et donc qu'il a besoin de précision, alors il choisira de

continuent d'évoluer. Ainsi certaines études testent désormais la capacité de l'animal à transférer les réponses métacognitives dans différentes conditions expérimentales (par exemple, en conservant la règle apprise mais en utilisant des images ou stimuli qu'il n'a pas rencontrés lors de l'apprentissage) afin d'évaluer la flexibilité des réponses observées. Même si cela n'est pas toujours envisageable, il est aussi préférable de tester les différentes formes de réponses métacognitives (monitoring et contrôle) chez les mêmes individus.

Quelques études récentes qui couplent des approches de neurobiologie (électrophysiologie, imagerie *in vivo*) aux tests de comportements semblent révéler que les réponses métacognitives chez les animaux (mammifères) impliquent des régions similaires à celles des êtres humains, comme par exemple le cortex préfrontal ou pariétal. Les bases neurobiologiques semblant relativement communes entre les humains et les animaux, il devient de plus en plus difficile d'imaginer que les processus mentaux de la métacognition sont souvent conscients chez l'humain et totalement automatiques ou non conscients chez les mammifères non humains.

Références

- (1) Smith J. D. et al., *J. Exp. Psychol. Gen.*, vol. 124, no. 4, pp. 391–408, (1995)
- (2) Le Neindre P. et al., "Animal Consciousness," *EFSA Support. Publ.*, vol. 14, no. 4, p. 1196E, (2017)
- (3) Morgan G. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 17, no. 2, pp. 249–257, (2014)
- (4) Neldner K. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 18, pp. 683–699, (2015)
- (5) Foote A.L. and J. D. Crystal, *Anim. Cogn.*, vol. 15, no. 2, pp. 187–199, (2012)
- (6) Smith et al., *Anim. Behav. Cogn.*, vol. 5, no. 1, pp. 55–67, (2018)
- (7) Goto K. and S. Watanabe, *Anim. Cogn.*, vol. 15, no. 1, pp. 27–35, (2012)
- (8) Hampton R.R. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 7, no. 4, pp. 239–246, (2004)
- (9) Call J. and M. Carpenter, *Anim. Cogn. 2001 34*, vol. 3, no. 4, pp. 207–220, (2001)
- (10) Hampton R.R., *Comp. Cogn. Behav. Rev.*, vol. 4, (2009)

ludovic.calandreau@inrae.fr
rachel.degrande@inrae.fr
plotine.jardat@inrae.fr
lea.lansade@inrae.fr

Quoi de neuf sur la conscience animale depuis la Déclaration de Cambridge ? Conscience animale et société

GEORGES CHAPOUTHIER

Université Paris Sorbonne

Introduction

Dans un précédent article de la lettre des Neurosciences (1), j'avais eu l'occasion de présenter la fameuse « Déclaration de Cambridge sur la conscience ». Le 7 Juillet 2012 six biologistes éminents avaient formulé cette déclaration, parrainée par Stephen Hawking. Ces scientifiques mettaient en cause l'interprétation traditionnelle post-cartésienne de l'absence de conscience chez les animaux. Pour eux, de nombreux points rapprochent considérablement la pensée animale de la pensée humaine, particulièrement chez les oiseaux et les mammifères, mais éventuellement aussi chez les autres vertébrés, et même des invertébrés comme les pieuvres. L'importance des états émotionnels était notamment soulignée comme élément constitutif de conscience. Il devenait donc parfaitement légitime de parler de « conscience animale ». Qu'en est-il donc, près de dix ans plus tard ?

Degrés de sensibilité

Le terme, d'origine anglo-saxonne, de « sentience » a fait son chemin dans le vocabulaire. L'écrasante majorité des animaux présentent des processus dits de « nociception », c'est-à-dire des alertes nerveuses qui se mettent en route si un stimulus menace l'organisme. Mais chez la majorité des invertébrés, ces alertes sont inconscientes, donc réflexes. C'est la possession de processus conscients chez certains animaux qui permet de parler de « douleur » ou de « souffrance » (2). Même si les auteurs ne sont pas tous d'accord sur les termes,

on peut parler de douleur lorsque la nociception est associée à des processus émotionnels et parler de souffrance lorsque la nociception est associée à des processus cognitifs. Dans la pratique, les deux types de processus sont liés, particulièrement chez les vertébrés où le système limbique, responsable des émotions, est anatomiquement lié au cortex cérébral, responsable de la cognition. Il est commode de qualifier ces animaux dotés de conscience de « sentients » pour les distinguer des animaux seulement dotés de nociception. Comme pour d'autres phénomènes du vivant, la sensibilité émerge par paliers ou par degrés (3).

Conscience et société

La prise en compte de plus en plus marquée de la conscience animale et de ses variantes comportementales a fait que les lois aussi bien que l'attitude de la société évoluent dans un sens favorable au respect de l'animal « sentient » dans la plupart des domaines. En témoigne la récente « Loi n° 2021-1539 du 30 novembre 2021 visant à lutter contre la maltraitance animale et conforter le lien entre les animaux et les hommes » (4). On y trouve des améliorations aussi variées que la fin programmée des animaux sauvages dans les cirques et les delphinariums, l'interdiction immédiate des élevages de visons pour leur fourrure, une meilleure réglementation des ventes d'animaux ou le renforcement des sanctions pénales en cas de maltraitance. Mais deux domaines méritent des remarques complémentaires : les animaux d'élevage et l'expérimentation animale.

Les animaux d'élevage

L'élevage industriel reste de nos jours, par la quantité des animaux élevés, transportés et abattus, dans des conditions souvent abominables, le plus important problème moral pratique que l'homme rencontre dans ses rapports avec les animaux. Or, si l'on considère que les animaux d'élevage et de boucherie sont bien des êtres « sentients », il importe, au minimum, de les élever, de les transporter et de les abattre dans des conditions moralement acceptables. Certains, on le sait, vont plus loin et l'on assiste, ces dernières années, au développement de mouvements végétariens ou véganes, certes minoritaires, mais socialement très influents. Pour ces raisons, mais aussi pour des raisons diététiques, on assiste de nos jours à de nombreuses initiatives visant à réduire ou à remplacer la consommation carnée (5).

Toujours dans le domaine de l'élevage, des efforts ont été effectués pour améliorer le bien-être (conscient) des animaux. Mentionnons notamment les grilles de bien-être des élevages et les efforts d'étiquetage du niveau de bien-être visant les consommateurs. Pour les premières, diverses recherches ont défini, par l'analyse du comportement des animaux, les signes de leur bien-être en élevage, notamment dans la manière d'exprimer des comportements naturels, comme les bains de poussière chez les oiseaux. Ces grilles diffèrent, bien sûr, considérablement entre les différentes espèces. Un résumé et des recommandations en ont été proposés par l'INRAE à la demande de l'Autorité Européenne de Sécurité des Aliments (EFSA) (6). En ce qui concerne les consommateurs, il existait déjà une grille de numérotation différentielle pour les œufs, permettant de distinguer ceux des poules élevées dans de bonnes conditions de bien-être et ceux de poules élevées en batteries. En décembre 2018, une collaboration de trois ONG, La Fondation Droit Animal, Ethique et Sciences (LFDA), l'Œuvre d'Assistance aux Bêtes d'Abattoir (OABA) et le CIWF-France avec le groupe Casino a permis de proposer, pour la première fois, un étiquetage permettant d'informer les consommateurs souhaitant acheter un produit respectant au mieux le bien-être des animaux. L'Association Etiquette Bien-Etre Animal (AEBEA) est créée en janvier 2019 et plusieurs producteurs s'y sont rattachés depuis. D'autres projets allant dans le même sens sont en cours (7).

L'expérimentation animale

Sous l'égide d'un organisme officiel, le CNREEA (Comité National de Réflexion Ethique en Expérimentation Animale) créé en 2005 (8), la France a mis en application les instructions de la « Directive

2010/63/EU relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques » formulées par les instances européennes. Ces instructions concernent justement les animaux « sentients », vertébrés mais aussi mollusques céphalopodes. Elles se sont traduites, en France, par la publication, en 2014, d'une « Charte nationale sur l'éthique de l'expérimentation animale » (9), par la mise en place de comités d'éthique locaux dans les différentes institutions de recherche, par de nombreux conseils pratiques donnés à ces comités locaux, et, plus récemment (2021), par l'édition d'un guide qui encadre dans le détail toutes les pratiques de recherche (10).

On peut considérer que, pour les animaux visés par ce guide, qui rend homogène la législation dans les laboratoires des différents pays d'Europe, la législation est probablement l'une des plus avancées que l'on puisse trouver en France dans la protection des animaux. Ainsi un chercheur n'a absolument pas le droit de torturer un poisson par plaisir. En revanche, hors de l'univers des laboratoires, quand il s'agit de plaisir gastronomique, il reste permis d'envoyer une truite vivante dans l'eau bouillante (truite dite « au bleu »). Cette remarque souligne combien, dans le respect des animaux conscients, beaucoup des habitudes humaines restent en retard, juridiquement et pratiquement, sur les règles qui régissent l'expérimentation animale. Il faut aussi remarquer qu'en France, comme dans la plupart des pays d'Europe, aussi bien dans la recherche scientifique que dans la vie sociale, des animaux comme les crustacés ne sont pas pris en compte alors que divers travaux suggèrent qu'ils possèdent peut-être une forme de conscience. Cependant, au bénéfice du doute, certains pays comme l'Allemagne interdisent déjà la mise à mort brutale des crustacés décapodes. La question reste donc loin d'être épuisée.

La prise en compte de la conscience animale, particulièrement des vertébrés, a amené de nombreux secteurs de la société à davantage de considération des animaux « sentients ». L'apport des connaissances scientifiques semble s'être avéré ici d'une grande importance pour l'évolution de la société.

georges.chapouthier@sorbonne-universite.fr

Références

- (1) G. Chapouthier, , *La lettre des Neurosciences*, 45 : 25-27 (2013)
- (2) G. Chapouthier, *Sauver l'homme par l'animal*, Editions Odile Jacob, Paris, (2020)

(3) P. le Neindre, M. Dunier, R. Larrère, P. Prunet, La conscience des animaux, Editions Quae, Paris, (2018)

(4) <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000044387560?fbclid=IwAR01tnkgyPHwNQO90zIS-jGsduPMPTEIW9nOG1Qz7Y1iMs-urLknFCWxOMI>

(5) <https://www.lundi-vert.fr/index.php/qui-sommes-nous/>

(6) <https://www.efsa.europa.eu/en/supporting/pub/en-1196>

(7) <https://www.fondation-droit-animal.org/rapport-lfda-et-etiquetage-bien-etre-animal/>

(8) <https://www.enseignementsup-recherche.gouv.fr/fr/comite-national-d-e-reflexion-ethique-sur-l-experimentation-animale-cnreea-51275>

(9) https://www.recherche-animale.org/sites/default/files/charte_nationale_portant_sur_l_ethique_de_l_experimentation_animale_243579.pdf

(10) Gircor-Grice – Guide de l'évaluation éthique de projets impliquant l'utilisation d'animaux à des fins scientifiques, Gircor éditeur, Paris, 2021

Prendre des responsabilités éditoriales fait partie de nos missions

ERWAN BEZARD

Editeur en chef de « *Neurobiology of Disease* »

Institut des Maladies Neurodégénératives, Université de Bordeaux - CNRS UMR 5293, Centre Broca Nouvelle-Aquitaine



Les missions des chercheuses/chercheurs et enseignantes-chercheuses/enseignants-chercheurs s’organisent prioritairement autour du développement des connaissances (1). Nous, collectif d’éditrice/éditeurs en chef français en neurosciences et neurologie, nous alarmons de la sous-représentation française dans les comités éditoriaux comme dans les équipes éditoriales exécutives.

Bien que le développement des connaissances puisse prendre différentes formes, nous adhérons tous au concept de communication et validation des résultats via leur publication dans des revues scientifiques à comité de lecture. Cette première étape est suivie du double tamis de la répliquabilité et du temps qui retient *in fine* les contributions importantes voire majeures. Nous nous inquiétons de la sous-représentation française dans les équipes éditoriales exécutives. Cette sous-représentativité a des conséquences multiples telles que l’appauvrissement des points de vue, la sous-représentativité de certains domaines scientifiques où nous excellons ou la résignation de fait à un modèle unique de construction de la Science. Nous constatons le même phénomène dans de nombreuses disciplines ne serait-ce qu’au sein des Sciences du Vivant. Notre propos, quoiqu’à dessein restreint aux Neurosciences pour des aspects opérationnels, peut être étendu aux autres disciplines.

La sous-représentation française dans les comités éditoriaux comme dans les équipes éditoriales exécutives s’aggrave rapidement. Bien qu’au huitième rang mondial pour les publications scientifiques avec

2,6% des publications (2,3), nous ne sommes pas représentés à cette hauteur dans les équipes éditoriales. Si notre collectif semble contredire ce point (12 éditrice/éditeurs en chef pour 300 titres), il n’en est en fait rien. Aux éditeurs en chef il faut ajouter les éditeurs associés (et apparentés) ainsi que les membres de comités éditoriaux en nombre trop réduit. Si notre collectif regroupe 12 titres, aucun de ces titres ne fait partie du top 20 des journaux selon le classement 2021 proposé par *Clarivate Analytics* (4). De plus, seul un titre reçoit plus de 3000 soumissions par an ([European Journal of Neurology](#)) et trois plus de 1000 soumissions par an ([Brain Structure & Function](#), [eNeuro](#) et [Neurobiology of Disease](#)). Le nombre de soumissions est décorrélié du facteur d’impact et constitue une variable supplémentaire reflétant l’influence d’un journal sur un domaine.

Cette sous-représentation impacte négativement des supra-mécanismes largement décrits par la sociologie des sciences tels que l’amélioration de la qualité rédactionnelle et conceptuelle des travaux, l’augmentation de la visibilité des travaux, un taux de succès plus important aux appels d’offres internationaux,

une présence accrue dans l'attribution des prix internationaux (5), etc... avec des conséquences indirectes mais tangibles sur les évaluations des groupes de recherches et des institutions (6). La meilleure preuve est la lente, mais certaine si nous n'agissons pas, détérioration de l'impact de nos publications (la France est passée au neuvième rang derrière la Chine, avec un impact moyen de citations qui est tombé de 1,05 en 2009 à 0,97 en 2017 – Citations à 3 ans, 2017 étant la dernière année complète pour les citations (7)). Nous précisons que la sous-représentation française ne serait pas tant due à une domination anglo-américaine mais qu'elle serait la conséquence du sous-investissement des chercheurs/ses français. Nos collègues Allemands et Italiens, par exemple, sont très représentés. La nature ayant horreur du vide, si nous ne nous investissons pas, d'autres effectuent le travail et bénéficient donc de la représentation et de ses avantages indirects. L'expérience de notre collectif tend à montrer que lorsque les Français s'investissent, ils ne sont pas rejetés. La situation actuelle serait donc principalement de notre fait et non le fruit d'un « French bashing » lié à une maîtrise parfois originale de la langue anglaise.

Combien d'entre nous sommes conscients de l'avantage « régional » associé à la localisation de l'auteur senior ? A chaque journal sa distribution propre, mais globalement et ce quel que soit le journal, les auteurs ayant une affiliation aux Etats-Unis ont un taux d'acceptation supérieur aux pays d'Europe continentale (dont la France), qui eux-mêmes ont un taux supérieur aux auteurs indiens ou chinois¹. Cet avantage est en fait double car si les auteurs ont fortement tendance à citer des sources de même nationalité ou zone géographique, ce biais est fortement marqué pour les auteurs nord-américains particulièrement autocentrés.

Cette faible représentativité est la conséquence, notamment, d'une méconnaissance du processus de publication et de l'importance qu'il revêt dans la validation de la connaissance. L'impérialisme de fait décrit plus haut est une conséquence de notre abstention participative à ce processus de validation. Nous sommes lucides quant aux freins extérieurs et à la lourdeur d'un système en place depuis fort longtemps (la France a totalement manqué le virage de l'open

access qui eut permis un rééquilibrage des forces - exemple : développement des groupes de taille mondiale Frontiers et MDPI par la Suisse).

Nous savons toutefois d'expérience que cette faible représentativité est, au moins en partie, due à la très faible participation à la relecture (reviewing), tant quantitativement que qualitativement, de notre communauté. Cet avis, quoique brutal dans la forme, reflète notre expérience éditoriale collective. Nous partageons la conviction que c'est l'absence de formation systématique aux processus éditoriaux qui entraîne une faible participation à la relecture, réduit la qualité des rapports d'expertise et de l'écriture scientifique, et donc contribue à la faible représentation des chercheurs/ses français/es dans le milieu de l'édition.

Un exemple caricatural concerne la [Revue Neurologique](#) pour laquelle nombre de praticiens nouvellement promus refusent les invitations à relire des articles pour ce qui est l'organe officiel de la Société Française de Neurologie.

Notre collectif a en commun d'avoir été des relecteurs réguliers et efficaces pour leurs journaux respectifs. La promotion dans un comité éditorial (editorial board) puis dans l'équipe éditoriale (éditrice/éditeur associé/e et apparenté/e, éditrice/éditeur en chef) est le plus souvent un mécanisme interne basé sur la promotion des meilleurs relecteurs (Notons toutefois que la situation diffère pour la Psychiatrie encore trop régie par la « notoriété »). Chaque journal effectue régulièrement des rotations de son comité éditorial et les relecteurs/trices les plus compétents sont souvent proposés prioritairement. Qu'est-ce donc qu'un relecteur efficace aux yeux d'un journal ? C'est un/une collègue qui n'hésite pas à consacrer une partie significative de son temps à cette activité et relit plus de manuscrits que la moyenne, qui rendra son avis dans les temps impartis par respect pour les collègues auteurs qui attendent une décision, qui, dans les commentaires aux auteurs, fournira un avis détaillé, construit, non confrontationnel, transparent, soutenu par des références au besoin (s'abstenant de toute recommandation d'acceptation ou non), et qui, dans les commentaires à l'éditeur, donnera une opinion claire sur la qualité du travail, l'adéquation au journal et sur le hautement subjectif potentiel de citations. Ces règles de base demandent élaboration mais elles doivent guider le relecteur dans son travail.

La question du contenu et de la qualité des rapports de relecteurs dépasse de très loin le seul propos de la présence française dans les comités éditoriaux.

¹ *Données non concaténées et propre à chaque journal, la participation à de nombreux comités éditoriaux tendant à démontrer cet état de fait. Il y a cependant des exceptions. Les taux d'acceptation à [Journal of Neuroscience](#) et [eNeuro](#) sont même légèrement supérieurs pour les non-états-uniens qui toutefois soumettent beaucoup plus de manuscrits assurant in fine une plus grande contribution à ces journaux.*

Cependant, à la vue du processus de promotion interne, il apparaît essentiel d'être formés à la relecture. Nous ne sommes bien sûr pas les seuls à nous interroger. Les journaux sont les premiers concernés. A cet égard, et à titre d'exemple, la [Society for Neuroscience](#) (SfN) a lancé en 2018 son *SfN Reviewer Mentor Program* (8, 9) conçu pour aider les étudiants en thèse, les post-docs en début de carrière ou d'autres membres de la SfN qui estiment avoir besoin d'une formation supplémentaire, à s'impliquer dans l'évaluation par les pairs et à rédiger des évaluations de manuscrits solides et constructives (10). Des mentors volontaires sont jumelés avec des étudiants/es ou jeunes chercheurs/ses pour effectuer une révision sous tutorat. A l'issue de ce processus, leur labellisation permet au [Journal of Neuroscience](#) et à [eNeuro](#), les deux journaux phares de la SfN de bénéficier de jeunes relecteurs/trices compétents et avides de participer au processus de validation des connaissances (Expérience directe de C. Bernard, éditeur en chef de [eNeuro](#)). Nous estimons qu'un tel programme mené sous l'égide de la [Société des Neurosciences](#) servirait notre communauté francophone, à court et long terme, tout en améliorant la formation de nos étudiants déjà fort appréciés par nos collègues étrangers. Notre collectif se porte garant qu'un label décerné par la [Société des Neurosciences](#) servirait les journaux dans leur recherche de relecteurs/trices fiables.

Un tel programme s'accompagnerait d'actions concrètes sous forme de webinars, de sessions de formations en présentiel à la relecture critique, d'ateliers d'échanges en présentiel, etc...proposables aux collègues et aux étudiants/es avec l'appui des organismes de recherches, des universités, et des sociétés savantes.

Au-delà de la stricte formation à la relecture et de l'amélioration de la visibilité française dans le paysage éditorial, nous souhaitons convaincre les tutelles et leurs instances d'évaluation scientifique (Sections des organismes de recherche ou du Comité National des Universités) de donner plus de (du ?) poids à la contribution aux processus éditoriaux dans leur évaluation des parcours et de la production scientifique individuelle, évaluation rendue possible par la multiplication des référencements des travaux de relecture sur des sites tel que <http://www.publons.com> – *Nota bene* : récemment acquis par *Clarivate Analytics*). L'augmentation du poids de la reconnaissance institutionnelle du rectorat comme pièce essentielle de notre travail de chercheur/se est certainement un facteur important pour garantir l'implication de chacun

dans ce qui apparaît encore trop souvent comme une charge supplémentaire dans un agenda chargé.

erwan.bezard@u-bordeaux.fr

Au nom du collectif constitué de :

Jean-Philippe Azulay, EeC de la « *Revue Neurologique* »

Christophe Bernard, EeC de « [eNeuro](#) »

Erwan Bézard, EeC de « [Neurobiology of Disease](#) »

Philippe Couratier, EeC de la « [Revue Neurologique](#) »

Luis Garcia-Larrea, EeC de « [European Journal of Pain](#) »

Etienne Hirsch, EeC de « [Journal of Neural Transmission](#) »

Jean-Marc Léger, co-EeC de « [Current Opinion in Neurology](#) »

Didier Leys, EeC de « [European Journal of Neurology](#) »

Florence Thibaut, EeC de « [Dialogues in Clinical Neuroscience](#) »

Michel Thiebaut de Schotten, EeC de « [Brain Structure and Function](#) »

David Vaudry, EeC de « [Neuroendocrinology](#) »

Hubert Vaudry, EeC de « [Frontiers in Neuroscience – Neuroendocrine Science section](#) »

EeC: Editeur en chef

Références

- (1) *Article 24 de la Loi n° 82-610 du 15 juillet 1982 Article 24 (article non concerné par l'ordonnance modificative n° 2004-545 du 11 juin 2004)*
<https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000331758/>
- (2)
<https://www.enseignementsup-recherche.gouv.fr/fr/l-etat-de-l-enseignement-superieur-de-la-recherche-et-de-l-innovation-en-france-47821>
- (3)
https://publication.enseignementsup-recherche.gouv.fr/eesr/FR/T033/la_position_scientifique_de_la_france_dans_le_monde_a_travers_ses_publications/
- (4) <https://jcr-clarivate-com.insb.bib.cnrs.fr/jcr/home>
- (5) J. Ziman, 2000. *Real science. What it is, and what it means.* Cambridge, UK: Cambridge, University Press.
- (6) S. Hemlin and S. B. Rasmussen. 2006. "The shift in academic quality control." *Science Technology & Human Values* 31:173-198.
- (7)
https://publication.enseignementsup-recherche.gouv.fr/eesr/FR/T033/la_position_scientifique_de_la_france_dans_le_monde_a_travers_ses_publications/
- (8) <https://www.jneurosci.org/content/sfn-reviewer-mentor-program>
- (9) M. Picciotto. *New Reviewer Mentoring Program.* *Journal of Neuroscience* 2018, 38 : 511; DOI:
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3653-17.2017>
- (10) <https://blog.eneuro.org/2019/09/peer-review-week>

On the neural origin of attachment and sociality

PAOLO BERTOLOMEO

(INSERM U1127, Paris)

La Lecture Alfred Fessard 2022 a été donnée par Angela Sirigu (ISC Marc Jeannerod, CNRS, Bron) le lundi 30 mai à 14h à l'École Normale Supérieure, Amphi Jaurès, 24 rue Lhomond, Paris et en distanciel.



Comme chacun sait, Stendhal préférait vivre en Italie plutôt qu'en France. Mais il y en a aussi qui font le choix inverse. C'est le cas d'Angela Sirigu, qui de sa Sardaigne natale a développé un parcours d'excellence internationale,

jusqu'au poste de directrice de recherche de classe exceptionnelle au CNRS – peut-être également retenue en France par les talents de cuisinier de Jean-René Duhamel. Elle est la directrice scientifique du centre d'excellence iMIND pour l'autisme à l'hôpital psychiatrique du Vinatier à Lyon. Jusqu'en 2020, Angela a dirigé l'Institut des Sciences Cognitives Marc Jeannerod, où elle coordonne actuellement une équipe de 15 scientifiques.

La liste des contributions majeures de Angela dans le domaine des neurosciences cognitives et cliniques est longue. Elle s'étend de l'organisation corticale et de la plasticité des fonctions sensori-motrices jusqu'à l'impact des lésions cérébrales focales sur la conscience, l'émotion, les fonctions exécutives et la cognition sociale.

Dans une démarche très originale, Angela a proposé que les régions pariétales inférieures pourraient être

impliquées dans la génération de l'intention de mouvement et dans l'expérience de la conscience motrice, avec des implications philosophiques importantes sur le concept de libre arbitre.

Plus récemment, elle a montré que la stimulation du nerf vague peut améliorer la vigilance chez des patients comateux par l'augmentation de l'activité pariétale et l'amélioration de sa connectivité.

La plasticité cérébrale constitue un autre de ses sujets de recherche. Angela a montré que, après une amputation du membre supérieur, les neurones concernés du cortex moteur primaire ne disparaissent pas, comme on le pensait auparavant, mais continuent de générer des commandes motrices qui s'adressent à d'autres cibles musculaires. Ces résultats ont contribué au développement de prothèses en ingénierie robotique. Ces appareils peuvent maintenant bouger comme des membres naturels grâce à l'activité de muscles intacts qui conservent les commandes motrices du membre perdu. Angela a aussi montré comment, après une greffe de la main, le cortex moteur intègre le "nouveau" membre en inversant la réorganisation corticale induite par l'amputation.

Une autre contribution importante concerne la compréhension des bases neuronales de la prise de décision. Angela a montré le rôle critique du cortex

préfrontal ventromédian dans la régulation du comportement de choix et comment une lésion de cette région altère l'expérience de l'émotion du regret. L'article qu'elle a publié dans Science en 2004 a stimulé le développement du domaine émergent de la neuroéconomie.

Plus récemment, Angela a étendu ses recherches au domaine de la neuroendocrinologie, pour étudier la base neuronale du comportement social normal et pathologique.

Elle a été la première à montrer que l'oxytocine pouvait aider les personnes avec des troubles du spectre autistique. Elle en a localisé les sites d'action dans le cerveau chez l'homme et les primates non humains. Grâce à des techniques innovantes d'imagerie, Angela a décrit les microcircuits des neurones à oxytocine et à vasopressine chez la souris.

Elle a ainsi démontré que l'ontogenèse des systèmes de l'oxytocine et de la vasopressine est différente au sein des régions hypothalamiques. En outre, les neurones à oxytocine changent de densité et d'organisation spatiale de la naissance à l'âge adulte chez la souris, ce qui suggère que l'action du système oxytocinergique soit dépendante de l'expérience.

Je suis donc très heureux que la Société des Neurosciences ait choisi Angela Sirigu pour cette Lecture Alfred Fessard 2022. Grâce à ce choix, vous allez maintenant découvrir quels sommets les neurosciences de la cognition peuvent atteindre.

Paolo.bartolomeo@gmail.com

Semaine du Cerveau

Edition 2022 : un retour timide du public

ISABELLE DUSART et LAURENCE LANFUMEY

2022 a été une année de transition. L'absence de confinement a suscité un retour très attendu des organisateur·trice·s de la Semaine du Cerveau, du public vers les laboratoires et vers les scientifiques.

Avec une programmation très attractive, confirmée par l'inscription en force du public, et la participation des acteur·trice·s clés des neurosciences en France, tous les voyants étaient au vert. Toutefois, certains événements n'ont pas rencontré le succès qui était toujours au rendez-vous avant la période Covid. Est-ce un reste de frilosité qui a retenu un certain nombre de notre public habituel de sortir à la rencontre des chercheur·e·s, ou le confort de suivre de chez soi une conférence, un débat, qui a peut-être parfois primé sur l'intérêt de la rencontre directe avec les neurosciences, ou les deux ? Il est trop tôt pour le dire. Il faut être patient·e·s et continuer à proposer un programme scientifique de très haute qualité, qui a toujours été le fondement même de la Semaine du Cerveau, et le garant de sa réussite.

Rappelons que cette Semaine est le moment de l'année où le public peut rencontrer les chercheur·e·s, discuter des avancées scientifiques, entrer dans les laboratoires, comprendre la démarche scientifique, afin de découvrir les recherches et les nouvelles avancées sur la compréhension de cet organe toujours aussi mystérieux qu'est le cerveau. Alors que le public peut trouver toute l'année sur le web de quoi alimenter sa curiosité sur les questions touchant au cerveau, la Semaine du Cerveau est un moment privilégié où cette interaction se fait en direct et sous la responsabilité de notre communauté scientifique.

Arrêtons-nous sur les belles réussites qui ont marqué cette année 2022. Un nombre record d'interventions a eu lieu dans les établissements scolaires, touchant un jeune public qui nous tient particulièrement à cœur, des jeux, des quizz, des conférences, des discussions sur des livres scientifiques... Tout cela, grâce à la mobilisation de plus de 400 bénévoles réunis dans 26 comités scientifiques locaux.

Un immense merci à vous tous et toutes, qui donnez de votre temps et de votre énergie à rencontrer le public, expliquer votre démarche scientifique, faire comprendre les différences entre une opinion, un fait, une théorie, partager votre connaissance.

Nous avons reçu aussi une aide indispensable d'acteurs de la communication scientifique. Cette semaine se fait également grâce à nos partenaires fidèles : institutionnels, associatifs et privés. Merci à eux !

Pensons déjà à la prochaine édition, qui se déroulera du 13 au 19 mars 2023. Soyons inventif·ve·s, créatif·ve·s, pour que vive cette aventure chaque année renouvelée, d'aller à la rencontre du public !

Merci encore à tous et toutes et rendez-vous pour la 25^e édition de la Semaine du Cerveau !

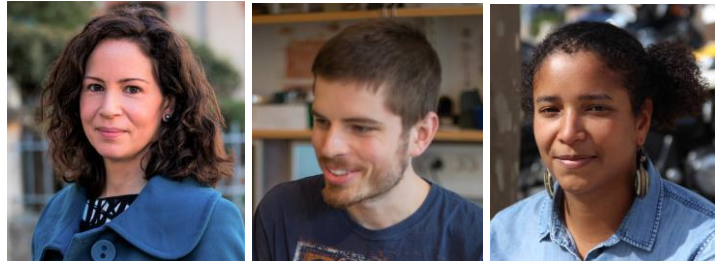
isabelle.dusart@upmc.fr
laurence.lanfumey@inserm.fr



Ressentir le toucher sans être touché

ROCHELLE ACKERLEY, ROGER WATKINS, MARIAMA DIONE

Aix Marseille Univ, CNRS, LNC (Laboratoire de Neurosciences Cognitives – UMR 7291), Marseille, France



La microstimulation électrique de nerfs périphériques va nous permettre de ressentir le toucher sans être touché directement sur la peau. Le système tactile est donc activé de manière artificielle, rendant possible son étude fondamentale, et ouvrant ainsi la voie de la réhabilitation clinique.

La peau est l'organe le plus étendu de notre corps. Elle recouvre le corps entier tout d'abord pour le protéger. Elle permet également d'interagir avec notre environnement, et cela via les centaines de milliers de récepteurs neuronaux qui viennent s'y loger. Ces récepteurs, une fois stimulés, vont traduire une information physique (ex. un contact, une pression, une température) en un message nerveux électrique, qui, traversant le corps via un réseau câblé complexe, va atteindre le cerveau pour donner lieu à une perception. L'importance du codage neuronal du toucher et de la température a été mise en avant récemment grâce à l'attribution du prix Nobel de physiologie ou médecine 2021 aux chercheurs Ardem Patapoutian et David Julius, pour avoir contribué à élucider les mécanismes initiant la cascade d'événements neuronaux amenant à percevoir ce que l'on touche. Ou autrement dit, pour avoir identifié et décrit les structures membranaires, les canaux ioniques, du récepteur permettant de traduire une information mécanique ou thermique, en un signal nerveux électrique. En comparaison aux travaux nobélisés, notre équipe de recherche étudie le

message nerveux lui-même, tel que généré après que le récepteur ait été stimulé, et capté lors de son passage au niveau des fibres nerveuses périphériques, donc avant d'atteindre les centres nerveux. Pour cela, nous utilisons les techniques de microneurographie et de microstimulation unitaire pour étudier le toucher chez l'être humain éveillé, par lesquelles une petite électrode est insérée délicatement dans un nerf périphérique, afin respectivement d'enregistrer le message nerveux sous la forme d'impulsions nerveuses (1) ou de stimuler le nerf avec de faibles courants électriques qui génèrent des sensations tactiles (2) (Figure 1). Contrairement à la neurophysiologie animale, bien plus répandue pour étudier le système tactile, la microneurographie va nous permettre d'associer directement stimulation tactile, message nerveux et ressenti. Elle constitue donc une voie royale pour étudier et mieux comprendre les mécanismes qui nous permettent de percevoir le monde via le toucher.

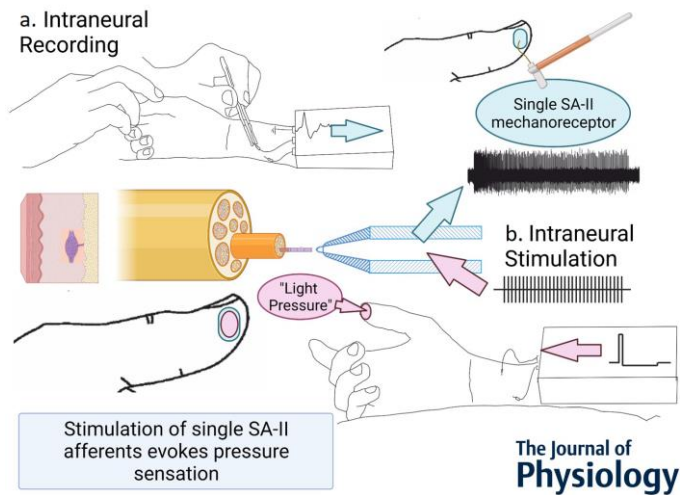


Figure 1 - Résumé de l'article Watkins et al. publié dans « The Journal of Physiology » qui présente les techniques de microneurographie (a) et microstimulation (b) d'une fibre dans un nerf périphérique chez l'humain (6). (a) L'expérimentateur déplace délicatement l'électrode dans le nerf médian à l'aide d'une pince tout en stimulant la peau afin d'induire mécaniquement l'activité nerveuse. Lorsqu'une fibre est isolée, une pression soutenue est appliquée sur le champ récepteur du neurone à l'aide de filaments de Von Frey, le seuil de sensibilité est défini, le champ récepteur est dessiné sur la peau et le type de récepteur est finalement caractérisé. Ici une fibre de type SA-II. (b) La fibre est ensuite stimulée électriquement, donc sans toucher direct sur la peau. L'intensité du courant est augmentée progressivement jusqu'à ce que le participant rapporte une sensation. Les sensations apparaissent à l'endroit même du champ récepteur initial. Les SA-II stimulés donnent une sensation de pression légère sur la peau.

Le passé : la microneurographie en France, une tradition marseillaise

Aujourd'hui, il existe très peu de groupes de recherche pratiquant la microneurographie unitaire dans le monde, en raison du niveau d'exigence de l'approche. Entre autres, il s'agit d'une technique manuelle fine qui demande plusieurs années d'apprentissage. La technique permet d'obtenir des informations détaillées sur le fonctionnement du système nerveux périphérique chez l'humain. Les systèmes afférents tactile, thermique, proprioceptif et nociceptif, ainsi que le contrôle sympathique efférent peuvent être étudiés. La microneurographie a une longue histoire en Europe, notamment en France. La technique a été inventée à la fin des années 1960 en Suède par Åke Vallbo et Karl-Erik Hagbarth (1). Il y a plus de 40 ans, Jean-Pierre Roll et Jean-Pierre Vedel amènent la technique à Marseille (3). Au milieu des années 1980, Edith Ribot-Ciscar rejoint l'équipe de recherche. Ensemble, ils publient une série d'articles sur le codage des mouvements par les afférences proprioceptives, ils étudient les afférences mécanoréceptives et produisent également le seul article existant sur les décharges efférentes de fibres squeletto-motrices et fusimotrices

humaines (4). Au début des années 2000, Jean-Marc Aimonetti rejoint l'équipe, contribuant à un corpus solide de publications. En 2015, Rochelle Ackerley, rejoint l'équipe. Formée à Göteborg, en Suède par Johan Wessberg, lui-même formé par Åke Vallbo, elle amène à l'équipe la technique de microstimulation intraneurale unitaire. Grâce au financement ERC Consolidator "ARTTOUCH" (Principal investigateur : R. Ackerley), deux chercheurs post-doctorants formés à la microneurographie et à la microstimulation à Göteborg, Mariama Dione et Roger Watkins, sont recrutés. La taille croissante du groupe de recherche de Marseille (<https://somatosense.fr>) permet aujourd'hui d'augmenter les connaissances spécialisées qui concernent les mécanismes qui gouvernent la somatosensation via les nerfs périphériques humains.

Microstimulation intraneurale unitaire

La microstimulation, est une extension de la microneurographie, inventée dans les années 1980 (2). Une fibre unique est donc stimulée électriquement, ce qui donne lieu à des sensations tactiles focales. Les débuts de la microstimulation intraneurale unitaire étaient passionnants. En effet, les chercheurs se sont vite rendu compte que la stimulation d'une fibre unique (~17 000 fibres innervent la peau glabre de la main) génère bien une sensation tactile. Ces sensations ont été décrites comme 'quantiques' car générant des perceptions élémentaires sur la base de l'activation initiale d'un seul neurone. Le fait que ce type de stimulation soit possible a été vivement débattu (2, 5). En effet, on s'attendait à ce que les sensations émergent de l'intégration centrale de nombreux signaux afférents. Les sensations « quantiques » du toucher sont aujourd'hui documentées par une vingtaine d'articles scientifiques. La stimulation électrique d'un axone par des courants de faible intensité (~5 μ A) produit une sensation focale au niveau du champ récepteur, c'est-à-dire à l'endroit où le mécanorécepteur est localisé dans la peau. Ces sensations varient en fonction du type de mécanorécepteur stimulé. A noter qu'aujourd'hui, la technique de microstimulation unitaire peut être utilisée pour étudier les sensations évoquées par les fibres de gros diamètre (telles les fibres de type A β , ~10 μ m), mais ne permet pas d'étudier les fibres individuelles de petit diamètre (comme les fibres de type C, ~1 μ m). Cette technique est bien moins utilisée dans le champ de la neurophysiologie humaine, mais pourrait prendre de l'importance dans les années à venir, notamment afin de contribuer aux recherches émergentes sur la possibilité de restaurer des sensations tactiles via la stimulation électrique pour les personnes manquant de

retour sensoriel (ex. pour les amputés utilisant des prothèses à retour sensoriel).

Le présent : renforcer le savoir sur les sensations artificielles

Nos travaux actuels ont pour but de développer la technique de microstimulation afin d'approfondir les connaissances sur le système tactile chez l'humain. Notre conscience du toucher dépend d'afférences mécanoréceptives A β myélinisées, à conduction rapide, qui sont présentes sur l'ensemble de la peau du corps. Dans la peau glabre de la main, ces fibres sont surreprésentées, rendant possible le toucher discriminatif et exploratif qui nous permet d'interagir avec notre environnement. Ces fibres se divisent en quatre types. Les afférences à adaptation rapide de type 1 (nommées FA-I, corpuscules de Meissner) ou 2 (FA-II, corpuscules de Pacini) répondent davantage aux aspects dynamiques du toucher, telles que les vibrations générées par le glissement d'un objet entre les doigts, tandis que les afférences à adaptation lente de type 1 (SA-I, disques de Merkel) ou 2 (SA-II, terminaisons de Ruffini) répondent plutôt à la pression sur la peau. La stimulation électrique unitaire de ces afférences produit des perceptions claires et spécifiques : une stimulation FA-I ou FA-II produit une zone de vibration plus ou moins large, tandis qu'une stimulation SA-I génère un point de pression (2). En revanche, le fait que la stimulation des SA-II puisse évoquer des sensations est sujet à débat.

Nos avancées techniques les plus récentes, nous ont permis d'observer que les fibres de type SA-II évoquent bien un percept tactile spécifique de manière systématique : une sensation de pression naturelle et diffuse dans la peau (6) (Figure 1). Ces travaux précisent donc le rôle de ces afférents, qui n'existent

pas dans la peau glabre chez le singe et ne sont donc pas toujours considérés dans les modèles computationnels qui simulent le toucher en se basant sur les données de la neurophysiologie animale. Dans nos études récentes (7, 8, 9), nous avons voulu explorer si la stimulation unitaire pouvait générer une activité cérébrale mesurable. La mise en place de ce genre d'études représente un véritable défi car l'électrode placée dans le nerf ne doit pas bouger, auquel cas le signal est perdu. En combinaison avec l'imagerie cérébrale, le risque de perdre le signal est augmenté. De plus, étant donné qu'une seule fibre périphérique est activée, on peut s'attendre à ce que l'activité cérébrale générée soit restreinte. Ceci rend l'utilisation de techniques d'imagerie à haute résolution nécessaire. Nous avons donc utilisé, en collaboration avec des médecins de l'université de Nottingham (Royaume-Uni), l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle 7T (7, 9) et la magnétoencéphalographie (8, 9). Nos résultats montrent, que la stimulation d'une seule fibre en périphérie, qui évoque donc une perception spécifique et focale, permet bien d'activer des zones cérébrales restreintes et focales dans le cortex somatosensoriel primaire (S1). Comparativement à une stimulation de la peau par un vibreur à une intensité jugée comme équivalente, mais qui active sans doute plus de neurones à la fois, la zone cérébrale activée par la microstimulation était de taille bien inférieure (7). Cependant, les activités générées électriquement ou par vibration arrivent bien au même endroit dans S1, permettant de confirmer la justesse des cartes corticales, et également d'en apprendre davantage sur la relation entre les sensations générées par ces deux types de stimulation. D'autres travaux du groupe sur cette même thématique sont à venir.

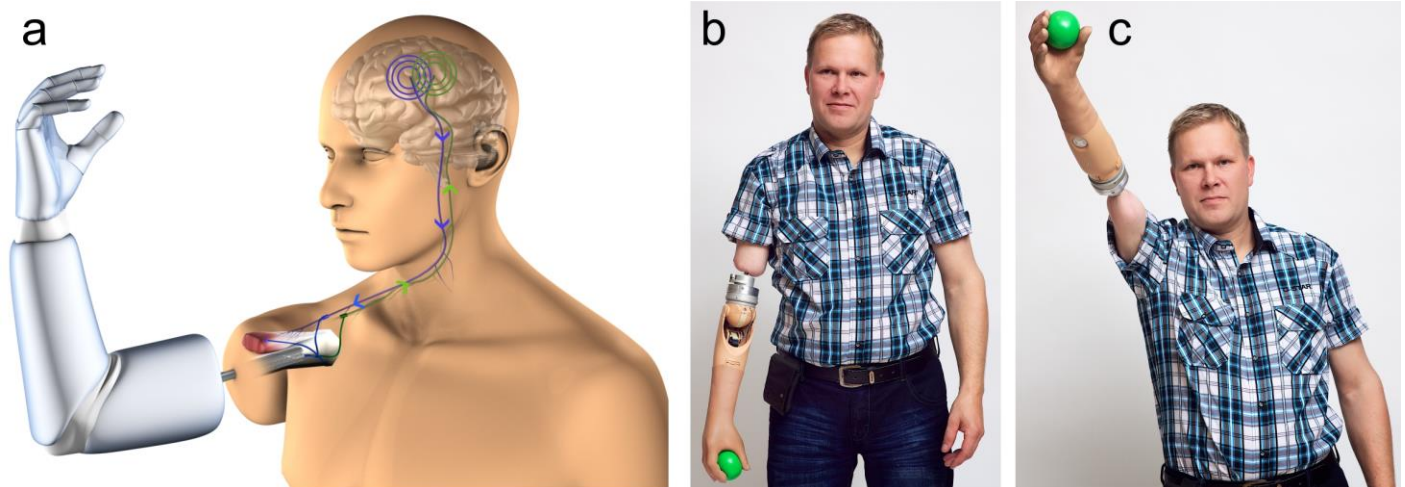


Figure 2 – Prothèse de bras ostéo-intégrée utilisée par le participant testé dans les articles (10) et (11) (figure publiée dans l'article de revue de Ackerley et Kavounoudias (2015) (14)). (a) Diagramme du processus d'ostéo-intégration, où la fixation servant à attacher la prothèse (clipsable) est implantée directement dans l'os avec une extension sortant du moignon. (b) Un individu amputé portant la prothèse ostéo-intégrée, donc fixée directement au squelette et au système neuromusculaire. (c) Le patient dispose d'une amplitude de mouvement maximale et d'un contrôle prothétique robuste.

Actuellement, en collaboration avec le groupe de Göteborg, nous rassemblons plusieurs études en une pour analyser les réponses perçues pour plus de 250 stimulations unitaires. Dans cette étude, nous rapportons également les résultats d'évaluations psychophysiques des sensations évoquées par la microstimulation. Pour ce faire, nous avons comparé les sensations produites par des stimulations courtes (1.5 s) d'afférences mécanoréceptives individuelles à des fréquences variables (15-600 Hz). Le même protocole a aussi été testé en stimulant la peau à l'aide d'un vibreur. Les résultats encore en cours d'analyse et d'interprétation seront publiés prochainement. Dans une autre série d'expériences, nous avons modifié la durée du stimulus et identifié une interdépendance entre la durée et la fréquence dans la perception de l'intensité. Nous allons également poursuivre ces travaux afin d'étudier des stimulations électriques plus variables (ex. avec variations de fréquence au sein même d'une stimulation). L'ensemble de ces travaux parviendra, nous l'espérons, à renforcer les connaissances sur les mécanismes fondamentaux du traitement central du toucher.

L'avenir : vers la génération de sensations tactiles pour l'innovation prothétique

Des avancées technologiques majeures ont été réalisées ces dernières années concernant l'innovation prothétique, c'est-à-dire la création de prothèses de bras ou de jambes pour remplacer les membres chez les personnes ayant subi une amputation. Les prothèses deviennent des robots intelligents connectés à la musculature restante voire aux nerfs par chirurgie (10, 11) (Figure 2). Les électrodes connectées aux muscles permettent de lire les intentions motrices des utilisateurs et d'exécuter des gestes intuitifs avec leur prothèse, par exemple d'ouvrir la pince de la main robotique pour saisir des objets. Le retour sensoriel, qui se base donc sur une stimulation électrique des nerfs restants, va permettre de ressentir les qualités des surfaces touchées (12) ou encore d'ajuster la force de saisie des objets pour une meilleure manipulation (13). Plusieurs membres de notre équipe ont eu l'opportunité de collaborer à des études ayant pour but de définir les paramètres de ces retours sensoriels afin de créer des sensations utiles pour l'utilisateur (11, 13) (Figure 2). Le champ est émergent et la microstimulation électrique a sa place pour contribuer à développer les connaissances qui concernent la création de nouvelles sensations via la stimulation électrique de nerfs périphériques. Dans une étude en cours, nous avons utilisé la microstimulation pour stimuler le nerf entier plutôt que les fibres individuelles

chez des participants non amputés afin de mimer ce que font les électrodes implantées chez les amputés. Le but de l'étude était de produire des sensations tactiles en manipulant les paramètres de la stimulation électrique (amplitude, fréquence, etc.) dans un groupe d'individus, là où les études actuelles se basent sur les résultats obtenus chez un nombre restreint d'individus amputés. En effet, seule une poignée d'amputés bénéficient aujourd'hui de ce genre de prothèse. Cela nous permettra d'obtenir une vision plus globale et statistiquement robuste de la nature des perceptions générées par la stimulation électrique en périphérie.

Pour le futur, nous souhaitons continuer à faire évoluer les techniques de microneurographie et de microstimulation. Par exemple, nous souhaitons développer nos électrodes pour pouvoir enregistrer ou stimuler plusieurs fibres à la fois. Stimuler plusieurs fibres simultanément et de manière structurée devrait nous permettre à terme de créer de nouveaux percepts tactiles plus intégrés. En parallèle de nos études utilisant la microstimulation, nous poursuivons nos travaux fondamentaux sur le codage du toucher en utilisant la microneurographie, afin de comprendre comment les afférences tactiles répondent à des stimulations naturelles chez l'humain (textures, liquides, etc.). Mieux comprendre le message nerveux tel qu'il est généré dans des situations écologiques nous servira également de base et de guide pour la création de stimulations innovantes pour l'innovation prothétique.

rochelle.ackerley@univ-amu.fr

roger.watkins@univ-amu.fr

mariaama.dione@univ-amu.fr

Références

- (1) Vallbo ÅB, Hagbarth KE, Wallin G (2004) *J Appl Physiol* 96:1262-9
- (2) Torebjörk HE, Vallbo ÅB, Ochoa JL (1987) *Brain* 110: 1509-1529
- (3) Roll JP, Vedel JP (1982) *Exp Brain Res* 47:177-90
- (4) Ribot E, Roll JP, Vedel JP (1986) *J Physiol* 375:251-68
- (5) Wall PD, McMahon SB (1985) *Pain* 21:209-29
- (6) Watkins RH, Amante M, Backlund Wasling H, Wessberg J, Ackerley R (2022) *J Physiol* 600:2939-52
- (7) Sanchez Panchuelo RM, Ackerley R, Glover PM, Bowtell RW et al (2016) *Elife* 5:e12812
- (8) O'Neill GC, Watkins RH, Ackerley R, Barratt EL et al (2019) *Neuroimage* 189:329-40

(9) Glover PM, Watkins RH, O'Neill GC, Ackerley R et al (2017) *J Neurosci Meth* 290:69-78

(10) Ortiz-Catalan M, Håkansson B, Brånemark R (2014) *Sci Transl Med* 6:257re6

(11) Ackerley R, Backlund Wasling H, Ortiz-Catalan M, Brånemark R, Wessberg J (2018) *J Neurophysiol* 120:291-295

(12) Oddo CM, Raspopovic S, Artoni F, Mazzoni A et al (2016) *Elife* 5:e09148

(13) Mastinu E, Engels LF, Clemente F, Dione M et al (2020) *Sci Rep* 10:1-14

(14) Ackerley R, Kavounoudias A (2015) *Neuropsychologica* 79:192-205