

Le système moteur en neurosciences : histoire et analyse des développements conceptuels

M.R. Bennett a,*, P.M.S. Hacker b

a Laboratoire de neurobiologie, Département de physiologie, Institute for Biomedical Research, Université de Sydney, Sydney 2006, NSW, Australie

b St. John's College, Oxford, Royaume-Uni

Reçu le 15 janvier 2002 ; accepté le 21 mars 2002

Progress in Neurobiology 67 (2002) 1–52

Traduction en langue française (assistée par IA)

Validée par : Mr Eugenio VALENTE.

Directeur Scientifique de Bionic France et Directeur d'édition de Bionic Academy

Résumé

La réflexion neuroscientifique sur l'action intégrative du système nerveux a été dominée par la considération du système moteur, depuis l'époque d'Aristote au IV^e siècle av. J.-C. jusqu'à celle de Sherrington, de ses contemporains et de ses élèves dans la première moitié du XX^e siècle. Nous décrivons les découvertes majeures relatives à l'action de la moelle épinière et du cortex dans les phénomènes moteurs au cours de cette période. Il en résulte un tableau saisissant de la manière dont de grands neuroscientifiques se sont efforcés, sur plus de 2000 ans, de clarifier les notions relatives à l'action intégrative du système nerveux dans le contexte des traditions philosophiques dominantes de leur temps. Nous examinons ces traditions ainsi que les schémas conceptuels proposés par les neuroscientifiques, en particulier en relation avec le fonctionnement du cortex. Nous montrons que les neuroscientifiques restent attachés aujourd'hui encore à une tradition qui remonte à Descartes, et qu'il en va ainsi jusque chez ceux qui prétendent explicitement rejeter une telle tradition. La revue s'achève sur ce que nous tenons pour une base appropriée au rejet du paradigme cartésien, dont nous espérons qu'elle aidera les neuroscientifiques à comprendre l'action intégrative du système nerveux. © 2002 Elsevier Science Ltd. Tous droits réservés.

Sommaire

Résumé	2
Sommaire	3
1. La conception aristotélicienne de la <i>psyché</i>	5
1.1. La conception aristotélicienne du <i>sensus communis</i>	8
2. La doctrine ventriculaire : de Galien à Descartes.....	10
2.1. Galien : centres moteurs et sensoriels	10
2.2. Galien : la localisation fonctionnelle de l'âme rationnelle dans les ventricules antérieurs	12
2.3. Némésius : l'attribution formelle de toutes les fonctions mentales aux ventricules	13
2.4. Mille ans de doctrine ventriculaire.....	15
2.5. Fernel : les origines de la « neurophysiologie »	18
2.6. Descartes : le commencement de la fin de la doctrine ventriculaire.....	20
3. La doctrine corticale : de Willis à du Petit.....	26
3.1. Thomas Willis : les origines des fonctions psychologiques dans le cortex.....	26
3.2. Le cortex cent ans après Willis.....	30
4. L'âme spinale, le <i>sensorium communis</i> spinal et l'idée de réflexe	32
4.1. La moelle épinière peut fonctionner indépendamment de l' <i>enkephalon</i>	32
4.2. Bell et Magendie : identification des nerfs spinaux sensoriels et moteurs.....	36
4.3. Marshall Hall : isoler la sensation du sens dans la moelle épinière.....	39
4.4. Élaboration de la conception de la « vraie moelle épinière »	41
4.5. Implications de la conception du réflexe pour la fonction du cortex.....	43
5. La localisation des fonctions dans le cortex	45
5.1. Broca : l'aire corticale du langage	45
5.2. Fritsch et Hitzig : le cortex moteur	46
5.3. Les phénomènes électriques du cortex appuient l'idée d'un cortex moteur	48
5.4. Objections à l'idée d'un cortex moteur	49
6. Charles Scott Sherrington : l'action intégrative des synapses dans la moelle épinière et le cortex	49
6.1. L'action intégrative des synapses dans la moelle épinière.....	49
6.2. Sherrington : la cartographie somatotopique du cortex moteur	55
7. La relation entre le cortex et l'esprit : Sherrington, ses contemporains et ses élèves.....	57
7.1. Sherrington.....	57
7.2. Edgar Adrian.....	60
7.3. John C. Eccles	62
7.4. Wilder Penfield	68
8. Conclusion : dans l'ombre de Descartes	77

Notes..... 79

Références..... 81

1. La conception aristotélicienne de la *psyché*

Cet essai porte sur l'histoire de notre compréhension de l'action intégrative du système nerveux. Il s'ouvre sur un exposé de la conception aristotélicienne de la *psyché*, notion tout à fait étrangère aux neuroscientifiques contemporains mais d'une grande importance dans l'histoire ancienne de leur discipline.

Aristote est le premier grand biologiste dont les traités et les données d'observation nous soient parvenus. Son image philosophique du monde a façonné la pensée européenne jusqu'à la révolution scientifique du XVII^e siècle, et à certains égards au-delà. Aussi, bien que sa connaissance du système nerveux ait été quasi inexistante, ses conceptions fondamentales de la vie animée sont indispensables à la compréhension du raisonnement des premiers savants, tels Galien et Némésius (voir sections 2.1–2.3), qui ont sondé la nature du système nerveux et son rôle dans la détermination des pouvoirs cognitifs, cogitatifs, affectifs et volitifs de l'homme. De plus, comme nous le verrons, sa conception de la nature de l'homme, du rapport entre les organes et la fonction, entre le corps et les capacités distinctives qui constituent ce qu'il appelait « la *psyché* », était profonde. La conception aristotélicienne de la *psyché* et la conception cartésienne de l'esprit, qui l'a supplantée au XVII^e siècle, constituent à certains égards deux manières fondamentalement différentes de penser la nature humaine, qui ont l'une et l'autre nourri la réflexion neuroscientifique sur l'action intégrée du système nerveux à travers les âges.

Aristote attribuait à tout organisme vivant une *psyché*. La *psyché* était conçue comme la forme d'un corps naturel ayant la vie en puissance.¹ Elle était également caractérisée comme la première actualité d'un corps naturel pourvu d'organes (DA 412b5–6). La terminologie technique d'Aristote demande à être élucidée.

Dans son acception commune, « *psyché* » signifiait « souffle » ou « souffle vital » (celui que l'on « expire » au moment de la mort ou dans un évanouissement), tout comme le terme latin ultérieur *anima* par lequel il fut traduit. Le mot est lié à l'idée de vent et de puissance vitale. Ce fut une innovation philosophique pré-aristotélicienne que de détacher la *psyché* de telles associations. Ce fut une innovation aristotélicienne que de la lier fermement à tous les organismes comme principe de vie informant chaque être vivant. Bien que « *psyché* » soit communément traduit par « âme », il importe de comprendre que, sous la plume d'Aristote, « *psyché* » n'a aucune des connotations religieuses et éthiques de notre terme « âme ». La *psyché* est « le principe de la vie animale » (DA 402a7–8), et aussi bien de la vie végétale. Car les plantes, non moins que les animaux, ont une *psyché*. Il serait tout aussi trompeur de traduire « *psyché* » par « esprit », puisque l'esprit et les pouvoirs mentaux ne sont pas associés, comme l'est la *psyché*, à la croissance, à la nutrition ou à la reproduction qui caractérisent toutes les formes du vivant. La *psyché* n'est pas non plus essentiellement liée à la conscience, comme l'est la conception cartésienne de l'esprit. Le terme « *psyché* », que nous traduirons dans la suite, conformément à la tradition, par « âme », est un concept biologique — non un concept religieux ou éthique. Il importera de le garder à l'esprit non seulement à propos d'Aristote, mais aussi à propos des débats neuroscientifiques des XVII^e et XVIII^e siècles sur l'existence d'une « âme spinale » (voir sections 4.1–4.3).

Aristote introduisit la distinction entre forme et matière afin de fournir l'appareil théorique nécessaire à la description de la persistance à travers le changement. Les substances naturelles, qu'il s'agisse de choses occupant l'espace d'un genre donné (un rocher, un arbre, un cheval, une hache ou un homme) ou

de quantités délimitées d'une certaine matière (eau, bronze, vin ou fromage, qui peuvent se présenter comme une goutte, un lingot, une bouteille ou une tranche), subissent le changement. Ce changement peut être « accidentel » ou « substantiel » (essentiel). Le changement accidentel est un changement affectant les propriétés non essentielles (les accidents) d'une substance donnée. C'est l'acquisition d'un attribut nouveau ou la perte d'un attribut existant — comme lorsqu'un arbre grandit, qu'une hache s'émousse, qu'un homme grossit, ou encore lorsqu'une flaque d'eau se réchauffe ou qu'une certaine quantité d'or fond. Le changement accidentel est compatible avec la permanence de l'identité de la substance. Le changement substantiel survient lorsqu'une substance change ses propriétés essentielles, comme lorsque le vin tourne en vinaigre, ou le lait en fromage, et pareillement lorsqu'une créature vivante meurt. Le changement substantiel est incompatible avec la persistance de l'existence de la substance en question : si le vin se change en vinaigre, il n'y a plus de vin, et si un cheval meurt, il cesse d'exister et il n'en reste que la dépouille, un corps mort. Aristote introduisit la notion de *matière* comme terme technique pour désigner ce qui a une capacité de changement substantiel, et celle de *forme* pour désigner ce qui fait d'une certaine matière le genre de substance qu'elle est. En conséquence, il existe à la fois des *formes accidentelles* (par exemple les formes accidentelles des différentes couleurs qu'une chose peut acquérir ou perdre tout en demeurant exactement la même chose) et des *formes substantielles* (par exemple celles du vin ou du vinaigre, d'une plante ou d'un homme). Lorsqu'une substance subit un changement accidentel, elle conserve sa forme substantielle à travers le changement.

Il importe de comprendre que, bien que les choses individuelles d'un genre quelconque soient dites être à la fois forme et matière, la forme et la matière ne sont pas des *parties* d'une chose. La matière ne peut exister sans forme — sa forme peut changer, accidentellement ou essentiellement, mais elle doit avoir une forme quelconque. De même, la forme ne peut exister sans matière : que la forme de la X-ité existe, c'est simplement qu'il y ait quelque substance qui soit X. On peut soutenir que cet appareil conceptuel est bien adapté à la discussion des matières et de leurs transformations (le lait en fromage), et peut-être aussi, moyennant ajustement, aux choses et à leur matière constitutive (une épée et l'acier dont elle est faite), de même que, moyennant d'autres ajustements, aux choses et à leurs parties constitutives (une maison et les briques dont elle est bâtie). Il est douteux qu'il soit très bien adapté à la description des choses et de leurs capacités.² Quoi qu'il en soit, Aristote l'y étendit en caractérisant l'âme comme la forme du corps vivant et en concevant simultanément l'âme comme la première actualité du corps vivant.

Les actualités (*entelechiai*) d'une substance sont ce qu'elle est ou ce qu'elle fait à un moment donné. Parmi ses actualités figurent (de manière assez déroutante) ses pouvoirs, c'est-à-dire les potentialités actives et passives qu'elle possède effectivement. De tels pouvoirs peuvent être possédés sans être exercés à un moment donné : les voyants ne deviennent pas aveugles lorsqu'ils dorment, et les anglophones ne cessent pas de savoir l'anglais lorsqu'ils se taisent. Le pouvoir dispositionnel non exercé (*hexis*) d'un animal, Aristote l'appelle *première actualité* (être voyant, savoir l'anglais), par opposition à l'exercice d'un pouvoir dispositionnel (l'activité effective consistant, par exemple, à regarder quelque chose ou à parler anglais), qu'il appelle *seconde actualité* (*energeia*). Lorsqu'on dit que l'âme est l'actualité du corps, elle ne l'est qu'à titre de première actualité. Car une créature vivante a une âme, c'est-à-dire possède les pouvoirs qui la définissent en propre, lorsqu'elle dort non moins que lorsqu'elle veille.

Ainsi, l'expression « avoir une âme » ne signifie pas une relation, comme le fait « avoir une voiture ». En outre, l'âme n'est pas au corps ce que le cerveau est au corps, car elle n'est pas une partie du corps. Comment donc concevoir ces choses ? Aristote propose deux analogies. La matière d'une hache est le bois et le fer dont elle est faite. Sa forme est sa capacité à fendre. La première actualité de la hache est son pouvoir de fendre le bois, qu'elle possède dans la mesure où la matière qui la constitue a été convenablement façonnée en lame et en manche. Son pouvoir de fendre ne peut exister indépendamment de la matière (le bois et le fer) ni des parties (le manche et la lame) dont elle est faite. (Mais, bien entendu, une hache est un artefact inanimé, et les choses inanimées n'ont pas d'âme.) De même, suggère Aristote, nous pouvons comparer la relation entre un animal et son âme à la relation entre un œil et le pouvoir de voir. Si l'œil était pour ainsi dire un animal, alors son âme serait la vue (DA 412b18) ; bien entendu, l'œil n'est pas un animal mais une partie d'animal — et par conséquent, s'il a une fonction, il n'a pas d'âme.

L'âme consiste dans les fonctions essentielles, définitoires, d'un être vivant pourvu d'organes.³ Les fonctions essentielles d'un être vivant ne peuvent être exercées qu'en raison de la possession d'organes, lesquels lui confèrent la potentialité d'exercer les fonctions vitales appropriées au genre d'être vivant qu'il est. C'est par l'usage de ses organes que se manifestent ses secondes actualités.

Aristote distinguait une hiérarchie de trois sortes d'âmes dans la nature. L'*âme nutritive* est le principe fondamental de la vie biologique comme telle. « C'est le pouvoir de l'âme le plus primitif et le plus largement répandu, celui en vertu duquel on dit de tous les êtres qu'ils ont la vie » (DA 415a23–6). Elle consiste dans les pouvoirs de croissance, de nutrition et de reproduction. Les plantes ne possèdent qu'une âme nutritive. Leurs divers organes (racines, feuilles, étamines, etc.) leur permettent d'exercer les fonctions essentielles de la vie végétale. Les animaux ont non seulement les pouvoirs nutritifs, mais aussi des pouvoirs de perception, de désir et de locomotion. On dit en conséquence qu'ils possèdent une *âme sensitive*. La possession d'une âme sensitive présuppose la possession des pouvoirs d'une âme nutritive, mais non l'inverse. L'humanité, cependant, est unique dans la nature en ce qu'elle possède non seulement les pouvoirs d'une âme nutritive et sensitive, mais aussi les pouvoirs d'une *âme rationnelle*. Ce sont la pensée (le raisonnement) et la volonté (la volition rationnelle).

La *psyché* n'est donc pas un « agent intérieur » — sujet de l'expérience et origine de l'action, animant le corps tout en étant indépendant. Elle n'est ni une substance ni une partie de substance. Elle n'est pas, insiste Aristote, « un corps mais quelque chose d'un corps » (DA 414a20–21). En général, la forme d'une chose n'est pas une sorte d'entité. Elle n'est faite de rien, et qu'une forme existe, c'est simplement qu'existe une chose ainsi in-formée. Il en va de même de la *psyché*, qui est la forme de la créature vivante : elle n'est ni matérielle, comme le corps ou le cerveau, ni immatérielle, comme un fantôme. Le corps et l'âme « composent » un animal, non comme le châssis et le moteur composent une voiture, mais « de même que la pupille et la vue composent un œil, ainsi, dans ce cas, l'âme et le corps composent un animal » (DA 413a1–2).⁴ Avoir une âme, ce n'est pas posséder quelque chose ni être en relation avec quelque chose, c'est être pour ainsi dire en-âmé (*empsychos*).

C'est précisément parce qu'Aristote ne concevait pas l'âme comme une entité séparée du corps, mais plutôt comme les pouvoirs de l'être vivant, qu'il ne commit pas l'erreur d'attribuer à l'âme l'exercice des pouvoirs distinctifs de la créature dont elle est l'âme. Il notait en effet que « dire que l'âme est en colère, c'est comme si l'on disait que l'âme tisse ou bâtit. Car il vaut assurément mieux ne pas dire que l'âme a

pitié, apprend ou pense, mais que l'homme fait ces choses avec son âme » (DA 408b12–15).⁵ Cette observation marque une ligne de partage décisive entre la conception aristotélicienne et la conception cartésienne ultérieure, dans la mesure où Descartes attribua toutes les fonctions psychologiques à l'esprit (voir section 2.6). Elle marque aussi une ligne de partage décisive entre la pensée aristotélicienne et les conceptions contemporaines, dans la mesure où les neuroscientifiques actuels (et d'autres) attribuent une multitude de fonctions psychologiques (en particulier cognitives et volitives) au cerveau (voir section 8). Ce faisant, on attribue en effet à une partie d'un animal des attributs qu'il n'a de sens d'attribuer qu'à l'animal tout entier.

La conception d'Aristote était tout à fait différente de celle de son maître Platon, qui concevait bel et bien l'âme comme une entité séparée du corps. Dans le cadre du dualisme platonicien, et bien plus tard cartésien, le problème pressant, et de fait insoluble, est de rendre compte de manière cohérente de la relation entre ces deux entités, et aussi d'expliquer l'unité essentielle d'un être humain. Ces questions ne peuvent pas se poser dans le cadre de pensée biologique aristotélicien. Aristote explique en effet judicieusement que « nous pouvons écarter comme inutile la question de savoir si l'âme et le corps sont un : c'est comme si nous demandions si la cire et sa figure sont une, ou plus généralement la matière d'une chose et ce dont elle est la matière » (DA 412b6–7). En bref, parler de l'âme ou *psyché* d'une créature, c'est parler des pouvoirs essentiels de cette créature. Une chose d'un genre donné conservera son âme aussi longtemps qu'elle pourra continuer d'exercer ses fonctions caractéristiques. Détruire ses pouvoirs d'accomplir ses activités essentielles, c'est détruire la chose elle-même.⁶

1.1. La conception aristotélicienne du *sensus communis*

Dans son analyse de la perception, Aristote distinguait les cinq sens (facultés sensorielles) et les organes des sens qui correspondent à quatre d'entre eux. Bien entendu, les différents pouvoirs sensoriels sont tous les pouvoirs d'un seul être unifié, l'animal, doté d'un seul pouvoir perceptif unifié. Les sens sont, écrivait Aristote, « inséparables, et pourtant séparés en raison », c'est-à-dire qu'un compte rendu différent est requis pour les opérations et les mécanismes de chacun, mais ils sont tous des éléments constitutifs d'un pouvoir perceptif unifié, et les organes des sens sont tous les parties d'un appareil connecté qu'il pensait centré sur le cœur. L'animal ne perçoit effectivement que lorsque les impulsions déclenchées par l'impact sur un organe des sens ou sur toute partie du corps sensible au toucher sont transmises par le sang au *sensorium* central situé dans le cœur. Aristote attribue en effet au cœur les fonctions unifiantes que nous attribuons au cerveau.⁷

Il caractérisa ce lieu de nos capacités perceptives comme un « organe sensoriel directeur »⁸ — à tort, car nous ne percevons pas *avec* le « *sensorium* » (qu'il s'agisse du cœur ou du cerveau) au sens où nous voyons avec nos yeux et entendons avec nos oreilles, et ce n'est pas un organe des sens au sens où les yeux et les oreilles en sont.

Aristote soulignait que, bien que nous ayons différentes facultés sensorielles, et bien que certains objets des sens (les *sensibles propres*) soient exclusivement découverts par une faculté sensorielle donnée (la couleur par la vue, le son par l'ouïe), d'autres, les *sensibles communs*, sont discernés par plus d'un sens (le mouvement, la figure, la grandeur, le nombre, l'unité). Ce dernier fait est l'une des raisons, pas entièrement transparentes, de postuler une « faculté première de perception » ou une « capacité première de sentir », qu'il désigne occasionnellement comme le « sens commun »⁹ (et que des auteurs postérieurs, jusqu'au XVIII^e siècle, appellent le « *sensus communis* »).

Le *sensus communis* est requis, semble-t-il, pour expliquer comment nous pouvons percevoir les sensibles communs en percevant les sensibles propres (nous ne pourrions voir la figure si nous ne pouvions aussi voir la couleur), et les percevoir comme des attributs unifiés. Car bien que nous percevions la figure, par exemple, à la fois par la vue et par le toucher, la vue et le toucher sont deux manières distinctes de détecter un seul et même attribut, à savoir la figure (nous ne percevons pas, pour ainsi dire, deux attributs distincts, une figure visuelle et une figure tactile). De plus, bien que, lorsque nous percevons une rose par exemple, nous percevions différents sensibles propres avec nos différents organes des sens et leurs facultés correspondantes, nous les percevons comme des qualités unifiées d'un seul objet.¹⁰ C'est là, selon Aristote, une raison supplémentaire de supposer une « faculté sensorielle unique » et un « organe maître » — le cœur. (On peut soutenir que nous avons ici une préfiguration de la préoccupation des neuroscientifiques contemporains pour ce qu'on appelle le problème de la liaison [*binding problem*], mais sans leur confusion cartésienne et lockienne consistant à supposer que le *sensorium* doit produire une image ou une représentation interne.¹¹) Les autres raisons pour lesquelles un *sensus communis* est tenu pour nécessaire sont les suivantes.

(i) Nous ne voyons pas que nous voyons, ni n'entendons que nous entendons. Aristote soutenait néanmoins que nous *percevons* que nous voyons ou entendons — et que c'est là l'une des fonctions du sens commun.¹² (Certains neuroscientifiques et neuropsychologues contemporains engagés dans l'étude de la « vision aveugle » [*blind-sight*] assignent à quelque partie du cerveau la fonction d'un dispositif d'auto-surveillance remplissant la même fonction.¹³) Le raisonnement est cependant fautif, car nous ne percevons pas que nous voyons ou entendons ; plutôt, lorsque nous voyons ou entendons, nous pouvons *dire* que nous le faisons — mais non parce que nous percevrions en un sens quelconque que nous le faisons. Cette forme de conscience de soi demande à être élucidée, mais sans doute pas par cette voie.

(ii) Au moyen de la vue, nous discriminons le blanc du rouge, et au moyen du goût nous distinguons le sucré de l'acide. Mais, observe curieusement Aristote, nous discriminons aussi le blanc du sucré et le rouge de l'acide — et cela ni par la vue ni par le goût.¹⁴ Il en infère donc qu'il doit exister une faculté maîtresse de perception employée à remplir cette fonction (DA 426b).

(iii) Puisque le sommeil affecte toutes les facultés sensorielles (nous ne voyons, n'entendons, ne goûtons, ne sentons ni ne touchons pendant le sommeil), la veille et le sommeil doivent être des affections d'une seule faculté sensorielle unifiante et d'un seul organe sensoriel directeur.¹⁵

Enfin, Aristote attribuait également au *sensus communis* les fonctions (a) d'appréhension du temps, (b) de formation d'images par l'imagination ou *fantasia*, (c) de mémoire (qui, à ses yeux, présuppose à la fois (a) et (b)) et (d) de rêve.¹⁶ Les fonctions (b) à (d) présupposent toutes une perception antérieure, mais n'exigent aucun usage actuel d'un organe perceptif. Ce sont, pour ainsi dire, des processus impliquant une « sensation déclinante » (ou, comme nous pourrions le dire, des « traces cérébrales » ou des « engrammes »).

Dans ces réflexions anciennes sur les facultés humaines, sur la structure conceptuelle nécessaire pour les décrire ainsi que leur exercice, et dans les arguments relatifs à la nécessité d'un *sensus communis*, nous pouvons voir les commencements d'une pensée scientifique systématique sur l'action intégrative du système nerveux.

Deux points supplémentaires avant de quitter Aristote.

1. Comme Empédocle, Aristote croyait à l'existence de quatre éléments sublunaires : la terre, l'eau, l'air et le feu. À cette liste il ajouta un élément supralunaire supplémentaire, « le premier élément » ou « le premier corps », appelé par la suite « l'éther », dont sont constitués les corps célestes. Les éléments sublunaires se meuvent naturellement en ligne droite (vers le haut ou vers le bas). Le mouvement du premier élément ou éther diffère : il est (a) éternel et (b) circulaire. Certains indices suggèrent qu'Aristote a pu attribuer au premier élément un rôle sublunaire dans sa biologie. Dans *De Generatione Animalium*, il écrit : « il est vrai que la faculté de toute espèce d'âme semble avoir un lien avec une matière différente et plus divine que les éléments dits élémentaires... Tous ont dans leur semence ce qui la rend productive ; je veux parler de ce qu'on appelle la chaleur vitale. Ce n'est ni le feu ni aucune force de ce genre, mais c'est le souffle (*pneuma*) contenu dans la semence et dans ce qui est écumeux, et le principe naturel présent dans le souffle, analogue à l'élément des astres » (736b29–737a1). Il est difficile de savoir ce qu'il faut en faire (à plus forte raison de savoir comment cela est censé s'appliquer à l'âme des plantes). Cicéron, écrivant quelques siècles plus tard sur la base d'œuvres perdues d'Aristote, affirmait qu'« il pense qu'il existe une certaine cinquième nature, dont l'esprit est fait ; car penser, prévoir, apprendre, enseigner, faire une découverte, retenir tant de choses en mémoire — tout cela et davantage, aimer, haïr, éprouver douleur et joie — de telles choses, croit-il, n'appartiennent à aucun des quatre éléments. Il introduit un cinquième genre, sans nom, et appelle ainsi l'esprit lui-même *endelecheia*, en usant d'un nom nouveau — comme s'il s'agissait d'un certain mouvement continu et éternel. »¹⁷ Aristote semble donc avoir associé les capacités qui constituent l'âme à un élément « divin » incorruptible, sorte de chaleur ou de souffle vital (*pneuma*) présent dans la semence et responsable de la génération. Le cœur convertissait le *pneuma* en *pneuma vital*, lequel était ensuite conduit par les vaisseaux sanguins jusqu'aux muscles afin d'agir sur leur contraction.

2. Il vaut la peine de noter, et cela est pertinent pour la conception de l'« âme spinale » qui préoccupa les neuroscientifiques du XVIIIe siècle (voir section 4), qu'Aristote observait que « certains insectes continuent de vivre lorsqu'on les divise en segments ». Cela montre, argumentait-il, que « chacun des segments possède une âme identique en espèce, quoique non numériquement ; car les deux segments possèdent pour un temps le pouvoir de sensation et de mouvement local. Que cela ne dure pas n'est pas surprenant, car ils ne possèdent plus les organes nécessaires à leur propre entretien » (DA 411a17 sq.). Le raisonnement est que, puisque les deux moitiés de l'insecte continuent de manifester sensibilité et capacité de mouvement, chaque moitié doit posséder sa propre âme sensitive (et motrice). Il est important (et cela est pertinent pour le débat du XVIIIe siècle sur l'âme spinale) qu'Aristote n'ait *pas* pensé que l'insecte entier consiste en une seule « âme maîtresse », pour ainsi dire, et, en outre, en deux âmes supplémentaires dans chaque moitié de son corps. Bien plutôt, l'insecte entier possède un certain ensemble de capacités, et si on le coupe en deux, les deux moitiés auront alors un ensemble de capacités plus limité.

2. La doctrine ventriculaire : de Galien à Descartes

2.1. Galien : centres moteurs et sensoriels

Les idées d'Aristote durent être modifiées à la suite de la découverte, par Galien (130–200) et ses élèves aux IIe et IIIe siècles de notre ère, que les nerfs issus du cerveau et de la moelle épinière sont nécessaires

au déclenchement de la contraction musculaire. Ils modifièrent l'exposé aristotélicien de telle sorte que le *pneuma vital* était acheminé par les vaisseaux sanguins jusqu'au cerveau, où il était converti en *pneuma psychique*, dont la composition demeurait obscure, d'où il était conduit le long des nerfs pour être transmis aux muscles. Ainsi, « les nerfs, qui jouent en conséquence le rôle de conduits, portent aux muscles les forces qu'ils tirent du cerveau comme d'une source » (Galien, 1854a, « Le mouvement des muscles I », p. 323). Cela permettait aux muscles de se contracter, probablement en conséquence de leur gonflement à mesure qu'ils se remplissaient de *pneuma psychique* (pour une revue de cette période, voir Bennett, 1999).

Galien en développa la notion de nerfs moteurs issus de la moelle épinière. Ainsi : « la dissection nous a montré que les nerfs moteurs de toutes les parties de l'animal mues volontairement au-dessous du cou tirent leur origine de la moelle épinière. On vous a fréquemment dit que cette partie s'appelle moelle épinière, mais souvent simplement moelle dorsale. Vous avez également vu que les nerfs qui meuvent le thorax tirent leur origine de la moelle cervicale et, de plus, on vous a dit que des incisions transversales sectionnant complètement la moelle privent de sensation et de mouvement toutes les parties du corps situées au-dessous de ce niveau, puisque la moelle reçoit du cerveau les facultés de sensation et de mouvement volontaire. Vous avez également vu au cours de la dissection que des incisions transversales de la moelle n'atteignant que son centre (hémisection) ne paralyse pas toutes les parties inférieures, mais seulement les parties situées directement au-dessous de l'incision ; la droite quand la droite est coupée, et la gauche quand la gauche est coupée. Il est donc clair que lorsque les facultés du cerveau sont empêchées d'atteindre l'origine de la moelle (cervicale haute), toutes les structures situées au-dessous, à l'exclusion de la face, seront privées de mouvement et de sensation. » « Si l'on coupe la moelle épinière selon la ligne médiane de haut en bas, il n'en résulte aucune paralysie des nerfs intercostaux ni de ceux du côté droit ou gauche, même dans la région lombaire ou dans les jambes » (Galien, 1854b, « Les sièges des maladies III »). Il poursuit ainsi : « de même, lorsque vous aurez lu le livre "Des causes de la respiration" et le livre "De la voix", vous comprendrez quel degré d'atteinte affecte la respiration et la voix lors de la section au niveau de chaque vertèbre... Si vous savez maintenant, par leur anatomie, d'où naissent les nerfs de ces muscles, alors vous savez aussi avec certitude quand l'un quelconque de ces muscles sera paralysé » (Galien, 1962, « Procédures anatomiques », p. 22–26).

À la suite de ses observations sur des auriges blessés, Galien distingua également les nerfs sensoriels des nerfs moteurs. Ces différentes sortes de nerfs étaient distinguées par leur « dureté » relative : les nerfs moteurs étant « durs » et les nerfs sensoriels « mous ». Ainsi commente-t-il : « les durs doivent être tenus pour les mieux adaptés au mouvement et les plus impropres à la sensation ; à l'inverse, les mous ont une bonne constitution pour l'exactitude de la sensation, mais une faiblesse quant à la force du mouvement » (Galien, 1854c, « De l'usage des parties IX », p. 597–598). Les nerfs moteurs durs étaient exclusivement associés à leur origine dans la moelle épinière, tandis que les nerfs sensoriels mous étaient exclusivement associés au cerveau. « Certains sont durs et certains mous, et l'origine de tous les durs est la moelle épinière. L'extrémité inférieure de celle-ci est la source des durs, mais le cerveau est la source de tous les nerfs mous ; le milieu de ses parties antérieures est réputé être la source des très mous » (Galien, 1821a, « Commentaires sur Hippocrate », p. 257). Il est clair que Galien voyait dans la moelle épinière la source des seuls nerfs moteurs, le cerveau étant seul la source des nerfs purement sensoriels. Toutefois, des nerfs mixtes, moteurs et sensoriels, pouvaient exister, et naturellement leur origine devait se trouver en quelque position intermédiaire entre la partie caudale de la moelle épinière,

qui donnait naissance aux nerfs les plus durs, et le cerveau. « Ceux qui sont absolument mous ne sont pas moteurs du tout, et ceux qui sont moins mous que ceux-là peuvent être regardés comme approchant la moyenne ; ceux-ci sont moteurs aussi, mais ils restent loin en deçà de la fonction des nerfs durs. Considérez donc que la source de tous les nerfs durs est la moelle épinière, et que son extrémité inférieure est la source des plus durs ; que la source de tous les nerfs mous est le cerveau, et que les parties situées entre ses lobes antérieurs sont la source des plus mous ; c'est là la source de la substance des nerfs intermédiaires (mixtes, moteurs et sensoriels), là où le cerveau et la moelle épinière se rejoignent » (Galien, 1854c, « De l'usage des parties IX », p. 597–598).

Employant le terme « âme » en un sens aristotélicien, Galien estimait qu'il existait une « âme motrice » et une « âme sensorielle », qui ne devaient pas être considérées comme deux entités différentes mais comme deux fonctions ou principes d'activité différents. Et plus loin : « ainsi l'âme sensitive a cinq fonctions distinctes : voir, sentir, goûter, entendre et toucher. L'âme motrice a un instrument étroitement apparenté et une seule sorte de mouvement, comme cela a été démontré dans le livre "Du mouvement des muscles", mais elle a divers instruments particuliers, de sorte qu'elle peut sembler revêtir diverses formes. La fonction restante de l'âme, qui procède de la faculté principale, se divise en imagination, raison et mémoire » (Galien, 1821b, « La différenciation des symptômes », p. 55–56). Selon cette conception, jointe au rapport entre la dureté/mollesse relative des nerfs, la différenciation moteur/sensoriel et le fait que les nerfs les plus durs se trouvent exclusivement associés à la moelle épinière (caudale), la notion de deux âmes ou principes d'activité séparés, l'un associé à la moelle épinière et l'autre au cerveau, est naturelle (bien qu'il soit peu probable que Galien ait cédé à cette tentation). Elle devait connaître une vogue considérable au XVIII^e siècle pour expliquer la persistance d'une fonction réflexe de la moelle épinière chez les animaux décortiqués (voir section 4).

2.2. Galien : la localisation fonctionnelle de l'âme rationnelle dans les ventricules antérieurs

Cette association des nerfs purement sensoriels avec le cerveau, et le fait que ces nerfs fussent très mous, emportaient des implications importantes pour la fonction cérébrale. « Celui-ci (le cerveau) est donc très semblable en substance aux nerfs dont il était destiné à être l'origine, sinon qu'il est plus mou qu'eux. J'y insiste, car cela convient à ce qui reçoit en soi toutes les sensations, imagine aussi tous les fantasmes et conçoit tous les concepts et toutes les idées. C'est ce qui se modifie le plus aisément dans toutes ces fonctions et ce qui est le plus apte aux expériences, car une substance plus molle se modifie toujours plus aisément qu'une plus dure. C'est pour cette raison que le cerveau est plus mou que les nerfs. En raison de leur nécessaire dualité de nature, comme il a été dit précédemment, le cerveau lui-même fut pareillement créé double, plus mou en avant, et le reste, que les anatomistes appellent le cervelet, plus dur. » « Puisqu'il fallait que l'avant fût plus mou, devant être la source des nerfs mous étendus pour les sensations, et plus dur en arrière comme source des nerfs durs distribués au corps entier, et puisque le contact du mou avec le dur n'eût pas été sans danger, la nature sépara donc l'un de l'autre en plaçant entre eux la dure-mère (tente du cervelet) » (Galien, 1854d, « De l'usage des parties VIII », p. 541–543). Il est clair que Galien associait le cerveau tout entier, et non les seuls ventricules, aux capacités mentales des humains. Dans « De l'utilité des parties du corps », il déclare : « dans ces commentaires j'ai donné les démonstrations prouvant que l'âme rationnelle est logée dans l'*enkephalon* ; que c'est la partie avec laquelle nous raisonnons ; qu'une très grande quantité de *pneuma psychique* y est contenue ; et que ce *pneuma* acquiert sa qualité propre par l'élaboration qui s'opère

dans l'*enkephalon* » (Galien, 1968) (on notera qu'*enkephalon* est apparenté à *enkephalos*, signifiant littéralement « ce qui est dans la tête »). Mais Galien n'attribuait pas au cortex de fonction particulière dans la vie mentale, car il observait qu'un âne, peu réputé pour son intelligence, avait un cerveau fortement circonvolué. En conséquence, il pensait que les circonvolutions cérébrales ne pouvaient être associées à l'intelligence.

On notera, et c'est le plus important, que contrairement à Aristote, Galien regardait l'*enkephalon*, et non le cœur, comme l'organe principal de la perception, mais que cela ne distinguait pas les rôles respectifs du cortex et des ventricules (voir Bennett, 1999). En raison de ses observations sur les ânes, Galien n'associait pas les pouvoirs mentaux supérieurs, tel le raisonnement, au cortex. Il identifiait plutôt les ventricules comme leur source : « il est donc naturel que, lorsque la portion antérieure du cerveau seule est atteinte, le mouvement de la langue demeure intact tandis que toutes les autres parties de la face perdent leurs fonctions sensorielles et leurs mouvements volontaires d'un côté, soit à droite, soit à gauche. Si toute la partie antérieure du cerveau est lésée, son ventricule supérieur (les ventricules latéraux) est nécessairement affecté lui aussi par sympathie, et les fonctions intellectuelles sont endommagées » (Galien, 1859, « Les sièges des maladies », p. 590). Cela implique clairement que les fonctions intellectuelles sont à associer au premier ventricule.

Galien jouit d'une autorité absolue pendant plus d'un millénaire. Il n'est donc pas surprenant que l'association des ventricules à une telle fonction mentale supérieure ait été élaborée en détail au cours des siècles suivants.

2.3. Némésius : l'attribution formelle de toutes les fonctions mentales aux ventricules

C'est Némésius (vers 390 apr. J.-C.), évêque d'Émèse (aujourd'hui Homs) en Syrie, qui développa la doctrine de la localisation ventriculaire de *toutes* les fonctions mentales, et non des seules fonctions intellectuelles. Contrairement à Galien, il attribuait la perception et l'imagination aux deux ventricules latéraux (les ventricules antérieurs), plaçait les capacités intellectuelles dans le ventricule moyen et réservait les ventricules postérieurs à la mémoire. D'où l'idée que l'imagination/perception, le raisonnement et la mémoire se trouvent respectivement dans les ventricules latéraux, le troisième et le quatrième ventricule (figure 1).

Némésius affirmait que cette localisation ne reposait pas sur une lubie mais sur des preuves solides, car il déclare : « or, si nous avançons cette assertion, que les sens ont leurs sources et leurs racines dans les ventricules antérieurs du cerveau, que ceux de la faculté d'intellect sont dans la partie moyenne du cerveau, et que ceux de la faculté de mémoire sont dans la partie postérieure du cerveau, nous sommes tenus d'offrir la démonstration que c'est bien ainsi que ces choses fonctionnent, de peur de paraître accorder foi à une telle assertion sans fondement rationnel. La preuve la plus convaincante est celle tirée de l'étude des activités des diverses parties du cerveau. Si les ventricules antérieurs ont subi une lésion quelconque, les sens sont altérés mais la faculté d'intellect se poursuit comme auparavant. C'est lorsque le milieu du cerveau est atteint que l'esprit est dérangé, mais alors les sens conservent leur fonction naturelle. Si c'est le cervelet qui est endommagé, il ne s'ensuit qu'une perte de mémoire, tandis que la sensation et la pensée ne subissent aucun dommage. Mais si le milieu du cerveau et le cervelet partagent l'atteinte, en plus des ventricules antérieurs, la sensation, la pensée et la mémoire sombrent toutes ensemble, en sorte que le sujet vivant est en danger de mort » (Némésius, 1955, p. 341–342).

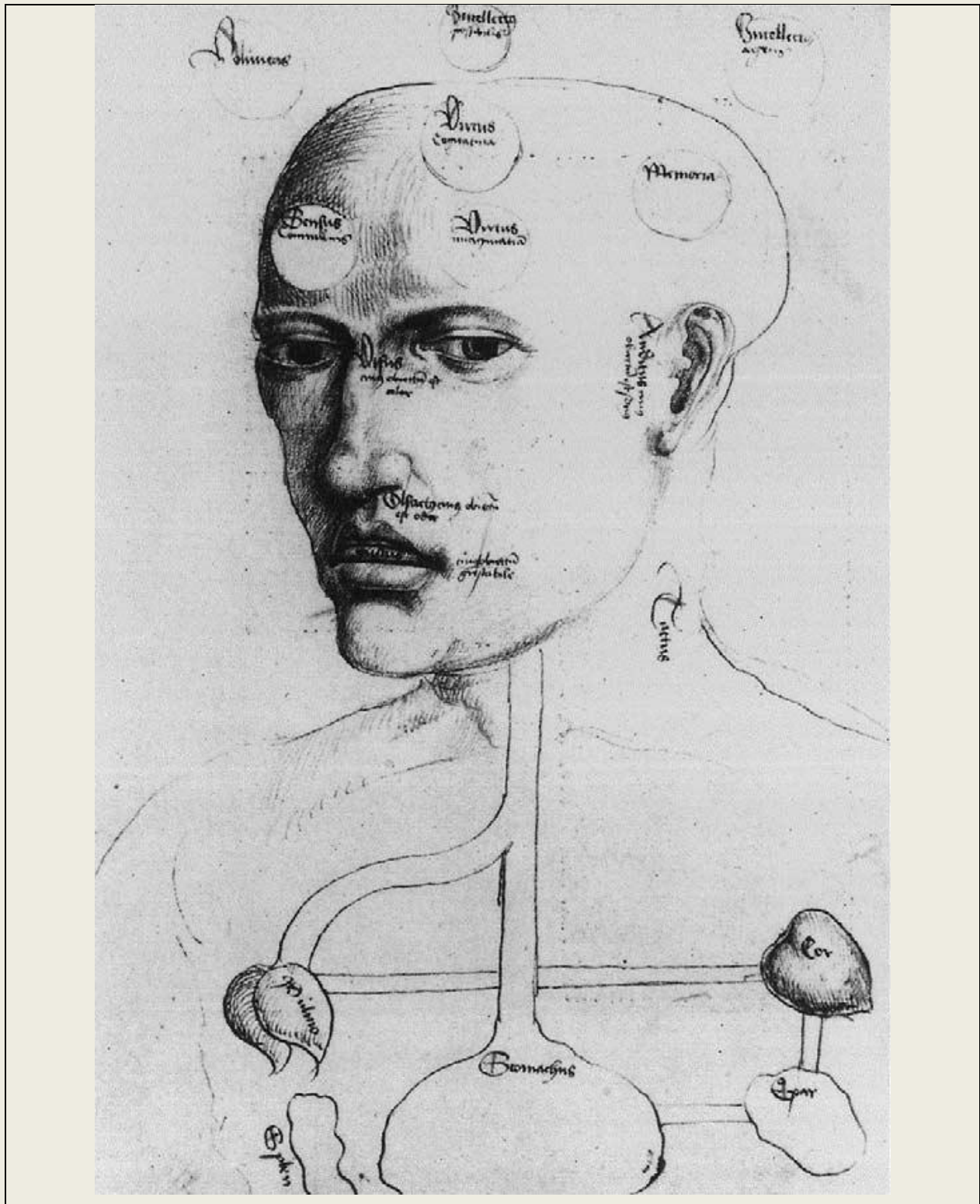


Figure 1 — Du IV^e siècle apr. J.-C. jusqu'au XVII^e siècle, les « facultés de l'esprit » furent tenues pour logées dans les quatre ventricules du cerveau. On voit ici une illustration du XV^e siècle, au lettrage indistinct, destinée à illustrer l'édition de 1491 du *De Anima* d'Aristote. Quatre régions du cerveau sont étiquetées : *sensus communis* ; *virtus cogitativa* ; *virtus imaginativa* et *memoria* (avec l'aimable autorisation de la Incunabula Collection, National Library of Medicine, Bethesda).

À propos des ventricules antérieurs, il déclare (Némésius, 1955, p. 321) : « or, comme organes, la faculté d'imagination¹⁸ a, d'abord, les lobes antérieurs du cerveau et l'esprit psychique qu'ils contiennent, puis les nerfs imprégnés d'esprit psychique qui en procèdent, et, enfin, toute la construction des organes des sens. Ces organes des sens sont au nombre de cinq, mais la perception est une, et elle est un attribut de l'âme. Par le moyen des organes des sens et de leur pouvoir de sentir, l'âme prend connaissance de ce qui s'y passe. » Némésius tenta d'expliquer pourquoi il y a deux ventricules antérieurs : « c'est pour cette raison qu'il (le Créateur) fit qu'il y eût deux ventricules à l'avant, et à l'avant seulement, du cerveau, afin que les nerfs sensoriels partant de chaque ventricule constituassent les organes des sens par paires. » En résumé, « les facultés de l'âme peuvent donc être distinguées comme imagination, intellect et mémoire, respectivement » (Némésius, 1955, p. 331–332). Cette localisation des diverses fonctions mentales dans les ventricules devint connue sous le nom de doctrine ventriculaire.

Il vaut la peine de noter que Némésius concevait l'âme en des termes très différents de ceux d'Aristote et de ses disciples. Némésius était chrétien, davantage influencé par le néoplatonisme que par la philosophie aristotélicienne (il était attiré par la doctrine de la préexistence de l'âme, ainsi que par la métempsychose). Il ne concevait pas l'âme comme la forme du corps, mais comme une substance spirituelle séparée et indestructible, liée au corps dans une « union sans confusion » où l'identité de chaque substance est pleinement préservée. En conséquence, il n'attribuait pas la perception et la cognition à l'être humain (c'est-à-dire à l'animal tout entier), mais bien à l'âme. L'attribution d'attributs psychologiques à une partie subordonnée d'une créature vivante s'écarte de manière notable de la conception aristotélicienne. Comme nous le verrons, la tendance à expliquer comment un être vivant perçoit, pense, éprouve des émotions, etc., par référence à la perception, à la pensée, aux émotions, etc., d'une partie subordonnée de cet être court comme un chancre à travers l'histoire des neurosciences jusqu'à aujourd'hui même.

2.4. Mille ans de doctrine ventriculaire

La doctrine ventriculaire de la localisation des fonctions psychologiques, établie dans les premiers siècles du premier millénaire, était encore acceptée et propagée par les savants au début du second millénaire. Ainsi Avicenne (Abu 'Ali al-Hussain ibn 'Abdullah ibn Sina), grand médecin actif entre 980 et 1037, pouvait écrire : « le *sensus communis* est situé dans la partie antérieure du ventricule antérieur du cerveau. Il reçoit toutes les formes qui sont imprimées sur les cinq sens et qui lui sont transmises par eux. Vient ensuite la faculté de représentation, située dans la partie postérieure du ventricule antérieur du cerveau, qui conserve ce que le *sensus communis* a reçu de chacun des cinq sens, même en l'absence de l'objet senti. Vient ensuite la faculté d'“imagination sensitive” en relation avec l'âme animale. Cette faculté est située dans le ventricule moyen du cerveau. Puis vient la faculté estimative, située à l'extrémité du ventricule moyen du cerveau. Vient enfin la faculté rétentive et remémorative, située dans le ventricule postérieur du cerveau » (Rahman, 1952, p. 31).

La localisation ventriculaire régnait encore durant le Quattrocento en Italie. Des médecins comme Antonio Guainerio (mort en 1440) attribuaient les troubles de la mémoire chez certains patients à « une accumulation excessive de phlegme dans le ventricule postérieur, de sorte que l'“organe de la mémoire” était altéré » (Benton et Joynt, 1960). La doctrine était encore enseignée dans les meilleurs centres d'enseignement au début du XVI^e siècle, comme l'indiquent les illustrations produites dans l'édition de 1494 du *De Anima* d'Aristote. Léonard de Vinci (1452–1519 ; figure 2A) se donna beaucoup de peine

pour établir la première description exacte des ventricules, étant donné leur importance présumée dans la vie mentale des humains. Pour y parvenir (vers 1506), il injecta de la cire fondue dans les cavités chez des bovins. Ses dessins fournissent un détail d'une exactitude inégalée, bien qu'ils attribuent encore les facultés mentales aux différents ventricules (figure 3A). Dans ces dessins, le seul écart de Léonard par rapport à la doctrine posée par Némésius 1100 ans plus tôt fut de localiser la perception et la sensation dans le ventricule moyen plutôt que dans les ventricules latéraux, changement que Léonard opéra au motif que la plupart des nerfs sensoriels convergeaient vers le mésencéphale plutôt que vers une région plus antérieure.

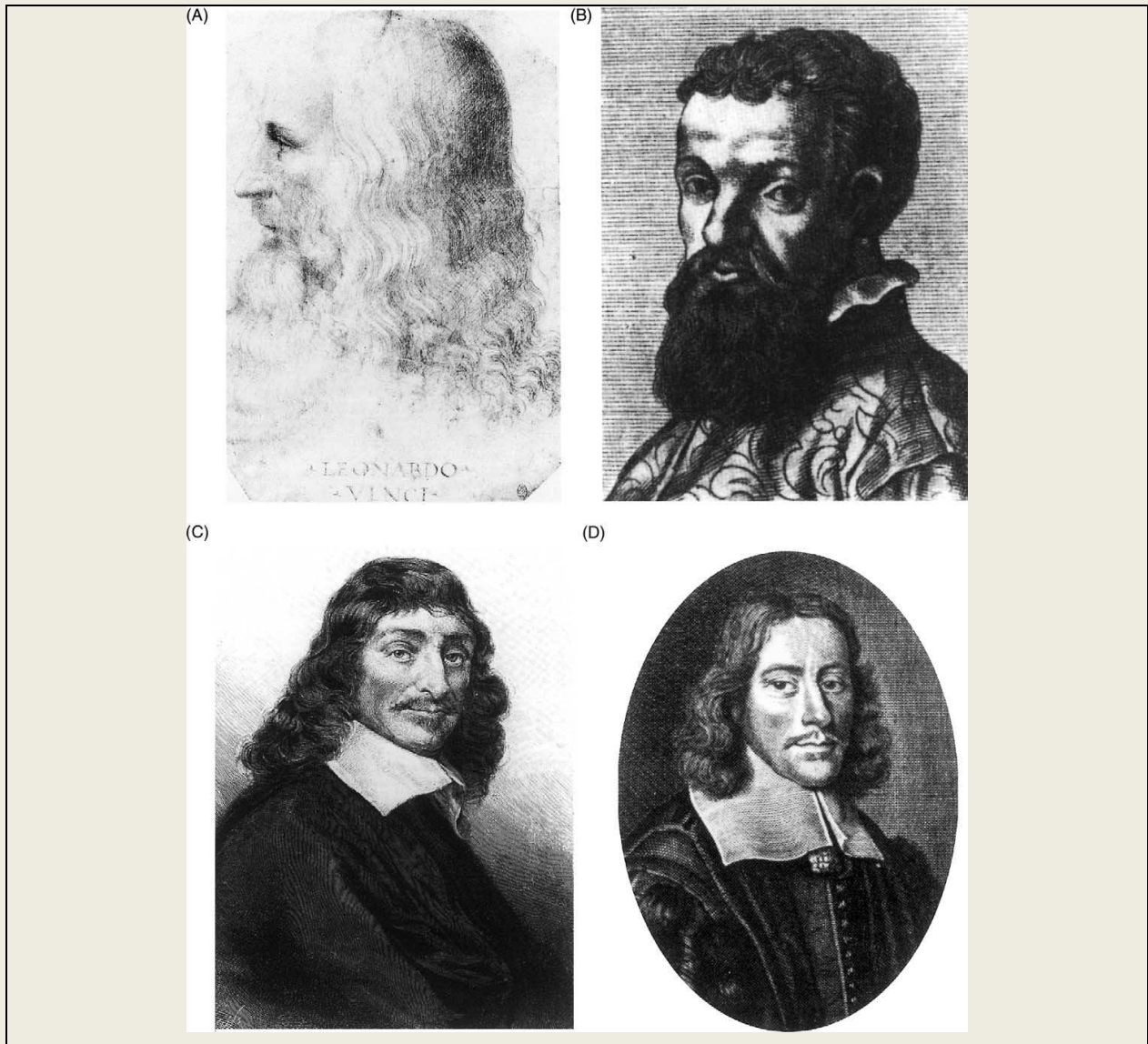


Figure 2 — Les principaux contributeurs à la compréhension de la fonction cérébrale aux XVe–XVIIe siècles. (A) Léonard de Vinci (1472–1519). (B) André Vésale (1514–1564), professeur d'anatomie à Padoue, dont les dissections et les observations ravivèrent l'étude de l'anatomie à la Renaissance (Archives, Washington University Medical School, St. Louis, MO). (C) René Descartes (1596–1650), théoricien philosophique de la science nouvelle du XVIIe siècle, qui désigna la glande pinéale comme le lieu de l'interaction entre l'esprit et le corps. (D) Thomas Willis (1621–1675), auteur du *Cerebri anatome* (1664).

André Vésale (1514–1564 ; figure 2B) commente la domination de la doctrine ventriculaire à l'époque où il était à l'université de Louvain en 1503 (figure 1) : « je n'ai pas encore oublié comment, lorsque je suivais le cours de philosophie à l'École du Château, de loin la première et la plus distinguée école de l'université de Louvain, dans les commentaires du traité d'Aristote "sur l'âme" que nous lisait notre maître, théologien de profession et donc prêt, comme les autres enseignants de l'école, à introduire ses propres vues pieuses dans celles des philosophes, on disait que le cerveau avait trois ventricules (cela ne se trouve pas dans le traité d'Aristote). Le premier était antérieur, le deuxième moyen et le troisième postérieur, tirant ainsi leurs noms de leurs sites ; ils avaient aussi des noms selon leur fonction. En effet, ces hommes croyaient que le premier ou antérieur, dont on disait qu'il regardait vers le front, s'appelait le ventricule du *sensus communis*, parce que les cinq sens, portes, couleurs, saveurs, sons et qualités tactiles, sont amenés dans ce ventricule par le secours des cinq nerfs qui les servent. En conséquence, le principal usage de ce ventricule était tenu pour celui de recevoir les objets des cinq sens, que nous appelons habituellement les sens communs, et de les transmettre au second ventricule, joint par un passage au premier, afin que le second pût imaginer, raisonner et cogiter sur ces objets ; d'où la cogitation ou le raisonnement fut assigné à ce dernier ventricule. Le troisième ventricule (notre quatrième) était consacré à la mémoire, dans lequel le second voulait que fussent envoyées et convenablement déposées toutes les choses suffisamment raisonnées à propos de ces objets » (Vésale, 1543, p. 623 ; Vésale, 1542).

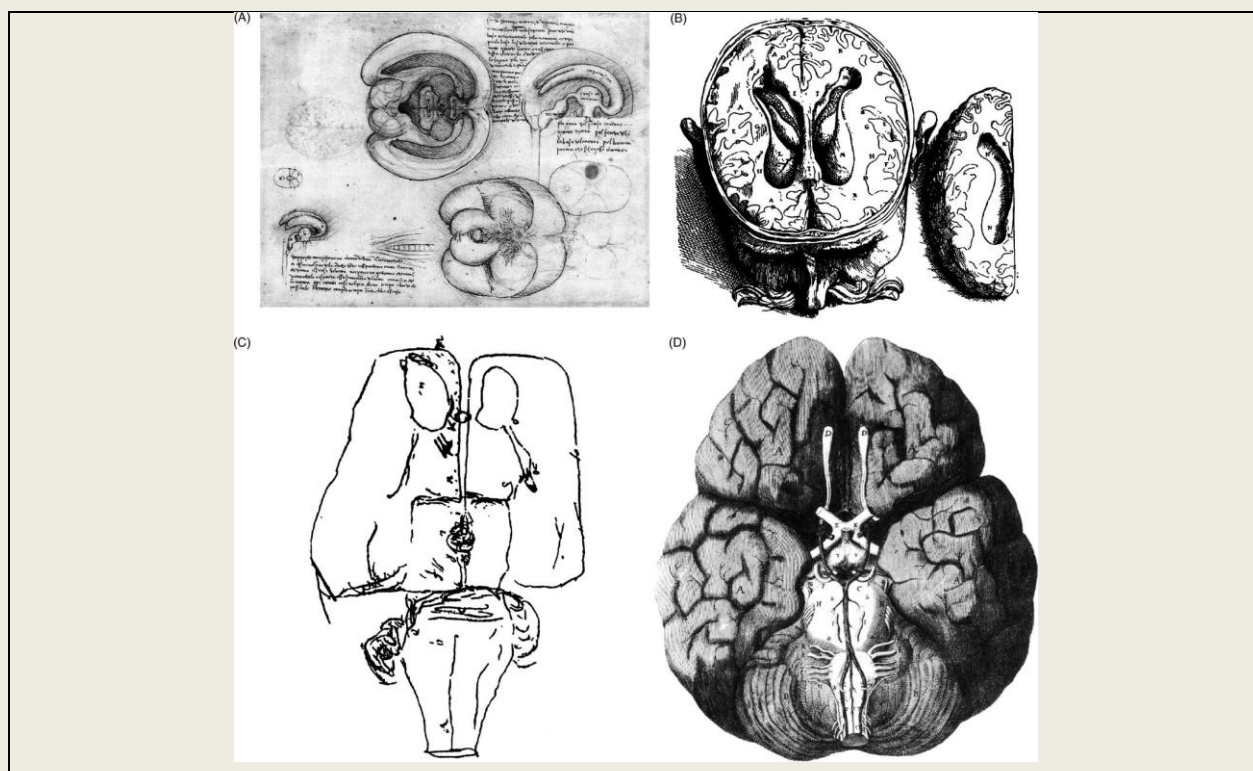


Figure 3 — Structure du cerveau telle qu'elle fut établie aux XVe–XVIIe siècles. (A) Détermination par Léonard de Vinci de la structure correcte des ventricules. (B) Vue du cerveau tirée du *De humani corporis fabrica* de Vésale (1543) montrant les ventricules. (C) Dessin erroné par Descartes du rapport entre la glande pinéale et les ventricules. (D) Illustration de la base du cerveau par Thomas Willis, tirée de son ouvrage *De cerebri anatome* (1664) et dessinée par Christopher Wren.

Vésale donna des dessins détaillés et exacts des ventricules humains en 1543 et les accompagna, dans sa *Fabrica*, de descriptions de la manière dont le *pneuma psychique* est engendré dans les ventricules puis distribué aux nerfs, selon des voies peu différentes de celles proposées par Galien plus de 1300 ans auparavant (figure 3B) : « je n’ose attribuer aux ventricules rien de plus que d’être des cavités et des espaces dans lesquels l’air inhalé, ajouté au *pneuma vital* venu du cœur, est, par la vertu de la substance propre du cerveau, transformé en *pneuma animal* (précédemment appelé “*pneuma psychique*”). Celui-ci est aussitôt distribué par les nerfs aux organes de la sensation et du mouvement, afin que ces organes, avec l’aide de ce *pneuma*, accomplissent leurs fonctions » (Singer, 1952, p. 39). Le cerveau prépare le *pneuma* psychique ou animal très finement atténué, qu’il emploie en partie pour les opérations divines de l’âme principale (dans le cerveau) et en partie pour une distribution continue par les nerfs, comme par de petites fibres, aux instruments de la sensation et du mouvement. « Une portion considérable du *pneuma psychique* est distribuée de ce (quatrième) ventricule dans la moelle dorsale (moelle épinière) et dans les nerfs qui en naissent. Je crois que le *pneuma* est dispensé des autres ventricules (latéraux et troisième) aux nerfs qui prennent origine près d’eux, et de là aux organes de la sensation et du mouvement. Je n’ai nul désir d’entrer dans la question de savoir si ce *pneuma* très raffiné est transmis par des passages ménagés dans les nerfs, comme le *pneuma vital* par les artères, s’il est transmis le long des flancs du corps du nerf comme la lumière le long d’une colonne, ou si le pouvoir du cerveau s’étend aux parties par la seule continuité de la substance des nerfs » (Vésale, 1543, p. 632).

Bien que Vésale souscrivît, à la suite de Galien, à la conception des ventricules comme origines du *pneuma psychique*, il était sceptique quant à l’idée que les fonctions psychologiques prennent leur origine dans les ventricules. Ses écrits sur ce point sont importants, car ils préparent la voie à Thomas Willis qui, un siècle plus tard, devait opérer le déplacement décisif de l’attention des ventricules vers la substance même du cerveau dans la recherche du fondement physique des fonctions psychologiques. Vésale notait que, la forme des ventricules étant à peu près la même chez divers mammifères, y compris l’homme, il est difficile d’associer aux ventricules les fonctions psychologiques telles que le raisonnement, qui démarquent l’homme des autres mammifères. Ainsi, « tous nos contemporains, pour autant que je puisse les comprendre, refusent aux singes, chiens, chevaux, moutons, bovins et autres animaux les pouvoirs principaux de l’“âme rationnelle” — sans parler d’autres pouvoirs — et attribuent à l’homme seul la faculté de raisonner ; et ils attribuent cette faculté à tous les hommes au même degré. Et pourtant nous voyons clairement, en disséquant, que les hommes ne surpassent pas ces animaux par la possession d’une cavité particulière (dans le cerveau). Non seulement le nombre (des ventricules) est le même, mais les autres choses (dans le cerveau) sont semblables, sauf seulement en taille et en parfaite consonance (des parties) quant à la vertu » (Singer, 1952, p. 40).

2.5. Fernel : les origines de la « neurophysiologie »

Les concepts de « physiologie » et de « neurophysiologie » naissent à l’époque de Vésale. Bien que certains aient crédité Aristote, dans ses écrits biologiques, d’avoir traité de sujets physiologiques, et aient tenu le traité de Galien « De l’usage des parties » pour le premier traité distinct consacré à la physiologie humaine, c’est au médecin et savant du XVI^e siècle Jean Fernel (1495–1558) que doit revenir le mérite du premier traitement formel de la physiologie. *De naturali parte Medicinae*, publié par Fernel à Paris en 1542, contient pour la première fois le mot « physiologie ». C’est là que la physiologie fut définie pour la première fois : « la physiologie dit les causes des actions du corps » (Fernel, 1542, *Physiol.* li, praefatro). Fernel distingue l’anatomie, qui indique seulement où les processus ont lieu, de la

physiologie, qui étudie quels sont les processus ou les fonctions des divers organes. L'ouvrage fut rebaptisé « Physiologie » dans l'édition de 1554 et fut bientôt regardé comme le traité majeur sur le sujet, position qu'il conserva plus d'un siècle.

Les observations empiriques de Fernel, comme ses réflexions générales, s'inscrivent dans le cadre de la pensée aristotélicienne de la fin du Moyen Âge, telle que modifiée par les penseurs chrétiens (en particulier par la grande synthèse de Thomas d'Aquin). Comme Aristote, Fernel soutient que les plantes et les animaux ont une âme (*anima*) ou principe de vie. La possession d'une âme rationnelle (c'est-à-dire d'une âme qui inclut les pouvoirs de l'intellect et de la volonté) est le propre de l'homme. À la différence d'Aristote, mais comme Thomas d'Aquin, Fernel concevait l'âme rationnelle de l'homme comme distincte de son âme nutritive et sensitive, comme séparable du corps et comme immortelle.¹⁹ Il est certes loin d'être clair que la conception aristotélicienne de la *psyché* comme « forme » ou « première actualité » du corps, c'est-à-dire comme un ensemble de pouvoirs et de capacités (pouvoirs de second ordre), puisse être mariée de façon cohérente aux doctrines chrétiennes de l'immortalité de l'âme. Mais c'est précisément ce que Thomas d'Aquin s'était efforcé de faire (et, chemin faisant, il avait réifié l'intellect, traité la forme comme séparable de la matière et confondu l'incorporéité des pouvoirs — qui sont des abstractions — avec la prétendue incorporéité de l'âme, conçue comme une partie non physique de l'être humain).²⁰ D'autres philosophes scolastiques contribuèrent également à cette tentative de synthèse du christianisme et de la philosophie aristotélicienne. Fernel fut l'héritier de cette tradition (confuse).

La « physiologie », selon Fernel, porte sur les processus qui donnent naissance à un corps et à une âme saine. Il commente ainsi : « chez tous les êtres animés, et surtout chez l'homme, le corps a été créé pour l'âme (*gratia animae*). Il est pour cette âme non seulement une habitation (*diversorium*), mais un instrument ajusté à l'usage de ses pouvoirs inhérents » (Fernel, 1542, v, cl). C'était là une doctrine aristotélicienne. Comme nous l'avons noté, la relation de l'âme au corps est, selon Aristote, analogue à la relation de la vue à l'œil. L'œil existe pour la vue (Aristote, *De Anima* 412b17–24) : c'est là son sens et sa fin. De même, le corps existe pour l'âme, c'est-à-dire pour les pouvoirs et les capacités dont l'âme consiste. Sans eux, et sans leur actualisation dans le comportement de l'animal vivant, l'existence du corps n'aurait aucun sens.

(Aristote, *De Anima* 415b15–21 ; *De Partibus animalium* 645b19). Pour rendre le point biologique plus perspicace au lecteur moderne : l'explication des actions des parties d'un organisme doit se faire en termes de leur contribution au fonctionnement optimal du tout dont elles sont les parties.

Fernel concevait la perception comme produite par la transmission d'images des organes des sens au *sensorium* commun dans le cerveau, où elles sont appréhendées par le sens interne. La mémoire et l'imagination sont deux facultés subordonnées de l'âme sensitive, et elles permettent à l'animal sentant d'appréhender ce qui est agréable ou désagréable, bénéfique ou nuisible. L'appétit cause un mouvement vers un objet plaisant ou bénéfique, ou un mouvement d'éloignement d'un objet déplaisant ou nuisible. Cela s'effectue par la contraction du cerveau qui pousse les esprits animaux du ventricule antérieur dans le quatrième ventricule (postérieur), et de là le long de la moelle épinière puis, par les nerfs, jusque dans les muscles.

Tout cela était doctrine reçue. Ce qui importe le plus du point de vue du présent travail, c'est que Fernel observa que certains de nos actes surviennent sans l'action de la volonté, sans intention ni aucune autre

directive de l'esprit. Ceux-ci, soutenait-il, sont illustrés par certains mouvements des yeux et des paupières, de la tête et des mains pendant le sommeil, ainsi que par les mouvements associés à la respiration. Selon Fernel, ces mouvements musculaires n'impliquent pas d'acte de volonté et peuvent donc être regardés comme des réflexes. Fernel affirmait avec force que le mouvement musculaire peut survenir sans que la volonté initie un acte volontaire, c'est-à-dire qu'il existe des actes moteurs auxquels la pensée ne prend aucune part (Fernel, 1542, vol. 9, p. 109a, chapitre 8 de l'édition originale). Cette intuition marque le début d'une investigation qui ne s'acheva qu'avec les travaux de Sherrington au XXe siècle.

La « Physiologie » connut plusieurs éditions et exerça une influence qui s'étendit sur un siècle. Elle ne pouvait cependant demeurer le texte de référence en physiologie au-delà du milieu du XVIIe siècle, dans la mesure où les concepts et les conceptions aristotéliens sur lesquels elle reposait n'étaient plus tenus pour viables. Ce qui, par-dessus tout, les rendit obsolètes fut l'essor de l'astronomie physique képlérienne et de la physique mécaniste galiléenne. Le succès spectaculaire de la physique nouvelle conduisit à la disparition rapide de la science téléologique aristotélienne, c'est-à-dire au remplacement des explications téléologiques des phénomènes naturels par des explications mécanistes. Cela ne fut pas moins évident dans les progrès des sciences biologiques que dans ceux des sciences physiques. En premier lieu, Harvey montra que le cœur est une pompe mécanique. En second lieu, Descartes soutint de manière persuasive que les activités du corps, objet de la physiologie, pouvaient être considérées en termes purement mécaniques.

2.6. Descartes : le commencement de la fin de la doctrine ventriculaire

Descartes (1596–1650 ; figure 2C) marque un bouleversement profond dans la pensée européenne. Bien que certains aspects de sa philosophie restent enracinés dans la pensée scolastico-aristotélienne, la nouveauté de ses réflexions philosophiques constitue le point de départ de la philosophie moderne. Bien qu'une grande part de ses recherches neuroscientifiques se soit révélée fautive, elle fournit aux neurosciences une impulsion décisive et un changement de direction. Descartes s'accordait avec les scolastiques aristotéliens pour admettre que l'intellect peut opérer indépendamment du corps, que l'âme ou l'esprit est incorporel, que l'âme ou l'esprit peut exister indépendamment du corps, et qu'il est immortel. Il rompit cependant radicalement avec eux sur les quatre points suivants.

Premièrement, il soutint que l'esprit est l'âme tout entière. Les scolastiques, au contraire, concevaient l'esprit (compris comme l'intellect) comme une simple partie de l'âme (la partie immortelle, séparable du corps). Les autres parties de l'âme, à savoir les fonctions nutritives et sensibles, doivent être conçues, selon les scolastiques, à la manière aristotélienne, comme la forme du corps. Descartes était en désaccord radical. Contrairement à Aristote, il ne concevait pas l'âme comme le principe de la vie, mais comme le principe de la pensée ou de la conscience. Les fonctions de l'âme nutritive aristotélienne (nutrition, croissance, reproduction) et de l'âme sensible (perception au sens physiologique, et locomotion) ne sont pas des fonctions essentielles de l'esprit cartésien, mais du corps. Toutes les fonctions essentielles de la vie animale doivent être conçues en termes purement mécanistes. Cela devait avoir des effets profonds sur le développement ultérieur de la neurophysiologie.

Deuxièmement, Descartes redessina les frontières du mental. L'essence de l'esprit cartésien n'est pas celle de l'âme rationnelle scolastico-aristotélienne, c'est-à-dire l'intellect seul, mais bien la pensée ou la conscience. Une personne est essentiellement une *res cogitans*, une chose pensante — et Descartes

étendit les concepts de pensée et de penser bien au-delà de tout ce qu'Aristote ou les scolastiques auraient attribué à l'âme rationnelle. Les fonctions de l'âme rationnelle comprenaient, selon les scolastiques, les fonctions ratiocinatives de l'intellect et les fonctions délibératives et volitives de la volonté (le désir rationnel), mais excluaient la sensation et la perception, l'imagination et l'appétit animal. Descartes, au contraire, entendait par pensée « tout ce dont nous avons conscience comme se produisant en nous, dans la mesure où nous en avons conscience ». Dès lors, penser doit être identifié ici non seulement à comprendre, vouloir, imaginer, mais aussi à la conscience sensorielle (Descartes, *Principes de la philosophie*, I-9). La pensée fut donc, par une démarche révolutionnaire, définie en termes de conscience, c'est-à-dire comme ce dont nous avons immédiatement conscience en nous. Et la conscience fut par là assimilée à la conscience de soi, dans la mesure où l'on tenait pour impossible de penser et d'avoir des expériences (éprouver de la douleur, sembler percevoir, éprouver des passions, vouloir, imaginer, cogiter) sans savoir ou sans avoir conscience qu'on le fait. L'identification du mental à la conscience nous accompagne encore aujourd'hui et jette une longue ombre sur la réflexion neuroscientifique.

Troisièmement, il soutint que l'union de l'esprit avec le corps, quoique « intime », est une union de deux substances distinctes. Contrairement à la pensée scolastique, selon laquelle un être humain est une substance unitaire (un *ens per se*), Descartes laissait entendre qu'un être humain n'est pas une substance individuelle, mais une entité composite. La personne (l'ego), en revanche, est une substance individuelle et est identique à l'esprit. Certes, parce que l'esprit humain est uni au corps, il a des perceptions (entendues au sens psychologique). Mais les perceptions sont conçues comme des modes de la pensée ou de la conscience, produits par l'union de l'esprit avec le corps. C'est en effet précisément par référence à l'union intime de l'esprit et du corps que Descartes expliquait les qualités perceptives non mécaniques (couleurs, sons, saveurs, odeurs, chaleur, etc.) comme produites dans l'esprit sous forme d'idées consécutives à l'interaction psychophysique. De même, l'esprit, parce qu'il est uni au corps, peut provoquer des mouvements du corps par des actes de volonté. Dès lors, les neurosciences doivent étudier les formes d'interaction entre l'esprit et le cerveau qui produisent d'une part la sensation, la perception et l'imagination (formes « confuses » de la pensée), et d'autre part le mouvement volontaire.

Quatrièmement, de même qu'il concevait l'esprit comme ayant une seule propriété essentielle, à savoir la pensée, de même il concevait la matière comme ayant une seule propriété essentielle, à savoir l'étendue. Il concevait les principes d'explication dans les sciences physiques comme dans les sciences biologiques comme purement mécaniques, sauf dans le cas de la neuropsychologie des êtres humains, uniques dans la nature à posséder un esprit.

Descartes contribua substantiellement aux progrès de la neurophysiologie et de la théorie de la vision (Descartes, *Discours et Essais, Dioptrique*, p. 130–137). Bien que ses théories se soient révélées largement fausses, elles furent des étapes essentielles sur le chemin d'une compréhension correcte. De plus, sa conviction que l'explication biologique fondamentale au niveau neurophysiologique se fera en termes de causalité efficiente a été triomphalement confirmée par le développement de la neurophysiologie depuis le XVII^e siècle (Bennett, 1999).

Descartes remplaça les conceptions d'Aristote et de Galien, où le *pneuma psychique* était engendré dans les ventricules, par l'hypothèse que les ventricules sont le lieu de génération de corpuscules ou

particules participant directement à des phénomènes mécaniques. Ce sont les esprits animaux, conduits par les nerfs et transmis aux cellules musculaires, effectuant ainsi l'action (pour les détails du développement de cette idée, voir Bennett, 1999). Quant à l'origine de ces corpuscules : « les parties du sang qui pénètrent jusqu'au cerveau ne servent pas seulement à nourrir et à entretenir sa substance, mais aussi et principalement à y produire un certain vent très subtil (c'est-à-dire "composé de très petites particules se mouvant très vite"), ou plutôt une flamme très vive et très pure, qu'on appelle les esprits animaux » (Descartes, *Traité de l'homme*, p. 129). Le nom est malheureux, car ce n'est pas un terme descriptif approprié pour les composants d'une théorie mécanique : le mot « esprit » peut s'interpréter comme un principe de vie animant le corps, ou comme le principe actif d'une substance extraite sous forme liquide. Il est cependant tout à fait explicite : les « esprits animaux » sont matériels, à savoir « un certain air ou vent très subtil » (Descartes, *Les passions de l'âme*, I-7), et « ce que j'appelle ici des "esprits" ne sont que des corps ; ils n'ont d'autre propriété que celle d'être des corps extrêmement petits qui se meuvent très rapidement, comme les jets de flamme qui sortent d'une torche. Ils ne s'arrêtent en aucun lieu et, tandis que certains d'entre eux entrent dans les cavités du cerveau, d'autres en sortent par les pores de sa substance. Ces pores les conduisent dans les nerfs, puis dans les muscles. De cette manière, les esprits animaux meuvent le corps de toutes les diverses façons dont il peut être mû » (Descartes, *Les passions de l'âme*, I-10). Descartes soutenait donc que le flux de ces esprits animaux hors des ventricules (dans le cas de l'action motrice) impliquait l'ouverture de valves particulières dans les parois des ventricules, avec pour conséquence un écoulement des esprits dans le nerf moteur approprié et la contraction du muscle. Dans le cas d'un comportement involontaire associé, par exemple, à une piqûre d'épingle, cela conduirait à une tension sur précisément les filaments qui ouvrent les valves appropriées dans les parois des ventricules, libérant les esprits animaux dans les nerfs moteurs qui contractent le muscle pour éloigner le membre du point de piqûre.

Descartes n'employa le mot « réflexe » qu'une seule fois en développant sa conception des animaux non humains comme automates, bien qu'il soit impliqué tout au long de ses descriptions du comportement animal et des réactions humaines non volontaires. Bien que Descartes ne cite pas la *Physiologie* de Fernel dans son *Traité de l'homme*, il est clair que son développement de la doctrine des actes moteurs sans pensée chez l'homme et chez l'animal a pour fondement le concept de réflexe énoncé pour la première fois par Fernel (voir Sherrington, 1951, p. 152). Le *Traité de l'homme* soutient que de tels actes moteurs requièrent non seulement un processus excitateur mais aussi un processus inhibiteur, spéculation qui devait être plus tard confirmée expérimentalement par Sherrington et analysée au niveau cellulaire par son élève John C. Eccles. Descartes soutenait alors que les processus excitateurs et inhibiteurs, agissant de concert, permettent de décrire les animaux et les corps des êtres humains (lorsqu'ils fonctionnent indépendamment de l'intervention de l'esprit) comme des automates.

Ces suggestions de Descartes sur le mécanisme du mouvement réflexe ou involontaire, impliquant comme elles le font les esprits animaux emmagasinés dans les ventricules, soulèvent la question du mécanisme du mouvement volontaire. Ici, Descartes s'écartera fondamentalement de la doctrine ventriculaire. Il nia que les ventricules soient le siège des pouvoirs sensitifs et rationnels (y compris volitifs) des êtres humains. Il nia également que les animaux non humains aient des pouvoirs sensitifs au sens où les êtres humains en ont, dans la mesure où ils sont dépourvus de conscience. Et il soutint que l'esprit ou l'âme humaine interagit avec le corps dans la glande pinéale, qu'il plaçait incorrectement à l'intérieur du ventricule (figure 3C). Selon ses termes : « il nous faut aussi reconnaître que, bien que

l'âme soit jointe à tout le corps, il y a néanmoins en lui quelque partie où elle exerce ses fonctions plus particulièrement que dans toutes les autres. On tient communément que cette partie est le cerveau, ou peut-être le cœur — le cerveau parce que les organes des sens s'y rapportent, et le cœur parce que nous sentons les passions comme si elles y étaient. Mais, en examinant la chose avec soin, je crois avoir clairement établi que la partie du corps dans laquelle l'âme exerce immédiatement ses fonctions n'est nullement le cœur, ni non plus tout le cerveau. C'est bien plutôt la partie la plus intérieure du cerveau, à savoir une certaine glande fort petite, située au milieu de sa substance et suspendue au-dessus du conduit par lequel les esprits de ses cavités antérieures communiquent avec ceux des cavités postérieures. Les moindres mouvements de cette glande peuvent altérer très fortement le cours de ces esprits, et réciproquement, tout changement, si léger soit-il, survenant dans le cours des esprits peut beaucoup changer les mouvements de la glande » (Descartes, *Les passions de l'âme*, I-31 ; figure 4A).

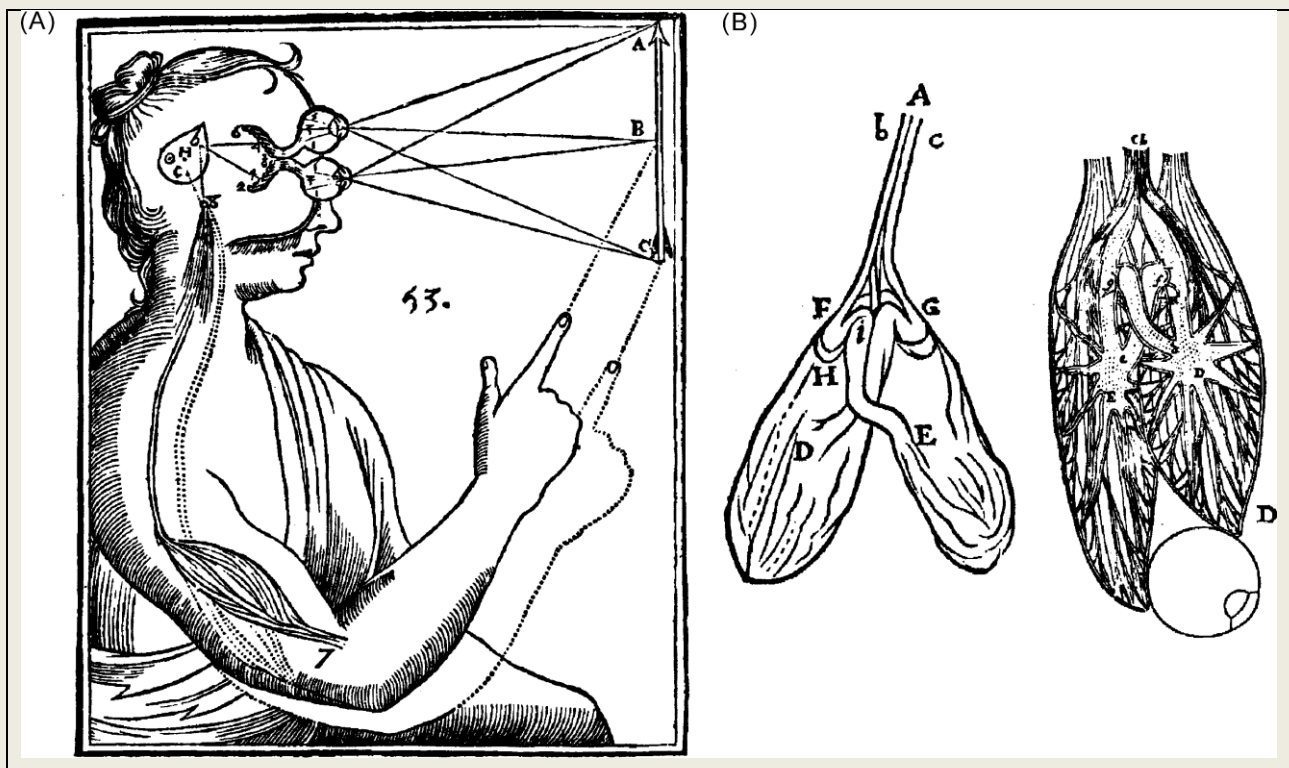


Figure 4 — Conception cartésienne du rôle des nerfs moteurs dans le déclenchement de la contraction musculaire. (A) Dessin tiré du *De homine* (1662) de Descartes, montrant comment la lumière entre dans l'œil et forme des images sur la rétine. Des nerfs creux issus de la rétine projettent vers les ventricules ; le mouvement de la glande pinéale (H) libère alors les esprits animaux dans les nerfs moteurs pour produire le mouvement. (B) À gauche, croquis par Descartes des muscles réciproques de l'œil, *De Homine*. À droite, redessin montrant la fermeture des valves lors du relâchement et leur ouverture lors de la contraction, permettant aux esprits animaux d'affluer et de gonfler le muscle (*L'Homme*, édition française de 1677).

Il est intéressant de noter le raisonnement (ou une part du raisonnement) par lequel Descartes conclut que la glande pinéale est le lieu du *sensus communis* et de l'interaction entre le corps et l'âme. C'était parce qu'elle est située entre les deux hémisphères du cerveau et n'est pas elle-même dédoublée. Par conséquent, raisonnait-il, c'est nécessairement dans la glande pinéale que « les deux images venant d'un seul objet par les deux yeux, ou les deux impressions venant d'un seul objet par les organes doubles de tout autre sens (les mains ou les oreilles), peuvent se réunir en une seule image ou impression *avant*

d'atteindre l'âme, afin qu'elles ne lui présentent pas deux objets au lieu d'un » (*Les passions de l'âme*, CSM I, p. 340 ; AT XI, p. 353, nos italiques). Ces images ou figures « qui sont tracées dans les esprits à la surface de la glande » sont « les formes ou images que l'âme raisonnable unie à cette machine (le corps) considérera directement lorsqu'elle imaginera quelque objet ou le percevra par les sens » (*Traité de l'homme*, CSM I, p. 106 ; AT XI, p. 119).

Il vaut la peine de noter que Descartes avertissait que, bien que l'image engendrée sur la glande pinéale ait quelque ressemblance avec sa cause (immédiatement l'image rétinienne, médiatement l'objet perçu), la perception sensorielle qui en résulte n'est pas causée par la ressemblance. Car, observait-il, cela exigerait « encore d'autres yeux dans notre cerveau avec lesquels nous pourrions l'apercevoir » (*Dioptrique*, CSM I, p. 167 ; AT VI, p. 130). Ce sont plutôt les mouvements composant l'image sur la glande pinéale qui, agissant directement sur l'âme, lui font avoir la perception correspondante.

L'avertissement était juste, mais la prudence insuffisante. Descartes avait bien entendu tort d'identifier la glande pinéale au lieu d'un *sensus communis*, et tort de penser qu'une image correspondant à l'image rétinienne (et donc à ce qui est vu) est reconstituée dans le cerveau. Ce sont là des erreurs factuelles, et il vaut la peine de noter qu'elles ont encore des analogues dans la pensée neuroscientifique actuelle, en particulier dans la caractérisation habituelle de ce qu'on appelle le problème de la liaison (Bennett et Hacker, 2001). Descartes avait bien entendu raison de mettre en garde : quoi qu'il se produise dans le cerveau qui nous permette de voir ce que nous voyons, notre vision ne peut être expliquée par référence à l'observation de tels événements ou configurations cérébraux. Car, comme il l'observait justement, cela exigerait « encore d'autres yeux dans notre cerveau ». Néanmoins, il était confus, conceptuellement confus, en suggérant (i) que les images ou impressions venant d'organes des sens doubles doivent être unies dans le cerveau pour former une représentation unique afin que l'âme ne se voie pas présenter deux objets au lieu d'un ; (ii) que l'âme « considère directement » les formes ou images dans le cerveau lorsqu'elle perçoit un objet ; et (iii) que c'est l'âme, plutôt que l'animal vivant (l'être humain), qui perçoit. La première erreur présuppose précisément ce contre quoi il avait mis en garde, car ce n'est que si les images ou impressions étaient effectivement perçues par l'âme qu'il y aurait quelque raison de supposer que les « deux images » aboutiraient à une vision double ou à une audition double. La deuxième erreur est l'incohérence consistant à supposer qu'au cours de la perception l'âme ou l'esprit « considère » quoi que ce soit (formes ou images) dans le cerveau. Et la troisième est l'erreur consistant à supposer que c'est l'âme ou l'esprit, plutôt que l'animal vivant, qui perçoit. Nous avons déjà noté l'occurrence bien antérieure de cette confusion chez Némésius. Cette confusion est une forme de sophisme méréologique (la méréologie étant la logique des relations entre parties et tous ; voir Bennett et Hacker, 2001). Car elle consiste à attribuer à une partie d'une créature des attributs qui, logiquement, ne peuvent être attribués qu'à la créature tout entière. La forme particulière que ce sophisme méréologique prit chez Descartes consista à attribuer à l'âme des attributs qui ne peuvent être attribués qu'à l'animal tout entier.

Descartes expliquait ainsi sa théorie : « admettons maintenant que l'âme a son siège principal dans la petite glande située au milieu du cerveau. De là, elle rayonne dans tout le reste du corps par l'entremise des esprits animaux, des nerfs, et même du sang, qui peut recevoir les impressions des esprits et les porter par les artères jusqu'à tous les membres. Rappelons ce que nous avons dit précédemment du mécanisme du corps. Les fibres nerveuses sont si bien distribuées dans toutes les parties du corps que, lorsque les objets des sens produisent divers mouvements différents dans ces parties, les fibres sont amenées à ouvrir les pores du cerveau de diverses manières différentes (figure 4A). Cela fait à son tour

que les esprits animaux contenus dans ces cavités entrent dans les muscles de diverses manières différentes (figure 4B). De cette façon, les esprits peuvent mouvoir les membres de toutes les différentes manières dont ils peuvent l'être. Et toutes les autres causes capables de mouvoir les esprits de différentes manières suffisent à les diriger vers différents muscles. À cela nous pouvons ajouter que la petite glande qui est le siège principal de l'âme est suspendue au sein des cavités contenant ces esprits, de sorte qu'elle peut être mue par eux d'autant de manières différentes qu'il y a de différences perceptibles dans les objets. Mais elle peut aussi être mue de diverses manières différentes par l'âme, dont la nature est telle qu'elle reçoit autant d'impressions différentes — c'est-à-dire qu'elle a autant de perceptions différentes — qu'il se produit de mouvements différents dans la glande. Et réciproquement, le mécanisme de notre corps est ainsi construit que, du seul fait que cette glande est mue de quelque manière par l'âme ou par toute autre cause, elle pousse les esprits environnants vers les pores du cerveau, qui les dirigent par les nerfs vers les muscles ; et de cette façon la glande fait que les esprits meuvent les membres » (Descartes, *Les passions de l'âme*, I-34).

Au milieu du XVII^e siècle, Descartes avait remplacé la doctrine ventriculaire, qui localisait les fonctions psychologiques dans les ventricules du cerveau, par sa doctrine interactionniste singulière, qui localisait toutes les fonctions psychologiques dans la glande pinéale, conçue par lui comme le point d'interaction entre l'esprit et le cerveau. C'est ainsi qu'il répondit à l'objection de Vésale, selon laquelle il est difficile de concilier l'idée que les différents ventricules sont associés à différents attributs psychologiques alors que les ventricules des humains sont si semblables à ceux des autres mammifères. En outre, il avait remplacé le *pneuma psychique* par les esprits animaux comme milieu par lequel la glande pinéale produit ses effets. Cela revenait à remplacer le fluide dérivé du *pneuma* décrit par Aristote par des corpuscules mécaniques dotés de propriétés particulières. Ses contemporains devaient cependant bientôt faire remarquer que la glande pinéale n'était pas située à l'intérieur des ventricules et que, de plus, les autres mammifères possédant cette glande, la réponse de Descartes à Vésale n'était pas adéquate.

Néanmoins, Descartes avait apporté la contribution fondamentale d'ouvrir toute l'activité animale à l'analyse mécanique, c'est-à-dire à ce qui devint la physiologie et les neurosciences. De plus, en associant les capacités psychologiques des humains à la glande pinéale, il avait déplacé la considération de leur dépendance physique des ventricules (désormais remplis de particules d'esprits animaux plutôt que du *pneuma psychique* de Galien) vers la matière du cerveau, en l'occurrence la glande pinéale. Ce déplacement de l'attention des ventricules vers la substance du cerveau devait trouver son aboutissement entre les mains d'un jeune homme, Thomas Willis, qui avait 29 ans à la mort de Descartes.

3. La doctrine corticale : de Willis à du Petit

3.1. Thomas Willis : les origines des fonctions psychologiques dans le cortex

À la suite de ses observations sur des patients présentant des troubles neurologiques, qui moururent ensuite et purent donc être examinés à l'autopsie, le professeur de médecine d'Oxford Thomas Willis (1621–1675 ; figure 2D) parvint à la conclusion que les attributs psychologiques des humains dépendent fonctionnellement du cortex et non des ventricules (figure 3D). Il le soutint longuement et avec une grande force dans son ouvrage classique *De Anima Brutorum* (Willis, 1672) et dans son *Cerebri anatome, cui accessit Nervorum descriptio et usus* (Willis, 1664), dont la puissance de persuasion fut grandement servie par les magnifiques dessins réalisés d'après les croquis de Willis par le jeune Christopher Wren. Willis donna la première théorie corticale du contrôle de la musculature et du contrôle réflexe. Elle revêt une telle importance dans l'histoire de l'action intégrative du système nerveux qu'elle mérite une description complète.

Willis attribuait à l'homme et à tous les autres animaux (qu'il appelait les brutes) un système de particules réparties dans tout leur corps, qu'il nommait l'Âme corporelle. Il commente : « je tenterai de philosopher sur l'âme qui est commune aux brutes et à l'homme, et qui semble dépendre entièrement du corps, naître et mourir avec lui, actionner toutes ses parties, s'étendre à travers elles et être manifestation de nature matérielle (c'est-à-dire l'Âme corporelle) » (Willis, 1683, p. 1). Willis souligne la nature matérielle de cette « âme » dans ses remarques sur son origine : « cette âme... naît avec le corps d'une matière convenablement disposée... elle ne peut être perçue par nos sens, mais n'est connue que par ses effets et ses opérations. Si le corps ou cette âme est lésé de telle sorte que les particules de l'âme disparaissent de la concrétion... le corps, devenu sans âme, tend à la corruption » (Willis, 1683, p. 6). Il précise ensuite le rôle de cette « âme » : « quant aux opérations en général de l'Âme corporelle, nous disons que dès qu'elle existe elle accomplit principalement deux fonctions : d'abord, façonner le corps comme son domicile ou sa petite maison, puis, le corps étant entièrement fait, le rendre apte et adapté à tous les usages nécessaires tant à l'espèce qu'à l'individu ; pour ces usages elle est pourvue de nombreuses facultés ou pouvoirs » (Willis, 1683, p. 7).

Ayant posé son schéma, Willis définit alors en détail le rôle des « esprits vitaux » (ou liqueur vitale) du sang circulant dans le cœur et les vaisseaux, et celui des « esprits animaux » (ou liqueur animale) du cerveau et des nerfs, le terme « esprits » étant pris au sens où Descartes l'entendait, à savoir comme la distillation d'une « liqueur ». D'abord, les « esprits animaux » dérivent des « esprits vitaux », car « la vie et la flamme du sang, la flamme vitale, n'est pas visible et n'est pas destructrice comme les flammes ordinaires... de sorte qu'elle ne détruit pas le sang... mais le dissout plutôt de telle manière que, parmi les particules qui en surgissent, certaines sont brûlées tandis que d'autres sont libérées. Parmi ces dernières particules, les plus subtiles, semblables à des rayons de lumière émis par une flamme, sont distillées dans le cerveau et le cervelet. Ces particules les plus subtiles sont appelées les "esprits animaux" » (Willis, 1683, p. 22–23). L'Âme corporelle habite ces deux « liqueurs », la part contenue dans la « liqueur vitale » « étant embrasée comme une flamme, et l'autre, diffusée à travers la "liqueur animale", semblant comme la lumière, ou les rayons de lumière, émanant de la flamme ». Celle-ci est « extraite et de multiples façons réfléchiée et réfractée par le cerveau et les nerfs, comme par un miroir, puis détournée pour l'exercice des facultés de l'animal » (Willis, 1683, p. 22–23).

Le rôle des « esprits animaux » dans l'intégration de l'activité du cortex et du mouvement du muscle est ensuite explicité : « nous avons montré que les “esprits animaux” sont fabriqués dans le cortex du cerveau et du cervelet, d'où ils descendent et s'écoulent vers les parties moyennes et médullaires, où ils sont conservés en quantité suffisante pour être employés aux divers usages de l'“âme”. Les “esprits animaux” s'écoulent de là vers la moelle allongée et la moelle épinière, et de là dans les nerfs et les rameaux nerveux, les activant et les dilatant. Enfin, des quantités suffisantes d'“esprits animaux” sont distillées depuis les terminaisons des nerfs implantés dans les muscles, les membranes et les viscères, et les activent ainsi, eux, les organes du sens et du mouvement » (Willis, 1683, p. 24).

Se pose ensuite la question de savoir comment ce flux des « esprits animaux » dans le cortex du cerveau et depuis celui-ci jusqu'au muscle est initié. Pour y répondre, Willis décrit d'abord comment le flux des « esprits animaux » se produit dans le cerveau lorsqu'un organe de perception est excité : « premièrement, la faculté connaissante de l'Âme corporelle est la fantaisie ou imagination, qui est implantée dans la partie moyenne du cerveau, reçoit les objets sensibles d'abord seulement imprimés sur les organes des sens, et par là, par une prompte irradiation des “esprits animaux” transmise vers l'intérieur, appréhende toutes les diverses choses corporelles selon leurs apparences extérieures » (Willis, 1683, p. 38). Willis relie alors la perception d'une chose par un animal à un acte moteur subséquent : « lorsqu'une impression sensible est portée par les “esprits animaux”, affectés en une série continue, depuis l'organe jusqu'au sensorium commun, si elle est légère elle s'y termine, et la perception du sens externe s'évanouit rapidement, sans autre affection. Mais si (ce qui arrive plus souvent) l'impulsion de l'objet est plus forte, le sens qui en est excité, tel le violent tournoiement de l'eau dans un tourbillon, à la fois traverse en partie les corps striés et, poursuivant vers le corps calleux, éveille souvent deux autres sens internes, à savoir l'imagination et la mémoire, l'un ou l'autre, ou les deux ; et il en est aussi en partie réfléchi, et de là, par une descente des esprits, se jetant dans les nerfs, des mouvements locaux sont produits » (Willis, 1683, p. 59). Cette description place le cortex dans un arc réflexe allant de la sensation à l'acte moteur, et il est clair que Willis pensait que chez tous les animaux autres que l'homme, tous les actes moteurs sont réflexes, car il commente : « parce que les brutes ou les hommes, tant qu'ils ne connaissent pas encore les choses, manquent d'appétit spontané. Aussi longtemps donc qu'ils sont dépourvus du principe interne du mouvement, ils ne se meuvent eux-mêmes ou leurs membres que dans la mesure où ils y sont excités par l'impulsion de l'objet externe, et ainsi la sensation, précédant le mouvement, en est en quelque manière la cause » (Willis, 1683, p. 59). La nature réflexe de nombreux actes moteurs est soulignée dans ses remarques sur le comportement de certains animaux lorsqu'on les coupe en morceaux : « néanmoins, les grenouilles, les anguilles et les serpents, après qu'on leur a ôté le cœur, vivent quelque temps et sautillent ; cela tient à ce que les esprits animaux, mêlés à la matière visqueuse et n'étant pas aisément dissipés, conservent un temps le mouvement et le sens, après que leurs corps ont été coupés en morceaux et les diverses portions divisées et déposées à part » (Willis, 1683, p. 17). Ce phénomène, dans lequel les animaux continuent de se mouvoir après avoir été coupés en morceaux, en particulier lorsque le cerveau a été séparé de la moelle épinière, devait conduire certains neurophysiologistes des siècles suivants à concevoir une « âme spinale » (voir section 4).

Mais qu'en est-il des actes volitifs, que les brutes n'accomplissent pas mais que l'homme accomplit ? Ici, Willis se tourne vers l'idée de l'Âme rationnelle, qui est immortelle : « les prérogatives de l'Âme rationnelle, et sa différence d'avec l'autre, la Corporelle, peuvent être encore notées en comparant les actes de jugement et de discours ou de pensée, qu'elle produit plus parfaitement et souvent de manière

démonstrative, à ce pouvoir chez les brutes » (Willis, 1683, p. 39). Or, pour accomplir un acte volitif, nous devons avoir conscience de l'objet vers lequel l'acte volitif est dirigé : « d'où il suit que, pour l'action de sensation, deux choses sont requises. Premièrement, que l'espèce sensible soit exprimée, de manière à pouvoir être imprimée sur le sensorium ; deuxièmement, que l'idée de cette même impression soit portée de là, par une affection et un mouvement semblable, par les "esprits animaux" s'écoulant dans les passages intermédiaires, jusqu'au sensorium commun ; car autrement la sensation ne s'accomplit pas, comme il apparaît lorsqu'on est occupé à d'autres choses » (Willis, 1683, p. 58).

Willis identifie l'Âme rationnelle dans le cerveau comme ce qui sent, ce qu'il détaille en récapitulant en partie la description du processus de sensation déjà donnée : « ainsi, dans toute sensation les "esprits animaux" sont mus ; et leur mouvement, excité dans le sensorium extrême par l'approche de l'objet et harmonisé selon son impression, se tourne vers l'intérieur et (comme il a été dit) est porté au premier ou commun sensorium ; il ne faut donc pas penser que les petits corps envoyés par l'objet pénètrent profondément et entrent à l'intérieur des parties du cerveau lui-même (comme certains l'ont affirmé) ; il suffit qu'ils soient lancés comme des traits par la chose sensible, et affectent ainsi les "esprits" placés à l'avant ; puis de là, très rapidement, transmettent par leur irradiation le mouvement imprimé. Quant aux parties dans lesquelles les "esprits animaux" demeurent, elles portent les espèces imprimées des choses sensibles comme par des tuyaux et des lentilles optiques, qui sont les fibres, les nerfs et la moelle allongée, et principalement son sommet, à savoir les corps striés. Les fibres, étendues dans chaque sensorium comme des filets déployés, saisissent les particules de l'objet, diffusées et entrant çà et là ; par elles, tandis que les "esprits" implantés dans ces fibres sont affectés, ils sont marqués du type ou de l'ombre de l'objet. Aussitôt, ce même caractère, exprimé par une série continue d'"esprits", est transmis en avant par les petits tuyaux des nerfs et le tronc médullaire jusque dans les corps striés, et y est représenté comme sur un mur blanc. Mais l'Âme rationnelle contemple aisément l'image de la chose qui y est peinte ; ou peut-être portée plus avant jusque dans le corps calleux, l'imagination et la fantaisie étant excitées » (Willis, 1683, p. 59). L'Âme rationnelle, soutenait Willis, contemple cette image dans le corps calleux : « mais plus particulièrement, il est possible de concevoir une partie moyenne du cerveau, sorte de chambre intérieure de l'âme équipée de lentilles dioptriques ; dans la partie la plus intime de laquelle les images ou représentations de toutes les choses sensibles, envoyées par les passages des nerfs comme par des tubes ou d'étroites ouvertures, traversent d'abord les corps striés comme à travers une lentille ; puis elles sont révélées sur le corps calleux comme sur un mur blanc, et induisent ainsi la perception et en même temps une certaine imagination des choses senties » (Willis, 1672, p. 43–44).

Il vaut la peine de noter que la conception willisienne de la formation d'une représentation interne sur le corps calleux rappelle l'idée cartésienne selon laquelle une image de ce qui est vu doit être produite à la surface de la glande pinéale, où elle est « présentée à l'âme » ; et la supposition de Willis selon laquelle l'Âme rationnelle « contemple l'image de la chose qui y est peinte » approche au moins l'erreur même contre laquelle Descartes avait mis en garde (et à laquelle il succomba ensuite en partie), à savoir expliquer comment l'être humain peut voir un objet en faisant appel à la vision par l'âme d'une représentation de l'objet dans le cerveau.

Ainsi, les actes volitifs sont initiés par l'Âme rationnelle située dans le corps calleux, après que les « esprits animaux » ont délivré « les images ou représentations de toutes les choses sensibles » depuis le sensorium commun : « rien ne semble plus probable que ces parties (les corps striés) soient ce sensorium commun qui reçoit et distingue toutes les apparences et impressions, les transfère dans un

ordre convenable jusque dans le corps calleux, les représente à l'imagination qui y préside, et transmet la force et l'instinct de ces mouvements spontanés commencés dans le cerveau jusque dans l'appendice nerveux pour être exécutés par les organes moteurs » (Willis, 1672, p. 43–44).

Willis associa alors les fonctions de perception, de mémoire et de volition au cortex cérébral. En particulier, il associa ces fonctions aux circonvolutions du cortex, de sorte que les esprits animaux se déplaçaient entre les circonvolutions. Cela expliquait pourquoi ces circonvolutions étaient bien plus nombreuses chez l'homme que chez les autres animaux, à savoir en raison des attributs psychologiques supérieurs des êtres humains. Comme Willis l'explique : « mais une raison et une nécessité non moins importantes des replis du cerveau proviennent de la distribution des esprits animaux. Puisque, pour les divers actes d'imagination et de mémoire, les esprits animaux doivent être mus de part et d'autre à plusieurs reprises à l'intérieur de certaines limites distinctes et par les mêmes tracts ou voies, de nombreux plis et circonvolutions du cerveau sont donc requis pour ces divers agencements des esprits animaux ; c'est-à-dire que les apparences des choses perceptibles y sont emmagasinées, comme dans divers réserves et entrepôts, et peuvent en être rappelées en temps voulu. De là vient que ces plis ou circonvolutions sont bien plus nombreux et plus grands chez l'homme que chez tout autre animal, en raison de la variété et du nombre des actes des facultés supérieures ; mais ils sont variés par un agencement désordonné, presque fortuit, afin que les opérations de la fonction animale soient libres, changeantes et non limitées à une seule. » « La raison pour laquelle, chez les animaux les plus parfaits, chaque circonvolution est faite de deux substances, à savoir corticale et médullaire, semble être que l'une sert à la production des esprits animaux et l'autre à leur distribution. Il paraît très probable que les esprits animaux sont créés en totalité ou en grande partie dans la substance corticale du cerveau, car celle-ci filtre et reçoit plus immédiatement le liquide subtil issu du sang ; puis, l'imprégnant d'un sel volatil, elle l'exalte en esprits purs et achevés. Cependant la substance médullaire du cerveau semble partout semblable à celle de la moelle allongée et de la moelle épinière, et il est bien connu que les parties médullaires servent à l'opération et à la distribution des esprits animaux, mais nullement à leur génération... » (Willis, 1664, p. 65–68). Ici, la substance « médullaire » est à entendre comme la substance blanche et la substance « corticale » comme la substance grise.

Willis souscrit explicitement à l'idée cartésienne d'une âme ou d'un esprit immatériel, qui perçoit et accomplit des actes de volonté initiant l'action motrice, et qui interagit avec le corps. Comme Descartes (et beaucoup d'autres), Willis soutenait que, parce que l'Âme rationnelle est immatérielle, elle n'a donc pas de parties. Et parce qu'elle n'a pas de parties, elle est donc indestructible. Car toute destruction est décomposition en parties. La différence importante entre Willis et Descartes est que Willis situe le point de contact et d'interaction causale entre l'esprit ou Âme rationnelle et le corps dans le cortex, à savoir dans le corps calleux, et non, comme Descartes, dans la glande pinéale, incorrectement située dans un ventricule. Cependant, de même que Descartes restait aux prises avec le problème insoluble d'expliquer l'interaction de l'esprit avec la glande pinéale, Willis restait aux prises avec le problème d'expliquer l'interaction entre l'Âme rationnelle immatérielle et l'Âme corporelle matérielle dans le corps calleux : « lors donc que nous avons manifestement décelé chez l'homme, outre l'Âme corporelle, telle qu'elle lui est commune avec les brutes, les empreintes d'une autre, supérieure et plus spirituelle, nous chercherons ensuite par quel lien et par quelle nécessité ces jumelles sont jointes, et intimement, dans la charpente du corps. Supposant donc que l'Âme rationnelle vient au corps déjà animé par une autre Âme corporelle, nous chercherons par quel lien ou quel tissage, puisqu'elle est pur esprit, elle peut lui être

unie, dès lors qu'elle n'a pas de parties par lesquelles elle pourrait être rassemblée à ce tout, ou adhérer à lui ou à l'une quelconque de ses parties » (Willis, 1683, p. 41). Willis tente d'éluder la nécessité d'identifier ce « tissage » par cette remarque : « mais comme l'Âme rationnelle demeurera et présidera dans la cour de la fantaisie, il n'est pas besoin qu'elle en soit exclue, ni liée par quelque lien ; car elle y est destinée par le très-haut Créateur » (Willis, 1683, p. 41). Ainsi, aucune explication n'est fournie sur la manière dont se forme le lien entre l'Âme rationnelle et l'Âme corporelle, lesquelles sont placées par Dieu, à la naissance, dans un état où elles peuvent interagir : « cette âme immortelle (l'Âme rationnelle), dès lors qu'elle ne peut naître, aussitôt que toutes choses sont convenablement disposées pour sa réception, dans la formation humaine de l'enfant dans le sein, est créée immédiatement par Dieu et versée en lui » (Willis, 1683, p. 42).

Le résultat de ces recherches et conjectures de Willis fut de détourner complètement l'attention des ventricules pour la première fois depuis plus de 1000 ans, et de centrer à la fois la recherche et la spéculation sur le cortex comme source des attributs psychologiques des humains.

3.2. Le cortex cent ans après Willis

La révolution due à Willis conduisit, au siècle suivant, à se concentrer sur la relation entre le cortex et les troncs nerveux dont on pouvait soutenir qu'ils entretenaient avec lui une relation particulièrement intime. Pendant les cent ans qui suivirent Willis, il n'y eut aucun progrès sur le problème de la localisation fonctionnelle dans le cerveau. À la fin du XVIII^e siècle, on tentait encore de situer dans le cerveau les sièges du *sensus communis* et des processus mentaux. En 1784, Prochaska n'allait guère au-delà de Willis : « puisque, cependant, le *Sensorium commune*, selon certaines lois qui lui sont propres et sans la conscience de l'esprit, réfléchit les impressions sensorielles en impressions motrices, et puisque nous avons déclaré que le *Sensorium commune* est composé de la moelle épinière, de la moelle allongée et de toute l'origine des nerfs, il s'ensuit que, à l'exception du *Sensorium commune*, le cerveau et le cervelet et leurs parties sont les organes de la faculté de penser » (Prochaska, 1784, p. 141–143).

Il y eut toutefois durant cette période une contribution remarquable, due à Domenico Mistichelli (1675–1715) et à François Pourfour du Petit (1664–1741). Tous deux décrivirent la décussation des pyramides, c'est-à-dire le croisement des nerfs de gauche à droite et de droite à gauche à la jonction spino-bulbaire appelée pyramide. En 1709, Mistichelli l'exposa très clairement par son dessin de la décussation et par ces remarques (figure 5A) : « ce que j'ai récemment observé, à savoir que la moelle allongée est extérieurement entrelacée de fibres qui ressemblent au plus haut point aux tresses nattées d'une femme. De là vient que beaucoup de nerfs qui se répandent d'un côté ont leurs racines de l'autre ; ainsi, par exemple, ceux qui s'étendent jusqu'au bras droit peuvent aisément, par un tel tressage, avoir leurs racines dans les fibres gauches des méninges. On peut comprendre de même pour ceux de gauche procédant de la droite ; et l'on peut ainsi poursuivre en décrivant beaucoup, sinon tous les autres nerfs, qui tirent leur origine immédiatement de la moelle épinière » (Mistichelli, 1709, p. 282–283). Du Petit alla toutefois plus loin en 1727, en retraçant jusqu'au cortex l'origine des fibres qui décussent : « toute la substance corticale des hémisphères cérébraux fournit la partie médullaire, qui n'est elle-même qu'une masse d'un nombre infini de tubes, dont les uns constituent le corps calleux tandis que les autres se rassemblent pour former les corps cannelés moyens. La partie inférieure des pédoncules cérébraux (c'est-à-dire, dans sa terminologie, le mésencéphale, la protubérance et la moelle allongée), que l'on peut voir entre le nerf optique (bandelette optique) et la protubérance, est un prolongement des corps

cannelés moyens. Les fibres médullaires dont elle est composée traversent la protubérance, séparées les unes des autres par les fibres protubérantielles avec lesquelles elles sont entrelacées. Elles se rassemblent de nouveau à la partie inférieure de la protubérance pour former exclusivement les corps pyramidaux. »

Ainsi, chaque corps pyramidal se divise à sa partie inférieure en deux gros faisceaux de fibres. Mais il y en a plus souvent trois, et parfois quatre. Ceux du côté droit passent à gauche et ceux du côté gauche passent à droite, s'entrelaçant entre eux (Pourfour du Petit, 1727 ; figure 5B). Ce travail remarquable, qui plaçait dans le cortex l'origine des fibres pyramidales, fut clairement approfondi par du Petit, qui identifia ces fibres comme motrices par leur fonction. À la suite de ses observations de chirurgien militaire, ayant constaté qu'une paralysie motrice controlatérale suivait une blessure du cortex cérébral, du Petit expliqua le mouvement par le passage des esprits animaux depuis le cortex, à travers le striatum et les noyaux gris centraux, puis à travers les pyramides jusqu'au muscle. Il donna la première description explicite du contrôle du mouvement par le cortex moteur au moyen du faisceau pyramidal. Ce travail prémonitoire de du Petit a une résonance remarquablement moderne.

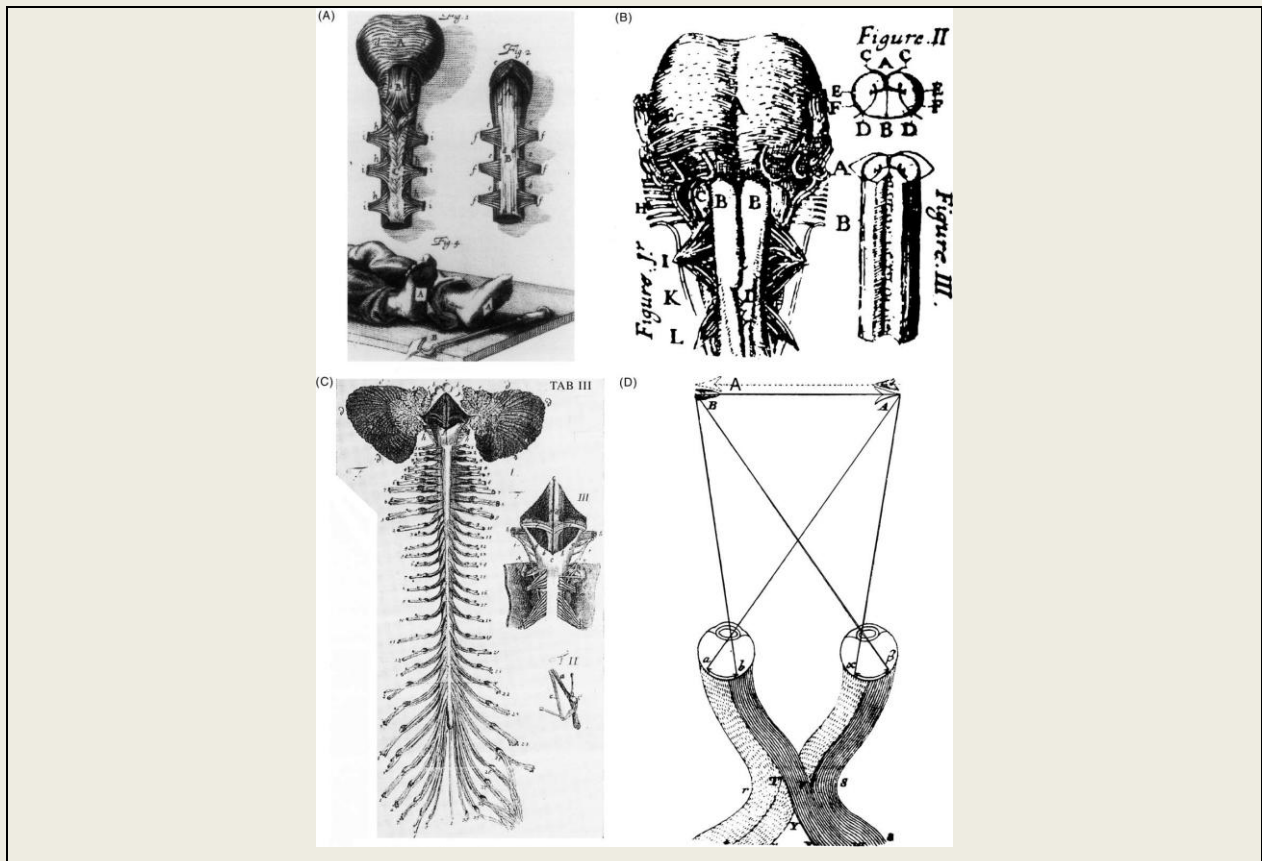


Figure 5 — Conceptions du XVIIIe siècle sur les origines des nerfs moteurs et sensoriels. (A) Figure de Domenico Mistichelli, 1709, montrant la décussation des pyramides et la rotation externe d'un membre paralysé. (B) Le croisement des pyramides tel que décrit et démontré expérimentalement à la suite d'une lésion du cerveau chez le chien par un élève de Duverney. Ses dessins sont tirés de ses *Lettres d'un médecin* (1727). D'après l'exemplaire de la Bibliothèque nationale. (C) Illustration par Prochaska des racines spinales et de leurs ganglions. (D) Schéma de John Taylor, 1750, montrant le croisement partiel des nerfs optiques au chiasma.

4. L'âme spinale, le *sensorium communis spinal* et l'idée de réflexe

4.1. La moelle épinière peut fonctionner indépendamment de l'*enkephalon*

On avait noté de temps immémorial que couper la tête d'un serpent n'arrêtait pas ses mouvements en réponse à un contact pendant plusieurs jours. Cependant, une étude approfondie de la capacité de la moelle épinière à médier la contraction musculaire et le mouvement en l'absence de l'*enkephalon* ne fut menée qu'avec les recherches d'Alexander Stuart (1637–1742). Dans sa conférence croonienne devant la Royal Society de Londres en 1739, Stuart décrit des expériences dans lesquelles il coupait d'abord la tête d'une grenouille puis enfonçait un instrument mousse pour exercer une pression sur le bulbe, ce qui provoquait le mouvement des membres et des yeux (figure 6A) : « cette expérience s'effectue en suspendant une grenouille vivante par les pattes antérieures dans un cadre. Après avoir coupé la tête au niveau de la première vertèbre du cou avec une paire de ciseaux, on pousse très doucement une petite sonde, dont le bouton à l'extrémité a d'abord été limé à plat, sur l'extrémité supérieure de la *medulla spinalis*, dans la première vertèbre du cou ; à quoi les membres inférieurs, qui pendaient librement, se contracteront aussitôt. La même sonde poussée doucement par le trou occipital du crâne sur la moelle allongée fera bouger les yeux, et parfois s'ouvrir la bouche » (Stuart, 1739, p. 36). De ces expériences il conclut que la compression avait chassé les esprits animaux hors de la moelle épinière dans les nerfs allant aux muscles : « ce mouvement peut être justement attribué à la propulsion d'une petite quantité du fluide contenu, à travers ces canaux étroits, jusque dans les muscles où ils se terminent. De là nous pouvons conclure que le mouvement musculaire volontaire chez un animal vivant commence de la même manière, par une impulsion de l'esprit ou de la volonté sur les esprits animaux, par les nerfs, jusque dans les muscles » (Stuart, 1739 ; figure 6B). Stuart pensait avoir ainsi fourni la preuve expérimentale que le flux d'esprit animal depuis la moelle épinière jusqu'au muscle est l'agent qui déclenche la contraction.

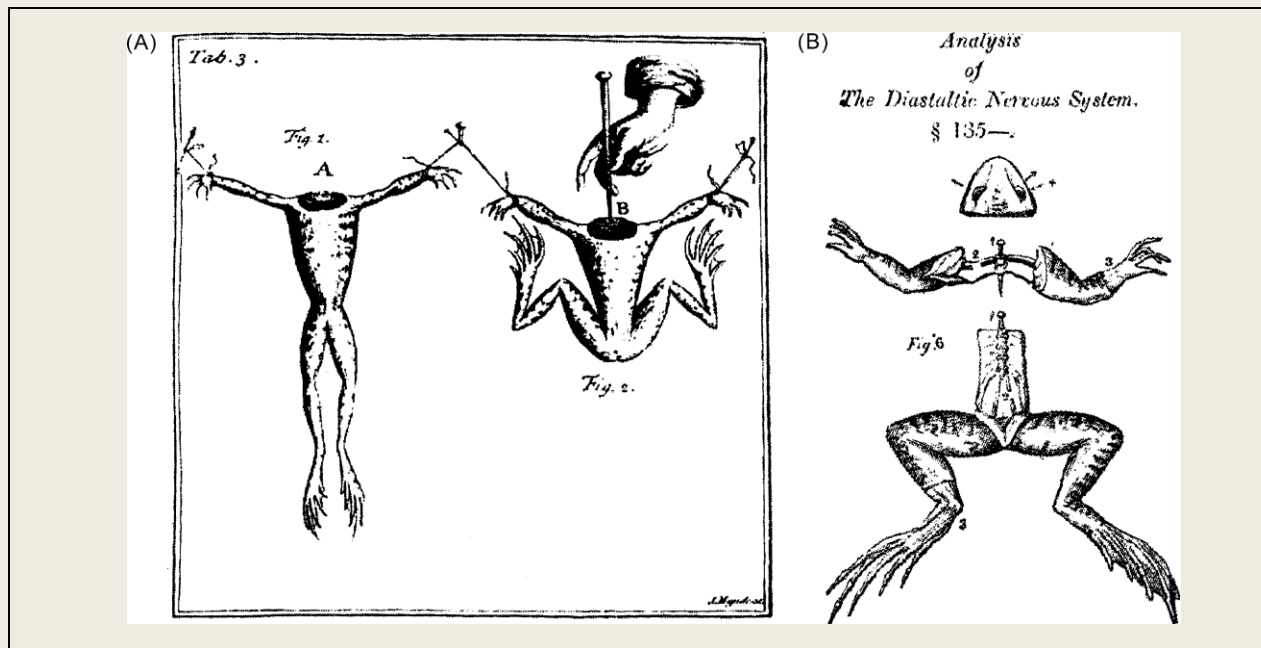


Figure 6 — Expériences du XVIIIe siècle montrant que la moelle épinière isolée médie les actions réflexes. (A) Expérience d'Alexander Stuart confirmant les observations de Stephen Hales selon lesquelles une grenouille décapitée convulse lorsqu'on lui détruit la moelle, puis devient immobile (d'après Stuart, *Croonian Lectures*, p. 1738 ; Woodward, Londres, p. 1739). (B) Une de ses expériences destinées à démontrer les trois parties de l'arc réflexe ; l'arc était interrompu par l'une ou l'autre des procédures suivantes : (a) écorchement de l'extrémité (en 3 ; les nerfs « ésodiques ») ; (b) section du nerf brachial, ou du nerf lombaire ou fémoral, menant au point considéré.

Le problème de savoir comment les animaux peuvent continuer à fonctionner à un certain niveau en l'absence de l'*enkephalon* fut ensuite repris par Robert Whytt (1714–1766 ; figure 7A) dans ses ouvrages *Essays on the Vital and Involuntary Motions of Animals* et *Observations on the Sensibility and Irritability of the Parts of Man and Other Animals*, écrits vers 1751 à Édimbourg. Il notait : « si les mouvements d'une tortue après décollation, ou après la perte de son cerveau, ne peuvent procéder d'un simple mécanisme mais doivent indubitablement être attribués au principe vivant qui était la cause de ses mouvements à l'état sain ; et si la même chose vaut des actions accomplies par les papillons après la perte de leur tête, il doit s'ensuivre que les mouvements et autres signes de vie que l'on observe dans le corps et les membres d'une grenouille pendant plus de trente minutes après que sa tête a été coupée doivent être attribués au principe sentant auquel ses mouvements et ses actions étaient dus lorsqu'elle était entière ; et s'il en est ainsi, alors les mouvements de ce corps, lorsqu'il est divisé en deux parties, doivent aussi être rapportés à la même cause, puisqu'ils sont de même nature, quoique de plus courte durée. Nierons-nous donc que les mouvements de son cœur et de ses membres séparés, qui sont semblables à ceux-là et qui sont accrus et renouvelés par l'application des mêmes causes, procèdent du principe sentant agissant encore dans ces parties ? » (Whytt, 1751, p. 115). Whytt ne pouvait donc accepter le principe mécanique que Descartes et Willis n'avaient eu aucune peine à envisager, à savoir celui du réflexe, qui ne requiert pas l'intervention d'une âme pour être initié. Cela ressort clairement de cette remarque de Whytt : « les mouvements que nous accomplissons à la suite d'une irritation sont dus à la constitution originelle de notre charpente, d'où l'âme ou principe sentant s'efforce immédiatement, et sans aucune ratiocination préalable, par tous les moyens et de la manière la plus efficace, d'éviter ou

de faire cesser toute sensation désagréable que lui transmet ce qui blesse ou incommode le corps » (Whytt, 1751, p. 113). Il anticipe Sherrington sur le réflexe d'étirement : « tout ce qui étire les fibres d'un muscle au point de les allonger au-delà de leur longueur habituelle les excite à la contraction à peu près de la même manière que si elles avaient été irritées par quelque instrument tranchant ou quelque liqueur âcre. » Whytt fut cependant incapable de saisir la nature essentiellement mécanique d'un réflexe. Il commente encore : « pour ne pas nous embarrasser de difficultés métaphysiques, nous rapporterons "quelques expériences et observations qui nous conduisent, par analogie, à conclure que les mouvements des parties séparées des animaux sont dus à l'âme ou principe sentant qui continue d'agir en elles". Une grenouille vit et meut ses membres pendant trente minutes après que sa tête a été coupée ; bien plus, lorsque le corps d'une grenouille est divisé en deux, les extrémités antérieures comme postérieures conservent la vie et un pouvoir de mouvement pendant un temps considérable. » Si l'âme était confinée au cerveau, comme beaucoup l'ont cru, d'où vient qu'un pigeon non seulement vit plusieurs heures après avoir été privé de son cerveau, mais vole encore d'un lieu à un autre ? « Les mouvements accomplis par ces animaux ne peuvent assurément être attribués à leur seule partie matérielle, à moins de leur refuser toute âme et, avec Descartes, de rapporter toutes leurs actions à leur machinerie corporelle » (Whytt, 1751, p. 120).



Figure 7 — Pionniers de notre compréhension des fonctions de la moelle épinière aux XVIIIe et XIXe siècles. (A) Robert Whytt (1714–1766) (d'après le portrait conservé au Royal College of Physicians d'Édimbourg, avec l'aimable autorisation de M. G.R. Pendrill). (B) François Magendie (1783–1855) (avec l'aimable autorisation du Collège de France). (C) Sir Charles Bell (1774–1842) (Archives, Washington University Medical School, St. Louis, MO). (D) Marshall Hall (1790–1857).

L'idée d'une « âme » ou principe sentant opérant dans le système nerveux et subsistant après la perte de l'*enkephalon* fut reprise par Jiri Prochaska (1749–1820). Il ressuscita la notion de « *sensorium commune* », qui avait été associée aux ventricules latéraux dans la doctrine ventriculaire, mais qui était désormais attribuée par Prochaska au cerveau et à la moelle épinière (figure 5C) : « qu'est-ce que le *Sensorium commune*, quelles sont ses fonctions et son siège ? “Les impressions externes, qui sont faites sur les nerfs sensoriels, se propagent rapidement sur toute leur longueur jusqu'à leur origine ; où, une fois parvenues, elles sont réfléchies selon une certaine loi et passent dans des nerfs moteurs déterminés et correspondants, par lesquels, de nouveau rapidement propagées jusqu'aux muscles, elles excitent des mouvements déterminés et précis.” Ce lieu, dans lequel, comme en un centre, les nerfs affectés au sens comme au mouvement se rencontrent et communiquent, et dans lequel les impressions des nerfs sensoriels sont réfléchies sur les nerfs moteurs, est appelé le *Sensorium commune* — terme déjà reçu par la plupart des physiologistes. Le cerveau et le cervelet tout entiers ne semblent certainement pas appartenir à la composition du *sensorium commune* : ces parties du système nerveux paraissent être plutôt les instruments dont l'esprit se sert immédiatement dans l'accomplissement des actions dites animales ; mais il ne semble pas improbable que le *sensorium commune* proprement dit s'étende à la moelle allongée, aux pédoncules cérébraux et cérébelleux, jusqu'à une partie des couches optiques, et à toute la moelle épinière, en un mot aussi loin que l'origine des nerfs. Que le *sensorium communis* s'étende à la moelle épinière, nous l'apprenons des mouvements qui subsistent chez les animaux décapités, lesquels ne pourraient avoir lieu sans le concours et la coopération des nerfs issus de la moelle épinière » (Prochaska, 1784, p. 123). Ce travail de Prochaska, en associant clairement une certaine connexion entre la réception sensorielle et l'action motrice au niveau de la moelle épinière, aida grandement au développement de l'idée de réflexe. C'est ce que rend explicite cette remarque pénétrante : puisque, par conséquent, la fonction principale du *sensorium commune* consiste dans la réflexion des impressions sensorielles en impressions motrices, il faut observer que « cette réflexion a lieu que l'esprit en soit conscient ou non » (Prochaska, 1784, IIe partie, p. 127). « À cela nous devons ajouter tous ces mouvements qui subsistent quelque temps dans le corps d'un homme décapité, ou d'un autre animal, et qui sont excités en pinçant le corps, mais surtout la moelle épinière, lesquels se produisent certainement sans conscience et sont gouvernés par la partie résiduelle du *sensorium commune* qui est dans la moelle épinière. “Toutes ces actions naissent de l'organisation et des lois physiques propres au *sensorium communis*, et sont donc spontanées et automatiques.” Ces actions qui ont lieu dans le corps animal avec conscience sont ou bien telles que l'esprit n'a aucun pouvoir sur sa volonté, ou bien telles que l'esprit peut les contraindre ou les empêcher à volonté : les premières, étant réglées par le seul *sensorium commune*, dans la mesure où elles ne dépendent pas de l'esprit, sont aussi des actions automatiques, non moins que celles qui sont accomplies inconsciemment ; tels sont l'éternuement provoqué par un stimulus appliqué aux narines, la toux par un stimulus appliqué à la trachée, le vomissement par irritation du pharynx ou par un émétique, le tremblement et les convulsions dans la chorée de Saint-Guy et dans les paroxysmes de la fièvre intermittente, etc. Mais les actions que l'esprit dirige et modère par son pouvoir, bien que le *sensorium communis* ait sa part dans leur production, nous les appelons néanmoins animales et non automatiques » (Prochaska, 1784, IIe partie, p. 129).

Nous avons vu qu'Aristote proposait l'existence de ce qu'il appelait le *pneuma*, possiblement analogue à un élément dérivé des astres, qui était inhalé par la respiration (voir aussi Everson, 1995). Celui-ci était

attiré dans le cœur, où il devenait *pneuma vital*, et distribué de là par les vaisseaux sanguins pour déclencher l'activité d'organes tels que les muscles. Le problème de la participation du cerveau et de la moelle épinière à l'action intégrative du système nerveux qui accompagne le comportement se posa avec la découverte des nerfs et de leurs origines dans le cerveau et la moelle épinière par Galien et ses successeurs (Galien, 1821a,b, 1962, 1968). Ils conservèrent la notion de *pneuma vital* engendré dans le cœur, mais durent alors modifier les idées d'Aristote du fait de leur découverte des nerfs spinaux et de l'importance de l'intégrité de ces nerfs dans le comportement moteur. Galien suggéra alors que, lorsque le *pneuma vital* entre dans le cerveau, il y est converti en *pneuma psychique*, d'où il descend à la fois par les nerfs crâniens et par la moelle épinière, puis sort par les nerfs spinaux pour activer le muscle. Il est clair que Galien concevait le *pneuma psychique* comme un fluide qui, ou bien s'écoulait le long de tubes creux dans les nerfs, ou bien fournissait le substrat de l'écoulement d'une puissance, un peu à la manière du concept moderne de potentiel d'action.

Descartes, nous l'avons vu, affina cette notion en donnant une description spécifique du *pneuma vital* comme composé de fines particules sanguines qui, parvenues au cerveau, étaient converties en particules bien plus fines. Comme Descartes estimait avoir décrit la composition spécifique du *pneuma psychique*, il lui donna le nom d'esprits animaux, bien que par « esprits » il n'entendît nullement autre chose que des particules très fines.

La découverte des réflexes par Willis fit naître le problème de savoir comment les esprits animaux pouvaient participer aux actions intégratives du système nerveux qui accompagnent ces réflexes. Cette difficulté fut aggravée par la constatation que des réflexes pouvaient être accomplis par des animaux décortiqués. Car en ce cas, comment la production des esprits animaux, dépendante de l'intégrité du cerveau, pouvait-elle participer à la genèse des réflexes par la moelle épinière et ses nerfs moteurs en l'absence du cerveau ? La solution de ce problème fut fournie par Luigi Galvani (1737–1798). Il montra que les nerfs pouvaient conduire l'électricité d'une manière semblable à celle dont les fils métalliques conduisent l'électricité voltaïque, et que le potentiel de génération de cette électricité dans les nerfs pouvait être trouvé dans les nerfs eux-mêmes (voir Bennett, 1999). Son expérience clé pour montrer que les nerfs conduisent l'électricité fut celle où une préparation de grenouille moelle épinière exposée—patte était suspendue dans un bocal scellé au moyen d'un fil passé à travers la moelle épinière puis à travers un joint au sommet du bocal ; de la grenaille de plomb était placée au fond du bocal. Un fil était ensuite tendu au plafond pour capter la charge d'une machine à friction et la transmettre par induction au fil auquel la moelle épinière était suspendue. Ce dispositif permit de démontrer sans équivoque que, lorsque la machine produisait une étincelle, les pattes tressaillaient. Galvani en conclut que la moelle épinière et les nerfs qui s'y rattachent conduisent l'électricité (Galvani, 1791). Les découvertes de Galvani montrèrent qu'il n'était nul besoin d'une réserve d'esprits animaux dans le cerveau, dérivés du *pneuma psychique* et utilisés par la moelle épinière et ses nerfs pour commander les organes. La moelle épinière comme les nerfs possédaient la capacité d'engendrer l'électricité nécessaire au déclenchement des réflexes indépendamment du cerveau.

4.2. Bell et Magendie : identification des nerfs spinaux sensoriels et moteurs

Nous avons vu la confusion qui régnait encore à la fin du XVIIIe siècle sur l'idée de réflexe et sur la mesure dans laquelle il fallait invoquer soit la conception de l'âme, soit celle du *sensorium communis*, à propos de la fonction de la moelle épinière, pour expliquer l'action réflexe. Cette difficulté devait

subsister jusqu'à ce qu'une démarcation apparaisse entre les fonctions sensorielles et motrices des racines postérieures et antérieures de la moelle épinière, au début du XIXe siècle. On la doit à Charles Bell (1774–1842 ; figure 7C), auquel on peut attribuer l'identification des racines antérieures comme motrices, et à François Magendie (1783–1855 ; figure 7B), responsable de l'idée que non seulement les racines antérieures sont motrices, mais que les racines postérieures sont sensorielles. L'attribution de ces découvertes suscita de nombreuses controverses, que nous ne suivrons pas ici.

Bell écrivit à son frère en 1810 pour décrire les expériences suivantes.

Expérience 1 : j'ouvris le rachis et piquai et lésai le filament postérieur des nerfs — aucun mouvement des muscles ne s'ensuivit. Je touchai alors la division antérieure — aussitôt les parties furent prises de convulsions.

Expérience 2 : je détruisis alors la partie postérieure de la moelle épinière avec la pointe d'une aiguille — aucun mouvement convulsif ne s'ensuivit. Je lésai la partie antérieure et l'animal fut pris de convulsions. Il est presque superflu de dire que la partie de la moelle épinière ayant la sensibilité vient du cerveau : la partie postérieure et insensible de la moelle épinière appartient au cervelet. Prenant ces faits tels quels, n'est-il pas tout à fait curieux qu'une distinction soit ainsi établie entre les parties d'un nerf, et qu'un nerf puisse être sensible ? » (Bell, 1811). Bell confirma son hypothèse que les nerfs antérieurs étaient moteurs par plusieurs autres expériences ingénieuses : dans un article, Bell décrit la *portio dura* du septième nerf comme un nerf respiratoire de la face. Par la section du nerf, la face est privée de son accord avec les poumons et de toute expression d'émotion (Bell, 1821, p. 398). « Un âne ayant été renversé et ses naseaux comprimés quelques secondes, de manière à le faire haleter et dilater fortement les naseaux à chaque inspiration, la *portio dura* fut sectionnée d'un côté de la tête ; le mouvement du naseau du même côté cessa instantanément. À la section des nerfs, l'animal ne donna aucun signe de douleur : il n'y eut ni lutte ni effet lorsqu'il fut coupé en travers. L'animal étant détaché, et du grain et du foin lui étant donnés, il mangea sans la moindre gêne » (Bell, 1821, p. 80). Sur les singes, il écrivait : « en coupant le nerf respiratoire d'un côté de la face d'un singe, les activités très particulières de ses traits de ce côté cessèrent tout à fait. Les mouvements craintifs de ses paupières et de ses sourcils furent perdus, et il ne pouvait cligner de ce côté, comme un ivrogne paralytique, chaque fois qu'il montrait les dents de rage » (Bell, 1821, p. 80). Les remarques de son beau-frère (Shaw) furent : « avant l'opération, la créature était bien entendu pleine de grimaces et de rictus devant les libertés qu'on prenait avec elle ; à l'instant où la *portio dura* fut sectionnée, quoique sa colère et ses jacassements n'eussent pas cessé, sa face devint passive et immobile comme un masque. » Ces expériences établirent pour Bell sa revendication d'avoir découvert la fonction motrice des racines antérieures.

Il est du plus grand intérêt que les arguments développés pour soutenir que les racines antérieures sont motrices par leur fonction n'aient fait aucune référence ni à l'action de l'âme ni à un *sensorium communis*. La raison pour laquelle le débat sur ces questions en vint à se fonder sur des observations expérimentales sans recourir à des questions qui avaient une telle importance à la fin du XVIIIe siècle est clair. Les expériences de Bell et de Magendie n'impliquaient pas de section de la moelle épinière ni d'ablation de l'*enkephalon*, de sorte que la question de savoir comment des réflexes pouvaient être suscités sans le cerveau ne se posait pas. Leurs recherches se concentraient plutôt sur les effets de la section de nerfs allant du cerveau et de la moelle épinière aux parties périphériques du corps. Bell s'était assuré

par la dissection que les racines antérieures et postérieures étaient en continuité avec certaines colonnes de la moelle épinière reliées au cerveau. Il n'y avait donc aucun conflit entre l'idée que l'âme ne réside que dans le cerveau (ou n'interagit qu'avec lui) et le fait que la section des racines produisît les effets observés.

Dans un passage remarquablement incisif, Bell semble avoir correctement compris le pouvoir intégratif de la moelle épinière chez les animaux décapités : « la moelle épinière a beaucoup de ressemblance avec le cerveau dans la composition de sa matière cendrée et médullaire. Bref, sa structure la déclare être plus qu'un nerf, c'est-à-dire posséder des propriétés indépendantes du cerveau. Une autre considération s'impose à nous. Où furent établies les nombreuses relations existantes entre les différentes parties de la charpente et nécessaires à leurs actions combinées ? Il doit y avoir une relation entre les quatre quartiers d'un animal. Ces mouvements et relations combinés ne sont pas établis dans le cerveau, comme le montrent suffisamment les phénomènes présentés lors de la stimulation du système nerveux de l'animal décapité. Ils doivent donc dépendre d'un agencement de fibres situé quelque part dans la moelle épinière. L'anatomie comparée appuie cette idée, puisque les mouvements des animaux inférieurs sont enchaînés indépendamment du cerveau et indépendamment du ganglion antérieur. De tels arguments m'amènent à croire que le cerveau n'opère pas directement sur la charpente du corps, mais par l'intermédiaire d'un système de nerfs dont les racines propres sont dans la moelle épinière » (Bell, 1834, 1835). Dans ce passage, l'exigence d'une âme ou d'un *Sensorium commune* dans la moelle épinière est abandonnée, alors même que ce sont des animaux sans cerveau qui sont considérés.

Bell ne semble avoir fait aucune référence à une fonction sensorielle des racines postérieures. Cela peut s'expliquer par le fait que la plus grande partie de son travail fut réalisée sur des lapins assommés. Ce fut le contemporain de Bell, Magendie, qui établit le premier la distinction entre nerfs moteurs et sensoriels en rapport avec les racines antérieures et postérieures. L'Académie des sciences française annonça en 1822 dans ses comptes rendus : « Monsieur Magendie rapporte la découverte qu'il vient de faire, que si l'on coupe les racines postérieures des nerfs spinaux, seule la sensation de ces nerfs est abolie, et que si l'on coupe les racines antérieures, seuls les mouvements qu'elles causent sont perdus » (Magendie, 1822). Dans une description plus complète des expériences, il commente : « j'eus alors une vue complète des racines postérieures des paires lombaires et sacrées et, les soulevant successivement avec la pointe de petits ciseaux, je pus les couper d'un côté, la moelle épinière restant intacte. J'ignorais quel pourrait être le résultat de cette tentative ; je réunis la plaie par une suture, puis observai l'animal ; je crus d'abord que le membre correspondant aux nerfs coupés était entièrement paralysé ; il était insensible aux piqûres et aux pressions les plus fortes, il me semblait aussi incapable de se mouvoir ; mais bientôt, à ma grande surprise, je le vis se mouvoir d'une manière très apparente, quoique la sensibilité fût entièrement éteinte. Une deuxième et une troisième expérience me donnèrent exactement le même résultat ; je commençai à penser qu'il était probable que les racines postérieures des nerfs spinaux eussent des fonctions différentes de celles des racines antérieures, et qu'elles fussent plus particulièrement destinées à la sensation » (Magendie, 1822, p. 88). En outre, je commençai à examiner « les racines postérieures », ou nerf de la sensation. Voici les résultats de mes observations : en pinçant, tirant, piquant ces racines, l'animal donne des signes de douleur ; « mais elle n'est pas comparable en intensité à celle qui survient si l'on touche même légèrement la moelle épinière à l'endroit où ces racines naissent » (Magendie, 1822, p. 95). Ces expériences établirent donc pour Magendie la nature sensorielle des nerfs postérieurs.

Magendie fit aussi d'importantes observations appuyant l'idée que les racines antérieures étaient motrices par leur fonction, indépendamment de Bell, comme l'illustrent les expériences suivantes : « chacun sait que la noix vomique détermine, tant chez l'homme que chez les animaux, des convulsions tétaniques générales et très violentes. J'étais curieux de savoir si ces convulsions auraient encore lieu dans un membre dont les nerfs du mouvement auraient été coupés, et si elles paraîtraient aussi fortes que d'ordinaire après section des nerfs de la sensation. Le résultat s'accorda entièrement avec les précédents ; c'est-à-dire que, chez un animal dont les racines postérieures avaient été coupées, le tétanos fut complet et aussi intense que si les nerfs spinaux n'avaient pas été touchés ; au contraire, chez un animal dont j'avais coupé les nerfs du mouvement de l'un des membres postérieurs, le membre demeura souple et immobile au moment même où, sous l'influence du poison, tous les autres muscles du corps subissaient les convulsions tétaniques les plus violentes » (Magendie, 1822, p. 95). Les expériences de Bell et de Magendie fournirent les fondements de ce qui devint l'hypothèse de Bell–Magendie sur les racines spinales, le mieux énoncée dans les termes de Magendie : « il me suffit pour le moment de pouvoir avancer comme positif que les racines antérieures et postérieures des nerfs qui naissent de la moelle épinière ont des fonctions différentes, que les postérieures paraissent plus particulièrement destinées à la sensibilité, tandis que les antérieures semblent plus spécialement liées au mouvement » (Magendie, 1822, p. 91).

4.3. Marshall Hall : isoler la sensation du sens dans la moelle épinière

Bell et Magendie avaient évité de se laisser prendre dans les controverses sur la question de savoir si la moelle épinière contenait une « âme » capable d'initier le mouvement indépendamment du cerveau. Cela tenait, comme nous l'avons vu, à ce que les expériences qu'ils réalisaient ne comportaient que la section des nerfs spinaux. Néanmoins, le problème demeurait de savoir comment la sensibilité pouvait être associée à la moelle épinière isolée, le mot « sensibilité » étant associé à l'attribut psychologique consistant à éprouver une sensation. Ce problème fut en grande partie résolu par Marshall Hall (1790–1857 ; figure 7D) dans les années 1830, grâce à sa distinction soignée entre sensation et action réflexe. Il présenta à la Royal Society en 1833 une communication complète intitulée « On the Reflex Function of the Medulla Oblongata and Medulla Spinalis », dans laquelle il déclarait : « une forme de mouvement musculaire subsiste, en partie, après que les mouvements volontaires et respiratoires ont cessé par l'ablation du cerveau et de la moelle allongée, et qui est rattachée à la *medulla spinalis*, cessant elle-même lorsque celle-ci est enlevée. » « Un animal inférieur, après décérébration, demeurera immobile sous une cloche de verre. » « L'absence de mouvement spontané prouve la privation de volition. Les mouvements provoqués chez les animaux décapités dépendent d'un principe différent de la sensation et de la volition. »

Les animaux sur lesquels on expérimenta furent des salamandres, des grenouilles et des tortues. Chez les premières, la queue, entièrement séparée du corps, se mouvait comme chez l'animal vivant lorsqu'on l'excitait par la pointe d'une aiguille passée légèrement sur sa surface. Le mouvement cessait lorsqu'on détruisait la moelle épinière à l'intérieur des vertèbres caudales. « Trois choses », observait Hall, « ressortent clairement de ces observations. (1) Les nerfs de la sensibilité sont impressionnables dans des portions d'animal séparées du reste : dans la tête, dans la partie supérieure du tronc, dans la partie inférieure du tronc. (2) Des mouvements semblables aux mouvements volontaires suivent ces impressions faites sur les nerfs sensitifs. (3) La présence de la moelle épinière est essentielle comme lien central et cimentant entre les nerfs sensitifs et les nerfs moteurs » (Hall, 1832, p. 138). « J'en conclus

donc qu'il existe une propriété du système des nerfs sensitifs et moteurs indépendants de la sensation et de la volition ; une propriété des nerfs moteurs indépendante d'une irritation démesurée ; une propriété qui s'attache à toute partie d'un animal dont la portion correspondante du cerveau et de la moelle épinière est intacte. »

En 1837, Hall avait donné de la moelle épinière une description où elle contient un centre réflexe fonctionnant de manière non sensible et non volitive, par contraste avec les nerfs de la sensation qui montent vers le cerveau et les nerfs moteurs de la volition qui en descendent. Les résultats de ce travail sont résumés par ses énoncés (Hall, 1832, 1837a,b, 1843) :

1. que les réflexes n'impliquent pas la sensation et donc n'impliquent pas le cerveau ;
2. que la « propriété ou puissance excito-motrice » médiée par la « vraie moelle épinière » est indépendante des nerfs qui relient la moelle épinière au cerveau. La « vraie moelle épinière » ne doit donc pas être conçue comme un groupe de fibres nerveuses ;
3. la vraie moelle épinière ne possède ni sensation, ni volition, ni conscience ;
4. la vraie moelle épinière possède ses propres nerfs excitateurs ou sensoriels, distincts des nerfs de la sensation et donc non sensitifs ;
5. la vraie moelle épinière possède ses propres nerfs moteurs, qui ne sont pas volontaires et donc distincts des nerfs de la volition ;
6. en général, les nerfs spinaux et cérébraux sont côte à côte dans les mêmes faisceaux ;
7. les expériences dans lesquelles le nerf d'un membre inférieur est stimulé engendrent des mouvements des membres supérieurs ainsi que du membre inférieur opposé, ce qui montre que le système excito-moteur est situé à côté du système volontaire du cerveau. Les deux systèmes ne sont cependant pas indépendants, car le système excito-moteur peut être modifié au cours d'un acte volitif. « Le vrai système spinal est susceptible d'être modifié par la volition. »

Ces conclusions étaient révolutionnaires, en tant qu'elles affirmaient clairement qu'il existe des nerfs sensoriels qui ne produisent pas de sensations et des nerfs moteurs qui ne médient pas seulement des actes volitifs. Les actes réflexes n'exigent donc pas un arc nerveux allant du muscle au cerveau puis du cerveau au muscle, comme Charles Bell l'avait pensé. L'arc réflexe exigeait plutôt ce qui suit :

1. Un nerf allant du point ou de la partie irritée jusque dans la moelle épinière.
2. La moelle épinière elle-même.
3. Un nerf ou des nerfs sortant de la moelle épinière ; le tout en relation ou connexion essentielle les uns avec les autres (Hall, 1850).

Hall donna un exemple du fonctionnement de la vraie moelle épinière dans son analyse du réflexe de marche : « dans les actions de la marche chez l'homme, j'imagine que la fonction réflexe joue un rôle très considérable, bien qu'il y ait sans doute des faits qui démontrent que le contact de la plante avec le sol n'est pas sans une certaine influence sur l'action de certains muscles. »

Ce travail posa les fondations des contributions de Charles Sherrington, plus tard dans le siècle, et les anticipa à certains égards. Après Hall, la notion d'une « âme » spinale et d'un *Sensorium communis* spinal

ne fut, en général, plus acceptée. Cela ressort clairement du manuel très influent de Johannes Müller (1801–1858), *Elements of Physiology* (1835). Il y déclare que « la moelle épinière est un réflecteur » et que « les phénomènes de réflexion ne dépendent pas du *sensorium communis* mais de l'appareil moteur de l'organe central ». En 1831, Johannes Müller confirma expérimentalement la loi de Bell–Magendie. Que Müller ait saisi toute la portée du travail de Marshall Hall ressort de sa description du réflexe : « la manière dont j'envisage la chose est la suivante : l'irritation des fibres sensibles d'un nerf spinal excite d'abord une action centripète du principe nerveux, transmettant l'impression à la moelle épinière ; si l'action centripète peut ensuite être poursuivie jusqu'au *sensorium commune*, il en résulte une véritable sensation ; si, en raison d'une section de la moelle épinière, elle ne peut être communiquée au *sensorium*, elle exerce néanmoins toute son influence sur la moelle épinière ; dans les deux cas, une action réflexe peut en résulter. Dans le premier cas, l'action centripète excite en même temps la "sensation" ; dans le second, elle ne le fait pas, mais reste apte à produire un "mouvement réflexe", ou réflexion centrifuge » (Müller, 1833, p. 153).

4.4. Élaboration de la conception de la « vraie moelle épinière »

Bien que Marshall Hall fût parvenu, avec sa conception de « la vraie moelle épinière », à la juste vue de la relation entre le cerveau et la moelle épinière, l'abandon de l'idée d'une « âme » spinale rencontrait encore beaucoup de résistance. Ainsi, Eduard Pflüger (1829–1910) soutenait encore en 1853 que la moelle épinière était sensible et possédait même la conscience (voir Pflüger, 1853). De même, Friedrich Goltz (voir section 5.4) souscrivait aussi, en 1869, à l'idée qu'une « âme » de la moelle épinière existe, de sorte qu'une grenouille sans cerveau pouvait encore posséder des « facultés d'âme ». Il n'était toutefois pas cohérent dans cette vue, souscrivant ailleurs dans son ouvrage de 1869 à l'idée que la grenouille décérébrée ne possède que de simples mécanismes réflexes et n'a aucune perception de sensations (Goltz, 1860). Claude Bernard, dans ses *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux* de 1858, argumenta contre Pflüger et en faveur de Marshall Hall, soutenant que les réflexes spinaux déclenchés par l'excitation de nerfs sensoriels n'impliquaient pas la conscience, mais simplement que « l'excitation portée par le nerf sensoriel atteint la moelle, est ensuite propagée par la moelle à la racine antérieure et par cette dernière aux muscles » (figure 8B ; voir aussi figure 8D). De même (Vulpian, 1866 ; Bernard, 1858), dans ses *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, il soutint que l'« âme » n'était pas impliquée dans l'action réflexe de la moelle épinière, tournant cela en dérision par cette remarque rhétorique : « est-il possible d'admettre l'intervention de l'« âme » chez des salamandres et des grenouilles décapitées ? »

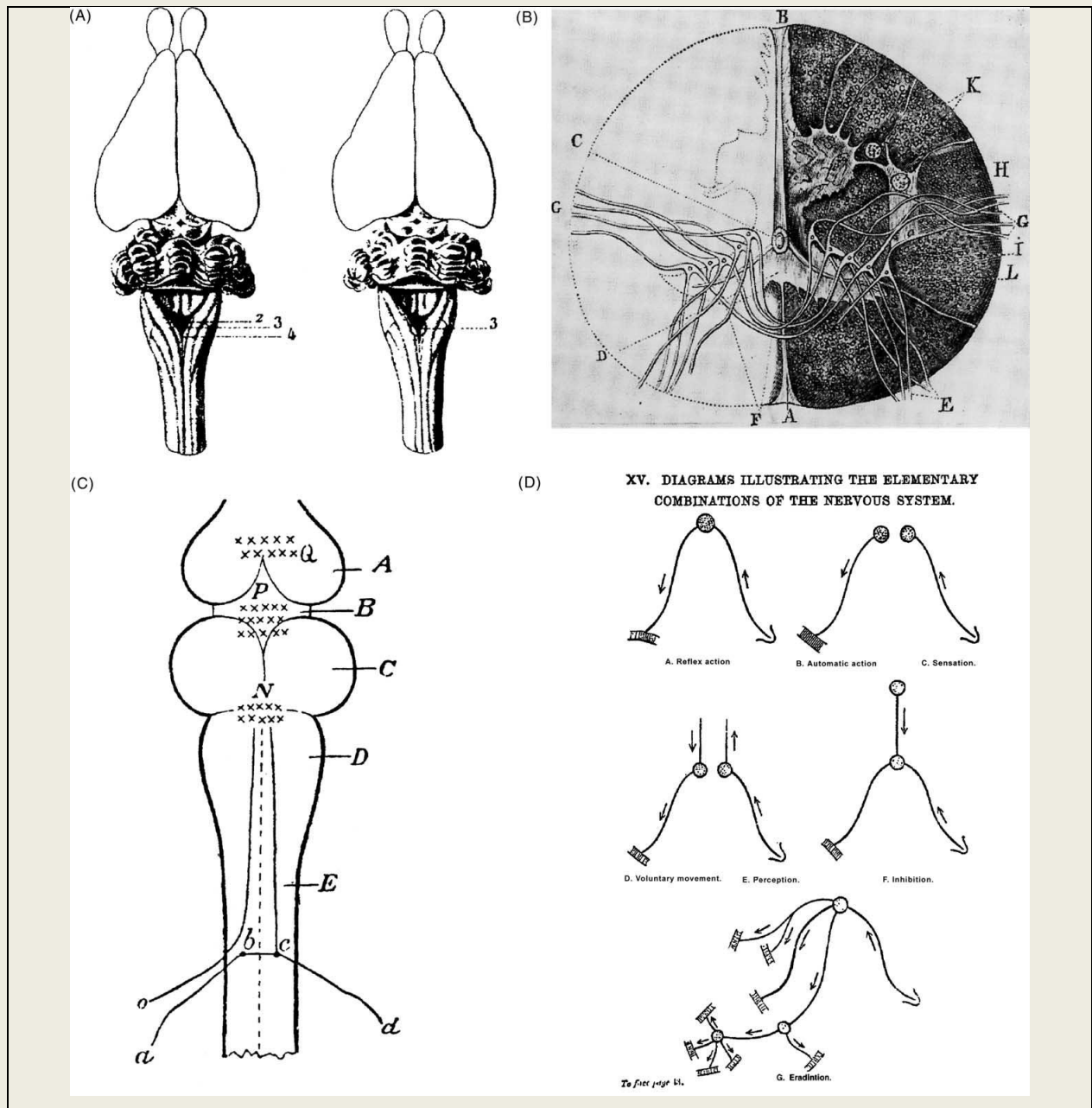


Figure 8 — Voies nerveuses du tronc cérébral et de la moelle épinière établies au XIXe siècle. (A) Localisation du centre respiratoire dans le bulbe de jeunes lapins ; dessin réalisé par Alfred Vulpian pour un mémoire écrit par Marie-Jean-Pierre Flourens (1858) (voir Olmstead, 1944). (B) Schéma des connexions entre les racines postérieures et antérieures de la moelle épinière tel qu'il était enseigné aux étudiants avant la doctrine du neurone et la théorie de la synapse (d'après Bernard, C., *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux*, J.B. Baillière, Paris, 1858). (C) Schéma d'Ivan Mikhaïlovitch Setchenov illustrant les arcs réflexes dans la moelle épinière et le cerveau de la grenouille. Les lettres a–d représentent un arc réflexe spinal avec ses composantes sensorielle (a–b), centrale (b–c) et motrice (c–d). L'arc réflexe du cerveau consiste dans le nerf sensoriel (o), la composante centrale (N–c) et l'efférence motrice (c–d). P est la région du tronc cérébral où Setchenov conclut que se trouve l'appareil inhibiteur. (D) Connexions du système nerveux telles qu'elles étaient enseignées aux étudiants en 1885 (d'après Pye-Smith, P.H., *Syllabus of a course of lectures on Physiology delivered at Guy's Hospital*, Londres, Churchill, 1885).

Ivan Setchenov (1829–1905) élaborait en détail, en 1863, ce qu'il tenait pour la relation entre la « vraie moelle épinière » et le cerveau, à la suite de ses travaux sur les réflexes de la grenouille (figure 8C) : « chez l'animal décapité, l'appareil réflexe pour chaque point de la peau consiste dans le nerf cutané a entrant dans la moelle épinière et se terminant dans la cellule b des cornes postérieures ; cette cellule est connectée à une autre cellule c, située dans la moitié antérieure de la moelle épinière et formant avec la cellule b ce qu'on appelle le centre réflexe ; la fibre motrice d part de la cellule c et se termine dans le muscle. Le réflexe, produit du fonctionnement de cet appareil, n'est autre que l'excitation continue d'a–d, commençant toujours par la stimulation de a dans la peau. Quant aux réflexes du cerveau, ils sont réalisés par un mécanisme composé des parties suivantes : des fibres cutanées se terminant dans les centres nerveux N qui produisent les mouvements de marche (comme l'a montré Berezine, il y a une différence entre les fibres cutanées se terminant dans le cerveau et celles se terminant dans la moelle épinière) ; la voie Nc le long de laquelle les impulsions motrices volontaires partent du cerveau ; et enfin les composantes c et d qui entrent dans le mécanisme spinal. Cet appareil est également mis en action par l'excitation de o, c'est-à-dire du nerf cutané. Les deux réflexes sont apparemment identiques quant à leur origine tant que l'excitation suit la voie susmentionnée ; ils demeurent identiques même lorsque l'appareil inhibiteur P entre en action, puisque cet appareil est efficace pour N comme pour bc et se trouve dans le cerveau, en avant de N » (Setchenov, 1863, p. 15).

En 1879, Michael Foster (1836–1907) publia la troisième édition de son grand ouvrage *A Textbook of Physiology*, où il donnait un exposé succinct de la relation entre les réflexes spinaux et le cerveau : « les phénomènes de l'action réflexe nous ont montré que la moelle contient un certain nombre de mécanismes plus ou moins complexes, capables de produire, à titre de résultats réflexes, des mouvements coordonnés tout à fait semblables à ceux qui sont suscités par la volonté. Or ce doit être une économie pour le corps que la volonté se serve de ces mécanismes déjà présents, en agissant directement sur leurs centres, plutôt que d'avoir recours à un appareil propre du même genre. Et d'un point de vue anatomique, il est clair que la substance blanche de la moelle cervicale supérieure ne contient pas un nombre suffisant de fibres, même de dimensions atténuées, pour relier le cerveau, par des liens afférents ou efférents, à chaque terminaison nerveuse sensorielle et motrice du tronc et des membres. »

Pourtant, même dans le dernier quart du XIXe siècle, l'idée d'une âme de la moelle épinière subsistait encore et était jugée par Foster, dans son manuel, digne d'être considérée, comme le montrent ses remarques : « deux questions entièrement différentes sont soulevées : l'une de savoir si la moelle épinière de la grenouille possède l'intelligence, l'autre de savoir si elle possède la conscience ; et il faut prendre soin de tenir les deux questions séparées. L'intelligence, au sens ordinaire du mot, présuppose indubitablement la conscience ; mais nous ne sommes pas libres de dire que la conscience ne saurait exister sans l'intelligence. »

4.5. Implications de la conception du réflexe pour la fonction du cortex

Setchenov fut un tenant éminent de l'idée que le cerveau devait être regardé comme un site d'activité exclusivement réflexe. Puisque les distinctions de Marshall Hall avaient banni de la moelle épinière tant le *Sensorium commune* que l'« âme » — la moelle étant désormais conçue comme fonctionnant sur un mode réflexe purement mécanique —, le cerveau pouvait être considéré de la même façon. Il fit observer que les attributs psychologiques des humains, impliquant plaisir, peur, colère, etc., étaient tous

identifiés en termes de ce que les humains disent ou font, et impliquent donc des contractions musculaires, qu'il s'agisse du larynx ou des membres, qui font partie d'un réflexe déterminé. Une voie réflexe était tenue pour constituer essentiellement de nerfs afférents apportant l'information sensorielle, d'une unité centrale de traitement située soit dans la moelle épinière soit dans le cerveau, et d'un nerf efférent responsable de la contraction des muscles. Dans le mouvement voulu, les nerfs afférents étaient remplacés par des traces mnésiques laissées dans le cerveau par des événements antérieurs qui, eux, avaient impliqué un afflux sensoriel afférent. Dans le comportement rationnel, une inhibition émanant du cerveau lui-même exerçait un contrôle sur les réflexes, les laissant se dérouler ou non. Setchenov résume ainsi ses considérations sur l'extension au cerveau de la conception du réflexe spinal et de son rôle en relation avec la « vraie moelle épinière » (Setchenov, 1863).

« L'infinie diversité des manifestations externes de l'activité cérébrale peut être ramenée en dernière analyse à un seul phénomène : le mouvement musculaire » (Setchenov, 1863, p. 3). « De plus, le lecteur saisira aisément qu'absolument toutes les propriétés des manifestations externes de l'activité cérébrale décrites comme animation, passion, moquerie, chagrin, joie, etc., ne sont que les résultats d'une contraction plus ou moins forte de groupes musculaires déterminés, ce qui, comme chacun sait, est un acte purement mécanique » (Setchenov, 1863, p. 3). « Cette idée de la nature mécanique du cerveau, indépendamment de telles ou telles conditions, est une véritable aubaine pour le naturaliste. » « Nous avons trouvé que la moelle épinière, en l'absence du cerveau, produit toujours, c'est-à-dire inévitablement, des mouvements lorsqu'un nerf sensoriel est soumis à une stimulation ; cette circonstance est regardée par nous comme le premier signe de la nature mécanique du fonctionnement de la moelle épinière dans l'accomplissement des mouvements. L'étude plus poussée de cette question a montré cependant que le cerveau, lui aussi, peut, dans des conditions déterminées (mais non toujours), agir comme une machine, son fonctionnement se manifestant dans ce qu'on appelle les mouvements involontaires » (Setchenov, 1863, p. 8). « Au moyen d'un apprentissage absolument involontaire de réflexes consécutifs dans toutes les sphères des sens, l'enfant acquiert une multitude d'idées plus ou moins complètes des objets, c'est-à-dire une connaissance concrète élémentaire. Cette dernière occupe dans le réflexe intégral exactement la même place que la sensation de frayeur dans le mouvement involontaire ; elle correspond donc à l'activité de l'élément central de l'appareil réflexe » (Setchenov, 1863, p. 53). « Nous voyons donc que mon adversaire est réellement dans l'illusion de sa conscience de soi : son acte entier n'est rien d'autre qu'un réflexe psychique, une série de pensées associées évoquées par la première impulsion à la conversation et exprimées dans un mouvement qui découle logiquement de la pensée la plus puissante » (Setchenov, 1863, p. 105).

Cinquante ans plus tard, les travaux d'Ivan Pavlov (1849–1936) sur la stimulation « réflexe » des glandes salivaires, ou réflexe conditionné, furent interprétés comme confirmant Setchenov : « pour les glandes salivaires, la règle est que toutes les variations de leur activité observées dans les expériences physiologiques sont exactement reproduites dans les expériences avec stimulation psychique, c'est-à-dire celles où un certain objet n'entre pas en contact direct avec la muqueuse buccale, mais attire l'attention de l'animal à une certaine distance. Par exemple, la vue de pain sec produit une sécrétion salivaire plus forte que celle de viande, bien que cette dernière, à en juger par les mouvements de l'animal, suscite un intérêt bien plus vif. Lorsqu'on agace l'animal avec de la viande ou toute autre substance comestible, les glandes salivaires produisent un mucus très concentré ; en revanche, la vue de substances que l'animal rejette provoque, de la part des mêmes glandes, une sécrétion de mucus très

liquide. En bref, les expériences avec stimulation psychique représentent une copie exacte, quoique minuscule, des expériences de stimulation physiologique des glandes par les mêmes substances » (Pavlov, 1907, 1928, p. 13).

5. La localisation des fonctions dans le cortex

5.1. Broca : l'aire corticale du langage

Bien que les premières expériences indiquant une aire spécialisée du cortex pour le contrôle moteur aient été rapportées par Fritsch et Hitzig en 1870 (voir section 5.2), on pourrait soutenir que la première preuve d'une spécialisation corticale fut celle rapportée par Paul Broca (1824–1880 ; figure 9A) en 1861 pour la capacité de parole propre à l'homme. Cette année-là, Broca rapporta les résultats de l'autopsie du cortex de l'un de ses patients, un monsieur Leborgne, qui avait souffert d'une perte de la parole, c'est-à-dire qui était aphasique. Broca trouva une lésion dans le lobe antérieur (frontal) gauche, dont il suggéra qu'il était l'aire du langage du cortex, connue par la suite comme l'aire de Broca (Broca, 1861 ; figures 10A et B).

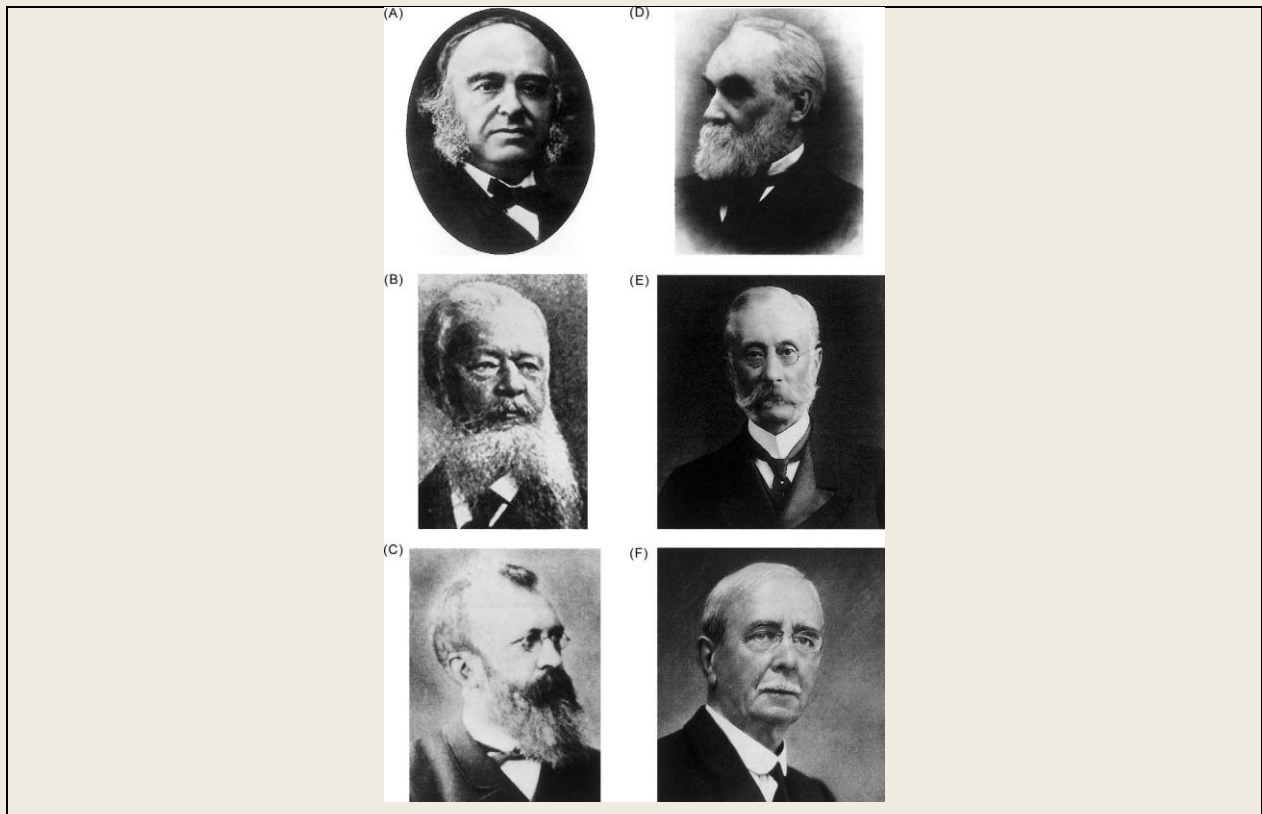


Figure 9 — Pionniers de la localisation des fonctions corticales au XIXe siècle. (A) Paul Broca (1824–1880), dont l'association entre l'aphasie et une lésion du cortex frontal chez M. Leborgne, dit « Tan », établie en 1861, fut la première localisation corticale largement acceptée (avec l'aimable autorisation de l'Académie de médecine, Paris). (B) Gustav Fritsch (1838–1927). (C) Eduard Hitzig (1838–1907) (B et C reproduites avec l'aimable autorisation du Dr A.E. Walker, pour qui le professeur Stender, de Berlin, obtint le portrait de Hitzig). (D) John Hughlings Jackson (1835–1911), qui établit l'existence d'un cortex moteur organisé somatotopiquement à la suite de ses observations sur les crises épileptiques de ses patients. (E) David Ferrier (1843–1928), chef de file du mouvement localisationniste cortical à la fin du XIXe siècle (avec l'aimable autorisation de la Yale Medical Historical Library, New Haven, CT). (F) Charles Scott Sherrington (1857–1952).

5.2. Fritsch et Hitzig : le cortex moteur

Il n'y eut que peu de progrès dans la compréhension de la fonction du cortex pendant près de deux cents ans, entre la mort de Thomas Willis en 1675 et, comme nous le verrons, les expériences de Fritsch et Hitzig vers 1870. Ainsi, le principal physiologiste français de l'époque, Marie-Jean-Pierre Flourens (1794, 1867), affirmait, à la suite de ses recherches sur les pigeons (vers 1824), que le cortex n'était concerné que par la perception, les capacités intellectuelles et la volonté, et non par l'action motrice (Flourens, 1823). Il montra en 1858 que l'action motrice impliquée dans la respiration pouvait être délimitée au bulbe et n'impliquait pas le cerveau (figure 8A). En outre, selon Flourens, ces fonctions du cortex ne pouvaient être attribuées à différentes aires du cortex, car celui-ci agissait comme un tout : « toutes les sensations, toutes les perceptions et toutes les volitions occupent concurremment le même siège dans ces organes. La faculté de sentir, de percevoir et de vouloir n'est donc essentiellement qu'une seule faculté » (Flourens, 1823).

Ce n'est que dans la seconde moitié du XIXe siècle que des progrès furent accomplis concernant les fonctions du cortex relativement au contrôle moteur. En 1870, Gustav Fritsch (1838–1891 ; figure 9B) et Eduard Hitzig (1838–1907 ; figure 9C) publièrent leur œuvre monumentale *Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns* (1870), où ils décrivaient les résultats de leurs expériences de stimulation du cerveau de chiens par des courants galvaniques, qui les conduisirent à l'idée d'un « cortex moteur » (figure 10F). Dans ces expériences, le cortex exposé de chiens était excité en différents sites avec des niveaux de stimulation électrique tout juste perceptibles lorsqu'ils étaient appliqués à la langue humaine. Ils trouvèrent à la surface du cortex des aires qui donnaient des contractions musculaires impliquant la face et le cou du côté opposé à l'hémisphère stimulé, ainsi que l'extension et la flexion de la patte antérieure. Après ablation unilatérale de l'aire de la patte antérieure du cortex, ils observèrent que la sensation n'était pas affectée, mais que le chien présentait une activité motrice et une posture altérée. Sur ce travail, ils commentaient : « une partie de la convexité de l'hémisphère cérébral est motrice, une autre partie ne l'est pas. La partie motrice est en général plus antérieure, la partie non motrice plus postérieure. Par stimulation électrique de la partie motrice, on obtient des contractions musculaires combinées du côté opposé du corps. Ces contractions musculaires peuvent être localisées sur certains groupes très étroitement délimités en utilisant des courants très faibles. La possibilité de stimuler des groupes musculaires étroitement délimités est restreinte à de très petits foyers que nous appellerons centres » (Fritsch et Hitzig, 1870). Non seulement cela les conduisit à l'hypothèse qu'une aire discrète du cortex possède une fonction motrice, mais ils généralisèrent aussi cette idée en suggérant que d'autres fonctions du cortex pourraient également se trouver dans des aires spécifiques du cortex : « certaines fonctions psychologiques, et peut-être toutes, pour entrer dans la matière ou en provenir, ont besoin de centres circonscrits du cortex » (Fritsch et Hitzig, 1870, p. 81 ; von Bonin, 1960). Cette conception de la localisation corticale fut la première avancée majeure de notre compréhension de la fonction corticale depuis l'époque de Willis.

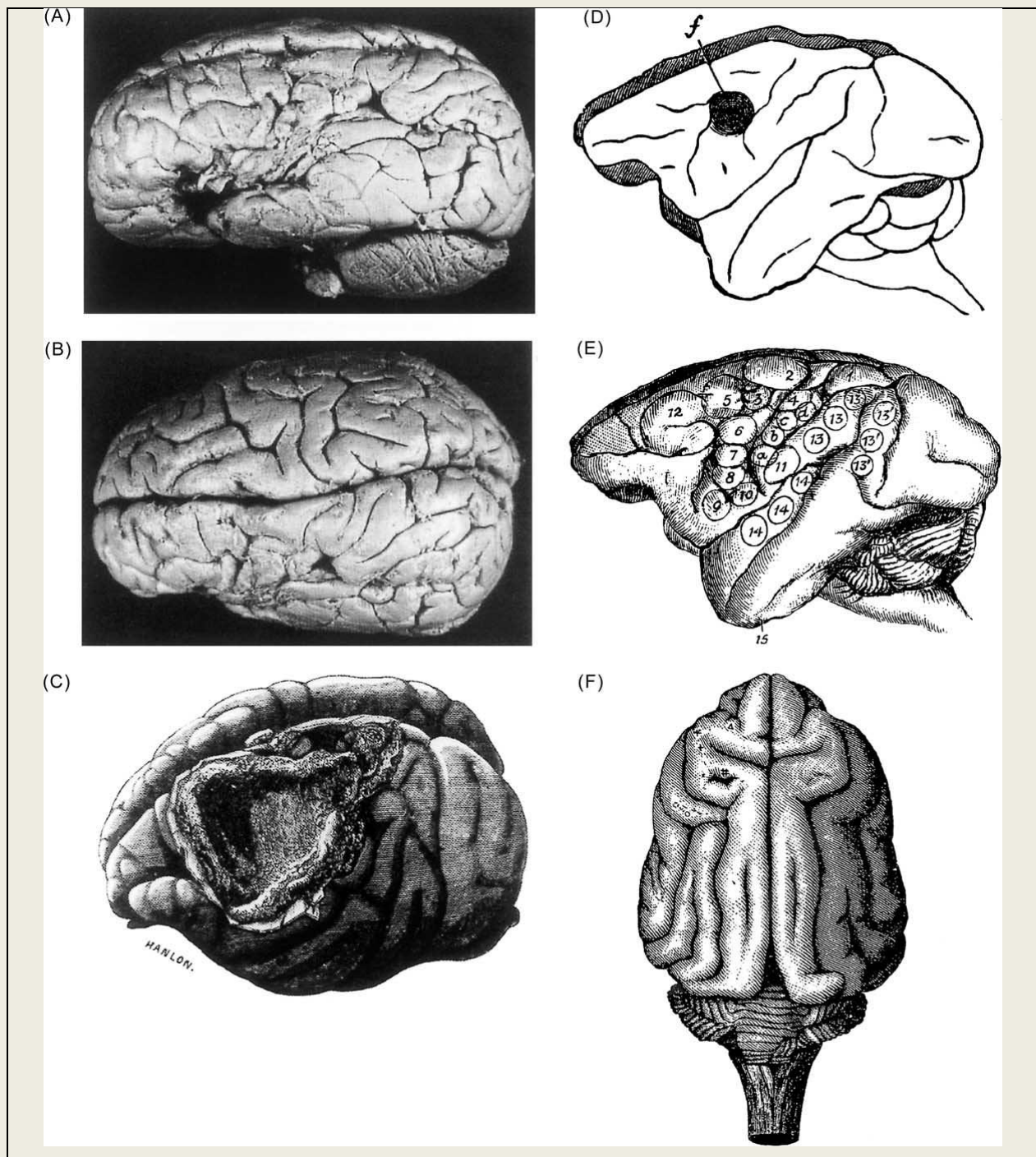


Figure 10 — Images du cortex humain ayant servi à établir la localisation des fonctions corticales. (A et B) Deux photographies du cerveau de Leborgne, dit « Tan », prises en 1861 (Musée Dupuytren ; avec l'aimable autorisation de l'Assistance publique – Hôpitaux de Paris). (C) Dessin montrant la lésion d'un singe devenu hémiplégique après une chirurgie corticale ; le singe fut présenté au Congrès médical international de 1881 par David Ferrier. (D) Schéma de David Ferrier (1886) de l'hémisphère gauche du cerveau de singe montrant le site de l'ablation ayant entraîné une paralysie du biceps du côté droit. (E) Schéma de David Ferrier (1886) de l'hémisphère gauche du cerveau de singe montrant les régions qui donnaient lieu à des mouvements (cercles numérotés) lorsqu'elles étaient stimulées électriquement. (F) Dessin du cerveau d'un chien d'après Fritsch et Hitzig (1870) ; cette figure montre les aires (triangle, croix, hachures) à partir desquelles des mouvements du côté opposé du corps étaient évoqués par stimulation électrique.

À la suite de ce travail de Fritsch et Hitzig sur les chiens, John Hughlings Jackson (1835–1911 ; figure 9D) parvint à des conclusions semblables concernant l'existence d'un cortex moteur chez l'homme, sur la base de ses observations de patients épileptiques rapportées en 1863 : « dans de très nombreux cas d'épilepsie, et particulièrement dans l'épilepsie syphilitique, les convulsions sont limitées à un côté du corps ; et, comme paraissent le montrer les autopsies de patients morts après une épilepsie syphilitique, la cause est une maladie organique évidente du côté du cerveau opposé au côté du corps convulsé, fréquemment à la surface de l'hémisphère » (Jackson, 1863). Le schéma temporel de contraction à travers les groupes musculaires durant les crises dans l'épilepsie à propagation présentait un intérêt particulier. Il conduisit Hughlings Jackson à supposer que le cortex moteur devait être organisé selon des lignes somatotopiques, de sorte que la main, la face et le pied, qui possèdent la plus grande capacité de mouvement spécialisé, reçoivent la plus large représentation dans le cortex moteur. Ces brillantes suggestions de Hughlings Jackson furent confirmées par les travaux de David Ferrier (1843–1928 ; figure 9E) sur les primates en 1874. Employant une stimulation par courant alternatif de sites discrets du cortex, il put délimiter clairement l'aire du cortex qui produit le tressaillement des muscles ainsi que des mouvements ressemblant dans certains cas à des tentatives de marche (figure 10E). En introduisant de petites lésions dans l'aire motrice du cortex qu'il avait cartographiée, Ferrier montra que, dans certains cas, elles entraînaient une paralysie de la main et de l'avant-bras opposés et, dans un autre cas, la paralysie du muscle biceps (figure 10D ; voir aussi figure 10C). En revanche, ces animaux montraient une sensibilité normale au toucher et aux stimuli nocifs. De telles observations indiquaient clairement une organisation somatotopique du cortex moteur (Ferrier, 1873/1874, 1876a,b). Ce travail sur les primates fut ensuite confirmé et étendu par Victor Horsley (1857–1916) qui, en 1887, montra que la circonvolution précentrale était essentiellement motrice et la post-centrale sensorielle, de sorte que le cortex moteur devait être trouvé exclusivement en avant de la scissure de Rolando (Beever et Horsley, 1887, 1890, 1894).

5.3. Les phénomènes électriques du cortex appuient l'idée d'un cortex moteur

En 1875, Richard Caton (1842–1926) découvrit que des oscillations électriques pouvaient être enregistrées au moyen de deux électrodes placées à la surface du cortex d'un singe, et que ces oscillations étaient modifiées par diverses formes de stimulation sensorielle, ainsi que par l'anoxie et l'anesthésie. Caton commente : dans tous les cerveaux examinés jusqu'ici, le galvanomètre a indiqué l'existence de courants électriques. La surface externe de la substance grise est habituellement positive par rapport à la surface d'une coupe qui la traverse. Des courants faibles, de direction variable, traversent le multiplicateur lorsque les électrodes sont placées sur deux points de la surface externe du crâne. Les courants électriques de la substance grise paraissent avoir un rapport avec ses fonctions. Lorsqu'une partie quelconque de la substance grise est en état d'activité fonctionnelle, son courant électrique présente habituellement une variation négative. Par exemple, sur les aires que le Dr Ferrier a montrées être liées à la rotation de la tête et à la mastication, on a observé qu'une variation négative du courant survenait chaque fois que ces deux actes étaient respectivement accomplis. On a trouvé que les impressions reçues par les sens influençaient les courants de certaines aires ; ainsi, les courants de la partie du cerveau du lapin que le Dr Ferrier a montrée être liée aux mouvements des paupières se sont révélés nettement influencés par la stimulation lumineuse de la rétine opposée (Caton, 1875, 1877, 1887). Les changements électriques dus à la stimulation lumineuse de la rétine furent confirmés plus

tard par Adolf Beck (1863–1942), donnant du crédit aux observations de Caton sur la localisation de l'activité électrique durant les actes moteurs du type prédit par les travaux de Ferrier (Beck, 1890).

5.4. Objections à l'idée d'un cortex moteur

En 1881, Friedrich Goltz (1834–1902) présenta au Congrès médical de Londres des chiens ayant reçu des lésions du cortex. Goltz soutenait que celles-ci auraient dû réduire sévèrement la fonction motrice si l'idée d'un cortex moteur était correcte. Or ces chiens ne manifestaient pas une telle réduction (Goltz, 1869, 1892). Cela mettait en cause tant le travail original de Fritsch et Hitzig sur les chiens, impliquant la stimulation galvanique du cortex, que, plus directement, les observations récentes de Ferrier sur les effets des lésions du cortex moteur présumé des primates. Afin de déterminer si les lésions corticales pratiquées par Goltz impliquaient bien la région motrice, des parties du système nerveux des chiens opérés furent remises à des membres du Congrès pour examen histologique. Un hémisphère cérébral de l'un de ces chiens fut confié à J.N. Langley, qui rapporta ensuite ses observations histologiques à la British Physiological Society (Langley, 1883). Langley fut assisté dans son étude complète par le jeune Charles Sherrington, ce qui donna lieu à la première publication de Sherrington (Langley et Sherrington, 1884). Le résultat le plus important de ce travail fut peut-être qu'il conduisit Sherrington à se rendre auprès de Goltz à Strasbourg pour en apprendre davantage sur les techniques que Goltz employait dans ces études sur le cortex, sujet sur lequel Langley ne travaillait pas habituellement.

6. Charles Scott Sherrington : l'action intégrative des synapses dans la moelle épinière et le cortex

6.1. L'action intégrative des synapses dans la moelle épinière

C'est vers Charles Sherrington (1857–1952 ; figure 9F), à la fin du XIXe et au début du XXe siècle, qu'il faut se tourner pour trouver un plan expérimental d'élucidation des mécanismes de la « vraie moelle épinière ». La rigueur et le caractère méthodique des recherches de Sherrington sur le sujet atteignent un niveau nouveau. Elles dépendaient moins des progrès techniques de l'époque que de la brillance et de la clarté de sa pensée, jointes à une formidable et infatigable capacité d'expérimentation. Sherrington s'attaqua d'abord au problème de l'origine spinale des nerfs efférents innervant un muscle donné. « Pour l'étude des fonctions de la moelle épinière, il importe de connaître exactement la position des structures centrales et périphériques entre lesquelles les fibres des nerfs spinaux constituent des liens » (Sherrington, 1892). Il montra dans cet article que « la position des cellules nerveuses envoyant des fibres motrices à un muscle squelettique donné est dispersée, s'étendant sur toute la longueur des segments spinaux innervant ce muscle ». En 1905, ses expériences indiquèrent que la stimulation des nerfs afférents d'un muscle donné pouvait produire la contraction de ce muscle indépendamment de la contraction des muscles opposés de l'articulation (Sherrington, 1905a,b). En 1910, il publia son grand article de 121 pages sur le réflexe de flexion du membre, le réflexe d'extension croisée, et le pas et la station réflexes (Sherrington, 1910). Il y décrit le réflexe de flexion : « les réflexes de flexion excités par des stimuli appliqués à la peau du membre réagissant lui-même sont le mieux suscités par des stimuli nocifs. Le réflexe de flexion est ici nociceptif et sa signification est l'autoprotection. » « Mais la flexion réflexe peut être suscitée du membre par l'application de stimuli de caractère non nocif, éminemment par des stimuli proprioceptifs sous forme de mouvement passif. » Il identifie aussi le réflexe d'extension

et le réflexe d'extension croisée en montrant que si la flexion d'un membre est déclenchée par stimulation, un mouvement d'extension survient souvent dans le membre homologue controlatéral : « le mouvement réflexe qu'on peut susciter de tous les extérocepteurs du membre, sauf certains à sa base attachée, est (à l'exclusion de la poussée extensive) une flexion primaire du membre stimulé et une extension du membre controlatéral. » Sherrington établit aussi dans ce travail un réflexe de pas qui n'est pas dû au contact du pied avec le sol.

« Ces stimuli cutanés, quoique continus et réguliers, évoquent le mouvement rythmique alternant qui constitue le pas (dans la préparation décapitée). » « La faradisation de certains points de la section transversale exposée de la moelle provoque le pas du membre postérieur homolatéral avec flexion à sa phase initiale, souvent accompagné d'un pas moins vigoureux du membre postérieur controlatéral, inverse en phase mais synchrone de celui du membre homolatéral », et « de même, les muscles employés dans la phase d'extension du pas sont ceux employés dans le réflexe d'extension croisée, et les principes de coordination simultanée de la musculature sont les mêmes que dans ce réflexe ». « Aucun muscle qui se contracte dans la phase de flexion du pas réflexe ne paraît se contracter dans la phase d'extension. » Quant à la station debout, Sherrington notait : « la rigidité de décérébration observable après section mésencéphalique est un réflexe postural tonique ; c'est en fait la station debout réflexe, c'est-à-dire une "station" purement maintenue par réflexe. » « C'est ce réflexe tonique qui fait en partie que la préparation décérébrée supprime les périodes réfractaires caractéristiques de la réponse réflexe des membres observée dans la préparation décapitée et spinale. Il change ainsi le mouvement rythmique du pas en la prise et le maintien d'une attitude, à savoir la station debout. » « La station debout réflexe emploie la contraction des mêmes muscles que ceux qui se contractent dans la phase d'extension du pas. Dans celle-ci comme dans ce dernier réflexe, les antagonistes des muscles protagonistes ne se contractent pas — certains indices suggèrent qu'ils sont sous inhibition tonique. » « Le mécanisme prérépinal impliqué dans la station debout réflexe coopère aussi à la phase d'extension du pas réflexe (dans la préparation décérébrée). Il coopère également avec les mouvements réflexes du pas des membres, en amplifiant leur efficacité par le maintien de la posture érigée du corps durant les actes de marche, de course, etc. Dans ces actes, il y a greffe de réflexes proprioceptifs exécutant les flexions et extensions phasiques du membre sur un réflexe proprioceptif tonique actionnant les muscles qui contrecarrent la gravité dans la posture érigée (*usustatus*) de l'animal. »

Dans ce grand article de 1910, comme dans des articles antérieurs de 1897 et 1907, Sherrington pose le schéma conceptuel de l'analyse du rôle de la moelle épinière dans le pas et la station debout. Ce faisant, il acheva le programme de recherche initié quatre-vingts ans plus tôt par Marshall Hall, avec pour conséquence que la notion d'« âme spinale » fut définitivement écartée de toute considération ultérieure.

Au début du XXe siècle, Sherrington établit un certain nombre d'autres principes destinés à jouer un rôle majeur dans notre compréhension de la fonction de la moelle épinière. Ils comprennent les principes suivants.

1. *Le réflexe de grattage* : « chez le chien dont la moelle épinière a été sectionnée au niveau du cou, le réflexe de grattage devient marqué en quelques mois. Un stimulus appliqué en un point quelconque d'un champ cutané en forme de selle (figure 11C(A)) excite un mouvement de grattage de la patte postérieure. Le mouvement consiste en une flexion et une extension rythmiques

alternées de la hanche, du genou et de la cheville. Chaque flexion se répète à une fréquence d'environ quatre fois par seconde. Les stimuli qui le provoquent (Sherrington, 1903) sont mécaniques, tels que chatouiller la peau ou tirer légèrement sur un poil » (Sherrington, 1947, p. 45).

2. *Le concept d'inhibition* : « la correspondance frappante observée (voir supra) entre l'inhibition réflexe et la contraction réflexe, lorsqu'elle est examinée dans un seul et même réflexe type, permet d'inférer que les fibres nerveuses issues du champ récepteur du réflexe se divisent chacune dans la moelle épinière en branches terminales (par exemple des collatérales), dont un ensemble, lorsque la fibre nerveuse est active, produit l'excitation, tandis qu'un autre ensemble, lorsque la fibre nerveuse est active, produit l'inhibition (Sherrington, 1900, 1905a,b). La fibre nerveuse afférente unique serait donc, quant à l'un des ensembles de ses branches terminales, spécifiquement excitatrice, et, quant à un autre ensemble de ses terminaisons centrales, spécifiquement inhibitrice. Elle serait, à cet égard, double au niveau central (figure 11A) » (Sherrington, 1947, p. 107).

3. *Le concept de voie finale commune* : « l'action du principe de la voie finale commune peut être illustrée à propos des "arcs alliés" dans le réflexe de grattage comme suit. Si, pendant que le réflexe de grattage est suscité à partir d'un point cutané de l'épaule, un second point distant, par exemple de 10 cm du premier, mais appartenant aussi au champ récepteur de la peau, est stimulé, la stimulation de ce second point favorise la réaction issue du premier point. Cela se voit bien lorsque le stimulus en chaque point est d'intensité sous-minimale. Les deux stimuli, quoique chacun incapable séparément de susciter le réflexe, le suscitent pourtant lorsqu'ils sont appliqués tous deux en même temps (figure 11D). Cela n'est pas dû à une diffusion par recouvrement des faibles courants autour des pôles stigmatiques des deux circuits employés. Une faible cocaïnisation de l'un ou l'autre des deux points cutanés l'annule. De plus, cela survient lorsqu'on emploie des stimuli mécaniques localisés. Il semble donc que les arcs issus des deux points, par exemple $R\alpha$ et $R\beta$ (figure 11C(B)), aient une relation mutuelle telle que la réaction de l'un renforce la réaction de l'autre, à en juger par l'effet sur la voie finale commune.

Il est manifeste qu'un tel renforcement — induction spinale immédiate — peut se produire de deux manières. Le schéma (figure 11C(B)) traite la voie finale commune comme si elle consistait en un seul neurone individuel. Le neurone unique du schéma en représente plusieurs milliers. Il se peut (I) que, lorsque le réflexe est excité à partir de $R\alpha$, seul un groupe particulier des neurones moteurs composant la voie finale commune soit mis en action, et de même un autre groupe particulier lorsque le réflexe est excité à partir de $R\beta$. Si les deux groupes de la voie finale commune sont des groupes distincts, l'explication du renforcement manifesté dans la réponse musculaire peut résider dans la sommation mécanique de contractions survenant dans deux champs séparés de tissu musculaire, la contraction de chacun étant trop faible pour causer par elle-même un mouvement perceptible sans l'autre. En d'autres termes, le renforcement ne tiendrait pas à ce que la réponse dans l'ensemble de neurones composant la voie finale commune (FC dans la figure 11C(B)) soit, neurone par neurone, plus intense sous la stimulation combinée de $R\alpha$ et $R\beta$ que sous la stimulation de l'un ou l'autre seul, mais le résultat proviendrait de ce que le nombre de neurones en action dans FC est simplement plus grand sous la stimulation des deux points cutanés que sous la stimulation d'un seul » (Sherrington, 1947, p. 121).

« La voie finale commune est donc un instrument passif entre les mains de certains groupes de voies réflexes. J'ai tenté de le représenter très simplement dans la figure 11B. Certains réflexes types y sont indiqués par des lignes représentant leurs voies. La voie finale commune (FC) retenue est le neurone moteur du vaste-crural du chien ou du chat. Les réflexes qui agissent comme "réflexes alliés" sur FC sont représentés comme ayant leurs terminaisons réunies à proximité de la voie finale commune. Les réflexes à effet excitateur (signe +) sont rassemblés à gauche, ceux à effet inhibiteur (signe -) à droite. Des paires de réflexes formées par les deux réflexes que deux points récepteurs symétriques, l'un à droite et l'un à gauche, produisent à l'égard de la voie finale commune, un seul des deux est représenté, afin de simplifier le schéma. Pour avoir une indication supplémentaire des réflexes agissant sur FC, il suffit d'ajouter aux réflexes indiqués dans le schéma pour FC un ensemble de réflexes semblables à ceux donnés dans le schéma pour FC I, car ils doivent être ajoutés si l'on tient compte des membres restants des paires réflexes droite et gauche provenant de diverses parties du corps. Il vaut la peine de noter que, dans bien des cas, l'effet terminal d'un réflexe spinal initié à partir d'un point de surface d'un côté est bilatéral et s'exerce sur des parties symétriques, mais qu'il est de nature opposée en ces deux parties : par exemple inhibition en l'une, excitation en l'autre. Ainsi, les réflexes initiés à partir de points se correspondant dans les deux moitiés du corps sont communément antagonistes. S désigne le récepteur du grattage, e et f les muscles extenseur et fléchisseur du genou, respectivement » (Sherrington, 1947, p. 151).

4. *La relation entre le cerveau et la voie finale commune* : « n'y a-t-il dans le corps aucun réflexe absolument neutre et indifférent à un autre ? Il y a pourtant des réflexes qui, chez le chien spinal, paraissent neutres et indifférents à l'égard du réflexe de grattage. Par exemple, un faible réflexe de la queue peut être obtenu sans interférence manifeste entre lui et le réflexe de grattage. Mais montrer que des réflexes peuvent être neutres l'un à l'égard de l'autre chez un chien spinal n'est pas la preuve qu'ils seront neutres chez l'animal dont le système nerveux est entier et non mutilé. C'est un trait cardinal de la construction du système nerveux des vertébrés supérieurs que les arcs réflexes indirects plus longs, rattachés comme circuits supplémentaires aux arcs directs plus courts, passent tous par le cerveau. Ces premiers étant intacts, le nombre de réflexes neutres l'un à l'égard de l'autre pourrait être moindre. En présence des arcs des grands récepteurs et du cerveau, il ne peut y avoir que peu de points récepteurs du corps dont les activités soient totalement indifférentes les unes aux autres. La corrélation des réflexes issus de points très éloignés est la contribution suprême du cerveau à l'intégration nerveuse de l'individu » (Sherrington, 1947, p. 148).

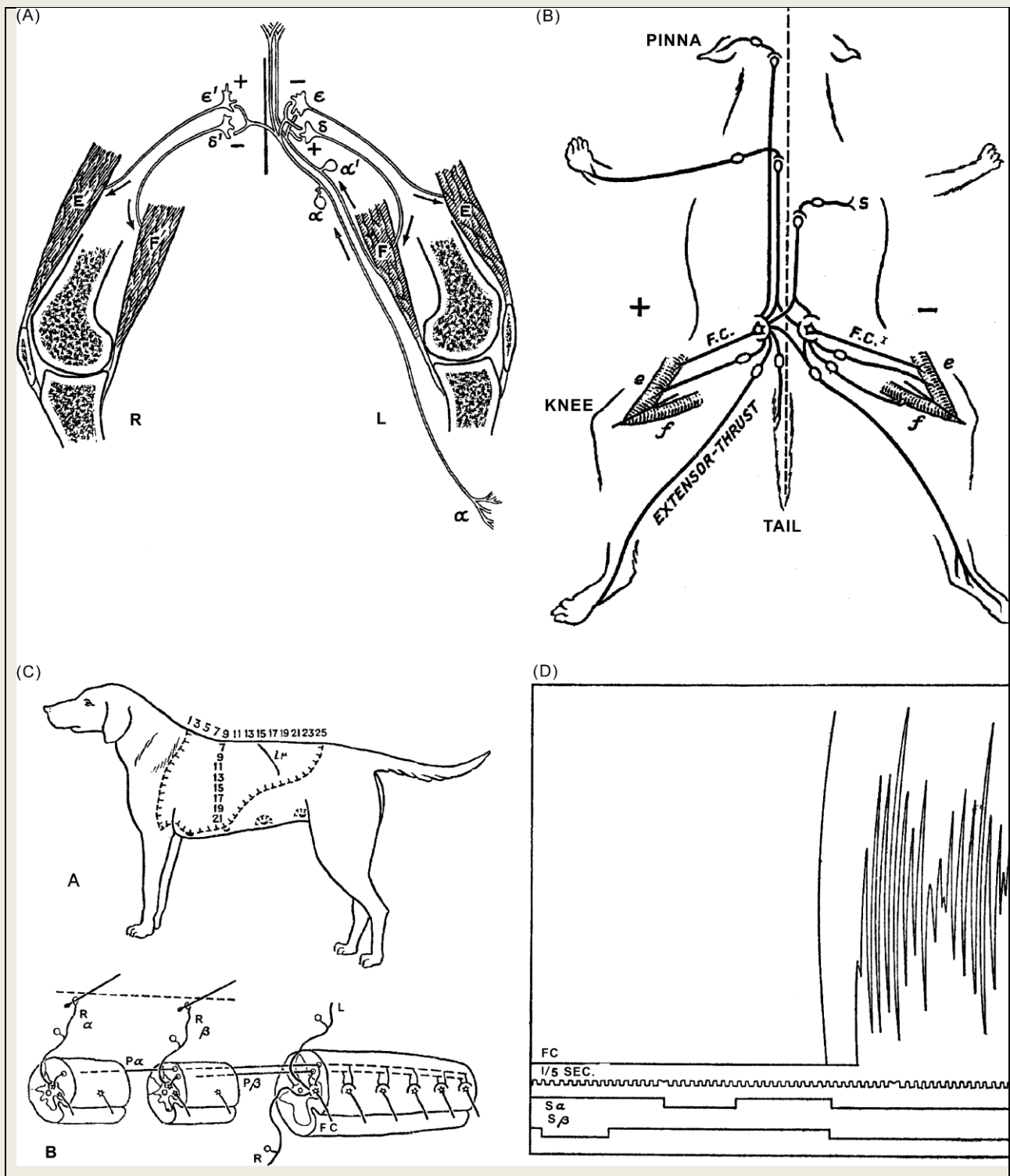


Figure 11 — Élaboration par Sherrington des principes de fonctionnement de la moelle épinière. (A) Schéma indiquant les connexions et les actions de deux cellules radiculaires spinales afférentes, α et αI , quant à leur influence réflexe sur les muscles extenseurs et fléchisseurs des deux genoux. α : cellule radiculaire afférente de la peau sous le genou; αI : cellule radiculaire afférente du muscle fléchisseur du genou, c'est-à-dire dans le nerf des ischio-jambiers ; ϵ et ϵI : neurones efférents vers les muscles extenseurs du genou, gauche et droit ; δ et δI : neurones efférents vers les muscles fléchisseurs ; E et $E I$: muscles extenseurs ; F et $F I$: muscles fléchisseurs. Les « *schalt-zellen* » (V. Manokow) probables entre les cellules radiculaires afférentes et efférentes sont omises pour simplifier. Le signe + indique qu'à la synapse qu'il marque la fibre afférente α (et αI) excite le neurone moteur jusqu'à la décharge, tandis que le signe - indique qu'à la synapse qu'il marque la fibre afférente α (et αI) inhibe l'activité de décharge des neurones moteurs. L'effet de la strychnine et de la toxine tétanique est de convertir le signe moins en signe plus (d'après la figure 37 de Sherrington, 1947). (B) « La voie finale commune est donc un instrument passif entre les mains de certains groupes de voies réflexes. J'ai tenté de le représenter très simplement dans la figure. Certains réflexes types y sont indiqués par des lignes représentant leurs voies. La voie finale commune (FC) retenue est le neurone moteur du vaste-crural du chien ou du chat. Les réflexes qui agissent comme "réflexes alliés" sur FC sont représentés comme ayant leurs terminaisons réunies à proximité de la voie finale commune. Les réflexes à effet excitateur (signe +) sont rassemblés à gauche, ceux à effet inhibiteur (signe -) à droite. Des paires de réflexes formées par les deux réflexes que deux points récepteurs symétriques, l'un à droite et l'un à gauche, produisent à l'égard de la voie finale commune, un seul est représenté, afin de simplifier le schéma. Pour avoir une indication supplémentaire des réflexes agissant sur FC, il suffit d'ajouter aux réflexes indiqués dans le schéma pour FC un ensemble de réflexes semblables à ceux donnés dans le schéma pour FC I, car ils doivent être ajoutés si l'on tient compte des membres restants des paires réflexes droite et gauche provenant de diverses parties du corps. Il vaut la peine de noter que, dans bien des cas, l'effet terminal d'un réflexe spinal initié à partir d'un point de surface d'un côté est bilatéral et s'exerce sur des parties symétriques, mais qu'il est de nature opposée en ces deux parties : par exemple inhibition en l'une, excitation en l'autre. Ainsi, les réflexes initiés à partir de points se correspondant dans les deux moitiés du corps sont communément antagonistes. S désigne le récepteur du grattage, e et f les muscles extenseur et fléchisseur du genou, respectivement » (d'après la figure 44 de Sherrington, 1947). (C) Image classique par Sherrington des aires du réflexe de grattage chez le chien : A montre le « champ récepteur », tel que révélé après section cervicale basse, aire cutanée dorsale en forme de selle d'où le réflexe de grattage du membre postérieur gauche peut être évoqué. *lr* marque la position de la dernière côte ; B montre un schéma des arcs spinaux impliqués ; L : voie nerveuse réceptrice ou afférente du pied gauche ; R : voie nerveuse réceptrice du pied opposé ; $R\alpha$, $R\beta$: voies nerveuses réceptrices des poils de la peau dorsale du côté gauche ; FC : la voie finale commune, en l'occurrence le neurone moteur vers un muscle fléchisseur de la hanche ; $P\alpha$, $P\beta$: neurones propriospinaux (d'après la figure 39 de Sherrington, 1947). (D) Enregistrements de haut en bas (à lire de gauche à droite) : FC, courbe myographique du muscle fléchisseur de la hanche (réflexe de grattage). L'arc vertical (précédant la réponse) coïncide avec la descente des lignes de signal ($S\alpha$, $S\beta$). Temps en 1/5 s. Ligne de signal $S\alpha$: chaque descente de la ligne marque la période de stimulation de la peau appartenant à l'arc $R\alpha$ (voir (C)) de la peau de l'épaule. L'intensité du stimulus est réglée pour être sous-minimale, de sorte qu'aucune réponse réflexe n'est obtenue dans FC. Ligne de signal $S\beta$: chaque descente de la ligne marque la période de stimulation, également sous-minimale, d'un point de la peau de l'épaule situé à 8 cm de $R\alpha$. Bien que les deux stimuli appliqués séparément soient chacun incapables d'évoquer le réflexe, appliqués simultanément ils l'évoquent rapidement. Les deux arcs $R\alpha$ et $R\beta$ se renforcent donc mutuellement dans leur action sur la voie finale commune FC (effet de sommation, induction spinale immédiate) (d'après la figure 38 de Sherrington, 1947).

6.2. Sherrington : la cartographie somatotopique du cortex moteur

Bien que Ferrier eût, en 1886, localisé le premier le cortex moteur des primates comme une aire distincte (figure 10D), ce sont Sherrington et Grünbaum qui, en 1902, donnèrent les premiers une description détaillée de l'étendue spatiale de cette aire sur le cortex des primates. Ils notaient : « l'aire "motrice" ne s'étend en aucun point en arrière du *sulcus centralis*. De faibles réactions peuvent occasionnellement, dans certaines circonstances, être provoquées par une faradisation forte en arrière du *sulcus centralis*, mais elles sont équivoques et apparaissent dans des conditions qui excluent qu'on les accepte comme équivalentes aux réactions de l'aire motrice ». » Ce faisant, Sherrington et Grünbaum distinguèrent clairement pour la première fois l'aire motrice de l'aire située « en arrière du *sulcus centralis* », que nous connaissons aujourd'hui comme somatosensorielle (figure 12A). Dans ce travail, ils identifièrent aussi ce que nous appelons aujourd'hui « les champs oculomoteurs frontaux » : « nos observations indiquent que la région frontale, donnant une déviation conjuguée des globes oculaires, présente des différences de réaction si marquées par rapport à l'aire "motrice" de la région rolandique que nous hésitons à l'inclure dans le cortex dit "moteur" ; il paraît nécessaire de la distinguer dans une catégorie physiologique séparée. Spatialement, elle est entièrement séparée de l'aire "motrice" rolandique par un champ de cortex "inexcitable" » (Grünbaum et Sherrington, 1902 ; figure 12A). Leur méthode de stimulation du cortex par faradisation unipolaire (courant alternatif) permettait une localisation bien plus fine que ce qui avait été possible avec les électrodes bipolaires employées jusqu'alors. Comme ils le commentent : « dans l'aire "motrice", nous avons trouvé localisées, outre de très nombreuses actions, certains mouvements de l'oreille, de la narine, du palais, des mouvements de succion, de mastication, des cordes vocales, de la paroi thoracique, de la paroi abdominale, du plancher pelvien, de l'orifice anal et de l'orifice vaginal. » Cela les conduisit à la découverte de l'organisation somatotopique du cortex moteur : « nous trouvons que la disposition de la représentation des diverses régions de la musculature suit la séquence segmentaire de la série des nerfs crânio-spinaux dans une mesure très remarquable » (Grünbaum et Sherrington, 1902). Cet article classique, publié au début du XXe siècle, établit sans équivoque la conception d'un cortex moteur et, par conséquent, que différentes parties du cortex sont spécialisées pour différentes fonctions.

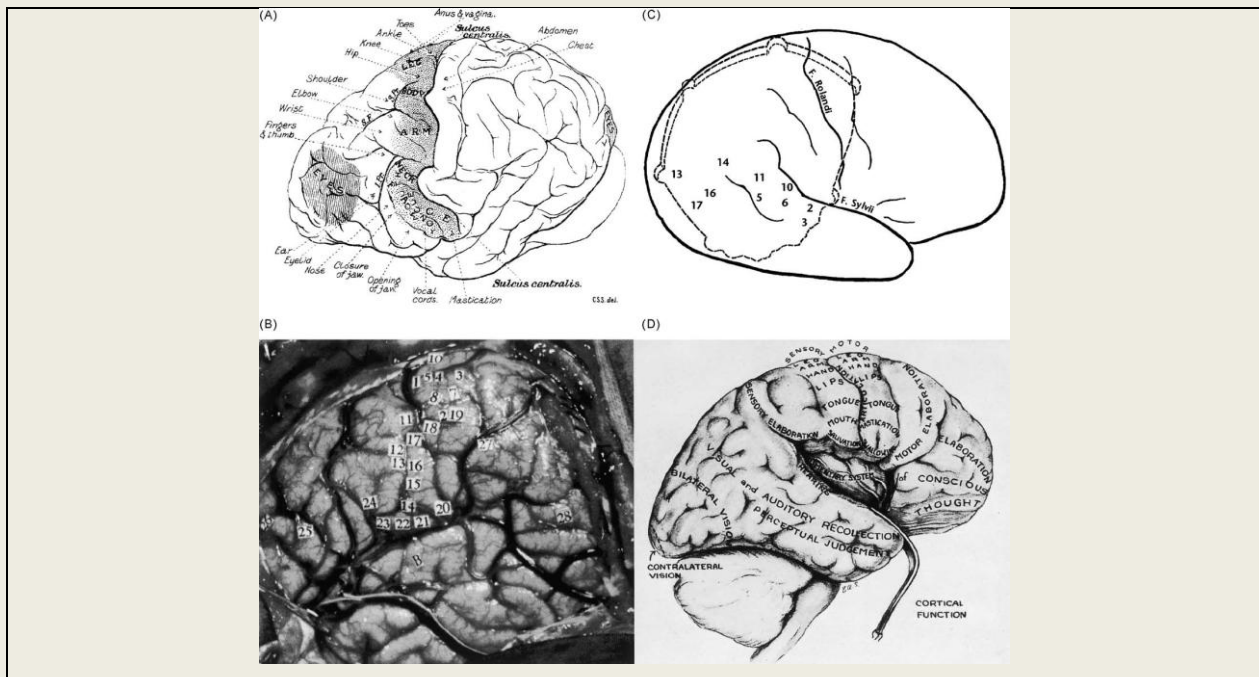


Figure 12 — Le cortex moteur et somatosensoriel chez l'homme et chez d'autres primates. (A) Cerveau d'un chimpanzé (*Troglodytes niger*). Hémisphère gauche vu de côté et par le haut afin d'obtenir autant que possible la configuration de l'aire du *sulcus centralis*. La figure comporte néanmoins un raccourci considérable au sommet et à la base du *sulcus centralis*. L'étendue de l'aire « motrice » sur la surface libre de l'hémisphère est indiquée par le pointillé noir, qui s'étend en arrière jusqu'au *sulcus centralis*. Une grande partie de l'aire « motrice » est cachée dans les sillons. Les noms imprimés en grands caractères, en noir renforcé, sur l'aire pointillée indiquent les principales régions de l'aire « motrice » ; les noms imprimés en petits caractères, à l'extérieur du cerveau, indiquent largement, par leurs lignes de renvoi, la topographie relative de quelques-unes des principales subdivisions des régions de l'aire « motrice ». Mais il existe un large chevauchement des aires et de leurs subdivisions que le schéma ne tente pas d'indiquer. Les régions ombrées, marquées « yeux », indiquent respectivement, dans les régions frontale et occipitale, les portions de cortex qui, sous faradisation, donnent des mouvements conjugués des globes oculaires. Il est cependant douteux que ces réactions ressemblent suffisamment à celles de l'aire « motrice » pour être incluses avec elles. Elles sont donc marquées par des hachures verticales au lieu du pointillé de l'aire « motrice ». S.F. = sillon frontal supérieur ; S.Pr. = sillon précentral supérieur ; I.Pr. = sillon précentral inférieur (d'après la planche 4 de Grünbaum et Sherrington, 1902). (B) Effets de la stimulation électrique du cerveau d'un homme. La dure-mère a été rabattue pour exposer le cortex. Le lobe temporal gauche est visible sous la scissure de Sylvius. Les étiquettes numérotées déposées sur la surface du cortex indiquent les points de réponse positive à la stimulation électrique. Quelques-unes des réponses du patient durant l'opération sont les suivantes (d'après la figure VII-3 de Penfield et Roberts, 1959). Circonvolution postcentrale — 1 : picotement du pouce droit et léger mouvement ; 19 : sensation dans la lèvre inférieure, à l'extérieur ; 17 : sensation dans la lèvre supérieure droite, à l'intérieur ; 16 : picotement du côté droit de la langue, à la pointe ; 14 : sensation dans « l'articulation de la mâchoire et dans la lèvre inférieure, à l'intérieur ». Circonvolution précentrale — 11 : sensation dans la gorge qui a arrêté ma parole ; 12 : tremblement de la mâchoire « de côté » ; 13 : traction de la mâchoire vers la droite. (C) Autres expériences sur les effets de la stimulation du cerveau humain. Le trait discontinu indique l'exposition de la craniotomie. Les réponses à la stimulation (stimulateur à thyatron) du cortex d'une femme furent les suivantes : points 13 et 17 — étoiles colorées controlatérales (ces points se situent sur le cortex visuel (occipital)). Points 14 et 16 — hallucinations visuelles complexes, semblables à l'aura de ses crises. En des points proches de 14 et 16, la stimulation eut l'effet suivant : elle fixa soudain le regard puis s'écria : « Oh ! Je vois quelque chose venir sur moi ! Ne les laissez pas venir sur moi ! » Elle demeura le regard fixe et effrayée pendant trente secondes, bien que la stimulation eût été de durée bien plus brève. Points 11, 5, 10, 6, 2 et 3 — hallucinations auditives : elle entendait les voix de sa mère et de ses frères « criant » contre elle sur un ton accusateur, produisant terreur et larmes (d'après la figure 87 de Penfield et Rasmussen, 1968). (D) Fonctions du cortex humain. L'illustration sert de récapitulation des conclusions, certaines hypothétiques (par exemple les zones d'élaboration), d'autres fermement établies. La suggestion selon laquelle la portion antérieure du cortex occipital est en relation avec les deux champs visuels plutôt qu'avec un seul est tirée des résultats de la stimulation (d'après la figure 110 de Penfield et Rasmussen, 1968).

7. La relation entre le cortex et l'esprit : Sherrington, ses contemporains et ses élèves

Nous allons maintenant considérer la manière dont Sherrington, ainsi que ses contemporains et ses élèves, sur lesquels il exerça une influence profonde, envisagèrent le problème de la relation entre l'esprit et le cortex. Comme le propos de cet essai a été de retracer l'histoire de l'action intégrative du système nerveux jusqu'à l'époque de Sherrington, nous ne nous attarderons pas ici sur les contributions de ses élèves à cette histoire. Cet essai ne serait toutefois pas complet sans une description de la manière dont, dans la première moitié du XXe siècle, les problèmes qui avaient assailli la compréhension de l'action intégrative de la moelle épinière dans les siècles antérieurs furent affrontés par Sherrington et ses collègues lorsqu'ils en vinrent à leur tour à considérer l'action intégrative du cortex et l'esprit.

7.1. Sherrington

Comme nous l'avons vu, ce sont les recherches brillantes de Sherrington qui révélèrent enfin la vraie nature de la moelle épinière comme centre réflexe, ainsi que le rôle du cortex dans la genèse des réflexes. Il clarifia aussi la belle spécificité de la localisation des fonctions au sein du cortex moteur et somatosensoriel. Cependant, bien que la notion d'« âme spinale » ne figurât plus en neurophysiologie, la question de savoir s'il existait une « âme corticale » restait ouverte. Ou, pour le dire plus clairement, la question de la relation entre l'esprit et le cortex demeurait profondément déroutante. Sherrington aborda cette question, s'y attaquant selon sa méthode habituelle en la considérant d'abord dans un cadre historique, à travers l'œuvre de Jean Fernel et les commencements de la conception de la physiologie et de la neurophysiologie. Plus tard, il reprit longuement le problème dans *Man on his Nature*, ses conférences Gifford de 1937/1938.

Sherrington étudia Fernel avec soin et lut abondamment les œuvres des philosophes, d'Aristote à ses successeurs. Cependant, comme nous le verrons, sa maîtrise des problèmes philosophiques et sa compréhension des différences entre problèmes scientifiques et problèmes philosophiques étaient mal assurées. Malgré sa connaissance du *De Anima* d'Aristote, il ne sut voir la profondeur et la fécondité de la conception aristotélicienne de la *psyché* ni sa portée sur les questions essentiellement conceptuelles qui le tourmentaient. Il notait « l'entière assurance » d'Aristote « que le corps et sa pensée ne sont qu'une seule existence », et que « l'« unité » du corps vivant et de son esprit ensemble semble sous-tendre toute la description (aristotélicienne) comme une donnée de celle-ci » (MN 189). Néanmoins, Sherrington n'approfondit pas comme il convenait la doctrine philosophique aristotélicienne. Il se dirigea plutôt vers une conception dualiste cartésienne de la relation entre l'esprit et le corps, rencontrant sans surprise les mêmes problèmes insolubles que Descartes. Employant le terme « énergie » pour désigner à la fois la matière et l'énergie, Sherrington soutenait que « l'évolution nous a traités... comme composés d'« énergie » et de « psyché », et a traité en nous chacune de ces deux composantes avec l'autre. Les deux composantes sont, dans notre analyse, un système énergétique et un système mental conjoints en un seul individu bivalent. »²¹ « L'énergie » (ou la matière) et l'esprit sont, pensait-il, « des phénomènes de deux catégories » (MN 251).

« L'énergie », selon lui, est perceptible, localisable dans l'espace et le temps, soumise aux lois de la physique et de la chimie. L'esprit, en revanche, est « invisible », « intangible », sans « confirmation sensuelle (sensorielle) » (MN 256). Parfois Sherrington déclare que l'esprit est « inétendu »²² ; ailleurs il déclare que, puisque l'esprit a une localisation, il lui est inconcevable qu'il puisse manquer de grandeur ou être sans étendue. « Acceptant que l'esprit fini ait un "où" et que ce "où" soit dans le cerveau, nous constatons que le système énergétique auquel nous corrélons l'esprit a bien entendu de l'étendue et des parties... Différents "où" dans le cerveau se corrélaient à différentes actions mentales... Nous devons accepter que l'esprit fini est dans l'espace étendu » (MN 249 sq.). D'un autre côté, il remarque, plus judicieusement qu'il ne s'en rendait manifestement compte, que l'esprit n'est pas « une chose » (MN 256). Il concevait l'esprit comme l'agent de la pensée, la source du désir, de l'ardeur, de la vérité, de l'amour, de la connaissance, des valeurs — de tout, comme il le disait, « ce qui compte dans la vie » (MN 256). C'est, écrivait-il, « le "Je" conscient ».²³ Mais c'est là une méprise. L'esprit n'est pas plus localisé dans la tête ou le cerveau que ne l'est la capacité de marcher ou de parler. Il n'est ni étendu ni un point inétendu, pas plus que la capacité de marquer un but n'est étendue ou un point inétendu. L'esprit n'est pas « le "Je" conscient », puisqu'il n'existe pas de chose telle qu'« un Je », pas plus qu'il n'existe de chose telle qu'« un tu » ou « un il ». Je ne suis pas mon esprit — j'ai un esprit, non comme j'ai une voiture ni même comme j'ai une tête ou un cerveau, mais plutôt comme j'ai la vue ou la capacité de penser.

La manière dont nous devons concevoir les relations conceptuelles entre l'esprit, le corps (et le cerveau) et la personne est un problème philosophique profond, dont nous avons esquissé le caractère de la solution. Sherrington était extrêmement peu clair sur ce point, ne mesurant pas pleinement qu'il ne s'agissait nullement d'une question empirique, mais d'une question purement conceptuelle. Parfois il semble accepter l'idée erronée que l'esprit a un corps²⁴, alors même que, assurément, ce ne sont pas les esprits qui « ont des corps », ce sont les êtres humains.²⁵ À d'autres moments, il semble aller jusqu'à prétendre que le corps (ou du moins des parties du corps) a (ou ont) un esprit : une partie du corps qui est sensible n'a « d'esprit que prêté, sous la forme d'une sensation par procuration » (MN 187). Mais c'est là confusion. Que ferait un corps d'un esprit ? Ce sont les personnes qui ont des esprits, comme, de fait, elles ont des corps. « Ce qu'il y a de corps qui sent, ses sensations lui sont faites » par le cerveau, soutenait Sherrington, et de même « la pensée du corps semble lui être faite, à savoir dans le cerveau » (MN 187), présumément par l'esprit. Ici encore il était confus, car le cerveau ne « fait » pas de sensations — il n'existe pas de chose telle que « faire » des sensations. Mais nous avons des sensations en diverses parties de notre corps sensible (des parties qui font mal, qui élancent, qui démangent, etc.) — et nous n'aurions aucune sensation sans le fonctionnement normal du cerveau et du système nerveux. De même, le corps n'a aucune pensée à faire — il n'existe pas de chose telle que la pensée de son corps. Ce sont les personnes qui pensent, et leur pensée ne leur est pas faite par leur cerveau : elles doivent penser elles-mêmes. Il n'existe pas de chose telle que le cerveau pensant quoi que ce soit — bien que, bien entendu, les êtres humains ne pourraient penser sans le fonctionnement normal de leur cerveau. Cela n'implique certes pas que l'on pense avec son cerveau, au sens où l'on marche avec ses jambes ou l'on voit avec ses yeux.

Étant donné ce dualisme confus, la question de la relation entre les deux entités ne peut manquer de se poser. Sherrington affirmait que personne ne doute qu'il existe, comme il disait, « une liaison » entre le cerveau et l'esprit. Mais « le "comment" de cette liaison, nous devons penser qu'il demeure, pour la science comme pour la philosophie, une énigme qui presse d'être déchiffrée » (MN 190). « Dans tous les

types d'organisme où le physique et le psychique coexistent, chacun des deux n'atteint ses fins qu'en raison d'un contact utile entre eux. Et cette liaison peut être tenue pour l'intégration finale et suprême qui achève l'individu. Mais le problème de savoir comment la liaison s'effectue demeure irrésolu ; il en reste là où Aristote le laissa il y a plus de 2000 ans. Il y a cependant une inconséquence particulière que nous pouvons relever comme marquant celle-ci et bien d'autres théories psychologiques. Elles placent l'âme dans le corps et l'attachent au corps sans chercher en outre à déterminer la raison pour laquelle, ou la condition du corps sous laquelle un tel attachement est produit. Cela semblerait pourtant être une vraie question » (Sherrington, 1947, p. xxiii).

Il est curieux de voir Sherrington écrire cela, puisqu'il savait que la question de savoir comment l'esprit peut interagir avec le corps ne peut se poser pour Aristote. Dans le cadre de la pensée aristotélicienne, comme nous l'avons vu (section 1), la question même est aussi dénuée de sens que la question « comment la forme de la table peut-elle interagir avec le bois de la table ? ». Aristote ne laissa manifestement pas cela comme un problème au sein de sa philosophie. Le problème surgit dans le cadre de la philosophie dualiste de Platon, réfutée par Aristote, mais qui n'en nourrit pas moins le néoplatonisme et, par l'intermédiaire de saint Augustin, en vint à dominer la pensée chrétienne. Certes, Thomas d'Aquin adopta la psychologie aristotélicienne et s'efforça, avec une cohérence discutable, de l'adapter à la théologie chrétienne (les réflexions de Fernel sont bien le produit de l'aristotélisme de la fin du Moyen Âge). Mais le dualisme platonicien demeura la conception la plus naturelle pour le christianisme populaire, et il nourrit la forme renaissante du néoplatonisme. La relation entre l'esprit et le corps est hautement problématique pour toute forme de dualisme et, avec la domination de Descartes au XVII^e siècle et le déclin corrélatif de l'influence de la philosophie aristotélicienne, le problème de l'interaction revint à l'ordre du jour et y est demeuré depuis.

Sherrington ne contribua en rien à sa solution. Il notait que la science était impuissante à résoudre le problème. « La vie... s'est résolue en un complexe de facteurs matériels ; toute la vie, sauf un facteur. Là, la science s'arrêta et resta les yeux fixes, comme devant un résidu inattendu subsistant après que ses solvants eurent dissous tout le reste. Le savoir, considérant son monde, était parvenu péniblement et non sans quelques désillusions à deux concepts : l'un, celui d'énergie, qui suffisait à rendre compte de tout ce que le savoir connaissait, sauf l'esprit. Mais entre l'énergie et l'esprit, la science ne trouva aucun "comment" de l'échange... Pour l'entendement de l'homme, le monde demeura obstinément double » (MN 200). La vie et les processus de la vie, observait Sherrington, étaient explicables par la physique et la chimie, mais « la pensée échappe et demeure réfractaire à la science de la nature. En fait, la science de la nature la répudie comme quelque chose qui échappe à son domaine » (MN 229). Cela est bien entendu inexact. Car les psychologues peuvent étudier la pensée et l'étudient effectivement — laquelle n'échappe en aucun sens à leur domaine. Mais il est évident que ce que Sherrington voulait dire, c'est que la pensée et les pensées ne sont pas réductibles à la physique et à la chimie. « Pour ma part », écrivait-il, « le peu que je connais du comment de l'un (c'est-à-dire du cerveau) ne commence même pas, personnellement parlant, à m'aider vers le comment de l'autre (c'est-à-dire de l'esprit). Les deux, quoi que je fasse, demeurent obstinément séparés. Ils me semblent disparates, non mutuellement convertibles, intraduisibles l'un dans l'autre » (MN 247). Sur la question de la réductibilité stricte, en tout cas, il a tout à fait raison.

La conception que Sherrington se faisait de l'interaction entre l'esprit et le corps était cartésienne de part en part (quoique sans l'adhésion au rôle interactionniste de la glande pinéale). « Je soutiendrais que

nous devons accepter la corrélation et la considérer comme une interaction : corps → esprit. “Macrocosme” est un terme aux connotations peut-être trop médiévales pour être employé ici : en le remplaçant par “entourage”, nous obtenons entourage ↔ corps ↔ esprit. L’énergie du soleil fait partie du cycle énergétique fermé. Quelle prise peut-elle avoir sur l’esprit ? Pourtant, par ma rétine et mon cerveau, elle est capable d’agir sur mon esprit. L’impossible théorique se produit. En somme, j’affirme qu’elle agit bien sur mon esprit. Réciproquement, mon “moi” pensant croit pouvoir plier mon bras. La physique me dit que mon bras ne peut être plié sans perturber le soleil. Mon esprit ne plie donc pas mon bras. S’il le fait, l’impossible théorique se produit. Je préfère penser que l’impossible théorique se produit bel et bien. Malgré la théorie, je tiens que mon esprit plie bien mon bras et qu’il perturbe le soleil » (MN 248). « L’interaction réversible entre le “Je” et le corps », concluait-il, « me semble une inférence valablement tirée des faits » (MN 250). C’est là une confusion profonde — car ce n’est pas « le “Je” » qui meut mon bras lorsque je meus mon bras, ni non plus mon esprit. C’est moi qui le fais — et je ne suis ni mon esprit, ni un « moi », un « ego » ou un « Je ». Je suis un être humain. Mais la manière dont il faut démêler entièrement les énigmes ici est une tâche philosophique pour une autre occasion.²⁶

Sherrington fut admirablement franc en avouant son embarras. Mais il ne perçut pas que la racine du trouble est une confusion conceptuelle, et non une ignorance empirique. Et il n’avait pas connaissance de la révolution philosophique qui se produisait à ce moment même à Cambridge et qui lui aurait permis de démêler ses confusions. Sa situation n’était pas sans rappeler celle de Descartes, 300 ans plus tôt. Écrivant dans sa vieillesse à la princesse Élisabeth de Bohême, qui lui demandait comment une âme pensante pouvait mouvoir les esprits animaux, le grand philosophe et savant avouait : « je puis dire en vérité que ce que Votre Altesse propose me semble la question qu’on a le plus le droit de me poser au vu de mes ouvrages publiés. »

7.2. Edgar Adrian

Edgar Douglas Adrian (1889–1977) fut un contemporain beaucoup plus jeune de Sherrington, avec qui il partagea le prix Nobel en 1932. Son travail est en un sens complémentaire de celui de Sherrington, en tant qu’il rend compte de l’activité électrique dans les fibres nerveuses motrices et sensorielles qui accompagne les actions réflexes et autres actions intégratives du système nerveux. Adrian montra qu’il n’existe qu’un seul type de potentiel d’action dans les fibres nerveuses, qu’elles soient motrices ou sensorielles. En outre, que la force de contraction et l’intensité de la sensation sont graduées en conséquence de différentes fréquences de décharge des potentiels d’action dans les nerfs, ainsi que de changements du nombre de fibres nerveuses qui déchargent. Il tourna plus tard son attention vers l’origine des oscillations électriques du cerveau et établit que le rythme de Berger provient de la partie occipitale du cortex.

La question « comment le cerveau est-il relié à l’esprit ? » ne déconcertait pas Adrian moins qu’elle n’en déconcertait d’autres. Mais, contrairement à Sherrington, il était peu enclin à spéculer sur la nature de l’esprit, ou sur la question de savoir comment les activités cérébrales se rapportent aux phénomènes mentaux. Ses réflexions sur de telles questions sont donc relativement rares et exprimées avec une prudence considérable. Il vaut néanmoins la peine de les passer brièvement en revue, car elles soulèvent des questions qui déroutent encore les neuroscientifiques. Bien qu’Adrian ne se soit pas engagé dans le dualisme cartésien, comme nous le verrons, des éléments cartésiens se glissent dans ses remarques prudentes et provisoires.

Dans sa conférence sur la conscience en 1965, Adrian observait que, en général, les savants de la nature préfèrent ne pas s'engager sur des questions telles que la relation entre l'esprit et la matière. Il admettait cependant qu'il est difficile aux physiologistes de maintenir un tel détachement olympien. Aucun neuroscientifique s'occupant d'étudier les organes des sens et le système nerveux central ne peut guère éviter les problèmes qui se sont toujours posés lorsqu'on tente de relier les événements et activités physiques du corps aux activités mentales. Le problème peut être posé de la manière la plus crue en réfléchissant au fait que l'on pourrait, selon Adrian, construire un être humain mécanique qui se comporterait exactement comme nous. Car la « machine de Turing universelle », observait-il spirituellement, peut « se mettre à n'importe quel problème », et une « machine-homme » pourrait être programmée pour faire tout ce que nous pouvons faire. Ce qui manquerait cependant, ce serait « nous-même, notre ego, le Je qui perçoit, pense et agit, la personne qui est consciente et a conscience de son identité et de son environnement ».²⁷

Nous sommes convaincus, remarquait Adrian, que nous avons une conscience immédiate de nous-mêmes, et que c'est là une chose qu'une machine ne pourrait copier.

Cette pensée est assurément cartésienne de part en part. Ce qui différencie l'homme de la nature animée mécanique est, selon Descartes, la conscience. Comme nous l'avons observé, Descartes assimilait la conscience à la conscience de soi. Car, comme nous l'avons vu, il soutenait que la pensée, attribut essentiel de l'esprit, se définit comme « tout ce dont nous avons conscience comme se produisant en nous, dans la mesure où nous en avons conscience ». On sait que Descartes soutenait que le fondement de toute connaissance était la conscience qu'a chacun de ses propres pensées, et donc sa connaissance indubitable de sa propre existence. À cet égard, Adrian suivait Descartes. Car, observait-il :

Je regardais autrefois le fossé entre l'esprit et la matière comme une croyance innée. Je suis tout à fait prêt aujourd'hui à admettre que je l'ai peut-être acquise à l'école ou plus tard. Mais je trouve plus difficile de considérer mon ego comme ayant un fondement de seconde main. Je suis bien plus certain que j'existe que je ne le suis de ce que l'esprit et la matière sont différents.

Hormis ceux qui sont insensés, « hors de leur esprit », on ne rencontre pas de gens qui ne croient pas à leur propre individualité, bien qu'il y en ait beaucoup qui ne croient pas à la séparation de l'esprit et de la matière. La croyance en sa propre existence semble dépendre très peu d'un enseignement délibéré.²⁸

De plus, poursuivait Adrian, « dans l'étude de l'ego humain, les introspections sont presque tout ce dont nous disposons pour nous guider ». Les « introspections », présume-t-on, nous révèlent les contenus sensoriels, perceptifs et émotionnels de la conscience. Cette conception est conforme à la vénérable tradition philosophique issue de Descartes et des empiristes britanniques. C'est une conception générale qui caractérise encore une grande part de la réflexion neuroscientifique sur ces questions, en particulier chez les neuroscientifiques qui pensent que les « qualia » sont la marque de la vie consciente — trait qui semble irréductiblement « mental ».

Adrian hésitait extrêmement à s'engager dans quelque doctrine ferme que ce soit concernant la nature de ce qu'il appelait « notre ego ». Il citait le neurologue Francis Schiller, qui affirmait en 1951 que la conscience est une « construction logique » et l'ego « une abréviation commode, un abrégé de la multiplicité des objets à partir desquels il est développé » — cela, avançait Adrian, « me semble une position raisonnable à laquelle être parvenu ».²⁹ Car, pensait-il, « le physiologiste n'est pas contraint de rejeter l'image démodée de lui-même comme individu conscient doté d'une volonté propre », puisque la

vue adoptée reconnaît une certaine validité tant à l'exposé introspectif qu'à l'exposé physiologique, tout en admettant que les deux sont incompatibles. Ce que cela implique, affirmait Adrian, c'est que, le temps venu, les deux exposés devront être réconciliés. Mais il serait, soutenait-il, absurde de supposer que l'exposé scientifique ne sera pas modifié.

7.3. John C. Eccles

Après des études de médecine à l'université de Melbourne, John C. Eccles (1903–1997) se rendit à Oxford en 1925 comme étudiant de troisième cycle pour travailler avec Sherrington, alors engagé dans des recherches avec Liddell sur les caractéristiques du réflexe myotatique (Liddell et Sherrington, 1924 ; Liddell et Sherrington, 1925) et avec Creed sur le réflexe de flexion (Creed et Sherrington, 1926). Le premier travail expérimental d'Eccles fut réalisé avec Creed. Il portait sur le sujet destiné à dominer ses recherches pendant plus de quarante ans : le mécanisme de la transmission synaptique inhibitrice (Creed et Eccles, 1928). Après avoir achevé son D.Phil. en 1929, il rejoignit le groupe de recherche de Sherrington et développa une amélioration technique du myographe à torsion (Eccles et Sherrington, 1930a) en préparation d'une collaboration portant sur le réflexe de flexion et l'inhibition (Eccles et Sherrington, 1930b ; Eccles et Sherrington, 1931). Ces expériences devaient voir la dernière floraison du génie scientifique de Sherrington, à l'âge de 75 ans. Le travail sur le réflexe spinal de flexion homolatéral initia Eccles à la technique consistant à stimuler d'abord par une volée conditionnante juste liminaire, puis, à des intervalles ultérieurs, par une volée test, afin de dégager le décours temporel des états centraux excitateur et inhibiteur (Eccles et Sherrington, 1930a). Cette approche, appliquée au mécanisme de la transmission dans la moelle épinière, donna une mesure très précise du décours temporel des états centraux excitateur et inhibiteur ou, comme nous le savons aujourd'hui, des potentiels postsynaptiques excitateur et inhibiteur. Cela fut montré par Eccles et ses collègues une vingtaine d'années plus tard, lorsqu'ils réalisèrent les premiers enregistrements intracellulaires de potentiels postsynaptiques dans les motoneurons (Brock et al., 1952). Des études ultérieures de la transmission synaptique inhibitrice au moyen d'électrodes intracellulaires furent menées par Eccles et ses collègues à des niveaux successivement plus élevés du système nerveux central. Elles fournirent une micro-anatomie fonctionnelle des connexions synaptiques que l'on trouve dans le cervelet (Eccles et al., 1966), le thalamus (Eccles, 1969) et l'hippocampe (Andersen et al., 1963). Eccles acheva ainsi le programme de recherche décrit par Sherrington dans *The Integrative Action of the Nervous System* un demi-siècle plus tôt.

Eccles était entré dans le champ des neurosciences à la suite d'une expérience inspirante qu'il avait vécue à dix-huit ans, qui changea sa vie et suscita un intérêt intense pour le problème esprit-cerveau.³⁰ Dans les années 1970, manifestement stimulé par les travaux menés par R.W. Sperry et ses collaborateurs dans les années 1960 sur les résultats de l'hémisphérectomie, il revint enfin à ces questions philosophiques de sa jeunesse, d'abord dans *The Self and Its Brain* (1977), livre qu'il écrivit avec le philosophe Karl R. Popper, puis dans ses conférences Gifford de 1977–1978, publiées en 1984 sous le titre *The Human Mystery*. Il ouvrit ses conférences Gifford par un bel hommage aux conférences Gifford de Sherrington quarante ans plus tôt. Eccles remarquait que le thème général de *Man on His Nature* avait été la défense d'une forme de dualisme — doctrine qui était, dans les années 1970, antipathique à la philosophie établie. C'était néanmoins une doctrine qu'Eccles admirait profondément et dont il croyait de surcroît qu'elle avait reçu une confirmation expérimentale par les travaux de Kornhuber sur le potentiel électrique engendré dans le cortex cérébral avant l'accomplissement d'une

action intentionnelle, et par les travaux de Sperry sur les patients au cerveau divisé. Il visait donc, dans ses propres conférences Gifford, à défendre la conception de Sherrington, à « définir plus crûment le problème esprit-cerveau »³¹ et à faire porter sur ce problème les découvertes les plus récentes des neurosciences.

Le cadre général des réflexions d'Eccles était fourni par la reprise, par Popper, d'une idée mal conçue du grand logicien et mathématicien du XIXe siècle Gottlob Frege.³²

Frege distinguait le « monde extérieur » perceptible des objets physiques, le « monde intérieur » privé des entités mentales, et un « troisième domaine » de pensées (propositions) imperceptibles aux sens mais néanmoins publiques et partageables. Popper fit de même, distinguant le Monde 1 des choses physiques, le Monde 2 des choses mentales et le Monde 3 des pensées, théorèmes, théories et autres abstractions. La conception est confuse, car bien que nous distinguions les objets matériels des états mentaux, et les uns comme les autres des propositions ou théorèmes, ce ne sont là des « mondes » en aucun sens que ce soit. De plus, ni les états mentaux ni les propositions ne sont les habitants d'un « monde » distinct. Il n'y a qu'un seul monde, qui est décrit en spécifiant tout ce qui est (contingemment) le cas. Nous parlons certes des états mentaux de gaieté ou de dépression des gens, ou du fait qu'ils ont mal aux dents. Mais cela n'implique pas que la gaieté, la dépression ou le mal de dents soient des entités mentales particulières existant dans un « monde intérieur ». Ces substantifs (« gaieté », « dépression », « mal de dents ») ne fournissent qu'une manière indirecte de parler de gens qui sont gais, déprimés, ou dont la dent fait mal — cela n'introduit aucune entité nouvelle, seulement de nouvelles manières de parler d'entités existantes (des gens et de la manière dont les choses sont pour eux). De même, nous parlons de propositions, de théorèmes et d'autres abstractions — mais cela aussi ne fait qu'apparemment introduire de nouvelles entités, et n'est en réalité qu'une manière commode de parler de ce qui est ou pourrait être dit, affirmé, prouvé, etc. Il n'est absolument nul besoin de succomber au platonisme et de faire surgir de nouvelles entités et de nouveaux mondes pour les habiter. Tout discours sur des expressions qui désigneraient des « entités abstraites » est une manière trompeuse de dire que des expressions qui ont l'air de désigner des entités concrètes ne le font nullement, mais remplissent des fonctions tout à fait différentes.

La doctrine popperienne des trois mondes impressionna Eccles, et il formula son dualisme dans ses termes. Le Monde 1 — le monde matériel du cosmos, déclarait-il, est constitué de simples choses matérielles et d'êtres qui jouissent d'états mentaux. Ces derniers, sous-ensemble des entités du Monde 1, il les désigne comme le « Monde 1M ». Il se trouve en interaction causale réciproque avec le Monde 2 au moyen de ce qu'il appelle « le cerveau de liaison » (HM 211). Les recherches menées par Kornhuber et ses collaborateurs sur les changements de potentiel électrique antérieurs à un mouvement volontaire avaient révélé que le potentiel de préparation (*readiness potential*) débutait jusqu'à 800 ms avant le début du potentiel d'action musculaire et conduisait à un potentiel plus net, la positivité prémotrice, débutant 80 à 90 ms avant le mouvement. Les patrons de décharge neuronale projettent finalement vers les cellules pyramidales appropriées du cortex moteur et les excitent synaptiquement jusqu'à la décharge, engendrant ainsi le potentiel moteur (une onde négative localisée) juste avant la décharge des cellules pyramidales motrices qui déclenche le mouvement. La question sur laquelle les recherches de Kornhuber semblaient jeter quelque lumière était : « comment le fait de vouloir un mouvement musculaire peut-il mettre en train des événements neuronaux qui conduisent à la décharge des cellules pyramidales du cortex moteur et ainsi à l'activation des voies neuronales qui mènent à la contraction

musculaire ? » (HM 214). Il est frappant qu'Eccles ait tenu ces découvertes pour la confirmation empirique d'une interaction esprit-cerveau du genre (mais en un autre lieu) de celle qu'avait envisagée Descartes. Il argumentait ainsi :

Que se passe-t-il dans mon cerveau au moment où l'action voulue est en cours d'exécution ? On peut présumer que, durant le potentiel de préparation, se développe une spécificité des décharges d'impulsions structurées dans les neurones, de sorte que sont finalement activées les cellules pyramidales des aires corticales motrices correctes pour produire le mouvement requis. Le potentiel de préparation peut être regardé comme le corrélât neuronal de l'intention volontaire. Le trait surprenant du potentiel de préparation est sa très large extension et son établissement graduel. Apparemment, au stade où l'on veut un mouvement, il y a une très large influence de l'esprit conscient de soi sur le patron de fonctionnement des modules. Finalement, cette immense activité neuronale est modelée et dirigée de manière à se concentrer sur les cellules pyramidales des zones appropriées du cortex moteur pour l'exécution du mouvement requis. La durée du potentiel de préparation indique que l'activité séquentielle d'un grand nombre de modules est impliquée dans le long temps d'incubation nécessaire à l'esprit conscient de soi pour évoquer les décharges des cellules pyramidales motrices... C'est le signe que l'action de l'esprit conscient de soi sur le cerveau n'est pas d'une force impérieuse. Nous pouvons la regarder comme plus tentative et plus subtile, et comme requérant du temps pour construire des patrons d'activité susceptibles d'être modifiés à mesure qu'ils se développent (HM 217).

Eccles concevait donc ce qu'il appelait « l'hypothèse dualiste-interactionniste » (HM 217) comme aidant à « résoudre et redéfinir le problème d'expliquer la longue durée du potentiel de préparation qui précède une action volontaire ».

Descartes, comme nous l'avons noté, concevait l'esprit comme opérant sur la glande pinéale pour engendrer les infimes fluctuations des esprits animaux (l'équivalent des neurotransmetteurs) dans le ventricule où il pensait la glande pinéale suspendue. Cela permettait, soutenait-il, aux actes de volonté de l'esprit d'affecter les mouvements des esprits animaux, lesquels sont ensuite transmis aux muscles. Mais la question de savoir comment une substance immatérielle pouvait effectivement interagir causalement avec un objet matériel tel que la glande pinéale pour produire les infimes mouvements appropriés restait totalement sans réponse. À peu près de la même manière, Eccles pensait que « l'esprit conscient de soi » interagit causalement avec les cellules pyramidales du cortex moteur, les amenant graduellement (plutôt qu'instantanément) à décharger. Mais la question de savoir comment une entité immatérielle telle que l'esprit peut interagir causalement avec des neurones restait tout aussi sans réponse.

Les deux penseurs se trompaient en concevant l'esprit comme une entité de quelque sorte que ce soit. S'ils avaient prêté attention à Aristote en pensant l'esprit non comme une entité mais comme un ensemble de pouvoirs ou de potentialités, ils auraient été bien plus près de la vérité et ne se seraient pas empêtrés dans d'insolubles problèmes d'interaction. Car il n'a aucun sens de demander comment nos capacités à faire les diverses choses que nous pouvons faire interagissent avec notre cerveau.

Les deux penseurs se trompaient en imaginant que les mouvements volontaires sont des mouvements produits ou causés par des actes de volonté antérieurs.³³ Car bien qu'il existe des choses telles que des actes de volonté, à savoir des actes accomplis avec un grand effort pour surmonter sa réticence ou son

aversion, ou des difficultés à agir dans des circonstances adverses, il est manifeste que la grande majorité de nos actions volontaires ordinaires n'implique aucun « acte de volonté » en ce sens.

L'idée que le mouvement volontaire est causé par un acte de vouloir antérieur est confuse. Si vouloir était un acte, il devrait lui-même être volontaire, car s'il ne l'était pas, le mouvement qu'il est censé causer ne serait pas volontaire non plus. Mais s'il est volontaire, il devrait être précédé d'un autre acte de vouloir « vouloir » — ce qui est absurde (puisque'il n'existe rien de tel que vouloir) et nous lance de surcroît dans une régression vicieuse. De plus, de tels actes intérieurs de vouloir sont de pures fictions. Il serait insensé de supposer que, par exemple, derrière chaque énonciation d'une phrase (dont chaque mot est volontairement prononcé) se cache une multitude d'actes de vouloir prononcer chaque mot. Nous n'avons conscience d'aucun processus intérieur de ce genre, et ce n'est pas par référence à de tels actes hypothétiques que nous déterminons, dans notre propre cas comme dans celui d'autrui, qu'un acte donné était volontaire.³⁴

Eccles était en outre confus quant à l'objet du prétendu acte de volonté, tour à tour caractérisé comme (i) un mouvement musculaire, (ii) une action ou (iii) un mouvement d'un membre. Il est certes possible d'avoir l'intention de mouvoir, par exemple de fléchir, un muscle — mais c'est là quelque chose que nous avons plutôt rarement l'intention de faire ; et bien que le mouvement des muscles soit impliqué dans tous nos actes physiques positifs (par opposition aux actes d'omission et aux actes mentaux), ce que nous avons l'intention de faire, et ce que nous accomplissons volontairement, ce sont des actions (lever le bras, écrire une lettre, dire quelque chose, prendre un livre, lire un livre, et ainsi de suite) et non les mouvements musculaires constitutifs de ces actions, dont nous sommes largement inconscients. Mais il est aisé de voir pourquoi un neuroscientifique attiré par le dualisme confond les objets de la volonté. Car selon la conception dualiste, l'esprit doit affecter causalement le cerveau, et les pouvoirs causaux des événements neuronaux du cerveau affectent causalement la contraction musculaire.

Cela soulève encore un autre problème insoluble pour le dualiste. « L'esprit conscient de soi » est censé influencer le patron de fonctionnement des modules, le modelant et le dirigeant graduellement de manière à le concentrer sur les cellules pyramidales des zones appropriées du cortex moteur pour l'exécution du mouvement voulu. Mais comment « l'esprit conscient de soi » sait-il sur quelles cellules pyramidales se concentrer, et comment sélectionne-t-il les zones appropriées du cortex moteur ? Car il lui faudrait un tel savoir pour exécuter de telles actions. Et ce n'est certainement pas un savoir dont l'esprit conscient de soi soit conscient. À ces questions il ne peut y avoir de réponse, pas plus que les théories idéo-motrices « innervationnistes » du mouvement volontaire au XIX^e siècle, prisées par d'éminents savants comme Helmholtz et Mach (et des psychologues comme Bain et Wundt), ne pouvaient répondre à la question de savoir comment l'esprit, outre qu'il aurait des images des sensations kinesthésiques censées accompagner les mouvements volontaires, dirige les courants d'énergie allant du cerveau vers les muscles appropriés (il devait y avoir des sentiments d'innervation appropriés — d'« impulsion » ou d'« énergie volitive », pensaient-ils — sans quoi l'esprit ne pourrait jamais dire quel courant d'énergie particulier, c'est-à-dire le courant vers tel muscle ou vers tel autre, était le bon à employer).

Un second ensemble de recherches empiriques encouragea Eccles dans sa défense du dualisme interactionniste. Les découvertes de Sperry concernant les capacités des patients au cerveau divisé

étaient frappantes. Il y voyait lui-même la confirmation d'une certaine forme d'interactionnisme esprit-cerveau :

Les phénomènes conscients sont conçus dans ce schéma comme interagissant avec les aspects physico-chimiques et physiologiques du processus cérébral et comme le gouvernant largement. Il est manifeste que cela fonctionne aussi dans l'autre sens, et ainsi une interaction mutuelle est conçue entre les propriétés physiologiques et les propriétés mentales. Même ainsi, la présente interprétation tendrait à restaurer l'esprit dans son ancienne position prestigieuse au-dessus de la matière, en ce sens que les phénomènes mentaux sont vus comme transcendant les phénomènes de la physiologie et de la biochimie.³⁵

Il n'est donc pas surprenant qu'Eccles ait pensé que le travail de Sperry avait des implications spectaculaires. « Ma thèse est », écrivait-il, « que le problème philosophique du cerveau et de l'esprit a été transformé par ces investigations des fonctions des hémisphères dominant et mineur séparés chez les sujets au cerveau divisé » (HM 222). La « découverte la plus remarquable », soutenait Eccles, était que toutes les activités neuronales de l'hémisphère droit « sont inconnues du sujet parlant, qui n'est en liaison qu'avec les activités neuronales de l'hémisphère gauche (dominant) ». Certes, l'hémisphère droit est « un cerveau très hautement développé », mais il « ne peut s'exprimer par le langage, et n'est donc pas capable de révéler quelque expérience de conscience que nous puissions reconnaître ».

La dominance de l'hémisphère gauche, soutenait-il, tient à ses capacités verbales et idéationnelles, et à « sa liaison avec la conscience de soi (Monde 2) » (HM 220). Car ce que montre le travail de Sperry, avançait Eccles, c'est « que seule une zone spécialisée des hémisphères cérébraux est en liaison avec l'esprit conscient de soi. Le terme *cerveau de liaison* désigne toutes les aires du cortex cérébral qui sont potentiellement capables d'être en liaison directe avec l'esprit conscient de soi ».³⁶

Descartes pensait que la glande pinéale était le point de contact de l'esprit et du cerveau, et que l'esprit appréhende ce qui est devant les yeux du corps en vertu des images qui viennent des deux yeux et s'unissent sur la glande pinéale. Eccles pensait que le cerveau de liaison était le point de contact avec l'esprit, où les influx nerveux issus des organes des sens sont, en un certain sens, rendus disponibles à l'esprit. Mais il y a une différence intéressante entre les deux doctrines. Descartes pensait que la glande pinéale elle-même, c'est-à-dire une partie du cerveau, remplit la tâche du *sensus communis* aristotélicien et scolastique, celle de synthétiser et d'unifier les données des sens séparés. À cet égard, sa pensée était plus actuelle que celle d'Eccles, puisque les neuroscientifiques contemporains pensent de même que le « problème de la liaison » est résolu par le cerveau (plutôt que par l'esprit).³⁷ Car les découvertes de Singer relatives aux décharges oscillatoires cohérentes dans des parties disparates du cerveau, concomitantes de l'expérience perceptive, suggèrent que la simultanéité de ces multiples activités neuronales et leurs connexions à d'autres aires du cortex sont des conditions nécessaires pour qu'un percevant ait le genre d'expérience perceptive unifiée que nous avons (Engel et al., 1997). Eccles, au contraire, défendait ce qu'il appelait « l'hypothèse dualiste forte » :

L'esprit conscient de soi est activement engagé dans une lecture de la multitude de modules actifs aux plus hauts niveaux du cerveau, à savoir dans les aires de liaison qui se trouvent en grande partie dans l'hémisphère cérébral dominant. L'esprit conscient de soi sélectionne parmi ces modules selon l'attention et, d'instant en instant, intègre sa sélection pour donner de l'unité même à l'expérience la plus fugitive. En outre, l'esprit conscient de soi agit sur ces modules, modifiant les patrons spatio-

temporels dynamiques des événements neuronaux. Ainsi, l'esprit conscient de soi exerce un rôle interprétatif et directeur supérieur sur les événements neuronaux tant à l'intérieur des modules qu'entre les modules.

Une composante clé de l'hypothèse est que l'unité de l'expérience consciente est fournie par l'esprit conscient de soi et non par la machinerie neuronale des aires de liaison du cortex cérébral. Jusqu'ici, il a été impossible d'élaborer une théorie neurophysiologique expliquant comment une diversité d'événements cérébraux en vient à être synthétisée de manière à donner une expérience consciente unifiée... Mon hypothèse générale regarde la machinerie neuronale comme un multiplexe de structures émettrices et réceptrices (modules). L'unité éprouvée ne vient pas d'une synthèse neurophysiologique, mais du caractère intégrateur proposé de l'esprit conscient de soi. Je conjecture qu'en premier lieu la raison d'être de l'esprit conscient de soi est de donner cette unité du soi dans toutes ses expériences et actions conscientes (HM 227 sq.).

Comment l'esprit s'engage-t-il dans cette activité de synthèse (ou de liaison) ? Eccles suggérait :

L'esprit parcourt l'ensemble du cerveau de liaison de manière sélective et unifiante. L'analogie est fournie par un projecteur. Une meilleure analogie serait peut-être un dispositif multiple de balayage et de sondage qui lit et sélectionne dans les immenses et divers patrons d'activité du cortex cérébral et intègre ces composantes sélectionnées, les organisant ainsi dans l'unité de l'expérience consciente... Je conjecture donc que l'esprit conscient de soi balaye les activités modulaires dans les aires de liaison du cortex cérébral... D'instant en instant, il sélectionne des modules selon ses intérêts — les phénomènes de l'attention — et intègre lui-même à partir de toute cette diversité pour donner l'expérience consciente unifiée (HM 229).

Les métaphores sont frappantes et trouvent des échos dans la théorie neuroscientifique actuelle.³⁸ Néanmoins, les découvertes de Sperry n'ont aucune des implications spectaculaires qu'Eccles leur imputait.

Premièrement, les phénomènes ont été mal décrits. Ce ne sont pas seulement les activités neuronales de l'hémisphère droit qui sont inconnues du sujet : toutes les activités du cerveau sont inconnues des sujets, qui, après tout, ne perçoivent pas leur propre cerveau (et, le pourraient-ils, n'ont pas de microscopes électroniques pour yeux). Il est vrai que l'hémisphère droit ne peut s'exprimer par le langage, pas plus que la jambe droite — parce qu'il n'existe rien de tel qu'une partie d'un être humain s'exprimant par le langage. Ce sont les êtres humains qui s'expriment (ou échouent à s'exprimer) par le langage. L'hémisphère gauche ne peut donc pas davantage « s'exprimer par le langage ». L'hémisphère droit n'est pas capable de « révéler quelque expérience de conscience » que nous puissions reconnaître, parce qu'il n'existe rien de tel qu'une partie subordonnée d'une personne qui serait consciente. Ce sont les êtres humains (et les autres animaux) qui sont conscients (ou inconscients), et conscients (ou non conscients) de diverses choses.³⁹ L'hémisphère gauche est tout aussi dépourvu de « toute expérience de conscience ». Enfin, l'hémisphère gauche n'a pas de « capacités verbales et idéationnelles », bien que les capacités verbales et idéationnelles des êtres humains normaux dépendent causalement du fonctionnement normal de l'hémisphère gauche.

Deuxièmement, l'esprit dit conscient de soi n'est en aucune manière une entité, mais une capacité des êtres humains qui ont maîtrisé un langage réflexif. Ils peuvent donc s'attribuer des expériences et réfléchir sur les expériences ainsi attribuées.⁴⁰ Mais « l'esprit conscient de soi » n'est pas le genre de

chose dont on puisse intelligiblement dire qu'elle est « en contact avec » le cerveau (encore moins avec quelque chose que l'on nommerait « le cerveau de liaison »).

Troisièmement, l'hypothèse principale d'Eccles est inintelligible. Si l'esprit conscient de soi était, « *per impossibile* », « activement engagé dans une lecture » d'aires de l'hémisphère dominant et « sélectionnait parmi ces modules selon l'attention », alors l'esprit conscient de soi devrait percevoir les modules neuronaux en question ou en avoir conscience (sinon comment pourrait-il « les lire » ?), et savoir lesquels sélectionner à ses fins (sinon les mauvais seraient constamment sélectionnés). Ou, pour dire les choses plus clairement, pour que quoi que ce soit de cette histoire ait un sens, les êtres humains devraient avoir conscience des structures et opérations neuronales en question et décider, d'instant en instant, lesquelles activer directement — et bien entendu en avoir la capacité. Or nous ne possédons ni ce savoir ni cette capacité.

Enfin, l'idée que la raison d'être de « l'esprit conscient de soi » soit d'engendrer l'unité du soi (ou, comme le diraient nos contemporains, de « résoudre le problème de la liaison ») est confuse. Car tout discours sur une personne, ou sur un être ayant un esprit, présuppose déjà l'unité de l'expérience et ne peut être invoqué pour l'expliquer.

Le dualisme d'Eccles était mal conçu. Les neuroscientifiques contemporains s'empressent de se dissocier de ses doctrines et d'écarter ses idées comme sottes. C'est une erreur. Eccles eut le courage d'affronter des problèmes difficiles et de pousser ses idées à leurs conclusions logiques. Qu'elles soient fausses est vrai, et l'on peut beaucoup apprendre des erreurs en question. C'est cependant un triste signe du peu que bien des neuroscientifiques ont appris des combats d'Eccles qu'ils croient apparemment que les problèmes auxquels le dualisme interactionniste d'Eccles était destiné à répondre peuvent être résolus en substituant le cerveau à l'« esprit conscient de soi » d'Eccles. Les problèmes relatifs à la manière dont l'esprit peut produire des mouvements des muscles et des membres par des actes de volonté ne sont pas résolus en supposant, comme le fait Libet, que c'est le cerveau qui décide quels muscles et quels membres mouvoir. Bien qu'il soit erroné de supposer que l'esprit est en liaison avec l'hémisphère gauche, il n'est pas moins mal conçu de supposer, comme le font Gazzaniga⁴¹ et Crick⁴², que les hémisphères du cerveau savent des choses, ont des croyances, pensent et devinent, entendent et voient. Car ce sont là des fonctions des êtres humains et des autres animaux, non des cerveaux ou des demi-cerveaux (qui permettent aux êtres humains d'exercer ces fonctions). Et, comme nous l'avons noté, s'il est confus de supposer que l'esprit balaye le cerveau, il est tout aussi confus de supposer que le cerveau se balaye lui-même pour engendrer la conscience ou la conscience de soi. Bref, les leçons que l'on peut tirer de l'échec d'Eccles restent en grande partie à tirer.

7.4. Wilder Penfield

Wilder Penfield (1891–1976) naquit à Spokane, dans l'État de Washington. Diplômé de Princeton en 1913, il obtint une bourse Rhodes pour Oxford et entra à l'École de physiologie pour y commencer ses études médicales sous l'influence inspirante de Sherrington. Il suivit l'intérêt de Sherrington pour l'histologie et en particulier pour la neuro-cytologie. Après avoir obtenu son B.A. de physiologie à Oxford, il se rendit à la Johns Hopkins Medical School, où il acheva son diplôme de médecine en 1918. Ses premières recherches portèrent sur les modifications de l'appareil de Golgi des neurones après section axonale. En 1924, Penfield commença à étudier les processus de cicatrisation des plaies chirurgicales du cerveau. Sur le conseil de Sherrington, il passa quelque temps à Madrid auprès de Pío del Río-Hortega,

apprenant à utiliser les méthodes histologiques de son brillant maître Ramón y Cajal. À cette fin, des pièces chirurgicales de cicatrices cérébrales furent recueillies chez des patients opérés pour épilepsie post-traumatique.

Penfield avait connaissance des études sur la localisation corticale dans le cerveau des primates que Sherrington avait menées et qui ont été décrites plus haut. En 1928, il se rendit à Breslau pour travailler avec Otfried Foerster et apprendre sa méthode de stimulation électrique douce du cortex chez les patients épileptiques, sous anesthésie locale, durant l'excision du tissu cicatriciel épileptogène. Au cours de ces interventions, il apprit la méthode d'opérer sous anesthésie locale, en utilisant la stimulation électrique pour identifier le cortex sensoriel et moteur afin de guider l'excision chirurgicale. Cette technique devait être employée avec un effet singulier par Penfield à Montréal où, en 1934, il fonda le célèbre Montreal Neurological Institute de l'université McGill, consacré à l'étude et au traitement chirurgical de l'épilepsie focale. Une telle stimulation permettait de localiser exactement la position du cortex sensori-moteur ou du cortex servant la parole, de sorte que ces aires vitales pouvaient être épargnées lors de l'excision chirurgicale. Dans certains cas, la stimulation pouvait activer le cortex épileptogène plus excitable et reproduire une partie du schéma habituel des crises du patient. Cela permettait au chirurgien d'identifier le site du foyer épileptique physiologiquement dérégulé. La maîtrise de ces procédures par Penfield fut ensuite résumée dans une série de monographies sur la chirurgie cérébrale de l'épilepsie.

Penfield nota en 1938 que la stimulation de certaines parties du cortex temporal chez les patients suscitait occasionnellement le rappel vif d'expériences antérieures. Il devint évident que près de la moitié des patients atteints d'épilepsie avaient des crises dont on pouvait montrer qu'elles prenaient naissance dans l'un ou l'autre lobe temporal. Ce travail sur l'épilepsie du lobe temporal conduisit à des observations très importantes concernant l'hippocampe et la fonction de mémoire, ainsi que la localisation du cortex qui la sert. En 1951, Penfield, avec Milner, montra que l'ablation d'un hippocampe sur la face médiale du lobe temporal entraînait un trouble sévère de la mémoire chez des patients dont on découvrit ensuite qu'ils présentaient une lésion de l'hippocampe du côté opposé. Ainsi, la perte bilatérale de la fonction de l'hippocampe conduisait à l'incapacité complète de ces patients à se souvenir de tout événement postopératoire. Cette perte de mémoire ne s'accompagnait d'aucune perte d'intelligence ni de capacité attentionnelle. Les analyses par Penfield de la stimulation électrique du cortex de 1132 patients conscients subissant une chirurgie cérébrale étendirent grandement notre connaissance de la localisation fonctionnelle, surtout en ce qui concerne la mémoire et cette capacité entre toutes humaine, la parole.

Dès ses années d'étudiant, Penfield avait éprouvé un « sentiment d'émerveillement et une profonde curiosité à l'égard de l'esprit ». Lorsqu'il passa de l'étude du cerveau animal à celle du cerveau humain, son « objectif planifié » était, écrivit-il plus tard, « d'en venir à comprendre les mécanismes du cerveau humain et de découvrir si, et peut-être comment, ces mécanismes rendent compte de ce que fait l'esprit ».⁴³ Étudiant auprès de Sherrington, il parvint à « la conviction que le cerveau était un pays inexploré où le mystère de l'esprit de l'homme pourrait un jour être expliqué ». Il connaissait bien entendu parfaitement les vues de Sherrington sur la relation de l'esprit et du cerveau. Dans le dernier paragraphe de l'avant-propos de son grand livre *The Integrative Action of the Nervous System* (1906), Sherrington avait remarqué « que notre être consiste en deux éléments fondamentaux n'offre, je suppose, aucune improbabilité intrinsèque plus grande que le fait qu'il reposerait sur un seul ». Penfield,

cependant, adoptait la vue selon laquelle le neuroscientifique doit s'efforcer d'expliquer le comportement des animaux, y compris le comportement humain, sur la seule base des mécanismes neuronaux. Ce n'est que si cela échouait, pensait-il, qu'il faudrait recourir à d'autres formes d'explication. Et tout au long de sa carrière de neurochirurgien, il conserva cet engagement méthodologique.

Vers la fin d'une longue vie consacrée à la neurochirurgie et à la neurologie, Penfield publia un petit volume intitulé *The Mystery of the Mind* (1975). C'était, écrivait-il, « le rapport final de mon expérience » — un aperçu de ce qu'il avait accompli au regard de son objectif de jeunesse. « La nature de l'esprit », avançait-il, « présente le problème fondamental, peut-être le plus difficile et le plus important de tous les problèmes » (MM, p. 85). Ce qu'il souhaitait enfin faire, écrivait-il dans la préface, c'était « considérer les faits tels qu'ils se présentent et poser la question : les mécanismes cérébraux rendent-ils compte de l'esprit ? L'esprit peut-il être expliqué par ce que l'on sait aujourd'hui du cerveau ? » (MM, p. 13). Se référant explicitement à la remarque de Sherrington citée plus haut, Penfield jugeait que « le temps est venu de considérer ses deux hypothèses, ses deux "improbabilités". Ou bien l'action cérébrale explique l'esprit, ou bien nous devons traiter de deux éléments » (MM, p. 4). Malgré son engagement méthodologique, Penfield se trouva porté vers une vue cartésienne assez semblable à celle de son grand maître. « Pour ma part », écrivait-il, « après des années d'efforts pour expliquer l'esprit sur la seule base de l'action cérébrale, je suis parvenu à la conclusion qu'il est plus simple (et bien plus facile d'être logique) d'adopter l'hypothèse que notre être consiste bien en deux éléments fondamentaux... Parce qu'il me semble certain qu'il sera toujours tout à fait impossible d'expliquer l'esprit sur la base de l'action neuronale au sein du cerveau, et parce qu'il me semble que l'esprit se développe et mûrit indépendamment tout au long de la vie d'un individu comme s'il était un élément continu, et parce qu'un ordinateur (ce qu'est le cerveau) doit être programmé et actionné par une instance capable de compréhension indépendante, je suis contraint de choisir la proposition selon laquelle notre être doit être expliqué sur la base de deux éléments fondamentaux. Cela, à mon sens, offre la plus grande chance de nous mener à la compréhension finale vers laquelle tant de savants intrépides tendent » (MM 80). Qu'est-ce qui le conduisit à cette conclusion ? Deux traits en particulier avaient impressionné Penfield. D'abord, étant donné sa spécialisation dans les cas d'épilepsie, il était sans surprise impressionné par les phénomènes d'automatisme épileptique. Ensuite, il était fortement frappé par les réponses obtenues des patients en réaction à la stimulation par électrode durant la chirurgie.

Un patient subissant une crise épileptique qui a induit un automatisme continuera souvent d'exécuter les tâches plus ou moins stéréotypées auxquelles il était occupé. Il sera cependant dans un état de fugue, c'est-à-dire qu'après récupération il ne se souviendra de rien de ce qu'il a fait durant la crise. Penfield interpréta l'automatisme comme montrant que la crise épileptique déconnectait l'esprit de ce qu'il appelait, à la suite de Hughlings Jackson⁴⁴, « le mécanisme le plus élevé du cerveau » (précurseur du « cerveau de liaison » d'Eccles).

Il tenait que le cerveau, durant la période d'automatisme, commande le comportement d'un « automate humain » conformément à une « programmation » antérieure par l'esprit. De même que la programmation d'un ordinateur vient « du dehors », de même la programmation du cerveau, qui est, selon Penfield, un ordinateur biologique, est effectuée par l'esprit via le mécanisme le plus élevé du cerveau. La finalité lui vient du dehors de ses propres mécanismes. La programmation à court terme sert

manifestement une fin utile, en rendant possible la poursuite automatique de tâches routinières, et cela se manifeste de manière visible et frappante durant les périodes de telles crises épileptiques.

Que ce mécanisme le plus élevé, le plus étroitement lié à l'esprit, soit une véritable unité fonctionnelle est prouvé par le fait que la décharge épileptique dans la substance grise qui fait partie de ses circuits interfère sélectivement avec son action. Durant l'interférence épileptique avec la fonction de cette substance grise... la conscience s'évanouit, et avec elle disparaissent la direction et la planification du comportement. C'est-à-dire que l'esprit cesse d'agir et se remet à agir avec le fonctionnement normal de ce mécanisme.

L'automate humain, qui remplace l'homme lorsque le mécanisme cérébral le plus élevé est inactivé, est une chose dépourvue de la capacité de prendre des décisions entièrement nouvelles. C'est une chose dépourvue de la capacité de former de nouvelles traces mnésiques et une chose dépourvue de cet attribut indéfinissable qu'est le sens de l'humour. L'automate est incapable de vibrer devant la beauté d'un coucher de soleil ou d'éprouver le contentement, le bonheur, l'amour, la compassion. Ceux-ci, comme toutes les formes de conscience, sont des fonctions de l'esprit. L'automate est une chose qui fait usage de réflexes et d'habiletés, innés et acquis, logés dans l'ordinateur (MM, p. 47).

Bien que Penfield n'ait avancé aucune hypothèse testable sur la manière dont cette interaction se produit, il affirmait que le mécanisme cérébral le plus élevé est pour ainsi dire l'exécutif de l'esprit. Il reçoit les directives de l'esprit et les transmet aux divers mécanismes du cerveau (MM 84). L'esprit dirige le cerveau en action. Il n'a pas de mémoire propre. Mais les contenus du flux de conscience sont enregistrés dans le cerveau (comme il paraît évident d'après le rappel involontaire de souvenirs depuis longtemps perdus lors de la stimulation corticale du cerveau durant les opérations). Ainsi, lorsque l'esprit a besoin de retrouver un souvenir, il ouvre en un éclair les dossiers de la remémoration dans le cerveau par l'intermédiaire du mécanisme cérébral le plus élevé (MM 49).

La réflexion sur certains des phénomènes consécutifs à la stimulation corticale durant les opérations conduisit Penfield à des conclusions semblables. Ainsi, par exemple, un patient dont le « cortex de la parole » était perturbé par une électrode manifesta de l'exaspération lorsqu'il ne put identifier l'image d'un papillon. À l'ablation de l'électrode, il dit : « maintenant je peux dire papillon. Je n'arrivais pas à trouver le mot "papillon", alors j'ai essayé de trouver le mot "phalène" ! » Il est intéressant de voir comment Penfield interpréta et expliqua cette altération temporaire des capacités identificatoires normales du patient.

Il est clair que, tandis que le mécanisme de la parole était temporairement bloqué, il pouvait percevoir la signification de l'image d'un papillon. Il fit un effort conscient pour « trouver » le mot correspondant. Puis, ne comprenant pas pourquoi il n'y parvenait pas, il se retourna une seconde fois vers le mécanisme interprétatif... et trouva un second concept qu'il jugea être la chose la plus proche d'un papillon.⁴⁵ Il dut alors le présenter au mécanisme de la parole, pour ne rencontrer qu'un nouveau vide (MM 52).

Selon Penfield, les concepts sont emmagasinés dans le mécanisme conceptuel de l'esprit situé dans le cerveau, d'où l'esprit sélectionne le concept dont il a besoin. Ce concept est ensuite présenté dans le flux de conscience et, si l'esprit approuve la sélection, le mécanisme cérébral le plus élevé transmet en un éclair ce concept non verbal au mécanisme de la parole, lequel, lorsqu'il fonctionne normalement, présentera à l'esprit le mot approprié au concept (MM 53).

Penfield fut tout aussi impressionné par le fait que, lorsque la stimulation neurale du cerveau causait un mouvement de la main, le patient répondait invariablement : « ce n'est pas moi qui ai fait cela. C'est vous. » Et de même, lorsque la stimulation corticale causait une vocalisation, le patient disait : « ce n'est pas moi qui ai fait ce bruit. Vous me l'avez tiré. » Il était frappant qu'aucune forme de stimulation électrique du cortex ne pût amener un patient à croire ou à décider (MM 77). Il n'est pas surprenant que Penfield en ait conclu que la croyance et la volition sont des fonctions de l'esprit.

L'esprit d'un homme, concluait Penfield, est la personne (MM 61). C'est l'esprit qui a conscience de ce qui se passe, qui raisonne et décide, et qui comprend (MM 75 sq.). La personne circule dans le monde (*sic*), dépendant toujours de son « ordinateur privé » (c'est-à-dire de son cerveau), qu'elle programme continuellement (MM 61). Le mécanisme cérébral le plus élevé est le lieu de rencontre de l'esprit et du cerveau, la frontière psychophysique (MM 53). L'esprit, en prenant des décisions, fait que le mécanisme cérébral le plus élevé envoie des messages neuronaux à d'autres mécanismes du cerveau, et les données emmagasinées dans le cerveau sont admises à la conscience. Comment l'interaction s'effectue-t-elle ? Ici, Penfield spéculait qu'il doit exister une seconde forme d'énergie (autre que l'énergie électrique employée par la fonction cérébrale la plus élevée pour innerver le système nerveux) qui soit disponible pour l'esprit. Celle-ci, conjecturait-il, doit être rendue disponible à l'esprit durant ses heures de veille par le mécanisme cérébral le plus élevé.

L'esprit s'évanouit lorsque le mécanisme cérébral le plus élevé cesse de fonctionner en raison d'une lésion, d'une interférence épileptique ou d'un anesthésique. Bien plus, l'esprit s'évanouit durant le sommeil profond. Que se passe-t-il lorsque l'esprit s'évanouit ? Il y a deux réponses évidentes à cette question ; elles naissent des deux alternatives de Sherrington — l'être de l'homme doit-il être expliqué sur la base d'un ou de deux éléments (MM 81).

Penfield jugeait absurde de supposer que l'esprit n'est qu'une fonction du cerveau et qu'il cesse donc d'exister lorsqu'il « s'évanouit » dans le sommeil ou l'automatisme épileptique, pour être recréé à neuf chaque fois que le mécanisme cérébral le plus élevé fonctionne normalement. Il concluait plutôt que l'esprit est « un élément fondamental » et a une « existence continue ». « On doit supposer », écrivait-il (MM 81), « que, bien que l'esprit soit silencieux lorsqu'il n'a plus sa connexion particulière au cerveau, il existe dans les intervalles silencieux et reprend le contrôle lorsque le mécanisme cérébral le plus élevé entre en action ». Ainsi, le mécanisme cérébral le plus élevé coupe l'alimentation qui énergise l'esprit chaque fois que l'on s'endort, et la rétablit lorsque l'on s'éveille.

L'explication est-elle improbable ? demandait Penfield. Elle n'est pas si improbable, à mon sens, que ne l'est l'attente (l'explication) alternative — à savoir que le mécanisme cérébral le plus élevé comprenne lui-même, raisonne, dirige l'action volontaire, décide vers quoi l'attention doit être tournée et ce que l'ordinateur doit apprendre, enregistrer et restituer à la demande (MM 82).

Le néo-cartésianisme de Penfield ne constitue aucun progrès sur celui de Sherrington et d'Eccles. Mais si nous voulons apprendre quelque chose de ses erreurs, nous ne devons pas simplement les écarter comme erronées et passer à autre chose. Cela garantirait seulement que nous n'apprenions rien de ses efforts. Nous devons demander ce qui s'est mal passé, ce qui a poussé l'un des plus grands neurochirurgiens et neurologues de tous les temps à embrasser une vue si mal conçue de l'esprit et du cerveau.

Il faut noter qu'il y a au moins deux présuppositions fondamentales non interrogées que Penfield partage avec Sherrington et Eccles. La première est une conception cartésienne de l'esprit. Comme Descartes, Penfield conçoit l'esprit comme une substance indépendante (ou, comme il le dit, « un élément fondamental » ayant une « existence continue »). Comme Descartes, il identifie la personne à l'esprit plutôt qu'à l'être humain vivant. Comme Descartes, il tient l'esprit pour le porteur des attributs psychologiques⁴⁶ et conçoit par conséquent les êtres humains comme sujets des prédicats psychologiques seulement de manière dérivée. Et comme Descartes, il tient l'esprit pour un agent causal capable de produire des changements dans le corps par ses actions.

La seconde présupposition est que la question qui le trouble si profondément — à savoir si les mécanismes cérébraux rendent compte de l'esprit, si l'esprit peut être expliqué par référence à ce que l'on sait du cerveau — est une question empirique. Comme Sherrington, Penfield conçoit l'affaire comme un choix entre deux hypothèses empiriques différentes. Ou bien nous pouvons expliquer tout ce que fait l'esprit — penser et croire, raisonner et conclure, avoir des désirs, former des intentions et des fins, décider d'agir — par référence à des états et événements neuronaux, ou bien nous devons concevoir l'esprit comme une substance indépendante en interaction causale immédiate avec le cerveau et donc avec le corps. Le choix entre ces deux hypothèses devrait être déterminé par les faits qui les appuient respectivement et par leurs pouvoirs explicatifs relatifs.

Les deux présuppositions sont mal conçues. L'esprit, comme nous l'avons déjà laissé entendre, n'est une substance d'aucune sorte. Parler de l'esprit n'est qu'une *façon de parler* pour parler des pouvoirs humains et de leur exercice. Nous disons d'une créature (principalement d'un être humain) qu'elle a un esprit si elle possède un certain ensemble de pouvoirs actifs et passifs d'intellect et de volonté — en particulier les pouvoirs conceptuels d'un locuteur qui rendent possibles la conscience de soi et la réflexion sur soi. Les idiomes qui font intervenir le nom « esprit » ont pour points focaux la pensée, la mémoire et la volonté. Et ils sont tous aisément paraphrasables en expressions psychologiques où le mot n'apparaît pas. Ainsi, par exemple, garder quelque chose à l'esprit, c'est le retenir en mémoire ; se remettre quelque chose en tête, et s'en souvenir ; et qu'une chose sorte de l'esprit, c'est qu'elle soit oubliée. Dire le fond de sa pensée ou faire connaître à quelqu'un son sentiment, c'est lui dire ce que l'on pense ou opine ; tourner son esprit vers quelque chose, c'est y penser ou en être préoccupé ; et être du même avis qu'un autre, et s'accorder dans le jugement. Avoir en tête de faire quelque chose, c'est avoir l'intention de le faire ; avoir à demi-envie de faire quelque chose, c'est y être enclin ou tenté ; hésiter à faire quelque chose, c'est être indécis ; se décider, c'est trancher, et changer d'avis, c'est renverser sa décision ou son jugement.⁴⁷

Une personne n'est pas identique à son esprit. Un esprit est quelque chose (mais non une chose) qu'une personne est dite avoir, non être. En ayant un esprit, un animal (qui est par là aussi une personne, et un porteur de droits et de devoirs) possède un ensemble distinctif de capacités. Et il est manifeste à la fois qu'un animal ne peut être identique à un ensemble de capacités, et que si un être humain perd assez de ces capacités distinctives, il peut cesser d'être une personne (et n'exister qu'en « état végétatif »). Ce n'est pas l'esprit qui est le sujet des attributs psychologiques, pas plus que ce n'est le cerveau. C'est l'être humain vivant — l'animal tout entier, non l'une de ses parties ni un sous-ensemble de ses pouvoirs. Ce n'est pas mon esprit qui se décide ou qui tranche ; ce n'est pas mon esprit qui se remémore quelque chose ; et ce n'est pas mon esprit qui tourne son esprit vers ceci ou cela et qui pense — c'est moi, cette personne. Par conséquent, l'esprit n'est pas non plus un agent causal qui produit des

changements dans le corps et ses membres par ses actions. Au contraire, ce sont les êtres humains qui délibèrent, décident et agissent, non leurs esprits.

En conséquence, la seconde présupposition de Penfield est erronée. Savoir si nous pouvons « rendre compte de l'esprit » en termes de cerveau seul, ou si nous devons rendre compte des (prétendues) activités de l'esprit (pensée, raisonnement, désirs et fins, intentions et décisions, action volontaire et intentionnelle) par référence à l'esprit lui-même, conçu comme une substance indépendante et donc comme un agent causal, n'est pas affaire de choix entre deux hypothèses empiriques. Si c'étaient des hypothèses empiriques, l'une ou l'autre pourrait en principe être vraie, c'est-à-dire que toutes deux présenteraient des possibilités intelligibles, et ce serait affaire d'investigation empirique de découvrir laquelle est effectivement le cas. Mais il n'en va nullement ainsi.

Premièrement, ce n'est pas l'esprit qui pense et raisonne, qui veut des choses et a des fins, qui forme des intentions et prend des décisions, qui agit volontairement ou intentionnellement. C'est l'être humain. Nous caractérisons certes une personne comme ayant un esprit clair, rigoureux ou décidé. Mais ce ne sont là que des manières de caractériser les dispositions de la personne quant à la pensée et à la volonté. Si nous voulons comprendre pourquoi une personne normale a raisonné comme elle l'a fait, a pensé ce qu'elle a pensé, a les buts et les fins qu'elle a, et pourquoi elle a décidé comme elle l'a fait, formé telles ou telles intentions et tels ou tels plans, et agi intentionnellement, aucun exposé neurologique ne nous éclairera sur ce que nous souhaitons voir éclairci. Dans cette mesure, Penfield avait raison. Là où il avait tort, c'est en supposant que ce dont nous avons besoin est une explication en termes d'activités de l'esprit de la personne — ce dernier étant conçu comme un agent doté de pouvoirs causaux. Ce que nous voulons est bien plutôt une explication en termes du raisonnement de la personne, et donc aussi par référence à ce qu'elle savait ou croyait et, dans le cas du raisonnement pratique, par référence à ses buts et à ses fins. Et si notre explication rend son raisonnement intelligible, aucune information supplémentaire sur les événements neuronaux de son cerveau ne peut rien y ajouter. Tout ce qu'une explication neuronale pourrait faire serait d'expliquer comment il était possible à la personne de raisonner de manière cohérente (c'est-à-dire quelles formations neuronales doivent être en place pour doter un être humain de telles capacités intellectuelles et volitives), mais elle ne peut reprendre le raisonnement, encore moins en expliquer la cohérence.

De même, si les actions d'une personne nous intriguent, si nous voulons savoir pourquoi A a signé un chèque de 200 livres, aucune réponse en termes de fonctions cérébrales ne nous satisfera vraisemblablement. Nous voulons savoir si A s'acquittait d'une dette, faisait un achat, faisait un don à une œuvre ou pariait sur un cheval — et une fois que nous savons de laquelle de ces choses il s'agit, nous pouvons aussi vouloir savoir quelles étaient les raisons de A. Une description des événements neuronaux dans le cerveau de A ne pourrait aucunement nous expliquer ce que nous voulons voir expliqué. Si nous voulons savoir pourquoi A a pris le train de 8 h 15 pour Paris, une description d'événements neuronaux ne peut en principe satisfaire notre besoin d'explication. Mais la réponse selon laquelle il avait là-bas une réunion de comité à 14 h qui devait statuer sur tel projet dont A est responsable peut apaiser notre curiosité. Si A a assassiné B, nous pouvons vouloir savoir pourquoi. On pourra nous donner une raison, et nous rester insatisfaits, souhaitant comprendre davantage — mais ce que nous souhaitons comprendre de plus est très probablement le mobile de A, non les événements neuronaux survenus au moment du meurtre. Nous voulons savoir s'il a tué B par vengeance ou par jalousie, par exemple, et cela requiert un récit tout différent de tout ce que l'investigation neuroscientifique pourrait produire. L'explication de

l'action par rescription, par la citation des raisons de l'agent, ou par la spécification de ses mobiles (et il y a d'autres formes d'explication apparentées) n'est pas remplaçable, même en principe, par des explications en termes d'événements neuronaux dans le cerveau. Ce n'est nullement une affaire empirique, mais une affaire logique. Le type d'explication est catégoriellement différent, et les explications en termes de raisons et de mobiles de l'agent, de buts et de fins, ne sont pas réductibles à des explications de contractions musculaires produites en conséquence d'événements neuronaux. Mais tout aussi bien, de telles explications ne sont pas formulées en termes d'activités de l'esprit, conçu comme une substance indépendante dotée de pouvoirs causaux propres. En ce sens, le dilemme de Penfield est un faux dilemme. Il avait parfaitement raison de penser que l'on ne peut rendre compte du comportement et de l'expérience humains en termes de cerveau seul — mais tort de supposer que l'idée qu'on le pourrait est une hypothèse empirique intelligible, et non une confusion conceptuelle. Il avait également tort de supposer que l'alternative est de rendre compte du comportement et de l'expérience humains en termes d'agence causale de l'esprit, et tort encore de penser que cela aussi est une hypothèse empirique. Il n'est nul besoin de s'empaler sur l'une ou l'autre des cornes du dilemme de Penfield.

Une fois ces présuppositions abandonnées, il devient plus aisé de voir que l'explication du comportement humain en termes d'interaction de l'esprit (conçu comme une substance indépendante) et du cerveau est mal conçue. Ce n'est pas une hypothèse empirique fausse, mais une confusion conceptuelle. Car dans la mesure où l'esprit n'est pas une substance, ni même une entité d'aucune sorte, il n'est pas logiquement possible que l'esprit fonctionne comme un agent causal produisant des changements en agissant sur le cerveau. Ce n'est pas une découverte empirique, mais une clarification conceptuelle. Mais il est tout aussi erroné de supposer que substituer le cerveau à l'esprit cartésien soit le moins du monde moins confus. Cela non plus n'est pas une hypothèse empirique, mais un embrouillamini conceptuel qui appelle pareillement une clarification conceptuelle.

Par conséquent, Penfield se trompait en pensant que ce qui l'impressionnait tant, à savoir les phénomènes d'automatisme épileptique et les divers faits qui caractérisent la stimulation par électrode du cerveau, constituait un appui empirique à une hypothèse dualiste.

L'automatisme épileptique ne montre pas que l'esprit s'est déconnecté du « mécanisme cérébral le plus élevé » auquel il est normalement connecté et par lequel il est alimenté en énergie d'une forme encore inconnue.⁴⁸ Ce qu'il montre, c'est que durant une crise épileptique, en conséquence de l'excitation anormale de parties du cortex, la personne est temporairement privée de certaines de ses capacités normales (dont la mémoire, la capacité de prendre des décisions, la sensibilité émotionnelle et le sens de l'humour), tandis que d'autres capacités, en particulier les capacités d'actions routinières, sont conservées. Les phénomènes sont assurément frappants, mais ils reviennent à une dissociation de capacités normalement associées, non à une déconnexion de substances normalement connectées. Ils ne montrent pas que le cerveau est un ordinateur ni que l'esprit en est le programmeur. Le cerveau n'est pas plus un ordinateur qu'il n'est un central téléphonique (l'analogie précédemment en faveur), et l'esprit n'est pas plus un programmeur d'ordinateur qu'il n'est un standardiste. Il est parfaitement vrai que la capacité de poursuivre des tâches routinières sans y réfléchir est utile (et l'expression « programmation à court terme » est ici une métaphore appropriée). Il est vrai aussi que les fins poursuivies par une personne ne sont pas les fins du cerveau de cette personne. Mais il n'en découle pas qu'elles soient les fins de son esprit. Ce sont les fins de la personne — et elles doivent être comprises en

termes de faits relatifs à la vie humaine, aux formes de vie sociales, aux événements antérieurs, aux circonstances présentes, aux croyances et aux valeurs de l'agent, et ainsi de suite, non en termes d'événements et de mécanismes neuronaux. Mais il est bien entendu vrai que, sans le fonctionnement normal du cerveau, un être humain n'aurait pas et ne pourrait poursuivre les sortes de fins normales que nous poursuivons.

Les divers phénomènes qui caractérisent la stimulation par électrode du cerveau sont pareillement mal interprétés par Penfield. Le cas de l'interférence avec le « cortex de la parole » ne montre pas qu'il existe une chose telle qu'un « mécanisme conceptuel » dans le cerveau, emmagasinant des concepts non verbaux qui pourraient être sélectionnés par l'esprit puis présentés au mécanisme de la parole pour être appariés au mot représentant le concept. C'est là mythologie pittoresque, non théorie empirique. Les mots ne sont pas des noms de concepts et ne désignent pas des concepts : ils les expriment. Les concepts sont des abstractions à partir de l'usage des mots. Le concept de chat est ce qui est commun à l'usage de « chat », de « *cat* », de « *Katze* », etc. Les traits communs de l'usage de ces mots ne sont pas quelque chose qui puisse être emmagasiné dans le cerveau ni nulle part ailleurs indépendamment d'un mot (ou d'un symbole) exprimant le concept. Le patient décrit par Penfield ne pouvait penser au mot « papillon » pour identifier l'objet de l'image qui lui était présentée. Il savait que l'objet appartient à une classe qui ressemble à une classe différente d'insectes (les phalènes) et tenta, tout aussi vainement, de penser au mot désignant les membres de cette seconde classe. Cette incapacité temporaire est incorrectement décrite comme le fait de connaître le concept mais d'être incapable de se rappeler le mot correspondant. La supposition que l'esprit pourrait se voir présenter des concepts non verbaux parmi lesquels choisir présuppose qu'il existe une manière d'identifier des concepts non verbaux et de les distinguer les uns des autres indépendamment de tout mot ou symbole qui les exprime. Mais cela n'a aucun sens.

Il est certainement intéressant que Penfield ait constaté que la stimulation par électrode ne pouvait induire ni croyance ni décision. Mais cela ne montre pas que croire et décider soient des actions de l'esprit, pas plus que cela ne montre qu'elles ne soient pas des actions du cerveau. Il est vrai qu'elles ne sont pas des actions du cerveau — mais ce n'est pas un fait empirique dont une expérience pourrait montrer qu'il en est ainsi. Bien plutôt, il n'existe rien de tel qu'un cerveau qui croit ou qui décide (pas plus qu'il n'existe d'échec et mat au jeu de dames). Mais il est également vrai qu'elles ne sont pas non plus des actions de l'esprit. Mon esprit ne croit ni ne récuse rien — c'est moi qui le fais (bien que ce ne soit assurément pas une action). Il ne décide pas non plus : ce sont les êtres humains qui décident et qui agissent selon leurs décisions, non les esprits.

Penfield s'opposait avec véhémence à la suggestion que l'esprit est une fonction du cerveau, et supposait que, s'il l'était, l'esprit cesserait d'exister durant le sommeil ou l'automatisme épileptique. La suggestion est peu claire, mais on peut assurément dire que les capacités distinctives d'intellect et de volonté d'une créature qui a un esprit sont une fonction du cerveau de cette créature (et d'autres facteurs aussi). Il n'en découle pas (comme Penfield le craignait manifestement) que le comportement et l'expérience d'une telle créature dans les circonstances de la vie soient explicables en termes neuronaux. Mais il n'en découle pas non plus que l'esprit cesse d'exister durant le sommeil ou une crise épileptique — pas plus que nos connaissances et nos croyances, nos intentions et nos projets ne cessent d'exister lorsque nous dormons. Penfield était à juste titre impressionné par le fait que « l'esprit se développe et mûrit indépendamment tout au long de la vie d'un individu comme s'il était un élément continu ». Mais

il était égaré par son hypothèse non interrogée selon laquelle l'esprit est une sorte d'agent. S'il avait pensé l'esprit en termes plus aristotéliens, comme un ensemble de pouvoirs ou de capacités, il aurait été plus près de la vérité et moins enclin à l'illusion conceptuelle. Car la possession continue de capacités n'est pas interrompue par le sommeil ni par l'automatisme épileptique, quand bien même l'agent ne peut exercer certaines de ses capacités normales durant la crise. Et l'unité en devenir de l'esprit d'une personne n'est pas le développement d'une substance distincte de l'être humain lui-même, mais bien l'émergence d'un caractère et d'une personnalité déterminés, d'un intellect doté de certaines caractéristiques distinctives et d'une volonté dotée d'un ensemble cohérent de préférences — tous traits de la personne.

Penfield pensait qu'une forme de dualisme cartésien est plus probablement correcte que ce qu'il concevait comme l'alternative, à savoir attribuer au cerveau lui-même la compréhension, le raisonnement, la volition, l'action volontaire ainsi que la décision. Il est très frappant et important que la stratégie que Penfield jugeait tout à fait improbable soit précisément la voie actuellement adoptée par la troisième génération de neuroscientifiques, qui attribuent des fonctions psychologiques au cerveau. Penfield pensait cette voie improbable. Elle n'est pas improbable, elle est impossible : il est logiquement incohérent d'attribuer des attributs psychologiques et des fonctions conscientes au cerveau. Mais Penfield avait tort de supposer que la seule alternative à cette stratégie est le dualisme.

8. Conclusion : dans l'ombre de Descartes

Tous les contemporains et élèves de Sherrington qui s'efforcèrent de comprendre la fonction du cortex à l'intérieur du paradigme cartésien ont disparu. La génération suivante de neuroscientifiques (tels Blakemore, Crick, Damasio, Edelman, Libet, Young et Zeki) répudie fermement le dualisme cartésien. Ils tendent à se concevoir comme libérés de l'héritage cartésien du fait qu'ils substituent l'action intégrative du cerveau à l'âme ou à l'esprit cartésien immatériel. Ils se croient ainsi affranchis des erreurs de Sherrington et de ses élèves à peu près de la même manière que Sherrington lui-même libéra les neurosciences de l'idée d'une âme spinale. Les apparences sont toutefois trompeuses. Nous voudrions suggérer que l'influence de Descartes continue d'être profonde et envahissante, et qu'il jette encore une longue ombre sur les neurosciences cognitives contemporaines. Plus de quatre siècles après la naissance de Descartes, les neuroscientifiques peinent encore sous une forme ou une autre de son image du monde, tout en prétendant la rejeter.

Les neuroscientifiques contemporains rejettent à juste titre la conception cartésienne de l'esprit comme substance pensante immatérielle en relations causales réciproques avec le cerveau. Ce que Descartes avait tenté d'expliquer en termes d'interaction entre un esprit immatériel et un corps matériel, les neuroscientifiques contemporains tentent de l'expliquer en termes d'interaction du cerveau et du corps. Cela revient à substituer une matière grise et gluante à une substance pensante immatérielle. Mais cela seul n'affranchit pas les neurosciences cognitives de l'ombre de Descartes. Cela ne fait que remplacer le dualisme cartésien esprit/corps par un dualisme cerveau/corps qui lui est isomorphe. Se contenter d'attribuer au cerveau les fonctions que la pensée cartésienne attribuait à l'esprit laisse intacte la structure logique fondamentale de la conception cartésienne de la nature humaine.

Certes, en suggérant que les neurosciences actuelles impliquent une forme de dualisme cerveau/corps, nous sommes pleinement conscients du fait que le cerveau n'est pas moins une entité matérielle que le

corps. La dualité en question n'est pas une dualité de sortes distinctes de substance. Ce que nous avons à l'esprit est différent.

Premièrement, Descartes attribuait des attributs psychologiques à l'esprit ; les neuroscientifiques actuels attribuent des attributs psychologiques au cerveau. Afin d'expliquer les attributs psychologiques d'un être humain (perception, mémoire, volition), Descartes pensait que c'est en réalité l'esprit qui perçoit, pense, éprouve des passions et veut, et que lorsque nous attribuons de tels attributs aux êtres humains, nous le faisons de manière dérivée. De même, les neuroscientifiques contemporains pensent que c'est le cerveau (ou les hémisphères du cerveau) qui voit et entend, pense, sait et se souvient, éprouve des émotions et prend des décisions, et que l'attribution de tels attributs psychologiques aux êtres humains est dérivée.

Deuxièmement, Descartes faisait appel aux attributs psychologiques de l'esprit pour expliquer le comportement des êtres humains. Les neuroscientifiques actuels qui pensent que l'action intégrative du cerveau explique la sensation, la perception, la mémoire et le mouvement volontaire font appel aux prétendus attributs psychologiques du cerveau pour expliquer le comportement et l'expérience de l'être humain.

Ainsi, Crick explique l'expérience visuelle par référence aux croyances, aux conjectures et aux interprétations du cerveau (Crick, 1995, p. 30, p. 32 sq., p. 157). Edelman attribue au cerveau la capacité de manipuler des règles, de former des concepts et de catégoriser ses propres activités (Edelman, 1994, p. 109, p. 130). Blakemore soutient que le cerveau sait des choses, raisonne inductivement, construit des hypothèses sur la base d'arguments. Young soutenait que le cerveau pose des questions et construit des hypothèses (Blakemore, 1977, p. 91). Les attributs que Descartes attribuait à l'esprit, les neuroscientifiques actuels les attribuent au cerveau (Bennett, 1997). De même que Descartes expliquait l'action volontaire d'une part et la perception de l'autre en termes d'interaction causale de l'esprit pensant et du corps, médiée par la glande pinéale, les neuroscientifiques actuels expliquent les mêmes phénomènes en termes d'interaction causale du cerveau pensant (formant des hypothèses, catégorisant, raisonnant) et du corps.

L'erreur cartésienne perpétuée par les neuroscientifiques actuels est celle qui consiste à attribuer à une partie d'une créature des attributs qui, logiquement, ne peuvent être attribués qu'à la créature tout entière. Nous avons baptisé cela « le sophisme méréologique » en neurosciences (la méréologie étant la logique des relations de partie à tout) (Bennett et Hacker, 2001). C'est une erreur cartésienne de supposer que c'est l'esprit qui éprouve la douleur, perçoit, pense et raisonne, se souvient et veut agir. Car ce n'est pas l'esprit qui a mal à la tête ou aux dents, mais la personne dont la tête ou la dent fait mal (l'esprit n'a ni tête ni dents). Ce n'est pas l'esprit qui voit (il n'a pas d'yeux) ni qui entend (il n'a pas d'oreilles), mais l'être humain vivant. Et ce n'est pas l'esprit qui pense, raisonne, se souvient et forme des intentions, mais la personne.

Il est tout aussi erroné de supposer que le cerveau sait (comme le suppose Blakemore⁴⁹), croit (comme le suggère Crick), construit des hypothèses (comme le soutenait J.Z. Young⁵⁰), opère des classifications, des comparaisons et des décisions logiques subtiles (comme l'affirme Richard Gregory⁵¹). Ce sont là des attributs des êtres humains (et, pour certains d'entre eux, d'autres animaux) — non de leurs esprits ni de leurs cerveaux. Ce n'est pas le cerveau qui est conscient ou inconscient, mais la personne dont c'est le cerveau. Ce n'est pas le cerveau qui sait, croit ou devine des choses, mais l'être humain instruit, crédule,

conjecturant. L'entreprise humaine peut être expliquée par référence aux pensées, aux espoirs, aux craintes et aux désirs de la personne, mais non par référence aux attributs psychologiques de son cerveau, puisque le cerveau n'a et ne peut avoir aucun attribut psychologique.

La mesure dans laquelle les neurosciences cognitives contemporaines demeurent prises dans la toile cartésienne est manifeste non seulement au fait que le sophisme méréologique y est répandu et à l'appel généralisé, dans l'explication neuroscientifique, aux prétendus attributs psychologiques du cerveau. Elle est aussi manifeste dans la mystification actuelle de la conscience. C'est Descartes qui redessina les frontières de l'esprit en réaction contre la conception aristotélicienne et qui, ce faisant, redéfinit le mental en termes de conscience. Il n'est aucunement surprenant que les neurosciences contemporaines trouvent dans l'idée de conscience un profond mystère, et que d'éminents neuroscientifiques concentrent une si grande part de leurs efforts théoriques à l'expliquer. Car, dans le cadre de pensée actuel, la conscience ne peut être que mystérieuse — accompagnement apparemment épiphénomène du travail honnête du cerveau matériel (mais pensant). Elle ne peut cesser de paraître mystérieuse que si l'on rompt bien plus radicalement avec le paradigme cartésien que les neuroscientifiques actuels ne l'ont fait (Bennett et Hacker, 2001).

Notes

1. Aristote, *De Anima* 412a20 ; les références ultérieures à ce traité dans le texte seront signalées par « DA ».
2. Pour une discussion de ce point, voir Ackrill (1979).
3. Nous laissons ici de côté la formulation d'Aristote « d'un corps naturel ayant la vie en puissance » (DA 412a20).
4. Il faut noter qu'Aristote soutenait qu'un œil privé de vue n'est pas plus un œil qu'un œil peint, de même qu'un cadavre n'est pas plus un animal qu'une statue.
5. On notera que lorsque Aristote dit que nous faisons ces choses *avec* notre âme, ce n'est pas comme faire quelque chose avec nos mains ou nos yeux, mais plutôt comme faire quelque chose avec nos talents et nos aptitudes.
6. Nous laissons ici de côté les complexités et les incohérences qui surgissent à propos de la distinction aristotélicienne entre l'intellect actif et l'intellect passif, et de l'intimation que l'intellect actif pourrait exister sans corps (DA 429a18–29, 430a18–25). Ces passages furent décisifs pour la synthèse scolastique ultérieure de la philosophie aristotélicienne de l'esprit avec la doctrine chrétienne de l'immortalité de l'âme.
7. Pour son raisonnement, voir *De Partibus Animalium* 647a22–34. À cet égard, il différerait de la tradition hippocratique. La leçon hippocratique sur l'épilepsie notait qu'« il devrait être généralement connu que la source de notre plaisir, de notre gaieté, de notre rire et de notre amusement, comme de notre chagrin, de notre douleur, de notre anxiété et de nos larmes, n'est autre que le cerveau. C'est en particulier l'organe qui nous permet de penser, de voir et d'entendre, et de distinguer le laid du beau, le mauvais du bon, l'agréable du désagréable... C'est aussi le cerveau qui est le siège de la folie et du délire, des peurs et des frayeurs qui nous assaillent, souvent la nuit, mais parfois même le jour ; c'est là que réside la cause de l'insomnie et du somnambulisme... » (Lloyd (dir.), *The Sacred Disease*, section 17 ; *Hippocratic Writings*, Penguin Books, Harmondsworth, 1978). L'intuition hippocratique est admirable ; le raisonnement physiologique n'est cependant pas moins erroné que celui d'Aristote à l'appui de son hypothèse différente.
8. Aristote, *De Somno* 455a21. Il s'agit de la traduction de Barnes ; une traduction alternative est « car il existe une faculté sensorielle unique, et l'organe maître est unique ».
9. Son terme est *aisthesis koine*, qui n'apparaît que dans *De Anima* 425a27, *De Memoria* 450a10 et *De Partibus Animalium* 686a27.
10. Aristote, *De Sensu* 449a5–11.
11. Voir, par exemple, Crick (1995, p. 22), Damasio (1999) et Kandel et Wurtz (2000, p. 492). Pour une critique du « problème de la liaison » ainsi conçu, voir Bennett et Hacker (2001).

12. Aristote, *De Somno* 455a15–20.
13. Par exemple, Weiskrantz (1980, 1986).
14. L'argument est curieux en tant qu'il n'est pas clair en quel sens Aristote pense que nous *discriminons* le blanc du sucré. Assurément, nous possédons les facultés de voir les choses blanches et de les distinguer des choses d'autres couleurs, et de goûter les choses sucrées et de les distinguer des choses ayant d'autres saveurs, et nous (usagers du langage) possédons aussi les concepts de blanc (et des autres couleurs) et de sucré (et des autres qualités gustatives). Mais nous ne discriminons pas les choses blanches des choses sucrées et nous n'avons besoin d'aucun organe supplémentaire pour différencier le blanc du sucré (car que serait-ce que de les confondre ?).
15. Aristote, *De Somno* 455a.
16. Aristote, *De Memoria* 450a9–14.
17. Cicéron, *Tusculanes* 1.10.22, cité par Furley (1999). L'*endelecheia* de Cicéron est la même chose que l'*entelecheia* mentionnée plus haut. On notera que Cicéron se trompe assurément en attribuant à Aristote la vue selon laquelle l'âme serait *faite* de quelque chose.
18. Par le mot « imagination », Némésius entend vraisemblablement ici la sensibilité.
19. Thomas d'Aquin, tirant parti des remarques obscures d'Aristote sur l'intellect actif, soutenait que « le principe intellectuel que l'on appelle l'esprit ou l'intellect a une opération par soi (*per se*) à laquelle le corps ne participe pas. Or rien ne peut opérer par soi (*per se*) s'il ne subsiste par soi, car l'activité appartient à un être en acte... Par conséquent, l'âme humaine, que l'on appelle l'intellect ou l'esprit, est quelque chose d'incorporel et de subsistant. » *Summa Theologiae* I, 76, 1.
20. Pour une discussion de la philosophie de la psychologie de Thomas d'Aquin, voir Kenny (1993).
21. Sherrington (1951, p. 250) ; les références ultérieures à cet ouvrage dans le texte seront signalées par « MN ».
22. « Ainsi, nos deux concepts, l'énergie espace-temps sensible (perceptible) et l'esprit insensible (imperceptible) et inéteu, se tiennent comme accouplés d'une certaine manière, mais la théorie n'a rien à proposer quant à la façon dont ils peuvent l'être », cité par Eccles et Gibson (1979, p. 143) sans référence.
23. Cité dans Eccles et Gibson (1979, p. 142).
24. J'ai vu poser la question « pourquoi l'esprit devrait-il avoir un corps ? ». La réponse pourrait bien être : « pour servir de médiateur entre lui et un autre esprit » (MN 206).
25. L'expression « avoir un corps » est en effet curieuse et trompeuse. Nous ne disons pas des choses insensibles qu'elles ont un corps (les arbres, par exemple, n'ont pas de corps). Nous n'attribuons de corps qu'à nous-mêmes et parfois aux animaux supérieurs. Seul ce qui laisse un cadavre à sa mort peut être dit avoir un corps (nous ne disons pas d'un poisson mort, par exemple, qu'il est le cadavre (ou les restes) d'un poisson). L'usage de cette expression marque non une vérité empirique quelconque, mais une attitude envers certaines sortes de créatures sensibles — paradigmatiquement envers les êtres humains.
26. Voir Bennett et Hacker (2002, chapitre 12).
27. Adrian (1966, p. 240).
28. Adrian (1966, p. 241).
29. Adrian (1966, p. 246).
30. Eccles (1977, p. 357).
31. Voir Eccles (1984) ; les références ultérieures à ce livre dans le texte seront signalées par « HM ».
32. Frege (1984).
33. Cette erreur est encore courante chez les neuroscientifiques et informe les recherches de Benjamin Libet et de ses collaborateurs.
34. Il vaut aussi la peine de noter qu'Eccles écrivait « intention volontaire » (voir la citation précédente), supposant apparemment qu'avoir une intention est un acte, lequel pourrait être volontaire ou involontaire. Mais avoir une intention n'est pas un acte, et il n'existe rien de tel qu'une intention volontaire (ou involontaire). De plus, tout acte volontaire n'est pas intentionnel (la plupart de nos gestes de la main en parlant sont volontaires, mais non intentionnels).
35. Cité par Eccles (1977, p. 374) sans référence.
36. Eccles (1977, p. 358).

37. Voir, par exemple, Crick (1995, p. 22, p. 232) et Kandel et Wurtz (2000, p. 492, p. 502). Malheureusement, leur formulation du problème de la liaison est viciée par leur adhésion à l'idée représentationnaliste selon laquelle ce que le cerveau doit faire est d'engendrer une image ou une représentation interne, plutôt que de rendre possible à l'animal la perception directe des objets de son environnement. Pour une discussion critique de quelques-unes des manières dont le problème de la liaison est formulé, voir Bennett et Hacker (2001).
38. Ainsi, par exemple, Crick appelait sa théorie de l'attention « l'hypothèse du projecteur », puisque, affirmait-il, le complexe réticulaire et le pulvinar ne favorisent qu'une faible proportion de l'activité du thalamus sur son chemin vers le cortex, et que cette activité peut être comparée à un projecteur éclairant une partie du cortex. Crick suggérait que le complexe réticulaire thalamique et le pulvinar interagissent avec le tronc cérébral et avec des mécanismes corticaux pour parvenir à une décision saillante quant aux groupes neuronaux actifs qui seront « amenés à la conscience » par le faisceau de l'attention (Crick, 1984). De même, la notion d'un dispositif de balayage ou « moniteur » dans le cerveau a été invoquée par Weiskrantz à propos de ses recherches sur la vision aveugle. Selon lui, la conscience qu'a une personne normalement voyante de ce qu'elle voit quelque chose dans son champ visuel et de ce qu'elle voit résulte du fonctionnement d'un système neuronal de surveillance. L'expérience consciente est, selon Weiskrantz, le produit de la fonction de surveillance du cerveau (Weiskrantz, 1987). Il est intéressant que, tandis que Crick et Weiskrantz appliquent ces métaphores au cerveau, Eccles les appliquait à l'esprit. On peut soutenir que, pour des raisons différentes, les deux conceptions sont erronées.
39. Les descriptions erronées des capacités des patients au cerveau divisé et de leur exercice sont répandues chez les neuroscientifiques (y compris Sperry, Gazzaniga et Crick). Qu'elles soient erronées et tout à fait inutiles est argumenté en détail dans Bennett et Hacker (2002, chapitre 13).
40. Cette affirmation controversée ne peut être défendue ici, mais nous l'aborderons ailleurs.
41. Gazzaniga (1997).
42. Crick (1994).
43. Penfield (1975) ; les références ultérieures à ce volume dans le texte seront signalées par « MM ».
44. Jackson (1873).
45. Penfield voulait manifestement dire que c'était la chose la plus proche du *concept* de papillon.
46. De fait, pour expliquer ce qu'est l'esprit, Penfield cite le dictionnaire Webster : « l'élément... dans un individu, qui sent, perçoit, pense, veut et surtout raisonne » (MM 11).
47. Pour une investigation plus détaillée de ce point, voir Bennett et Hacker (2001).
48. Il est frappant de comparer la conception de Penfield sur ce point avec la remarquable comparaison de Descartes dans son *Traité de l'homme* : « lorsqu'une âme raisonnable sera en cette machine (à savoir le corps), elle y aura son siège principal dans le cerveau, et y sera comme le fontainier qui doit être aux regards où se rendent tous les tuyaux de ces machines, quand il veut exciter, empêcher ou changer en quelque façon leurs mouvements... » (AT XI, 131). Ici, le regard est le ventricule dans lequel la glande pinéale est censée être suspendue, les tuyaux sont les nerfs et l'eau les esprits animaux.
49. Blakemore (1977).
50. Young (1978).
51. Gregory (1973).

Références

- Ackrill, 1979. Aristotle's definition of psyché. In: Barnes, et al. (Eds.), *Articles on Aristotle: Psychology and Aesthetics*, Vol. 4. Duckworth, London, pp. 65–75.
- Adrian, E.D., 1966. Consciousness. In: Eccles, J.C. (Ed.), *Brain and Conscious Experience*. Springer, Berlin, pp. 240–246.
- Andersen, P., Eccles, J.C., Løysing, Y., 1963. Recurrent inhibition in the hippocampus with identification of the inhibitory cell and its synapses. *Nature* 198, 540–542.
- Beck, A., 1890. Die bestimmung der localisation der Gehirn- und Ruchenmarks funktionen vermittelt der elektrischen Erscheinungen. *Centralbl. Physiol.* 4, 473–476.

- Beevor, C.E., Horsley, V., 1887. A minute analysis (experimental) of the various movements produced by stimulating in the monkey different regions of the cortical centre for the upper limb, as defined by Professor Ferrier. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 178, 153–167.
- Beevor, C.E., Horsley, V.A., 1890. A record of the results obtained by electrical excitation of the so-called motor cortex and internal capsule in an orang-outang (*Simia satyrus*). *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 181, 129–158.
- Beevor, C.E., Horsley, V., 1894. A further minute analysis by electrical stimulation of the so-called motor regions (facial area) of the cortex cerebri in the monkey, *Macacus sinicus*. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 185, 39–81.
- Bell, C., 1811. Idea of a New Anatomy of the Brain, submitted for the observations of his friends. Strahan & Preston, London, privately circulated. Reprinted 1936 in *Medical Classics*, Vol. 1. pp. 105–120 and preceded by quotations from some of his letters. Reprinted in *Sir Charles Bell, His Life and Times* by Gordon-Taylor, G., Walls, E.W., 1958. Livingstone, Edinburgh, pp. 218–231.
- Bell, C., 1821. On the nerves giving an account of some experiments on their structure and functions, which lead to a new arrangement of the system. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 111, 398–424.
- Bell, C., 1834. On the functions of some parts of the brain, and on the relations between the brain and nerves of motion and sensation, and on the relations between the brain and nerves of motion and sensation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 124, 471–483.
- Bell, C., 1835. Continuation of the paper on the relations between the nerves of motion and of sensation, and the brain; more particularly on the structure of the medulla oblongata and the spinal marrow. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 125, 255–262.
- Bennett, M.R., 1997. *The Idea of Consciousness*. Harwood Academic Publishers, Sydney.
- Bennett, M.R., 1999. The early history of the synapse: from Plato to Sherrington. *Brain Res. Bull.* 50, 95–118.
- Bennett, M.R., Hacker, P.M.S., 2001. Perception and memory in neuroscience: a conceptual analysis. *Prog. Neurobiol.* 65 (6), 499–543.
- Bennett, M.R., Hacker, P.M.S., 2002. *Philosophical Foundations of Neuroscience*. Blackwell Publishers, Oxford, in press.
- Benton, A.L., Joynt, R., 1960. Early descriptions of aphasia (Antonio Guainero's *Opera Medica*, 1481). *Arch. Neurol.* 3, 205–222.
- Bernard, C., 1858. *Leçons sur la Physiologie et la Pathologie du Système Nerveux*. Baillière, Paris.
- Blakemore, C., 1977. *Mechanisms of the Mind*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 91.
- Broca, P., 1861. Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole). *Bulletins de la Société Anatomique (Paris)*, Vol. 6. pp. 330–357, pp. 398–407; translated as 'remarks on the seat of the faculty of articulate language, followed by an observation of aphemia'. In: von Bonin, G. (Ed.), 1960. *Papers Presented on the Cerebral Cortex*. Charles C. Thomas, Springfield, IL, pp. 49–72.
- Brock, L.G., Coombs, J.S., Eccles, J.C., 1952. The recording of potentials from motoneurons with an intracellular electrode. *J. Physiol.* 117, 431–460.
- Caton, R., 1875. The electrical currents of the brain. *Br. Med. J.* 2, 278.
- Caton, R., 1877. Interim report on investigation of the electric currents of the brain. *Br. Med. J.* 1 (Suppl. L), 62–65.
- Caton, R., 1887. Researches on electrical phenomena of cerebral grey matter. In: *Proceedings of the Transactions of the Ninth International Medical Congress*, Vol. 3. pp. 246–249.
- Creed, R.S., Eccles, J.C., 1928. The incidence of central inhibition on restricted fields of motor units. *J. Physiol.* 66, 109–120.
- Creed, R.S., Sherrington, C.S., 1926. Observations on concurrent contraction of flexor muscles in the flexion reflex. *Proc. R. Soc. Lond. B* 100, 258–267.
- Crick, F., 1984. Function of the thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81, 4586–4590.
- Crick, F., 1994. *The Astonishing Hypothesis*. Simon and Schuster, London, p. 170.

- Crick, F., 1995. *The Astonishing Hypothesis*. Touchstone, London.
- Damasio, A., 1999. *The Feeling of What Happens*. Heinemann, London, p. 320.
- Eccles, J.C., 1969. *The Inhibitory Pathways of the Central Nervous System*. The Sherrington Lectures IX, Liverpool University Press, Liverpool.
- Eccles, J.C., 1977. In: Popper, K.R., Eccles, J.C. (Eds.), *The Self and Its Brain*. Springer, Berlin, pp. 357–374.
- Eccles, J.C., 1984. *The Human Mystery*. Routledge, London, p. 3.
- Eccles, J.C., Gibson, W.C., 1979. *Sherrington—His Life and Thought*. Springer, Berlin.
- Eccles, J.C., Sherrington, C.S., 1930a. Improved bearing for the torsion myograph. *J. Physiol. Lond.* 69, Pi.
- Eccles, J.C., Sherrington, C.S., 1930b. Reflex summation in the ipsilateral spinal flexion reflex. *J. Physiol.* 69, 1–28.
- Eccles, J.C., Sherrington, C.S., 1931. Studies on the flexor reflex. VI. Inhibition. *Proc. R. Soc. Lond. B* 109, 91–113.
- Eccles, J.C., Llinás, R., Sasaki, K., 1966. The inhibitory interneurons within the cerebellar cortex. *Exp. Brain Res.* 1, 1–16.
- Engel, A.K., Roelfsma, P.R., Fries, P., Brecht, M., Singer, W., 1997. Role of the temporal domain for response selection and perceptual binding. *Cerebral Cortex* 7, 571–582.
- Everson, S., 1995. Psychology. In: Barnes, J. (Ed.), *The Cambridge Companion to Aristotle*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 168–194.
- Fernel, J., 1542. *De Naturali Parte Médecine*. Simon de Colines, Paris.
- Ferrier, D., 1873/1874. The localization of function in the brain. *Proc. R. Soc. Lond.* 22, 228–232.
- Ferrier, D., 1876a. Croonian lecture: experiments on the brain of monkeys (second series). *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 165, 433–488.
- Ferrier, D., 1876b. *The Function of the Brain*. Smith Elder and Company, London.
- Frege, G., 1984. The thought. In: *Collected Papers on Mathematics, Logic and Philosophy*. Blackwell Science, Oxford, pp. 351–372.
- Flourens, M.-J.-P., 1823. *Recherches Expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système Nerveux dans les Animaux Vertébrés*. J.B. Ballière, Paris.
- Fritsch, G., Hitzig, E., 1870. Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. *Arch Anat. Physiol. Wiss. Med. Leipzig* 37, 300–332; see translation on the electrical excitability of the cerebrum. In: von Bonin, G. (Ed.), 1960. *Papers Presented on the Cerebral Cortex*, Charles C. Thomas, Springfield, IL, pp. 73–96.
- Furley, D., 1999. Aristotle the philosopher of nature. In: Furley, D. (Ed.), *From Aristotle to Augustine: History of Philosophy*, Vol. IV. Routledge, London, p. 16.
- Galen, C., 1821a. Commentaries on Hippocrates Book on Nourishment III. 1 Kuhn (1821–1833), Vol. XV. p. 257.
- Galen, C., 1821b. The Differentiation of Symptoms. 3 Kuhn (1821–1833), Vol. VII. pp. 55–56.
- Galen, C., 1854a. The Movement of Muscles I. Daremberg (1854–1856), Vol. II. p. 323.
- Galen, C., 1854b. The Sites of Diseases III. 14 Daremberg (1854–1856), Vol. II. p. 579.
- Galen, C., 1854c. Use of Parts IX. 14 Daremberg (1854–1856), Vol. I. pp. 597–598.
- Galen, C., 1854d. Use of Parts VIII. 6 Daremberg (1854–1856), Vol. I. pp. 541–543.
- Galen, C., 1859. The Sites of Diseases IV. 3 Daremberg (1854–1856), Vol. II. p. 590.
- Galen, C., 1962. On anatomical procedures IX. In: Lyons, M.C., Towers, B. (Eds.), *Galen on Anatomical Procedures* (Duckworth, W.H.L., trans.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 13–14.
- Galen, 1968. *De usu partium* (May, M.T., trans.). *On the Usefulness of the Parts of the Body*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 341–342.
- Galvani, L., 1791. *De viribus electricitatis in motu musculari commentarius*. *De Bononiensi Scientiarum et Atrium Instituto atque Academia commentarii*, Vol. 7, pp. 363–418 (for trans. see Foley, M.G., 1954. *Galvani: Effects of Electricity on Muscular Motion*. Burndy Library, Norwalk).

- Gazzaniga, M.S., 1997. *The New Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge, p. 1393.
- Goltz, F.L., 1869. Beiträge zur Lehre den Funktionen der Nervenzentren des Frosches'. Hirschwald, Berlin.
- Goltz, F.L., 1892. Der Hund ohne Grosshirn. Siebente Abhandlung uber die Verrichtungen des Grosshirn. (The dog without a brain. Seventh treatise on the functions of the brain). Arch. Ges. Physiol. 51, 570–614.
- Gregory, R.L., 1973. The confounded eye. In: Gregory, R.L., Gombrich, E.H. (Eds.), *Illusion in Nature and Art*. Duckworth, London, p. 50.
- Grunbaum, A.S.F., Sherrington, C.S., 1902. Observations on the physiology of the cerebral cortex of some of the higher apes (preliminary communication). Proc. R. Soc. Lond. 69, 206–209.
- Hall, M., 1832. These motions independent of sensation and volition. In: Alexander Walker (Ed.), *Proceedings of the Committee of Science, Zoological Society on Documents and Dates of Modern Discoveries in the Nervous System, 1839*. Facsimile Reprint 1973. Scarecrow Reprint Corp., Metuchen, NJ.
- Hall, M., 1837a. *Memoirs on the Nervous System*. J.B. Ballière, London.
- Hall, M., 1837b. On the True Spinal Marrow, and on the Excito–Motor System of the Nerves. Lectures given before the Royal Society, private printing.
- Hall, M., 1843. *New Memoir on the Nervous System*. J.B. Ballière, London.
- Hall, M., 1850. Synopsis of the Diastaltic Nervous System or the System of the Spinal Marrow and Its Reflex Arcs, As the Nervous Agent in All the Functions of Ingestion and of Egestion in the Animal Economy. Croonian Lectures, Mallett, London.
- Jackson, J.H., 1863. Convulsive spasms of the right hand and arm preceding epileptic seizures. Med. Times Gazette 2, 110–111.
- Jackson, J.H., 1873. On the anatomical, physiological and pathological investigations of epilepsies. West Riding Lunatic Asylum Med. Rep. 3, 315–319.
- Kandel, E., Wurtz, R., 2000. Constructing the visual image. In: Kandel, E., Schwartz, J.H., Jessell, J.M. (Eds.), *Principles of Neural Science*, McGraw-Hill, New York, pp. 492–502.
- Kenny, A.J.P., 1993. *Aquinas on Mind*. Routledge, London.
- Langley, J.N., 1883. Report on the parts destroyed on the right side of the brain of the dog operated on by Professor Goltz. J. Physiol. 4, 286–309.
- Langley, J.N., Sherrington, C.S., 1884. Secondary degeneration of nerve tracts following removal of the cortex of the cerebrum in the dog. J. Physiol. 5, 49–65.
- Liddell, E.G.T., Sherrington, C.S., 1924. Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes). Proc. R. Soc. Lond. B 96, 212–242.
- Liddell, E.G.T., Sherrington, C.S., 1925. Further observations on myotatic reflexes. Proc. R. Soc. Lond. B 97, 267–283.
- Magendie, F., 1822. Expériences sur les Fonctions des Racines des Nerfs Rachidiens'. J. Physiol. expér. path., Paris No. III, 2 August 1822, pp. 276–279. In: Cranefield, P. (Ed.), *Documents and Dates of Modern Discoveries in the Nervous System, 1839* (Alexander Walker, Eng. trans.). Facsimile Edition 1973, Scarecrow Reprint Corp., Metuchen, NJ, pp. 87–91.
- Mistichelli, D., 1709. Trattato dell'Apoplessia. Roma; A de Rossi alla Piazza di Ceri (C.D. O'Malley, trans.; How do we know this?). In: Clarke, E., O'Malley, C.D., 1968. *The Human Brain and Spinal Cord*. University of California Press, Berkeley, CA, pp. 282–283.
- Muller, J., 1833. These motions sometimes sensitive and always involuntary; partial return to the doctrine of Whytt. In: Alexander Walker (Ed.), *From the Manual of Physiology in Documents and Dates of Modern Discoveries in the Nervous System, 1839*. pp. 153–154. Cranefield, P. (Ed.), Facsimile Edition 1973. Scarecrow Reprint Corp., Metuchen, NJ.
- Nemesius, 1955. *The Nature of Man* (Telfer, W. (Ed.), trans.; Cyril of Jerusalem and Nemesius of Emesa) Westminster Press, Philadelphia.

- Pavlov, 1907. Untitled Nobel Oration. In: Les prix. Nobel en 1904. Norstedt & Söner, Stockholm.
- Pavlov, I., 1928. Lectures on Conditioned Reflexes (Gantt, W.H., Eng. trans.). International Publications, New York.
- Penfield, W., 1975. The Mystery of the Mind: A Critical Study of Consciousness and the Human Brain. Princeton University Press, Princeton, p. 1.
- Penfield, W., Rasmussen, T., 1968. Cerebral Cortex of Man: Clinical Study of Localization and Function. Hafner, New York.
- Pfluger, E.F.W., 1853. Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen. Berlin, Hirschwald (The Sensory Functions of the Spinal Cord of Vertebrates, Together with a New Theory of the Laws of Transmission of Reflexes).
- Pourfour du Petit, F., 1727. Mémoire dans lequel il est démontré que les nerfs intercostaux fournissent des rameaux qui portent des esprits dans les yeux. Mémoires de Mathématique et de Physiologie. Histoire de l'Académie Royale des Sciences, pp. 1–19.
- Procháska, J., 1784. De functionibus systemis nervosi, et observationes anatomico-pathologicae. In: Gerle, W. (Ed.), Adnotationum Academicarum, Prague (Laycock, T., Eng. trans.; A Dissertation on the Functions of the Nervous System). In: Unzer and Procháska on the Nervous System. Sydenham Society, London, 1851.
- Rahman, F., 1952. Avicenna's Psychology (Eng. Trans.; Kitab al-Najab, Book III). Oxford University Press, London (Chapter VI).
- Sechenov, I.M., 1863. In: Gibbons, G. (Eds.), Reflexes of the Brain (Belsky, S., trans.; from Russian). MIT Press, Cambridge, MA.
- Sechenov, I.M., 1863. Reflexes of the Brain (Subkov, A.A., Eng. Trans.; Medizinsky Vestnik. Sechenov's Selected Works). State Publication House, Leningrad, Moscow, 1935.
- Sherrington, C.S. 1900. Schafer's Textbook of Physiology, Vol. II.
- Sherrington, C.S., 1903. Qualitative difference of spinal reflex corresponding with qualitative difference of cutaneous stimulus. J. Physiol. XXX, 39–46.
- Sherrington, C.S., 1905a. On reciprocal innervation of antagonistic muscles: seventh note. Proc. R. Soc. Lond. B LXXVI, 160–163.
- Sherrington, C.S., 1905b. On reciprocal innervation of antagonistic muscles: eighth note. Proc. R. Soc. Lond. B. 76, 269–297.
- Sherrington, C.S., 1892. Notes on the arrangement of some motor fibres in the lumbo-sacral plexus. J. Physiol. XIII, 621–772.
- Sherrington, C.S., 1910. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. J. Physiol. XL, 28–121.
- Sherrington, C.S., 1947. The Integrative Action of the Nervous System. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sherrington, C.S., 1951. Man on His Nature, 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Singer, C.J., 1952. Vesalius on the Human Brain. Oxford University Press, London.
- Stuart, A., 1739. Lecture III of the Croonian lectures. Proc. R. Soc. Lond. 40, 36–48.
- Vesalius, 1543. De humani corporis fabrica (Basel, 1543, Bk. VII, Chi.). p. 623.
- Vesalius, A., 1542. On the Workings of the Human Body. De Humani Corporis Fabrica. J. Oporini, Basilae.
- von Bonin, G., 1960. In: Papers presented on the Cerebral Cortex. Charles C. Thomas, Springfield, IL.
- Vulpian, A., 1866. Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. faites au Musée d'Histoire Naturelle. J.B. Ballière, Paris.
- Weiskrantz, L., 1980. Varieties of residual experience. Quart. Exp. Psychol. 32, 365–386.
- Weiskrantz, L. 1986. Blind sight: A Case Study and Implications. Oxford University Press, Oxford.
- Weiskrantz, L., 1987. Neuropsychology and the nature of consciousness. In: Blakemore, C., Greenfield, S. (Eds.), Mindwaves. Blackwell Science, Oxford, pp. 307–320.

- Whytt, R., 1751. Documents relative to the spinal marrow, etc. Sensation the cause of a conservative motion in the whole or in the separated parts of animals—involuntary motion. The centre of this being the brain or spinal marrow. From An Essay on the Vital and other Involuntary Motions of Animals, Works, Edition 1768. p. 152, p. 162, p. 203. In: Alexander Walker (Ed.), Documents and Dates of Modern Discoveries in the Nervous System, 1839. pp. 112–122. Facsimile Edition 1973, Scarecrow Reprint Corp., Metuchen, NJ.
- Willis, T., 1664. In: Feindel, W. (Ed.), The Anatomy of the Brain and Nerves (trans. Cerebri anatome). Tercentenary Facsimile Edition, Vol. II. McGill University Press, Montreal, 1965.
- Willis, T., 1672. De anima brutorum (Eng. trans.; Two discourses concerning the soul of brutes, which is that of the vital and sensitive of man). Facsimile of Translation (Pordage, S., 1683). Scholars' Facsimiles & Reprints, Gainesville, FL, 1971.
- Willis, T., 1683. Cerebri anatome cui accessit nervorum descriptio et usus (Pordage, S., Eng. trans.; illustrated by Sir Christopher Wren. Flesher, London, 1964 (Chapter X)). Dring, Harper and Leigh, London.
- Young, J.Z., 1978. Programs of the Brain. Oxford University Press, Oxford, p. 119.