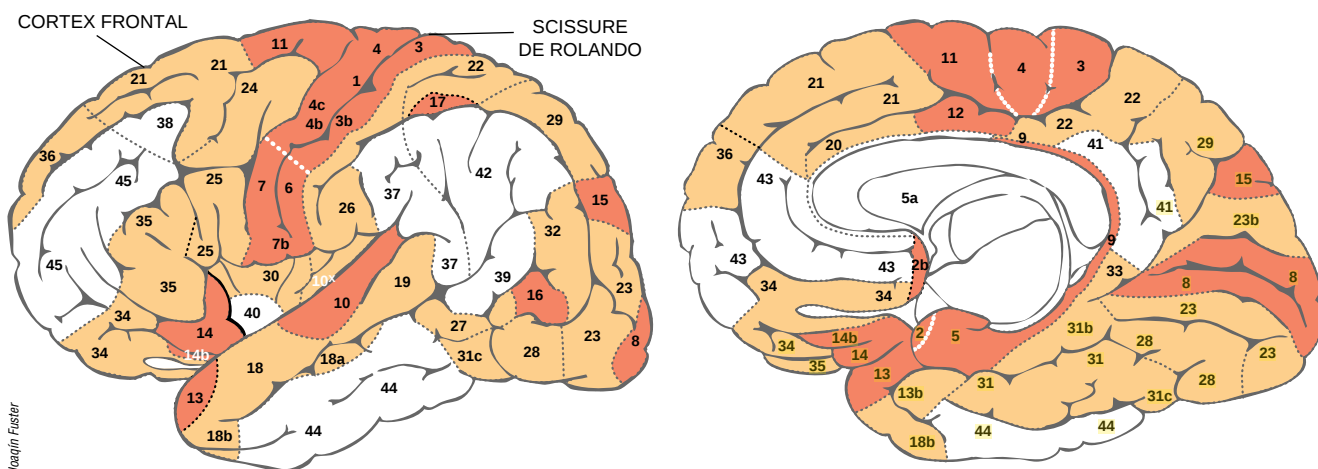




2. LE CORTEX CÉRÉBRAL humain a été représenté par une face latérale (à gauche) et sur une coupe, au centre du cerveau (à droite). Les nombres indiquent l'ordre de myélinisation des diverses zones (les neurones ne sont fonctionnels que si leurs prolongements sont entourés d'une gaine de myéline qui autorise la propagation

de l'influx nerveux). La scissure de Rolando, sur la surface latérale, sépare le cortex postérieur, dit perceptif (à droite de la scissure), du cortex frontal, dit moteur (à gauche). Les zones sensorielles et motrices primaires sont indiquées en rouge ; les zones d'association sont représentées en blanc et en ocre clair.

tex temporal et du cortex pariétal, et celle du cortex préfrontal (dans le lobe frontal), sont les dernières à se développer. La scissure de Rolando (voir la figure 2) sépare deux grands secteurs corticaux, l'un dédié à la perception, l'autre à l'action. Dans chaque secteur, la complexité augmente du cortex primaire au cortex associatif, qui abrite notamment des réseaux de la mémoire.

La hiérarchie de la mémoire

Ces gradients de complexité correspondent assez bien au nombre de connexions entre zones. Dans le cortex postérieur, les fibres partent des zones sensorielles primaires et se projettent vers les zones du cortex associatif. Dans le cortex frontal, inversement, les fibres se projettent du cortex associatif (préfrontal) vers le cortex postérieur (moteur). Toutefois, dans le cortex antérieur comme dans le cortex postérieur, toutes les connexions sont réciproques : toute action projective est accompagnée d'une rétroaction. En outre, les directions des connexions reflètent le degré d'élaboration du traitement de l'information au cours de la formation des souvenirs et de leur évocation.

Les zones sensorielles primaires de la mémoire phylétique envoient des informations vers les zones associatives postérieures, où les associations synchrones forment les réseaux de la mémoire perceptive. Au cours de mécanismes similaires, les rétroactions motrices tissent des réseaux de

mémoire motrice dans le cortex frontal. Ces réseaux régissent les actes élémentaires, innés, qui se manifestent dans le cortex moteur primaire et dans les structures motrices sous-corticales. Ainsi, la mémoire perceptive et la mémoire motrice dérivent de la mémoire phylétique. Les deux sont associatives, gravées dans le cortex et organisées de façon hiérarchique.

La mémoire perceptive est celle des sens. C'est la mémoire personnelle, qui confère la connaissance. Les diverses formes de la mémoire perceptive sont regroupées selon leur contenu sensoriel. Il existe une hiérarchie dans la mémoire perceptive, qui va du sensoriellement concret au conceptuellement général. À la base se trouvent les souvenirs des sensations élémentaires ; au sommet, les concepts abstraits.

La hiérarchie de la mémoire perceptive se fonde, à son tour, sur une hiérarchie des aires du cortex postérieur. Aux niveaux inférieurs, la mémoire perceptive correspond à l'analyse de l'information sensorielle. De fait, il existe une hiérarchie dans le traitement de toutes les informations sensorielles (de la vue, du toucher, de l'ouïe, du goût et de l'olfaction). Elles convergent toutes dans le cortex associatif sensoriel et dans des structures limbiques des lobes temporaux, notamment dans l'hippocampe.

Les zones d'association parasensorielles, proches du cortex sensoriel, stockent la mémoire sensorielle. Quand elles sont lésées, le malade souffre d'agnosie, c'est-à-dire d'un déficit dans

la reconnaissance du sens. Pour être active, la mémoire perceptive nécessiterait l'activation de divers neurones des zones sensorielles primaires, peut-être grâce à des projections issues du cortex associatif : on a effectivement montré, par les méthodes d'imagerie du fonctionnement cérébral, que les images visuelles mentales (on demande au sujet de penser à une image) activent le cortex visuel primaire.

Ainsi, les mêmes zones corticales servent à la fois au stockage de la mémoire perceptive et au traitement des informations sensorielles, ce qui offre un support neuronal aux relations entre la perception et la mémoire. Nous enregistrons ce que nous percevons, et nous percevons ce que nous enregistrons. Au cours d'une perception, nous projetons sur le monde nos attentes et nos « hypothèses », fondées sur l'expérience passée.

Quand on remonte dans la hiérarchie corticale de la mémoire (et de la perception), dans les aires qui se développent tardivement, on entre dans les réseaux complexes et étendus de la mémoire plurisensorielle et déclarative (la mémoire des faits et des connaissances). Ici, la topographie est confuse, car les réseaux qui unissent divers domaines du cortex associatif, et dont chacun représente des qualités différentes selon l'expérience, sont très imbriqués.

Chez l'homme, la stimulation électrique de certains points de la surface du cortex postérieur déclenche diverses sensations, qui ont parfois des caractéristiques

téristiques de la mémoire épisodique (la mémoire autobiographique). Les réseaux de la mémoire épisodique sont très étendus, et l'on n'en connaît pas la topographie. De même, on ignore la localisation précise des réseaux de la mémoire sémantique, une forme élaborée de la mémoire déclarative. Toutefois, étant donné les troubles du langage que déclenchent certaines lésions du cortex postérieur associatif, on pense que les réseaux de la mémoire sémantique y sont localisés.

Il n'existe pas le moindre élément qui permettrait de localiser la topographie des réseaux de la connaissance intellectuelle, le niveau le plus élevé de la hiérarchie de la mémoire perceptive. Ce type de mémoire semble réparti dans tout le cortex, dans la mesure où il se fonde sur de multiples expériences et d'innombrables associations.

Jusqu'à présent, nous avons ébauché la hiérarchie des diverses catégories de la mémoire perceptive. Toutefois, tous les réseaux, quel que soit leur degré d'élaboration, sont interconnectés, ce qui expliquerait que les amnésies totales sont rares. En outre, la majorité des souvenirs sont imbriqués : le souvenir visuel et sonore que j'ai du tramway de San Francisco (mémoire sensorielle) est associé au souvenir de ma dernière visite dans cette ville (mémoire épisodique), ainsi qu'à la signification du mot tramway (mémoire sémantique) et au concept de transports en commun (mémoire conceptuelle). Ces souvenirs et leurs réseaux de mémoire sont étroitement liés, de la mémoire inférieure à la mémoire supérieure, et sont connectés tant verticalement qu'horizontalement.

La mémoire motrice

Chez les mammifères, les niveaux inférieurs de la hiérarchie motrice sont situés dans la moelle épinière et dans le cervelet. Ces structures stockent les formes élémentaires de la mémoire motrice, par exemple les actes réflexes qui régissent les réactions de défense. Certains de ces réflexes sont conditionnés et subissent l'influence des centres supérieurs (l'association critique s'effectue dans le cervelet).

Au-dessus du cervelet, dans la hiérarchie des structures motrices, se trouvent les noyaux du thalamus, les ganglions de la base et l'hypothalamus.

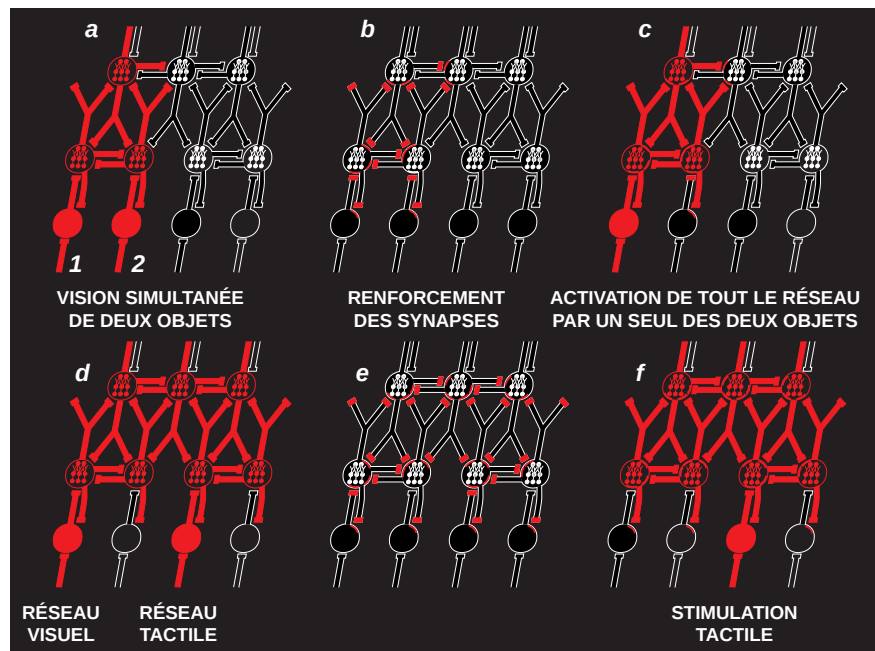
Comme dans les centres inférieurs, la mémoire motrice stockée dans ces structures est phylétique : c'est une mémoire innée, stéréotypée et associée à des conduites instinctives.

Le cortex du lobe frontal est la base des niveaux supérieurs de la hiérarchie de la mémoire motrice. Le cortex moteur primaire est le siège de la mémoire motrice phylétique, celle des actes moteurs élémentaires, notamment la contraction musculaire. Au-dessus du cortex moteur primaire, dans la hiérarchie motrice, se situe le cortex prémoteur. La représentation et le traitement du mouvement y sont plus complexes que dans le cortex moteur.

Le cortex préfrontal, cortex associatif du lobe frontal, constitue le niveau supérieur de la hiérarchie motrice. Il se développe tardivement ; il reçoit des fibres issues des structures sous-cor-

тикаles et limbiques, ainsi que du néocortex. De longues fibres unissent les réseaux de la mémoire perceptive, localisés dans le cortex postérieur, aux réseaux moteurs préfrontaux.

Les zones corticales préfrontales stockent des schémas d'actions séquentielles visant à atteindre un but. Ainsi, les singes subissant des lésions préfrontales apprennent difficilement des tâches dont l'exécution exige une succession de plusieurs actions. Toutefois, grâce à un entraînement intensif, les représentations frontales des actions semblent se réorganiser dans les structures motrices inférieures, notamment dans les ganglions de la base. Les personnes souffrant de lésions frontales ne parviennent plus à effectuer des séquences de mouvements complexes, mais continuent à exécuter des séquences automatiques. Chez le singe,



3. LES SOUVENIRS sont formés, stockés et activés par des mécanismes d'association. Nous avons supposé, arbitrairement, qu'un réseau de mémoire est constitué de onze neurones (schématisés par les cercles rouges). Tous les modèles connus de connexions corticales ont été représentés : la projection vers l'avant, la rétroaction, les connexions latérale, parallèle, convergente et divergente. Les impulsions se propagent de bas en haut, des récepteurs sensoriels vers les étages les plus élevés du réseau, et les neurones actifs sont représentés en rouge. Les trois schémas supérieurs illustrent les changements dans le réseau à la suite de l'association entre deux stimulations visuelles : la coïncidence temporelle des stimulations (représentées par les neurones 1 et 2 activés) renforce les contacts synaptiques entre les ensembles de neurones qui représentent chacune des deux stimulations (a) ; la mémoire à long terme des deux stimulations associées reste enregistrée dans les synapses renforcées (b, en rouge) ; désormais, une seule des deux stimulations active tout le réseau de mémoire associative qui, en raison de l'activation préalable de ces synapses, inclut le réseau de la deuxième stimulation (c). Les schémas inférieurs montrent les mêmes processus d'association par coïncidence temporelle entre des stimulations dues à deux modalités sensorielles distinctes, l'une visuelle, l'autre tactile : les deux stimulations simultanées activent leur propre réseau (d) ; les synapses sont renforcées, et la mémoire à long terme y est gravée (e) ; la stimulation tactile réactive le réseau, ce qui évoque aussi le souvenir de l'image visuelle (f).