

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.

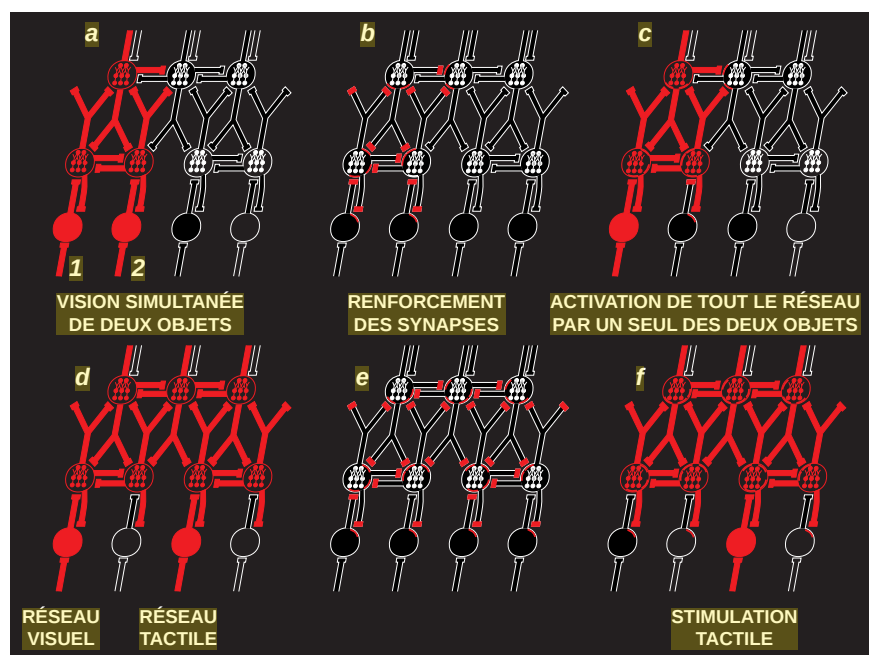
Comme dans les centres inférieurs, la mémoire motrice stockée dans ces structures est phylétique : c'est une mémoire innée, stéréotypée et associée à des conduites instinctives.

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.

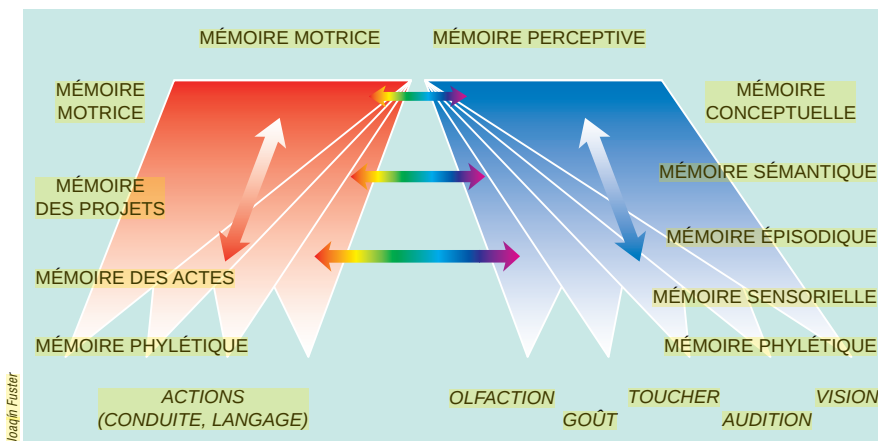
Le cortex préfrontal, cortex associatif du lobe frontal, constitue le niveau supérieur de la hiérarchie motrice. Il se développe tardivement ; il reçoit des fibres issues des structures sous-cor-

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).



4. LES DIVERS TYPES DE MÉMOIRE sont organisés de façon hiérarchique, aussi bien en ce qui concerne la mémoire motrice ou exécutive (à gauche) que la mémoire perceptive (à droite). Les flèches symbolisent la multitude des connexions entre les différentes régions du cortex qui abritent les divers types de mémoire. Les deux hiérarchies, motrice et perceptive, reposent sur la mémoire phylétique constituée des zones sensorielles et motrices primaires ; les réseaux représentatifs des concepts généraux sont situés au sommet.

les lésions corticales bloquent tout nouvel apprentissage, mais n'empêchent pas l'exécution des actions mémorisées avant la lésion. La tomographie par émission de positons confirme le basculement de l'activation des réseaux de mémoire : lorsqu'on demande à quelqu'un de réaliser une tâche manuelle nouvelle, l'imagerie par tomographie indique que c'est le cortex préfrontal qui est activé. Puis, à mesure que la personne connaît bien la tâche demandée, l'activité du cerveau et des ganglions de la base augmente, tandis que celle du cortex préfrontal diminue.

En résumé, une hiérarchie des zones frontales implique une hiérarchie de souvenirs moteurs. Les souvenirs moteurs sont stockés dans des réseaux préfrontaux et prémoteurs, du moins aux tout premiers stades de l'apprentissage. Lorsqu'une séquence motrice est acquise et qu'elle devient automatique, sa représentation semble être reléguée dans des structures inférieures. Toutefois, certaines tâches continuent à dépendre du cortex frontal.

La plupart du temps, notre mémoire à long terme est en état de latence, c'est-à-dire que nous n'en avons pas conscience, les agrégats neuronaux de ses réseaux étant alors inactifs. Un réseau de mémoire se réveille lorsque le souvenir qu'il représente est réactivé par une évocation ; par association, le reste du réseau qui lui est connecté par des expériences antérieures est également réactivé. Ces activations ne nécessitent pas un état de conscience

complète : certains éléments du réseau peuvent être activés inconsciemment.

L'hippocampe semble jouer un rôle important dans la réactivation d'un réseau neuronal par un souvenir. Ainsi, les personnes qui ont des lésions de cette structure ne parviennent ni à mémoriser de nouveaux souvenirs, ni à se souvenir des anciens. Comme les réseaux de nouveaux souvenirs sont des prolongements des anciens, les mécanismes neuronaux de formation et de récupération des souvenirs sont étroitement liés, voire identiques, et l'hippocampe participe aux deux.

La réactivation des souvenirs

L'évocation d'anciens souvenirs perceptifs, de même que la formation de nouveaux souvenirs, suppose l'activation associative de vastes réseaux neuronaux du cortex postérieur. Quand le souvenir évoqué est associé à une action, le réseau activé s'étend jusqu'au lobe frontal. La nécessité de retenir le souvenir pour le traiter active les réseaux préfrontaux qui envoient des impulsions au cortex postérieur et maintiennent en activité le réseau perceptif jusqu'au terme de l'action motrice ou mentale.

Chez l'homme et chez les primates non humains, la mémoire est stockée dans des réseaux de neurones du cortex, qui s'enchevêtrent. Puisque le nombre des associations potentielles est quasi infini, celui des réseaux potentiels l'est aussi.

Les réseaux de mémoire se forment et s'étendent grâce à l'activation simultanée d'ensembles de neurones qui représentent des informations et des événements internes et externes. Ces réseaux restent activables tout au long de la vie, sujets à des expansions et à des recombinaisons qui résultent de nouvelles expériences. Simultanément, les neurones et leurs connexions sont vulnérables et vieillissent : les souvenirs s'estompent.

Les réseaux de la mémoire perceptive et de la mémoire motrice s'organisent hiérarchiquement à partir des cortex primaires sensoriel et moteur, fondements de la mémoire phylétique. Toutefois, cette organisation ne nécessite pas que les souvenirs soient stockés de façon rigide dans des réseaux de neurones corticaux finis. Au contraire, les différents types de mémoire sont liés entre eux par des réseaux localisés dans diverses strates de la hiérarchie perceptive et de la hiérarchie motrice.

La mémoire à court terme et la mémoire à long terme reposent vraisemblablement sur les mêmes substrats corticaux. Les connexions entre les différents niveaux de la hiérarchie de la mémoire permettent la récupération des souvenirs par plusieurs voies d'accès. Ainsi, la mémoire épisodique ou sémantique, qui est ancrée dans des associations étendues, résiste à certaines lésions corticales. Toutefois, certaines de ces associations spécifiques entre le lieu, la date, les noms ou les visages finissent par être perdues lorsque les connexions dans le cortex s'affaiblissent, notamment lors du vieillissement normal. L'exercice mental limite probablement cette usure en renforçant des connexions anciennes ou en en créant de nouvelles.

Joaquín FUSTER travaille à l'Institut de recherches sur le cerveau, à l'Université de Los Angeles.

J. FUSTER, *Memory in the Cerebral Cortex : an Empirical Approach to Neural Networks in the Human and Nonhuman Primates*, MIT Press, 1995.

Y.-D. ZHOU, J. FUSTER, *Mnemonic Cell Activity in Somatosensory Cortex*, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, vol. 93, pp. 10533-10537, 1996.

J. FUSTER, *The Prefrontal Cortex*, Lip-pincott-Raven Press, 1997.