

Mémoire et cerveau : l'erreur de Bergson

Jean-Luc Petit

Université de Strasbourg

CREPhAC

Lorsque les neurosciences conçoivent la nécessité de réhabiliter le corps contre la tendance des sciences cognitives à intellectualiser à outrance la cognition et qu'elles veulent fonder une neurophysiologie de l'action — et non seulement de la représentation — elles revisitent assez logiquement Bergson, et plus particulièrement *Matière et mémoire*, où elles trouvent l'esquisse d'une théorie sensori-motrice de la perception. *Matière et mémoire* est couramment lu comme l'ébauche d'une biologie de l'incarnation dérivant du système moteur la constitution du monde de l'expérience de l'individu biologique. La physiologie de la perception et de l'action d'A. Berthoz¹ a pu y reconnaître un précurseur, tandis que la physiologie de la représentation motrice de M. Jeannerod en a retiré bien plus que son auteur ne le concède. Berthoz, en particulier, n'a pas dédaigné de dresser la liste de ses « points d'accord » avec Bergson : une même critique du langage qui réifie les processus du vivant ; la perception conçue comme préparation, voire simulation de l'action ; une défense de l'unité intégrative du mouvement, par opposition au pluralisme analytique de la trajectoire ; la reconnaissance du rôle de l'inhibition/désinhibition dans les déterminants de l'action où l'on aurait tort de surestimer l'excitation ; l'apparente continuité du vécu entendue comme compression des nombreuses oscillations des cellules du cerveau ; les origines empiriques de l'espace homogène géométrique recherchées dans les contraintes biologiques du corps agissant, y compris les sensations musculaires ; enfin, thème typiquement berthozien, l'opposition des deux stratégies cognitives : égocentrée et allocentrée qui capturerait celle des deux mémoires.

Cette relecture neuronale de l'œuvre de Bergson est toutefois forcément sélective — pour ne pas dire qu'elle risque d'aller à rebours des intentions de Bergson lui-même, qui étaient de restreindre le rôle du corps aux limites d'une actualité entièrement dédiée à la satisfaction des « besoins inférieurs » de l'organisme, de façon à gratifier l'esprit d'un pouvoir de « survivance *en soi* du passé » qui ne doive rien à la matière. Abandonnant au corporel

¹ Berthoz, in *Annales bergsoniennes IV* (2008).

l'attirail utilitaire des dispositifs automatiques de la mémoire-habitude, cette pseudo mémoire préférée des psychologues à qui il la laissait volontiers, Bergson prétendait en effet sauver de toute contamination avec l'ordre spatial des choses, du corps et du cerveau son concept d'un « souvenir pur » ne requérant aucun substrat matériel pour sa conservation.

Bergson, dès l'*Essai sur les données immédiates de la conscience*, avait ontologiquement déclassé l'espace, qu'il considérait comme uniquement extérieur et matériel, par rapport à la durée assimilée par lui à l'esprit même². Essentiellement mémoire, notre être intérieur viendrait à la rencontre du monde extérieur en se resserrant dans les limites du corps, interface entre l'intérieur et l'extérieur. Cette incorporation occasionnelle de l'esprit répondrait aux sollicitations pratiques de l'action sur l'environnement et non à des motivations désintéressées comme la connaissance, la contemplation ou le rêve. Ne devant rien à l'extérieur ni à l'espace, sans que rien l'y contraigne d'ailleurs, la mémoire condescendrait éventuellement à se rendre utile comme elle fait dans la vie normale — mais cesse de faire dans la pathologie — en nous procurant, quand le besoin s'en fait sentir, une sélection des souvenirs pertinents pour les tâches urgentes de l'actualité.

C'est donc un défi tout à fait considérable où l'on me met de tirer la leçon philosophique des travaux des trente dernières années sur les bases neurocognitives de la mémoire en confrontant leur idée directrice avec celle de la tradition spiritualiste remontant de Bergson à St Augustin³. Pour cette tradition, l'esprit procéderait d'une temporalité vécue sans mélange d'extériorité spatiale. Le concept bergsonien de « souvenir pur » en recueille l'héritage. À ce pouvoir de l'esprit de fixer l'événement personnel dans la singularité de son occurrence unique répond — mais en contexte de naturalisme scientifique — le concept de « mémoire épisodique » des psychologues. Seulement, la mémoire épisodique s'inscrit dans une tout autre perspective que le souvenir pur.

On me dira que la conception bergsonienne de la mémoire se fonde sur une ontologie de la durée et que cet engagement métaphysique la soustrait à la comparaison avec une psychologie de la mémoire sans autre ambition qu'expliquer la fonction mentale en question. Mais la métaphysique de l'esprit au sens de Bergson ne revendique justement pas une pareille neutralité à l'égard de la psychologie empirique. « Nous avons, déclarait-il, transposé un problème métaphysique au point de le faire coïncider avec un problème de psychologie que

² Bergson, *Essai sur les données immédiates de la conscience* (1889/1927).

³³ D'abord allégué comme excuse pour décliner l'invitation du Pr. Yasushi Hirahi au colloque du programme Bergson au Japon, ce défi s'est retourné en mission à accomplir devant l'intérêt qu'il m'a montré en réponse.

l'observation pure et simple peut trancher⁴. » Ce témoignage de positivisme scientifique semble légitimer d'avance la confrontation de la doctrine du « souvenir pur » avec le paradigme des récentes neurosciences de la mémoire. Bien sûr, l'exercice demeure risqué, puisque les données récentes sur les bases biologiques de la mémoire ne sont pas de celles auxquelles on aurait pu avoir accès par « l'observation pure et simple ». Fermé à la clinique de l'amnésie et de l'aphasie contemporaines de Bergson, simplement entr'ouvert par la méthode ultérieure des lésions sur modèle animal, l'accès aux bases neurales de la mémoire n'a été rendu possible que par une combinaison de technologies récentes, telles que l'enregistrement électrophysiologique intracellulaire in vivo chez l'animal libre de se mouvoir, la capture infrarouge du mouvement et le traitement statistique du signal enregistré à l'ordinateur. L'objectif n'était d'ailleurs plus la structure anatomique emmagasinant les souvenirs, mais l'accroissement d'activité sélectif de la cellule individuelle ou de la population cellulaire signalant l'encodage, la consolidation ou le rappel des épisodes de l'expérience individuelle. Le localisationnisme cérébral des fonctions cognitives ne se concevant plus comme relation de contenant à contenu, mais plutôt comme corrélation univoque entre composante du comportement et *pattern* d'activité d'un réseau neuronal, la question se pose de savoir si la critique de Bergson survit au déplacement de sa cible.

En effet, d'après Bergson, « le système nerveux, masse matérielle présentant certaines qualités de couleur, de résistance, de cohésion, etc., possède peut-être des propriétés physiques inaperçues, mais des propriétés physiques seulement⁵ ». Occuper un espace, être contenu dans un espace plus étendu, contenir un espace plus restreint sont des propriétés typiquement physiques, des relations proximales entre des termes actuellement donnés⁶. Mais, la matérialité du cerveau ne comporterait pas la possibilité de contenir « par représentation » quelque chose comme un événement extérieur – à plus forte raison un événement révolu – qui ne serait pas actuellement contenu, au sens matériel strict, dans ce cerveau. Qu'entre un état de la matière cérébrale et un événement du monde une relation puisse exister, laquelle – sans nécessairement posséder tous les caractères de la représentation mentale – retienne quelque chose de la représentation, en ce qu'elle suffit à identifier cet événement entre tous les autres,

⁴ Bergson, *Matière et mémoire* (1896/1939), p. 269.

⁵ Bergson, *Op. cit.*, p. 75.

⁶ Bergson, *Op. cit.*, p. 165 : « nous subissons à un tel degré l'obsession des images tirées de l'espace, que nous ne pouvons nous empêcher de demander où se conserve le souvenir. Nous concevons que des phénomènes physico-chimiques aient lieu *dans* le cerveau, que le cerveau soit *dans* le corps, le corps *dans* l'air qui le baigne, etc. ; mais le passé, une fois accompli, s'il se conserve, où est-il ? Le mettre, à l'état de modification moléculaire, dans la substance cérébrale, cela paraît simple et clair, parce que nous avons alors un réservoir actuellement donné, qu'il suffirait d'ouvrir pour faire couler les images latentes dans la conscience. Mais si le cerveau ne peut servir à un pareil usage, dans quel magasin logerons-nous les images accumulées ? »

cette éventualité n'a jamais été prise en considération dans *Matière et mémoire*. Elle n'y avait pas place, tout l'effort de Bergson tendant à réduire le cerveau à la région d'espace qu'il occupe et aux interactions entre cette région et les régions environnantes dans une actualité immédiate.

Or, en démenti à Bergson, il semble que l'individuation des événements, condition de leur conservation, soit bel et bien une affaire d'espace, puisqu'elle met en œuvre un processus cérébral de géométrisation spontanée, processus encore incomplètement connu, mais qui s'annonce comme devant être d'une étonnante sophistication. Le contraste est total, quand on compare la conception spiritualiste avec le paradigme dominant les neurosciences de la mémoire suite à la mise au jour des bases neurales de la mémoire épisodique avec la découverte des neurones de lieu par J. O'Keefe, suivie de celle des neurones de grille par M-B. et E. Moser. Total contraste, en effet, vu le rôle que joue le concept de « carte cognitive » et plus généralement une conceptualité géométrique ou topologique dans l'interprétation fonctionnelle de structures anatomiques comme l'hippocampe et ses cellules de lieu (*place cells*) ou le cortex entorhinal et ses cellules de grille (*grid cells*). Dépassant le modèle euclidien de l'extériorité physique antinomique de l'intériorité temporelle de l'esprit, une compréhension intégrative de ce processus exigerait une nouvelle conception morphogénétique et multidimensionnelle de l'espace fort éloignée du concept trivial d'espace dont Bergson se contentait à titre de repoussoir. D'après ces données récentes, la fixation de la singularité événementielle résulterait, cette fois, d'un double mouvement de spatialisation de l'expérience sur des cartes topologiques cérébrales. A la séparation des régions de l'environnement corrélatives des *patterns* d'activité des réseaux neuronaux répondrait la mise en registre des cartes cognitives résultantes. Un processus cérébral qui se poursuit à de multiples niveaux d'organisation, du centre à la périphérie et *vice versa*, entre les niveaux extrêmes que sont les « topies » (rétinotopie, tonotopie, somatotopie...) des aires primaires des entrées sensorielles et les répertoires d'actions des régions centrales prémotrices. La modélisation des transformations géométriques impliquées, avec les nombreux changements de référentiels que requiert la mise en registre de cartes hétérogènes et la solution des problèmes de dualité des géométries convoquées comme modèles, met les mathématiciens au défi de nous faire comprendre le géométrisme naturel du traitement cérébral de l'information spatiale⁷.

⁷ Voir dans A. Berthoz et J-L. Petit (dir.) *Complexité-Simplicité* (2014) les contributions de D. Bennequin, J. Petitot et des autres mathématiciens.

Si bien qu'au lieu que la constitution du monde vécu se décide à la périphérie de l'organisme, interface entre les effecteurs musculaires de mouvement du corps et les objets de l'environnement sur lesquels s'exerce son action, des centres cérébraux à la fois éloignés des entrées sensorielles et indépendants du système moteur, tels que la formation hippocampique, seraient le siège d'un processus de géométrisation spontanée de l'information sensorielle extéroceptive et proprioceptive qui procure à l'individu biologique un système de localisation cartographique de son corps dans l'environnement. Dans cette optique, le vivant est l'être capable de se repérer originairement sur des cartes internes de façon à prendre connaissance de sa position dans l'espace, avant même de songer à intervenir causalement dans l'environnement extérieur et en vue de rendre possible cette intervention éventuelle.

— À cet égard, on serait tenté de parler de « l'erreur de Bergson » concernant la biologie de la mémoire, comme A. Damasio a pu parler de l'erreur de Descartes concernant la décision, qu'il aurait – d'après lui – subordonnée à la raison, au mépris de l'influence des émotions.

Rappelons que le neurophysiologiste J. O'Keefe (University College London) a remporté le prix Nobel 2014 pour sa découverte dans l'hippocampe du cerveau des mammifères des cellules du sens de la position de l'individu dans l'espace environnant. Interprétée par la théorie des cartes cognitives spatiales de Tolman⁸ et Hebb⁹ cette découverte contredit, à première vue, la thèse d'un cerveau sensori-moteur et non organe de représentation. La fonction de l'hippocampe comme base de la mémoire et de l'individuation des souvenirs personnels par un processus spatialisant suggère, contre Bergson, que l'actualité de l'état cérébral ne limite pas sa fonction au présent de l'action et ne fait pas obstacle à la conservation du passé.

Publiée dans un article pionnier (*Brain Research* 1971)¹⁰, la découverte d'une activité neuronale spécifiquement liée à la localisation de l'animal, quoiqu'interprétée d'emblée comme carte cognitive spatiale, dégageait encore mal cette fonction cognitive d'avec l'influence – déjà bien établie¹¹ – de l'orientation, voire même celle de la stimulation tactile. Le rat étant maintenu avec la main dans une position et une orientation données, l'histogramme des fréquences de décharge d'une cellule individuelle enregistrée pendant chaque position ou orientation de l'animal révélait, sans doute, la préférence du neurone pour

⁸ Tolman, « Cognitive maps in rats and men », *Psychol. Rev.* (1948).

⁹ Hebb, *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*, (1949).

¹⁰ O'Keefe & Dostrovsky, *Brain Res.* (1971).

¹¹ Voir les « neurones de boussole » ou cellules d'orientation de la tête : Taube et al., *J. of Neurosc.* (1990).

une certaine place sur la plateforme d'expérimentation, mais aussi pour certaines orientations dans l'espace, sans parler de la condition artificielle de contention manuelle du rat.

Les propriétés géométriques justifiant *a posteriori* la désignation des cellules pyramidales de l'hippocampe comme « neurones de lieu » (*place cells*) allaient être mises au jour dans l'abondante littérature ultérieure, issue en particulier des travaux du même laboratoire. Concrétisant le concept de carte cognitive, étaient proposées des représentations cartographiques de l'environnement mettant en évidence, d'abord avec des courbes de niveau, puis avec des fausses couleurs, les régions de l'espace exploré dont le franchissement par l'animal induisait l'activation de cellules partout ailleurs silencieuses. Par analogie avec les champs récepteurs rétiniens ou cutanés des cellules visuelles ou tactiles, ces régions d'activation sélective, bien que dépourvues de stimulus sensoriel déclencheur, étaient baptisées « champ de lieu » de chaque cellule de lieu. D'abord apparemment limitée à l'environnement unidimensionnel du labyrinthe, la sélectivité d'activation de ces cellules de l'hippocampe pour une région particulière se révélait une propriété générale également manifeste dans des enceintes bidimensionnelles ouvertes de forme variée.

Cette étrange cartographie neuronale de l'espace cédait une partie de son mystère lorsque la manipulation d'indices visuels montrait la relativité du champ de lieu des cellules de lieu par rapport aux indices visuels du but¹². Tâche imposée au rat : choisir la branche d'un labyrinthe en croix contenant la récompense en présence d'indices visuels (condition de perception) ou en leur absence (condition de mémoire). Résultat : une majorité de cellules ont un champ de lieu solidaire des indices mobiles du but. En revanche, pour une minorité de cellules, le champ de lieu reste invariable par rapport aux indices statiques du fond. Constatant la similarité des champs de lieu de chaque cellule dans les deux conditions, les chercheurs interprètent cette permanence en supposant que son orientation préférée par rapport au fond procure à l'animal une carte par défaut, qu'il réoriente si nécessaire à l'aide des indices mobiles du but manipulés par l'expérimentateur. Quand on regarde la distribution des champs de lieu du groupe cellulaire, la règle : concentration des pics de décharge d'une même cellule – dispersion des pics de cellules voisines, s'applique sans préférence motivationnelle évidente pour une région privilégiée, telle que le voisinage de la récompense. Il apparaît, au contraire, que l'exposition aux indices spatiaux fixe en bloc l'emplacement des

¹² O'Keefe & Speakman, *Exp.Brain Res.* (1987).

champs de lieu dans le labyrinthe, munissant l'animal de l'équivalent d'une carte interne qui le dispenserait d'avoir à se rappeler les détails successifs de ses trajets pour l'accès au but.

Passant du labyrinthe à l'espace ouvert d'une boîte à géométrie variable, alternativement carrée ou rectangulaire, de petites dimensions ou de plus grandes dimensions, les chercheurs croyaient, en un premier temps, avoir décelé une loi géométrique simple régissant la localisation et la forme du champ de lieu de la cellule de lieu individuelle¹³. Le pic d'activité de chaque cellule de lieu étant toujours localisé à une distance fixe des murs, le champ serait la résultante d'une somme de fonctions gaussiennes (courbes en cloche) de la distance du rat par rapport à chacun des murs de la boîte. Mais une manipulation géométrique plus systématique de l'environnement, comme l'exposition à une enceinte alternativement carrée et circulaire, a fait apparaître la plasticité des cartes cognitives de l'hippocampe, qu'une variation de l'écartement des murs ou de la taille de la boîte ne laissait pas prévoir¹⁴. Elle induit, en effet, une recartographie complète – et néanmoins rapide – des représentations de l'environnement des cellules de lieu, certaines cellules manifestant une divergence progressive entre le carré et le cercle, d'autres cellules faisant d'emblée la différence, d'autres encore convergeant vers une même représentation dans les deux configurations, tandis que pour une minorité de cellules, enfin, la carte est insensible au changement. La plasticité, ainsi démontrée, des cartes cognitives de l'hippocampe permettant la transition abrupte d'un format de carte à un autre, pourrait expliquer l'aptitude de la mémoire à différencier lors du rappel les souvenirs d'événements similaires survenus dans des contextes différents. L'hippocampe, substrat de la mémoire des événements en contexte (mémoire épisodique) recèlerait ainsi la solution du dilemme de Bergson : actualité de l'agir générique – mais souvenir individualisé.

Lauréats avec O'Keefe du prix Nobel 2014, les neurophysiologistes M.-B. Moser et E. Moser (Norwegian University of Science and Technology) ont été honorés pour la découverte dans le cortex entorhinal, entrée de l'hippocampe, des cellules d'un système de coordonnées géométriques interne pour la détermination des positions de l'individu dans l'espace. La contribution de ces cellules à la représentation de l'espace et aux fonctions mnésiques contredit, encore une fois, la dichotomie de Bergson entre l'espace géométrique des corps matériels et l'intériorité spirituelle et non matérielle de la connaissance et de la mémoire. Les géomètres arpenteurs savent que l'on peut repérer un lieu géographique quelconque en

¹³ O'Keefe & Burgess, *Nature* (1996).

¹⁴ Wills et al, *Science* (2005).

appliquant le principe du pavage d'une surface avec des polygones de même taille sans superposition ni lacune. Une fois que ces polygones ont été calibrés avec certains points de repère fixes, on obtient une carte topographique sur laquelle on peut localiser en termes de position, distance et orientation n'importe quel détail de l'environnement. Il est surprenant de découvrir que dans une région particulière du cerveau le *pattern* d'activation des cellules individuelles est organisé de façon à projeter sur l'environnement un grillage de triangles équilatéraux dont les sommets coïncident avec les maxima des taux de décharge de chaque cellule : tout se passe comme si la cellule nerveuse pouvait procéder à un arpentage de l'environnement pour permettre à l'animal de s'y repérer ! Flagrant démenti à la conception d'un espace externe non cognitif ni représentationnel !

La trajectoire de la course du rat dans une boîte carrée de 1m. de côté étant matérialisée par un tracé continu, il suffit qu'à cet écheveau de lignes sans structure apparente on superpose les pics d'activation d'une cellule individuelle du cortex entorhinal pour qu'apparaissent des amas de points régulièrement espacés qui évoquent une grille couvrant la totalité de l'enceinte¹⁵. De la même cellule enregistrée la carte du taux d'activation, construite en affectant à chaque pixel un code de couleur (du bleu : 0 Hz, au rouge : le maximum de décharge) démontre le pavage de l'espace par des champs de décharge disposés en triangles équilatéraux. La confirmation de la rigoureuse périodicité du pavage est apportée par l'autocorrélogramme, graphe du test statistique d'autocorrélation de la carte, qui révèle également la résolution supérieure des grilles des cellules de la région dorsale du cortex entorhinal médian par rapport à celles de la région ventrale.

On l'a dit, les cellules de lieu de l'hippocampe du rat réorganisent entièrement la localisation de leur champ de décharge lorsqu'on change de forme la boîte ou qu'on réalise l'enregistrement dans une nouvelle chambre. Cette réorganisation globale au niveau de l'hippocampe coïncide avec un déplacement ou un pivotement coordonné de l'ensemble du champ de grille d'un groupe de cellules du cortex entorhinal avec sauvegarde de sa structure régulière. En revanche, les grilles des cellules du cortex entorhinal restent invariables lorsqu'un changement de la couleur des parois de la boîte induit seulement une modification du taux de décharge des cellules de lieu de l'hippocampe. La complexité fonctionnelle du processus géométrique mobilisé par le codage neural du lieu et de l'événement singulier se dégageant progressivement de ces travaux, il apparaît que ce processus recrute un réseau

¹⁵ Hafting et al, *Nature* (2005).

étendu en dehors de l'hippocampe et qu'il se réalise de façon complémentaire (1) par actualisation d'un cadre universel rigide « à la manière de Kant » (2) par attribution d'un code spécifique « à la manière de Bergson » pour chaque circonstance.

Est-ce donc que les faits ont tranché ? Est-ce que la découverte des cartes cognitives dans l'hippocampe et, progressivement, dans les structures anatomiques en amont et en aval de l'hippocampe a décidé la question en faveur de l'espace ? Dernier refuge de l'intériorité de l'esprit, la mémoire s'avérerait ainsi ne pouvoir se recueillir en sa pureté non mélangée d'espace, puisque l'état cérébral, en son déploiement spatial même, rendrait compte non seulement du temps spatialisé de la mémoire-habitude, mais également du temps interne de la mémoire épisodique. Une telle conclusion serait sans doute prématurée¹⁶.

N'oublions pas que le concept de carte cognitive garde le caractère provisoire d'une métaphore en attente de la mise au jour des mécanismes réellement explicatifs, tant qu'on n'a déterminé ni l'usage qui est fait de ces cartes, ni le processus de leur formation. « Cognitive », une carte ne l'est que par l'agent qui s'en sert afin de trouver son chemin vers son but. Le fantôme de l'homoncule hante les cartes cognitives internalisées dans la machine cerveau. On ne fait que le déplacer sans le remplacer en supposant derrière chaque carte une autre carte. Bientôt il apparaît que ce qu'on distribue, de la sorte, sur une hiérarchie de cartes n'est autre que les étapes successives d'élaboration de l'information spatiale entre sensation et comportement. De même, le noyau originaire autour duquel cristallise la configuration fonctionnelle appelée « carte cognitive » est-il le champ de lieu de la cellule de lieu : corrélat d'une modification du rythme d'activité cellulaire. Dans les deux cas, sous les apparences de l'espace, c'est le temps qu'on retrouve. Relais entre les oscillations cérébrales et le comportement, les prétendues cartes cognitives spatiales appellent une explication plus profonde en termes de temps. En réponse à cette exigence, les chercheurs qui ont découvert les cellules de lieu et les cellules de grille validant l'hypothèse des cartes cognitives sont aussi de ceux qui ont cherché l'origine de ces cartes dans les phénomènes de synchronisation de phase des activités oscillatoires de ces cellules avec les rythmes cérébraux locaux enregistrés en particulier dans l'hippocampe.

La détermination des propriétés spatiales des cellules de lieu avait été poursuivie dans une relative négligence de leurs propriétés temporelles. Tant qu'on recherche la région de

¹⁶ C'est ce que j'accorde volontiers à M. Hiroyuki Ohta, neurophysiologiste, défenseur de Bergson au colloque.

l'environnement dans laquelle le passage du rat induit un accroissement du taux d'activité d'une ou plusieurs cellules enregistrées, on peut se contenter de la moyenne des activités oscillatoires des cellules sur l'ensemble des essais sans s'occuper de la structure temporelle fine des oscillations. C'est donc une réorientation de l'intérêt qui a suggéré d'examiner les propriétés temporelles de l'activité des cellules de lieu en la comparant avec les rythmes parallèlement enregistrés dans l'hippocampe¹⁷. Même si cette transition d'un modèle cartographique à un modèle chronométrique – pour les chercheurs, simple remplacement de code – n'a pas eu le caractère dramatique que le philosophe associe à un changement de paradigme. La question devenait celle de savoir si la fréquence de décharge des cellules de lieu était synchronisée avec un rythme de référence remarquable pour sa régularité : le rythme theta (entre 7 et 12 Hz), résultante de la somme des activités oscillatoires d'une population de cellules hippocampiques et dont la corrélation est bien établie avec les déplacements de l'animal dans l'environnement. Les pics d'activité des cellules de lieu étaient-ils réglés sur une certaine phase déterminée : creux ou crête de l'ondulation du cycle theta, leur corrélat de phase ? Et quelle fonction (si tant est qu'il en ait une) pouvait bien avoir un éventuel « verrouillage de phase » (*phase locking*) entre des cellules caractérisées par leurs propriétés spatiales et ce rythme local de l'hippocampe ? Ce qu'on a trouvé, c'est que l'activité de chaque cellule de lieu n'est pas seulement corrélée avec une certaine phase du cycle theta, mais que la phase corrélatrice change continuellement à mesure que le rat se déplace. Cette transition de phase est assez systématique pour procurer au champ de lieu de la cellule une définition d'une meilleure résolution spatiale que l'accroissement de son taux d'activité. Le taux d'activité localise le champ de lieu dans l'environnement, mais le changement de phase représente les positions successives de l'animal alors qu'il traverse le champ de lieu. La cellule de lieu commence à décharger à une phase proche de la fin d'un cycle theta lorsque le rat pénètre dans le champ de lieu et elle décharge à une phase de plus en plus précoce des cycles theta suivants à mesure que le rat traverse le champ. Cette « précession de phase » donne un chronométrage intrinsèque de la traversée du champ de lieu, en ce sens qu'un cycle complet de l'onde theta a été parcouru au moment où le rat sort du champ. L'information sur la localisation de l'animal ainsi générée doit, supposent les auteurs, être « lue » par des cellules détectrices sensibles à la relation de phase en aval de l'hippocampe.

Quels sont, maintenant, les effets du phénomène de précession sur la structure temporelle de l'activité d'une population de cellules de lieu, tour à tour recrutées lorsque le rat explore

¹⁷ O'Keefe and Recce, *Hippocampus* 3/3 (1993).

son environnement ? Pour le savoir, il a fallu développer une technique d'enregistrement unitaire simultané de dizaines de cellules dans la formation hippocampique, parallèlement à l'enregistrement électroencéphalographique du rythme theta dans l'hippocampe¹⁸. Lorsque le rat traverse les champs de lieu adjacents ou partiellement superposés de cellules voisines, la précession de phase des pics de décharge des cellules successivement activées donne une représentation compacte et répétitive de leur série. Tout se passe comme si la série de cellules était intégrée au fur et à mesure que leurs pics de décharge se succèdent entre les phases terminale et initiale des cycles successifs de l'onde theta. La synchronisation entre la progression des pics de décharge de la population de cellules et les phases theta prises dans l'ordre inverse de leur déroulement suggère l'existence dans l'hippocampe d'un processus d'enregistrement automatique des places successivement traversées¹⁹.

Cette précession des corrélats de phase des cellules de lieu prélevés sur le rythme de référence theta équivaut à un enregistrement progressif, dans l'ordre inverse, de la succession des lieux traversés antérieurement à la position actuelle, représentée par l'assemblée cellulaire la plus active. En fait, la suite des champs de lieu traversés n'est pas seulement sauvegardée en son ordre, mais sa compression dans un cycle theta implique une réduction d'échelle. L'activation successive des champs de lieu scande la course du rat dans l'environnement à l'échelle de la seconde. De cette échelle de temps macroscopique, celle du comportement dans l'environnement, la série des événements sous-jacents de la traversée des frontières de champs de lieu est ramenée, par sa réplique entre les phases descendante et ascendante du cycle theta, à l'échelle de temps microscopique (moins de 10 millisecondes) pertinente pour la plasticité synaptique²⁰. Comme la structure narrative procure aux épisodes d'une histoire racontée l'unité requise pour leur rappel par la mémoire déclarative, de même la précession de phase opérerait au niveau neuronal le liage en un épisode unique des positions occupées,

¹⁸ Skaggs et al., *Hippocampus* 6 (1996).

¹⁹ Schématiquement : la cellule n° 1 activée par l'entrée du rat dans son champ de lieu décharge au moment de la crête *terminale* d'un cycle theta-1. Ensuite de quoi, le franchissement par le rat du centre du champ de la même cellule 1 provoque sa décharge au moment du creux de la vague d'un cycle ultérieur : theta-2. Tandis que l'entrée du rat dans le champ d'une cellule n° 2 (partiellement superposé avec le champ de la cellule 1) provoque sa décharge lors de la crête *terminale* du même cycle theta-2. De là, passant au cycle theta-3, la sortie du rat hors du champ de la cellule 1 provoque sa décharge au moment de la crête *initiale* du nouveau cycle theta-3. Tandis que le passage simultané du rat au centre du champ de la cellule 2 provoque sa décharge au moment du creux de la vague du même cycle theta-3. Sans oublier que l'entrée du rat dans le champ d'une nouvelle cellule n° 3 provoque sa décharge à la phase *terminale* du cycle theta-3. De sorte que ce même cycle theta-3 condensera l'enchaînement des événements corrélatifs que sont l'entrée dans le champ de la cellule 3, le franchissement du centre du champ de la cellule 2 et la sortie du champ de la cellule 1. Et ainsi de suite, en repoussant toujours plus le corrélat de phase de la décharge de la cellule actuellement activée par la présence du rat dans son champ de lieu, de la phase terminale vers la phase initiale d'un cycle theta concomitant.

²⁰ Mehta et al., *Nature* 417 (2002).

immédiatement adjacentes ou non, dans la séquence événementielle. Le rythme theta fonctionnant comme cadre pour la fixation en mémoire de la trajectoire du rat, au fur et à mesure de son déroulement, et pour sa compression dans le temps neuronal, ferait de l'hippocampe l'organe de la sauvegarde de l'ordre temporel des événements de l'expérience individuelle. Comment des traces cérébrales, objets spatiaux, peuvent-elles acquérir une dimension temporelle ?, demandait Bergson : « ce mécanisme de traduction des distances en temps et du temps en poids synaptiques »²¹ ouvre une piste de réponse possible.

Mais déjà, cette relève du paradigme spatial par un paradigme temporel dans les neurosciences de la mémoire, n'est-ce pas de cela-même que Bergson avait pressenti la nécessité en psychologie : « Les questions relatives au sujet et à l'objet, à leur distinction et à leur union, doivent se poser en fonction du temps plutôt que de l'espace²² » ? La question nous impose de revenir sur « l'erreur de Bergson » en explorant les voies possibles d'une réhabilitation de ses intuitions sur la mémoire. L'incertitude où l'on peut être à cet égard tient au fait que la chronogenèse neurobiologique issue de la synchronisation des rythmes aux différents niveaux d'organisation cérébrale demeure foncièrement chronométrique, tandis que l'ontologie bergsonienne du temps suppose un dualisme de la durée, pure hétérogénéité qualitative, et du temps d'horloge spatialisé par application sur une échelle numérique. Il ne faut pas réduire à je ne sais quel parti pris pour le temps contre l'espace son combat permanent contre le préjugé de la divisibilité infinie et de la commensurabilité des unités de toute multiplicité, tant des intervalles de temps que des étendues d'espace.

Toutefois, au risque d'une certaine inconsistance, cette dénonciation de l'irréalité de l'espace construit géométrique, que « nous tendons au-dessous » de la durée vécue et de l'extension spatiale pour les maîtriser, n'empêche pas Bergson de professer un réalisme ontologique des degrés de tension de l'être. Un réalisme dont il ressort que, pour lui, le temps psychologique ne serait en définitive – *en soi* sinon pour nous – pas aussi hétérogène qu'on aurait pu le penser par rapport au temps physique des vibrations électromagnétiques parcourant l'univers : « Ma perception... contracte en un moment unique de ma durée ce qui se répartirait, en soi, sur un nombre incalculable de moments²³ ». De ce passage par contraction de l'échelle du temps physique au temps psychologique – lequel s'avère par la même occasion dans un rapport d'échelle avec le premier – son exemple privilégié est la

²¹ Dragoi and Buzsàki, *Neuron* 50 (2006).

²² Bergson, *Matière et mémoire*, p.74.

²³ Bergson, *Op. cit.*, p. 233.

sensation de couleur rouge, dont il note que « dans l'espace d'une seconde... (elle contracte) 400 trillions de vibrations successives²⁴ ». Sachant sa réduction du cerveau à « une complication » de « l'activité réflexe du système médullaire²⁵ », rien d'étonnant néanmoins que Bergson (à ma connaissance) ne complète pas – comme il semblerait naturel qu'il fit – cette hiérarchie des rythmes en encadrant le temps vécu entre les vibrations électromagnétiques et les oscillations électrophysiologiques du tissu cérébral.

Ceci dit, s'il y a bien lieu pour une réhabilitation de la théorie de la mémoire de Bergson fondée sur la possibilité d'une réinterprétation neuronale du pluralisme et de la contraction des rythmes biologiques dans la durée perçue, gare tout de même à l'anachronisme ! Pour Bergson les activités du cerveau ne sauraient avoir un caractère cognitif parce que ce ne sont que « des mouvements du corps » (des oscillations électriques). Lui manquait absolument l'idée de corrélat neuronal : la possibilité même qu'une modification du *pattern* d'activation de la cellule individuelle (ou d'une population neuronale), sans quitter la condition de mouvement du corps – on le concédera volontiers – puisse être spécifique d'un comportement cognitif ou d'un épisode de l'expérience individuelle. Ce qui suggère l'existence d'une relation de causalité entre cette activité neuronale et ce comportement. A fortiori, ne pouvait-il pas prévoir que le cerveau pût fonctionner comme une horloge et que les décharges des cellules de lieu soient réglées sur les phases d'un rythme cérébral, lui-même corrélatif de certains comportements. Ce que veut dire la métaphore « des souvenirs emmagasinés dans le cerveau » qui lui répugnait tant, c'est simplement que les mêmes neurones sélectivement activés lors d'un événement puissent être activés également par son rappel spontané en l'absence de stimulation extéroceptive.

Bibliographie

Bergson, H., *Essai sur les données immédiates de la conscience* (1889), Presses Universitaires de France, Paris, 1927.

Bergson, H., *Matière et mémoire. Essai sur la relation du corps à l'esprit* (1896), Presses Universitaires de France, Paris, 1929, 3^{ème} éd. « Quadrige », 1990.

Berthoz, A., « Les théories de Bergson sur la perception, la mémoire et le rire, au regard des données des neurosciences », in F. Worms et al., *Annales bergsoniennes IV*, Presses Universitaires de France, 2008, p. 163-178.

²⁴ Bergson, *Op. cit.*, p. 230.

²⁵ Bergson, *Op. cit.*, p. 25.

- Berthoz, A et Petit, J-L, (dir.) *Complexité-Simplicité*, Les Conférences du Collège de France, OpenEdition, 2014 [<http://books.openedition.org/cdf/3339>].
- Dragoi G, Buzsáki G, « Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies », *Neuron*, 2006, 50(1), p. 145-57.
- Hafting T1, Fyhn M, Molden S, Moser MB, Moser EI., « Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex », *Nature*, 2005, 436(7052), p. 801-806.
- Hebb, D.O., *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*, New York, Wiley, 1949.
- Mehta MR, Lee AK, Wilson MA, « Role of experience and oscillations in transforming a rate code into a temporal code », *Nature*, 2002, 417(6890), p. 741-746.
- O'Keefe J, Burgess N., « Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. », *Nature*, 1996, 381(6581), p. 425-428.
- O'Keefe, J., Dostrovsky, J., « The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat », *Brain Res.*, 1971, 34, p. 171-175.
- O'Keefe J, Recce ML, « Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm », *Hippocampus*, 1993, 3(3), p. 317-330.
- O'Keefe, J, Speakman, A, « Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task », *Exp Brain Res.* 1987, 68(1), p. 1-27.
- Skaggs WE, McNaughton BL, Wilson MA, Barnes CA, « Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences », *Hippocampus*, 1996, 6(2), p. 149-172.
- Taube, JR, Muller, RU, and Ranck, JB, « Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis », *Journal of Neuroscience* 1 February 1990, 10 (2), p. 420-435.
- Tolman, E.C., « Cognitive maps in rats and men », *Psychol. Rev.*, 1948, 5.5, p. 189-208.
- Wills TJ, Lever C, Cacucci F, Burgess N, O'Keefe J., « Attractor dynamics in the hippocampal representation of the local environment », *Science*, 2005, 6, 308(5723), p. 873-876.