

CONSULTATION SUR PLACE
OUI

PRET
NON

PEB
NON

1517

**Ecole nationale supérieure
des sciences de l'information
et des bibliothèques**

Diplôme de conservateur de bibliothèques

RAPPORT D'ETAPE DE RECHERCHE

Histoire du concept informationnel d'influx nerveux

Julien Masanès

Sous la direction de
Michel Imbert

Directeur de recherche (CNRS)

2000

BIBLIOTHEQUE DE L'ENSSIB



8315923

11 1999 DCB 33

**Ecole nationale supérieure
des sciences de l'information
et des bibliothèques**

Diplôme de conservateur de bibliothèques

RAPPORT D'ETAPE DE RECHERCHE



Histoire du concept informationnel d'influx nerveux

Julien Masanès

Sous la direction de

Michel Imbert

Directeur de recherche (CNRS)

2000

1999
DCB
33

TABLE DES MATIERES

<i>Présentation</i>	3
<i>Modéliser le fonctionnement du cerveau</i>	6
Hartley	7
Bonnet	15
Buffon	33
<i>Adrian</i>	38
<i>Bibliographie</i>	50
Méthodologie	50
Bibliographie	53

PRESENTATION

L'objet de ce travail est de reconstituer l'histoire du concept informationnel d'influx nerveux. Les neurosciences utilisent aujourd'hui couramment les notions de *codage nerveux des stimuli*, de *représentation corticale d'objet*, pour désigner la manière dont l'appareil nerveux (nerfs + cerveau), traite l'information externe (ou interne) que l'appareil sensoriel recueille. Le paradigme est celui de la computation, expliquant le fonctionnement du cerveau en terme d'opérations d'intégration et de sélection élémentaires s'opérant au niveau des neurones. Ces multitudes d'opérations élémentaires expliquent le fonctionnement global du cerveau, comme 'machine' de traitement de l'information.

Lorsque les historiens des sciences retracent l'origine de ce paradigme, ils remontent généralement à la formulation de la théorie mathématique de l'information par Shannon en 1936 et à l'assimilation des cellules nerveuses à des automates logiques proposée en 1943 par McCulloch et Pitts (57). Dans cette optique, la représentation nerveuse est assimilée à un codage logique et elle est annexée au domaine des mathématiques. Il aurait donc fallu attendre sa formulation en une théorie mathématique pour que la neurophysiologie découvre le problème du codage de l'information et de son traitement.

On trouve par ailleurs d'excellentes études sur l'histoire de la neurophysiologie elle-même, détaillant les découvertes positives sur l'influx nerveux, sa nature, son mode transmission etc. mais sans que ces recherches soient replacées dans le contexte général d'une problématique sur la représentation nerveuse.

Il me semble que cette approche dichotomique de la neurophysiologie est erronée. Elle laisse supposer au pire que les fondateurs de cette discipline ne se proposaient pas de comprendre la connaissance humaine, au mieux qu'ils pouvaient le faire sans que ne se pose le problème de la représentation nerveuse et de son traitement, bref de la matérialisation de la pensée.

Je me propose de montrer dans ce travail que cette lecture implicite de l'histoire de la neurophysiologie est biaisée car elle laisse de côté l'apparition de la problématique de la représentation nerveuse, bien avant le XX^{ème} siècle. La démarche adoptée est très classiquement chronologique et tente de repérer l'apparition de cette problématique sous différentes formes. Certes, je ne prétends pas que le cours en ait été linéaire et que les naturalistes et les chercheurs aient tous eu une conscience claire de cette problématique. Au contraire nous verrons que le concept d'influx nerveux a subi une mutation insensible

semble-t-il, à l'époque, qui a isolé la fonction de transmission que nous lui connaissons, de tous ce que l'Antiquité lui avait attribué en plus et notamment de la force de faire mouvoir les muscles. Ce sont des résultats expérimentaux qui ont poussé les savants de cette époque à ces remaniements comme j'essaie de le montrer dans le second chapitre (La nature de l'influx nerveux, non présenté ici).

Mais cela n'a pas empêché un Descartes de poser avant cela le problème du codage de l'information par le système nerveux, notamment pour pouvoir expliquer la vision. Il dût même, pour l'occasion, remanier le concept classique d'influx (premier chapitre, non présenté ici) en lui adjoignant des 'filets nerveux' dont la présence et la nouveauté ne semblent avoir été questionnées par personne. Leur place dans l'économie du système nerveux tel que le conçoit Descartes n'est pourtant selon moi, pas due au hasard mais tient au fait que ce système est structuré par la problématique de la représentation nerveuse. Cela le conduit d'ailleurs à formuler des hypothèses hardies sur le codage de l'information même si cela reste du domaine de la spéculation voire de l'anticipation.

Mais ce n'est pas seulement la problématique du codage de l'information nerveuse qui est plus ancienne que ce les présentations classiques de la neurobiologie computationnelle laissent penser, c'est également celle de son traitement. On trouve en effet au cours du XVIII^{ème} plusieurs tentatives de modélisation du fonctionnement nerveux, basées sur des réseaux nerveux d'association. Le premier chapitre présenté étudie trois de ces tentatives, deux très spéculatives et inspirées par la théorie associationniste des idées, une (celle de Buffon) partant d'un résultat expérimental qu'elle tente d'expliquer par la configuration des nerfs. Cette dernière fait même appel aux mathématiques pour justifier l'hypothèse avancée. Certes ces tentatives sembleront assez rudimentaires et naïves aux modélisateurs modernes. Il me semble cependant qu'elle peuvent nous aider à réfléchir sur ce qu'est cette activité de modélisation, des dépendances qui la fonde notamment envers les connaissances physiologiques et les outils mathématiques d'une époque.

Le siècle suivant est celui du développement de la physiologie expérimentale, avec notamment l'école allemande d'Helmholtz et de Dubois-Reymond qui commence à accumuler les résultats sur les propriétés des nerfs et de la propagation de l'influx nerveux qui rendront possible la construction d'hypothèses sur le traitement de l'information nerveuse plus réalistes sur le plan physiologique. Cette partie du travail n'est pas encore rédigée.

C'est sur la base de ces résultats et de ceux que rend possibles le développement de l'électrophysiologie, que la conduction de l'information nerveuse va être identifiée dans sa forme élémentaire à une conduction 'tout-ou-rien'. C'est une série de très belles expériences électrophysiologiques, notamment d'Adrian, qui conduisent à établir ce résultat (deuxième chapitre présenté ici).

Dans cette première moitié de XX^{ème} siècle, les physiologistes, qui ont acquis des résultats solides concernant le fonctionnement de l'arc réflexe (qui culminent avec les travaux de Sherrington) l'anatomie et la cytologie du cerveau (Cajal) et dont les outils électrophysiologiques ne cessent de se développer, vont se lancer à l'assaut du système nerveux central. Cette période est complexe car elle est marquée par des influences fortes (réflexologie, béhaviorisme), des résultats nombreux dont l'explication est parfois difficile. Elle est complexe enfin à l'aune de son objet dont on commence à proposer des mécanisme explicatif généraux s'appliquant aux réseaux de neurones (chronaxie, circuits réverbérants, champs d'activation). C'est dans ce contexte très riche que les premiers rapprochements entre le fonctionnement du neurone et la logique binaire vont être tentés avant le texte présenté comme fondateur de la neurobiologie computationnelle, celui de Mc Culloch et Pitts de 1943 (57).

Cette partie (la dernière) est actuellement en chantier. Le repérage des courants et des influences majeures est achevé, le matériel bibliographique est en partie rassemblé.

MODELISER LE FONCTIONNEMENT DU CERVEAU

Nous avons vu dans les deux chapitres précédents comment le concept de représentation nerveuse et le concept informationnel d'influx nerveux sont apparus. La tentative philosophique d'objectivation de la pensée dans le cadre mécaniste menée par Descartes et l'essor de l'expérimentation physiologique ont permis de poser les premières fondations. Certains, durant le XVIII^{ème} siècle vont croire les fondations assez solides pour tenter de présenter des modèles explicatifs globaux du fonctionnement du cerveau et de la pensée. C'est le cas du médecin anglais Hartley et du naturaliste suisse Bonnet.

On peut trouver des antécédents à ces tentatives. En fait dans la conception galénique des esprits animaux, les fluides jouent le même rôle que le système mécanique des nerfs dans les théories mécanistes. L'antique système des fluides est dans un certain sens un modèle du fonctionnement du cerveau. Mais les éléments constitutifs de ce modèle sont trop grossiers pour qu'il puisse rendre compte de la richesse du comportement des corps. La nature idéale des *esprits animaux* est, dans le système pneumatique, l'abîme dans lequel se résorbe la complexité du corps et de son fonctionnement intellectuel.

L'essor du paradigme mécaniste permet de commencer à combler cet abîme. Les éléments du modèles, les nerfs avec leurs propriétés mécaniques, permettent de penser concrètement les modulations et les variations de l'influx ainsi que les connexions, ouvrant ainsi la voie à une modélisation plus riche que celle que permet la simple circulation d'un fluide. On pourrait dire que la richesse des combinaisons qu'offre le nouveau paradigme est inversement proportionnelle à l'importance qu'y occupera l'idéal. Avec le paradigme mécaniste, la sphère idéale se trouve circonscrite à une âme abstraite, dont nous verrons qu'elle n'intervient que peu dans le fonctionnement de la pensée. En cela l'idéalisme suit un trajet comparable à celui de la religion que Feuerbach a si bien analysé : au fur et à mesure du développement des sciences les déterminations de Dieu se font plus abstraites. La projection anthropologique se fait plus indirecte. De même on peut dire qu'avec la richesse combinatoire croissante qu'offre le modèle, l'intervention de l'idéal est de plus en plus circonscrite

Nous allons étudier dans ce chapitre trois tentatives de modélisations. Deux sont des tentatives globales (Hartley et Bonnet) et une est partielle (Buffon).

Hartley

Nous avons déjà évoqué l'hypothèse de Newton sur la nature ondulatoire de l'influx nerveux¹ et l'utilisation qu'en a faite Hartley dans son ouvrage paru en 1749, *Observation on Man, his frame, his duty and his expectations* (44)². Ce livre qui fût largement diffusé, traduit et commenté au long du XVIII^{ème} siècle a inspiré au siècle suivant l'école anglaise de psychologie, James Mill, Bain et Spencer (62)³. Il constitue l'une des deux tentatives majeures de penser le fonctionnement du cerveau dans le cadre mécaniste à la suite de Descartes, l'autre étant celle de Bonnet que nous étudierons plus loin. La théorie de référence du modèle est ici explicite : il s'agit de l'associationnisme de Locke qu'Hartley a connu au travers de l'un de ses adeptes : le révérend Gay⁴.

On sait que la théorie de Locke se base sur une combinatoire (22) d'éléments, les idées simples, pour expliquer la formation des pensées. Ces idées simples sont les expériences premières de la pensée (le froid, l'amer, l'étendue, le mouvement), par définition incommunicables.

Pour Hartley, cette fondation 'phénoménologique' de la théorie associationniste est insuffisante. Son ouvrage est une tentative de lui donner une base physiologique.

« Quoiqu'il en soit, on éclaircira la doctrine des vibrations & celle de l'association, en la prouvant directement, si l'on peut, par la nature des mouvements vibratoires & du corps animal, & non par le seul rapport entre les sensations & les idées. »⁵

Les 'idées simples' de Locke sont remplacées par des vibrations des nerfs. Voici comment Hartley les définit :

¹ Chapitre 2.

² Nous utiliserons la traduction par l'abbé Jurain, parue à Reims en 1775 sous le titre *Explication physique des idées et des mouvements tant volontaires qu'involontaires*. F. Lange note que cette traduction reprend principalement la partie psychologique de l'ouvrage en laissant de côté sa partie théologique contrairement à sa traduction allemande qui fait l'inverse. Cf. (48), p. 501.

³ p. 288 sq.

⁴ Cf. Hartley, op. cit., introduction.

⁵ Hartley op. cit., t. I, p. 105.

« Ces vibrations sont des mouvements en arrière, & en devant des petites particules médullaires semblables aux oscillations des pendules & aux tremblements des particules des corps sonores.»⁶

Nous avons déjà noté qu'il s'agit de vibrations qui se produisent au niveau de l'éther et non à celui des « grosses particules sur lesquelles la Chymie exerce ses opérations »⁷, ceci pour répondre par avance aux expérimentateurs (dont Haller et Fontana⁸) qui n'observent aucune vibration des nerfs.

Cet éther est contenu dans le nerf dont il épouse la structure.

« Un manquement d'uniformité dans la substance médullaire, emporterait un pareil manquement d'uniformité dans l'aether qu'elle contient. »⁹

Plus loin Hartley écrit que « Les vibrations (...) sont confinées à la substance médullaire » car il existe entre les tissus nerveux et les autres, trop « durs » une « hétérogénéité » telle qu'on peut concevoir entre eux une « discontinuité d'aether » qui explique que les ondes ne se propagent que dans les nerfs¹⁰.

Ces vibrations possèdent quatre caractéristiques : l'intensité, la fréquence, la localisation et la direction.

« Les vibrations diffèrent en degré selon qu'elles sont plus ou moins vives; c'est-à-dire que les particules oscillent çà & là à travers un espace plus long ou plus court (...). Les vibrations diffèrent en espèce, suivant qu'elles sont plus ou moins fréquentes; c'est-à-dire plus ou moins nombreuses dans les même espace de temps. Elles diffèrent en place, suivant qu'elles affectent une région ou une autre

⁶ Op. cit., t I, p.17.

⁷ Idem p. 18.

⁸ Chap. 2.

⁹ Op. cit., p. 36.

¹⁰ Op. cit., p. 38-39.

de la substance médullaire du cerveau; & elles diffèrent dans la ligne de direction, suivant qu'elles entrent par différents nerfs extérieurs.»¹¹

Cette précision dans l'énumération des caractéristiques des vibrations nerveuses évoque le détail avec lequel Descartes décrivait plus d'un siècle avant les modulations de ses « filets nerveux ». Une telle précision ne doit cependant pas laisser penser que ces caractéristiques vont être associées précisément au codage de tel ou tel aspect du stimulus. Si des rapprochements sont proposés par Hartley c'est plus au hasard des développements de sa théorie sur les différentes modalités sensorielle que de manière systématique.

Ainsi les différentes couleurs excitent dans la rétine des vibrations de fréquences différentes¹². L'intensité de ses vibrations est, elle, fonction de l'intensité des vibrations de l'éther. Il y a donc une continuité entre les ondes de la lumière et les vibrations nerveuses. Cette continuité est possible car les deux ont pour support l'éther.

Des vibrations artificielles peuvent être produites en frottant ou en tapant l'œil ce qui explique les illusions d'optique (étoiles etc.).

Pour les sons également, la nature ondulatoire du stimulus résout par avance le problème de la sensation. L'onde sonore provoque dans le nerf auditif une onde nerveuse similaire. Cela explique que les grands bruits soient désagréables. En effet :

« il est aisé de concevoir, que des agitations très violentes de la membrane du tambour, peuvent produire la solution de continuité dans les petites particules médullaires du nerf auditif »¹³

Mais cette explication de la sensation par 'continuité ondulatoire' entre le stimulus et le corps est étendue à toutes les modalités sensorielles (toucher odorat, goût). C'est l'avantage du concept d'éther qui permet de concevoir tout contact comme une transmission de vibration. Or qui dit vibration dit influx nerveux.

¹¹ Op. cit., p. 52.

¹² Op. cit., t.I p.345 sq. Hartley reprend bien sûr la théorie de la lumière de Newton qui l'explique par les vibrations de l'éther.

¹³ Op. cit., p. 422.

Pour expliquer le goût des aliments par exemple, la force et la fréquence des 'vibrations' des aliments sont convoqués. Ainsi pour expliquer notre goût pour la viande et le lait, Hartley écrit-il :

« Car il est raisonnable de conclure que les particules de lait & des autres nourritures communes, doivent fort s'accorder en force et fréquence de vibration, avec les particules de nos propres fluides et solides; c'est pourquoi elles doivent accroître modérément les vibrations naturelles de l'organe quand elles y sont appliquées & forcées par la succion, mastication & la friction de la langue contre le palais »¹⁴

Pas besoin de capteurs sensoriels dans une telle théorie : chaque portion de nerf, gonflé d'éther, capte naturellement les vibrations des objets à son contact qu'elles soient lumineuses, sonores ou 'structurelles', c'est-à-dire propre aux particules de chaque corps.

On voit que le problème du codage comme celui de la sensation proprement dite est secondaire aux yeux de Hartley. Il les évoque plus qu'il ne les pose.

Il développe beaucoup plus longuement et de manière détaillée le problème de l'association des idées.

Pour cela, il part d'une conception générale de la représentation conçue comme une modification de l'état vibratoire d'une portion du système nerveux.

Cette portion (un nerf par exemple) a un état vibratoire naturel N . Soumise à la vibration de l'objet, elle se modifie en A . Si elle n'est pas soumise à cette vibration trop longtemps, elle retrouve son état vibratoire naturel N . Si par contre elle est soumise à la répétition du stimulus, elle se stabilise après la stimulation en un état α , qui correspond à l'état A diminué¹⁵.

Ce nouvel état vibratoire α de la fibre est appelé par Hartley une 'mignature', il est le pendant physiologique de l'idée de l'objet¹⁶.

¹⁴ Op. cit., t. I, p. 280.

¹⁵ Op. cit., t. I, p. 107

¹⁶ Hartley ne pense pas que ce processus puisse se dérouler de la même façon en chaque partie du cerveau. Chacune est spécialisée pour recevoir plus aisément certaines vibrations. « Plusieurs

Cela suppose que la matière nerveuse possède des propriétés plastiques remarquables.

« La substance médullaire doit être d'une structure la plus propre & la plus fine pour conserver l'état qui lui est imprimé. On peut aussi conjecturer qu'elle est plus propre à ce dessein, pendant qu'elle croit; c'est-à-dire, en passant de l'enfance à l'âge des adultes, qu'après. Ce qui s'accorde avec les phénomènes. »¹⁷

Avec la proposition X, on arrive au noyau de la théorie de Hartley qui allie vibration nerveuse et association.

« Quelques sensations *A, B, C* etc. étant associées l'une avec l'autre pendant un temps suffisant, engendrent dans les idées correspondantes *a, b, c*, etc. un pouvoir tel, que quand quelque-une des sensations *A*, sera imprimée seule, elle pourra exciter dans l'âme, les idées *b, c*, etc. du reste. »¹⁸

A quoi cette association correspond-elle sur le plan physique ?

« Puisque les vibrations *A* et *B* sont imprimées ensemble, elles doivent par la diffusion nécessaire aux mouvements vibratoires, se composer en une seule vibration, & conséquemment après un nombre d'impressions, suffisamment répétées, laisser une trace ou signature d'elle même, en une seule vibration qui reviendra de temps en temps par les plus légères causes. »¹⁹

La 'composition' des ondes est donc le corrélat de l'association, de la même manière que la vibration était le corrélat de l'idée.

régions du cerveau ont une contexture qui les disposent aux vibrations spécifiques qui doivent leur être imprimées pendant le cours de la vie; & ceci facilitera & accélérera la transition de l'état *N*, à celui *a*, puisque nous supposons, pour ainsi dire, une prédisposition à l'état *A* ou *a*. » Op. cit., t I, pp. 108-109.

¹⁷ Op. cit., t. I, p. 110.

¹⁸ Op. cit., t. I, p. 115.

¹⁹ Op. cit., t. I, p. 124.

Un problème se pose²⁰ pourtant auquel Hartley tente de répondre par une analogie. Comment toutes ses vibrations peuvent-elles coexister dans le cerveau sans se brouiller les unes les autres ?

« Car on peut objecter que le nombre des différentes vibrations qui semblent être requis dans certain cas, peut à peine exister tout à la fois dans la substance médullaire. Puisqu'il n'est point extraordinaire pour une personne de recevoir une suite de sensations, d'avoir une foule de pensées qui ont en même temps très peu de connexions entre elles. Maintenant on peut répondre à ça que réellement & de fait, il existe dans le même air une multitude innombrable de différentes vibrations, qui quoiqu'elles existent toutes à la fois, ne laissent pas cependant d'être aperçues distinctement. »

Hartley donne comme exemple un concert de musique durant lequel on peut entendre distinctement les différents instruments ainsi que la voix de son voisin. Il conclut :

« Mais ces vibrations différentes peuvent d'une manière quelconque exister ensemble précisément dans le même instant, ou plutôt se succéder l'une à l'autre dans des intervalles infiniment petits sans confusion : de la même manière beaucoup de vibrations & de vibratiuncules existent ensemble, ou se succèdent l'un à l'autre sans confusion aussi dans la substance médullaire. »²¹

*

Hartley parvient ainsi à imaginer un modèle physiologique de la théorie associationniste de Locke en partant des propriétés supposées de l'appareil nerveux. A partir de là, tout le système de Locke peut être redéveloppé sur une base physiologique. Nous n'allons

²⁰ On trouve cet argument notamment dans le *Traité des nerfs et de leurs maladies* de Tissot : « l'âme ne saurait à quelle partie du nerf rapporter la sensation, & que tous les nerfs touchés par le nerf vibrant, entrant en oscillation eux-mêmes, il en résulterait une multitude de sensations simultanées, par là même une très grande confusion dans les unes & les autres; ne serait-il pas même impossible, dans ce système que la sensation & le mouvement fussent séparés ? »

²¹ Op. cit., t. I p. 433-434.

pas exposer en détail tout le modèle. Nous nous contenterons d'en relever quelques aspects.

Remarquons d'abord que ce qui est valable pour la sensation l'est pour le mouvement du corps.

« Les vibratiuncules motrices s'uniront l'un à l'autre par associations synchrones & successives; delà les parties simples dans les mouvements complexes et décomplexes²² sont composés, peuvent s'unir plus étroitement, & succéder plus facilement les unes aux autres. »

Ensuite, il faut noter que tous ces processus d'association ne sont pas uniformes mais susceptibles de modulation. Le plaisir et la peine, qui viennent d'une différence dans le « degré de vibration »²³ cimentent mieux l'association car la violence des vibrations marque plus le cerveau²⁴.

La différence d'intensité est même à l'origine de la différence entre les idées et « les affections et volontés » liées, elles, aux « vibrations vives ».

« Puisque la présente proposition (XIV) nous explique la nature des affections & de la volonté, de la même manière & par les mêmes principes que la douzième fait les idées, l'entendement la mémoire & l'imagination, il s'ensuit que toutes ces choses peuvent être considérées comme venant du même principe original, & ne diffèrent seulement qu'en degré, ou en quelques circonstances accidentelles. »²⁵

Ici Hartley s'engage un peu plus loin que nombre de ses prédécesseurs dans la voie matérialiste. Jusqu'à lors, et particulièrement chez Descartes, le cerveau n'était pas conçu comme un organe actif, l'âme immatérielle seule insufflait la volonté. Pour

²² Il s'agit des combinaisons d'idées complexes, elles mêmes combinaisons d'idées simples. Cf. p. 137, t. I.

²³ Op. cit., t. I p. 59.

²⁴ Op. cit., t. I p. 140.

²⁵ Op. cit., t. I p. 143-144.

Hartley au contraire, les idées volontaires ne sont qu'une variante des vibrations nerveuses, simplement plus vives.

« On peut déduire (les affections et la volonté) des impressions extérieures faites sur les sens, de leurs vestiges ou idées, & de leurs liaisons mutuelles par l'association & de toutes ces choses prises ensemble & opérant l'une avec l'autre. »²⁶

Cela ne signifie pas que Hartley nie l'existence de l'âme. Il s'en défend au contraire, situant son siège dans le cerveau. Il précise que l'âme 'préside aux mouvements volontaires' (t.I, p. 195). Mais le rôle qu'il lui assigne est en fait très limité. Cette âme ressemble bien plus à un président d'apparat, qu'à un réel exécutif. Tout le système d'Hartley l'ignore en fait, la posant simplement comme principe de départ pour expliquer l'expérience subjective de la pensée.

Il suffit

« d'admettre le simple cas de l'union entre l'âme & le corps par rapport à la sensation, & qu'on suppose un simple changement fait dans la substance médullaire proportionnel & correspondant au changement dans les sensations, la doctrine des vibrations, telle qu'on la vient d'exposer, explique facilement tout le reste; savoir l'origine des idées & des mouvements, & la manière dont les sensations & les mouvements sont formés. »²⁷

Lorsqu'il revient encore sur cette question à la fin de son ouvrage, c'est comme contraint et pour répondre à ses détracteurs.

« Je le répète encore, je regarde l'âme tant raisonnable que purement sensitive, comme une substance distinguée de la matière, je reconnais que cette dernière quelque divisée, sous-divisée qu'on la puisse concevoir, de même que le mouvement de quelque espèce,

²⁶ Op. cit., p. 144.

²⁷ Op. cit., p. 197.

de quelque degré qu'on puisse l'imaginer, ne fournissent aucune autre idée que celle de matière, c'est-à-dire d'une substance purement passive et *iners*, ou que celle du mouvement c'est-à-dire, d'un pur passage d'un lieu à un autre. »²⁸

Il adopte une conception de la matière, inerte et dissociée du mouvement que plusieurs matérialistes comme son compatriote Toland remettent déjà en question à cette époque, refusant de séparer matière et mouvement²⁹. Certes les convictions religieuses de Hartley devaient peser dans son acceptation des arguments développés par la théologie contre l'idée que le corps est capable de pensée³⁰. Mais il est clair qu'au-delà des positions idéologiques, les connaissances sur les formes concrètes de l'activité cérébrale manquent. Les vibrations et leurs combinaisons fournissent un modèle physique de l'incarnation des idées, de leur association. Mais l'association n'est pas la pensée, elle n'en est qu'une des premières marches. Le travail intellectuel ne se réduit pas à la combinaison. De ce point de vue les modèles mécanistes du XVIII^{ème} siècle ne sont ni plus ni moins limités que les théories psychologiques et épistémologiques de l'époque. Cela est encore plus marqué chez Bonnet qui développe plus le versant philosophique de sa démarche de modélisation du cerveau.

Bonnet

Après s'être illustré dans l'étude des insectes (17) et celles des plantes (16), le naturaliste suisse Charles Bonnet publia anonymement en 1754 un *Essai de psychologie* (14) bientôt suivi, en 1759, d'un *Essai analytique sur les facultés de l'âme* (12), publié en son nom cette fois. Dans ces ouvrages, il propose un modèle mécaniste

²⁸Op. cit., p. 406.

²⁹Cf. sur ce problème l'ouvrage de P. Naville (58) pp. 236 sq. Nous reviendrons sur cette question et ses développements chez Bonnet qui l'aborde de manière plus philosophique.

³⁰On trouvera un échantillon de cet argumentaire en annexe de l'édition française où l'abbé Jurain, traducteur, défend l'ouvrage de l'accusation de matérialisme. Il y écrit entre autre sur la matière : «Il règne généralement dans toute la matière une inertie, une paresse, un engourdissement qui non seulement la rend incapable de changer par elle-même d'état, mais fait qu'elle s'oppose en quelque façon à tout ce qui tend à lui procurer le moindre changement.(...) Au contraire, j'aperçois dans les plus stupides des animaux une certaine activité à l'aide de laquelle ils viennent à bout de vaincre la paresse naturelle de leur corps. ». Op. cit., p. 415.

du fonctionnement de l'appareil nerveux. Son modèle, comme celui de Hartley, qu'il ne semble pas connaître, se base sur la théorie associationniste de la connaissance. Il tente de montrer quel est le corrélat dans le cerveau des idées et des sensations et comment ces idées peuvent se combiner pour donner naissance aux idées complexes³¹. Le premier ouvrage jette les bases de ses conceptions psychologiques que le second ne fait qu'exposer et développer plus amplement³². Il a pour cela l'idée de décrire l'animation graduelle d'une statue qu'il dote progressivement d'un appareil sensoriel et nerveux. L'analyse³³ des facultés intellectuelles que permet cette image fait évidemment penser au *Traité des sensations* de Condillac³⁴, dont Bonnet dit qu'il l'a lu après avoir commencé son *Essai analytique*.

Mais la similitude du procédé d'exposition ne doit pas occulter la différence radicale d'approche entre les deux auteurs. Bonnet s'intéresse en effet à la « mécanique des idées »³⁵ sous-jacente à la pensée, négligée selon lui par Condillac.

Ce terme de 'mécanique des idées'³⁶ pourrait laisser penser à tort que Bonnet est un partisan du matérialisme. La publication de son ouvrage lui valu en effet d'en être accusé par les cléricaux³⁷ et lui-même étant très religieux s'emploie à plusieurs reprises à s'en défendre. Nous verrons qu'il laisse une place dans son système pour une âme

³¹ «C'est sur ces principes si simples, si féconds, si lumineux, que j'essaierai déélever l'importante Théorie de l'Association des idées.» (13).

³² Voir la courte biographie de Bonnet in R. Savioz (64).

³³ A la fin de l'*Essai analytique*, Bonnet écrit : « Je serai satisfait si j'ai indiqué la route qui conduit au vraisemblable. J'ai toujours été fortement persuadé que cette route était l'analyse ». Par cette phrase, il réaffirme que sa démarche analytique a été indépendante de celle de Condillac. Op. Cit., p. 407.

³⁴ Condillac, *Traité des sensations*, 1754. Bonnet mettra cinq années (1754-1759) pour écrire son *Essai* et c'est lors de ce travail qu'il découvre le livre de Condillac.

³⁵ Ch. Bonnet, *Essai analytique...*, op. cit., p. 407.

³⁶ Bonnet parle également d'une 'physique de l'imagination' (*Essai analytique...* p.113) et d'une 'physique de la Réminiscence et de la Mémoire' in *Analyse abrégée de l'Essai Analytique, ou l'on trouve quelques principes de psychologie de l'auteur*. (10) p. 14.

³⁷ Le duc de Caraman, biographe de Bonnet et lui-même croyant, regrette que cette accusation ait pu laisser des traces. « Bonnet à cause de ses fibres et de son analyse de la sensation est resté (dans l'opinion) un des philosophes dont les écrits tendirent au matérialisme». De Caraman, (32).

immatérielle, place dont nous analyserons les ambiguïtés. Mais avant cela, examinons son système.

Bonnet part des connaissances de son époque sur le cerveau et les nerfs pour bâtir son modèle. Mais ces connaissances sont assez floues, assez de questions restent en suspend, pour qu'il ait la possibilité de choisir ce qui l'arrange dans cet ensemble encore très peu structuré. Ces choix, il ne les cache pas et cherche même à les justifier en corrélant chaque fois qu'il le peut les caractéristiques concrètes de la pensée avec sa base matérielle. Ce n'est pas nouveau, nous avons déjà rencontré dans la controverse sur la nature de l'influx nerveux des arguments faisant par exemple appel à la rapidité de la sensation ou de la pensée pour justifier le choix de telle hypothèse ou le rejet de telle autre. Mais avec Bonnet cette démarche devient systématique. La prudence dans les affirmations, le rappel fréquent des limites des connaissances de l'époque, peut faire illusion et donner une impression de certitude quand au reste de la construction.

Bonnet distingue deux composantes de la mécanique du cerveau : les fibres et le fluide nerveux, chacun jouant un rôle spécifique. Des fibres nerveuses, il relève la *mollesse* qui exclue qu'elles puissent contribuer à une transmission rapide du mouvement induit par la sensation. C'est l'hypothèse de la transmission par vibration qu'il rejette, suivant en cela son maître en physiologie, Haller.

« Les Nerfs, qu'on se représentait comme les cordes d'un instrument de Musique, ne sont point tendus comme les cordes de cet instrument; ils ne sont point destinés à osciller comme elles : ils ne sont point étendus comme elles en ligne droite; ils souffrent une multitude d'inflexions : enfin, ils ne sont ni élastiques, ni irritables : leur substance propre est molle ou pulpeuse (...). Comment des filets aussi mous que le sont ceux qui composent la substance propre des Nerfs, pourraient-ils transmettre en un instant de la Rétine au Siège de l'Ame les impressions de la Lumière ? »³⁸

³⁸Ch. Bonnet (15) p. 391. Ce développement est repris dans des termes très similaires in Ch. Bonnet, (11) p. 230.

C'est pourquoi, bien que les 'meilleurs microscope' ne puisse en apporter une certitude Bonnet pense que les nerfs sont 'creux, & destinés à la transmissions d'un fluide extrêmement subtil & actif, qui a reçu le nom de fluide nerveux'³⁹. Bonnet n'en reste pas là. Contrairement à Descartes, il rejette l'hypothèse d'un transport du fluide qui expliquerait la transmission. Plus d'un siècle s'est écoulé et l'adjectif 'subtil', s'il est repris par Bonnet, ne saurait servir d'explication à la rapidité de la transmission. Rejetant également l'idée d'une ondulation du fluide nerveux, Bonnet propose une transmission par contact de proche en proche.

« Si l'on se représente les molécules du Fluide nerveux rangées, comme des billes, à la file les unes des autres, on concevra facilement, que le choc de la Lumière imprimé aux premières molécules ou à celles qui touchent à la surface de la rétine, pourra se communiquer dans un instant aux dernières par les molécules intermédiaires.»⁴⁰

Bonnet ne conçoit pas les fibres nerveuses comme purement passives pour autant. Si elles convoient les *esprits*, elles ne le font pas de manière indifférente. Marquées par les impressions précédentes, elles en gardent une trace que ne saurait conserver un fluide.

« Mais un fluide ne peut être le siège d'impressions durables; il peut seulement concourir avec les solides & recevoir d'eux des impulsions qui modifient son cours dans un rapport déterminé à leur état actuel. »⁴¹

Le cours actuel du fluide nerveux est donc marqué par les impressions passées. Les nerfs ne sont pas de simples conduites informes, ils sont structurés par l'expérience.

³⁹ *Contemplation...*, op. cit., p. 229. Cf. également : « Puis donc que la partie solide du Nerf ne paraît pas propre à transmettre l'impression de l'objet, & qu'il est pourtant bien prouvé qu'elle ne se transmet que par l'intervention du Nerf, Il faut qu'il y ait dans le Nerf quelqu'autre chose qui opère cette transmission. Cette chose ne peut être qu'un Fluide très subtil etc. » *Méditations... op. cit.*, p 391.

⁴⁰ *Méditations... op. cit.*, p 392.

⁴¹ **Ch. Bonnet**, *Analyse abrégée...*, op. cit., t. 7, p. 19.

« La répétition fréquente du même mouvement dans la même fibre change jusqu'à un certain point l'état primitif de cette fibre. Les molécules dont elle est composée se disposent les une à l'égard des autres dans un nouvel ordre relatif au genre & au degré de l'impression reçue. Par ce nouvel arrangement des molécules la fibre devient plus facile à mouvoir dans un sens que dans tout autre. »⁴²

Cette propriété des fibres peut sembler en contradiction avec ce que Bonnet affirmait sur la mollesse des nerfs et leur incapacité à transmettre la sensation. Bonnet ne fuit pas la difficulté. 'Comment donc des parties si molles pourraient-elles être le siège d'impressions durable' se demande-t-il dans ses *Méditations sur l'origine des sensations*⁴³. Reconnaisant son ignorance de la structure fine des fibres, il essaie de raisonner à partir de ce qui lui est connu.

« Je remarque d'abord, que quelle que soit la manière dont se conserve dans le Cerveau le souvenir des Objets, il faut nécessairement que ce souvenir ait un Siège physique, puisque des accidents qui affectent le Cerveau affaiblissent & détruisent même la Mémoire. L'extrême mollesse du Cerveau n'est donc pas un obstacle à la conservation du souvenir. »⁴⁴

Mais il va plus loin et dépasse le cadre du mécanisme étroit en suggérant que la structure des corps vivants puisse devoir sa permanence à autre chose qu'une solidité mécanique.

« Quoique les solides du Cerveau, & en particulier ceux des Sens, soient d'une prodigieuse délicatesse, ils ne laissent pas de s'acquitter de leurs fonctions propres pendant une longue suite d'années (...). Leur structure intime demeure donc la même pendant un temps si long & malgré toutes les altérations que les mouvements

⁴² Ch. Bonnet, *Essai de psychologie...*, op. cit., p. 124.

⁴³ Op. cit., p. 394.

⁴⁴ *Méditations*, op. cit., p. 394.

intestins de la nutrition, de la circulation, de l'accroissement, &c. sembleraient devoir y causer.

A quoi donc attribuerai-je une telle stabilité, jointe à une si grande délicatesse ? Ce ne sera pas assurément aux solides en tant que solides mous; mais ce sera aux solides en tant que doués de cette organisation admirable supérieure à toutes les conceptions humaines et dont je n'entrevois que confusément que les dehors. »⁴⁵

Nous touchons à la limite de ce que le XVIII^{ème} siècle peut concevoir sur le vivant sans faire intervenir une quelconque force vitale. La conception du vivant, de son incessant mouvement (circulation, accroissement, nutrition), appelle un dépassement du mécanisme sans que rien puisse encore le remplacer. Il n'est pas étonnant que le cerveau, dont la plasticité remarquable ne peut être ignorée⁴⁶, apparaisse comme l'un des point de fuite du tableau mécaniste du vivant.

*

Bonnet, avec sa prudence habituelle, délimite ce problème sans tenter ni de l'ignorer, ni de le contourner. Il aboutit ainsi à la formulation du concept problématique de fibre-machine ou fibre-organe⁴⁷ pour signifier que la fibre n'est pas un conducteur passif. La

⁴⁵ *Ibid.*

⁴⁶ Si bien sûr on ne projette pas dans une âme immatérielle l'origine des capacités de mémorisation, ce qui n'est pas le cas de Bonnet qui rejette explicitement l'hypothèse d'une mémoire spirituelle, cf. *L'Analyse abrégée...*, op. cit., p. 26.

⁴⁷ Bonnet emploie les deux expressions dans son *Essai analytique*. La première forme, fibre-machine, dans un développement sur la mémoire :

« Il faut donc considérer la fibre comme une très petite machine destinée à produire un certain mouvement. La capacité de cette machine à exécuter ce mouvement dépend originellement de sa construction; & cette construction la distingue de toutes les machines de même genre. L'action de l'objet réduit cette capacité en acte. C'est cette action qui monte la machine. Dès qu'elle est montée, elle joue au moment que quelque impulsion survient. », p. 271.

La seconde occurrence du concept, cette fois sous la forme 'fibre-organe', se situe dans un passage sur la sensation. « Chaque espèce de fibre sensible est donc un petit organe, qui a ses fonctions propres. Les éléments sont les parties constituantes de cet organe. Leur arrangement respectif détermine sa construction. La somme de ses fonctions est la sensation qu'il excite. ». *Ibid.* p. 326.

transmission de l'information se fait de manière non neutre, selon un canevas que cette transmission contribue, à son tour, à structurer.

J'emploie le terme de problématique pour indiquer que ce concept renvoi à la structure matérielle du nerf qui reste, on l'a vu, inconnue pour Bonnet.

Ce concept est-il pour autant inutile ? Il occupe dans l'œuvre de Bonnet une place centrale : c'est en effet autour de lui que va s'éduquer son modèle du fonctionnement du cerveau. On peut le comparer à cet égard, au concept d'éther vibratoire de Hartley. Mais le concept d'éther vibratoire, bien que faux, n'est pas problématique. Hartley, s'appuyant sur Newton, considère les vibrations de l'éther comme un aspect de la réalité qui éclaire et explique le fonctionnement du cerveau. Le concept de fibre-organe, lui, n'explique rien, mais permet d'avancer. Il est comme une boîte noire qui contiendrait un problème non résolu (la structure matérielle du vivant) mais que l'on pourrait tout de même manipuler et utiliser. Les contours de cette boîte, Bonnet les définit ainsi :

« La construction de la fibre renferme donc deux choses essentielles : le pouvoir de céder à l'impulsion, & la capacité de retenir la détermination que l'impulsion lui a imprimée.

Le pouvoir de céder à l'impulsion suppose dans les parties constituantes de la fibre celui de changer de position respective, de s'éloigner plus ou moins les unes des autres ou de revêtir les une à l'égard des autres de nouveaux rapports de situation.

La capacité de retenir la détermination imprimée suppose que les parties constituantes de la fibre sont configurées ou ordonnées de manière qu'elles ne se rétablissent pas immédiatement après l'impulsion, qu'elles ne reprennent pas subitement leur état primitif.»⁴⁸

Seule la première forme du concept, celle de 'fibre-machine', est reprise dans *Analyse abrégée de l'Essai Analytique*, p. 16. Ce concept original est à distinguer de l'analogie classique cerveau/machine développée dans les *Méditations sur l'origine des sensations* pp.395 sq.

⁴⁸ *Essai analytique...*, op. cit., p. 327-328.

C'est ce concept de 'fibre-machine' qui sert à développer la théorie associationniste sur une base physiologique. Les *suites d'idées*, la discrimination des modalités sensorielles ne s'expliquent que par ce concept dans la théorie de Bonnet⁴⁹.

Aux *idées* correspondent des faisceaux de fibres spécifiques. Bonnet prend l'exemple de ce que lui évoque le mot *ostracisme* : un bannissement de dix ans.

« Le faisceau de fibre approprié au mot Ostracisme avait donc conservé les déterminations que la lecture du mot lui avait imprimé. »⁵⁰

Le sens de ce mot naît des connexions entre fibres qui font qu'il évoque d'autres mots⁵¹ qui en évoquent à leur tour d'autres et ainsi de suite⁵².

Combien de tel connexions sont possibles ?

La multitude de 'liaisons' entre les mots et les sens fait apercevoir le degré de complexité de cet 'organe admirable' capable d'une si 'merveilleuse composition'⁵³.

Pour donner une idée de cette complexité, Bonnet relève la supposition de Hooke selon laquelle, une idée se formant en '20 tierce de temps',

« un homme amasserait, dans 100 ans, 9,467,280,000 *idées* ou *vestiges*: & que si l'on réduisait cette somme au tiers à cause du sommeil, il resterait 3,155,760,000 *idées* : & enfin qu'en supposant 2

⁴⁹« La succession de ces idées n'étant dans son origine que la succession des mots imprimés aux fibres, dès que la Machine est déterminée à exécuter une de ces Mouvements, elle se trouve par cela même montée pour en exécuter la suite. »

⁵⁰*Essai d'application...*, op. cit., p. 81.

⁵¹ «Mais, si ce mot ne réveillait rien dans l'Esprit, il serait vide de sens, afin donc que j'ai l'idée que l'institution lui a attaché, il faut nécessairement qu'il réveille chez moi l'idée de bannissement.(...) Le faisceau de fibres auquel est approprié le mot *Ostracisme*, ébranlera donc les faisceaux auxquels sont appropriés les mots *bannissement de dix ans*.», *ibid.* pp. 81-82.

⁵²*Ibid.* p. 83.

⁵³*Essai d'application...* op. cit., p.86. La conscience qu'a Bonnet de la complexité du cerveau s'exprime notamment dans cette phrase de l'*Essai de psychologie* : « Tout ce qu'il y a de grandeur & de beauté dans le globe du soleil le cède, sans doute, je ne dis pas au Cerveau de l'Homme, je dis au cerveau d'une Mouche. » op. cit., p.32.

livres de *moëlle* dans le cerveau, il y aurait dans un grain⁵⁴ de cette moëlle 205 452 *vestiges*. »⁵⁵

Et encore, Bonnet pense-t-il que cette supposition est très en dessous de la réalité : c'est à un seul grain de matière cervicale que devrait, selon lui, s'appliquer ce calcul et non à 2 livres.

La nature de ses connexions reste vague et tient aux propriétés elles-mêmes supposées de la 'fibre-machine'. Bonnet nous dit simplement que s'établissent des 'chaînes de fibres & de fibrilles, le long de laquelle le mouvement se propagera dans un ordre d'autant plus constant que la Mémoire sera plus tenace.' Là encore la prudence est de mise :

« J'entrevois encore que le point de réunion des deux fibres peut renfermer des particularités qui aident beaucoup à la communication de leurs mouvements. Mais je dois m'abstenir de former là-dessus des conjectures; elles ne reposeraient sur aucune connaissance certaine. »⁵⁶

Ces 'points de réunions' ou 'chaînon' relie en fait chaque faisceau de fibre à d'autres⁵⁷. Un mouvement ébranlant l'un se propage donc à d'autres mais pas de n'importe quelle manière.

« Cette propagation suit la loi des déterminations que les éléments des chaînon ont reçues de l'habitude ou de la répétition des actes. Le mouvement tend donc à se propager vers les faisceaux

⁵⁴ Il s'agit bien sûr ici de la mesure de poids correspondant à 1/480 d'once soit 0.053 g.

⁵⁵ *Ibid.* p. 87.

⁵⁶ *Essai analytique...*, *op. cit.*, p. 272.

⁵⁷ Bonnet distingue les liaisons nerveuses à l'intérieure du cerveau de celles du reste du corps appelés ganglions ou plexus. Ces plexus, par la concentration du sentiments qu'ils opèrent, influent sur les passions : « On sait que les plexus sont formés de l'entrelacement d'une multitude de nerfs. Il y a des plexus dans différentes régions du Corps. Et comme il y a plus de sentiment là où il y a plus de nerfs rassemblés, le sentiment est très vif dans ces plexus. » . *Essai analytique... op. cit.*, p. 181.

qui lui offrent le moins de résistance; or, la résistance diminue en raison de la mobilité acquise.»⁵⁸

Il détaille encore la mécanique des 'fibres-machines' dans une note sur les *fibres vierges*, celles n'ayant pas encore reçu l'impression des objets *via* les sens. Partant de la constatation que l'on n'a 'd'idées *nouvelles* qu'autant que des objets *nouveaux* viennent à affecter nos sens' il défend l'idée que bien qu'en contact permanent avec les autres fibres actives, les fibres vierges ne peuvent être 'ébranlées que par l'action immédiate des objets auxquels elles sont appropriées'. Un 'obstacle secret' empêche donc le mouvement de se communiquer entre les fibres vierges et les autres. Il propose alors deux conjectures pour expliquer ce phénomène, que nous nous permettons de citer malgré leur longueur tant elles sont révélatrice de sa démarche et de son mode de raisonnement.

« Je ne saurais dire en quoi consiste cet obstacle : je me borne à montrer qu'il existe. Peut-être que le fluide nerveux doit couler avec une certaine abondance ou avec une certaine célérité dans les fibres vierges, pour qu'elles soient rendues capables de céder à l'ébranlement de celles qui ne sont pas vierges, & qu'il n'y a que l'action immédiate des objets qui puisse opérer cette affluence ou cette accélération du fluide nerveux. Peut-être encore que les éléments des parties par lesquelles les différentes fibres communiquent entr'elles, ont une adhérence primitive qui s'oppose au mouvement de ces éléments, & qui ne peut être surmontée que par l'action des objets. Mais ce ne sont là que de très légères conjectures...etc. »⁵⁹

La question de la plasticité cérébrale est abordée ici à partir d'un problème très concret, avec une grande prudence mais aussi un luxe de détails qui sont loin d'être ridicules au regard des connaissances moderne sur ce sujet.

⁵⁸ *Ibid.* p. 389. Cf. également *Essai de psychologie*, p.12 : « Ces rapports consistent principalement dans une telle disposition des fibres ou des esprits, que la force motrice trouve plus de facilité à s'exercer suivant un certain sens que suivant tout autre ».

⁵⁹ *Essai analytique* p. 266.

On le voit, le concept de ‘fibre-machine’, anticipant la richesse de propriétés de la fibre nerveuse, la plaçant au cœur d’une réflexion sur le fonctionnement du cerveau apparaît comme un outil utile pour modéliser le cerveau. Il peut être regardé comme le lointain ancêtre du concept d’automate cellulaire. Cependant une différence de taille existe entre ces deux concepts. La ‘fibre-machine’, si elle est capable d’enregistrer la trace de l’expérience passé et de structurer ainsi l’expérience présente en fonction de ce passé n’en est pas moins fondamentalement passive : elle ne produit pas de réponse à l’environnement, elle transmet. Son rôle n’est que celui d’un intermédiaire.

« (Les nerfs) sont, pour ainsi dire, l’intermède qui unit l’Ame au Corps, & par lequel elle agit sur différentes parties de sont Corps.»⁶⁰

Nous touchons là aux limites de la théorie de Bonnet. La pensée relève en effet dans son modèle de l’âme et non de la matière, même si c’est dans la matière que s’inscrivent ses contours, sa forme, ses enchaînements. Toute l’activité intellectuelle, si elle nécessite la matière, les fluides, les fibres, n’en dépend pas moins *in fine* de l’activité d’une entité immatérielle. Bonnet reste sur ce point très cartésien. Il maintient une position dualiste radicale. Voici comment il justifie ce choix :

« Quand je me suis étudié moi-même, je n’ai pu me rendre raison de la *simplicité* de mon Moi dans la supposition que l’Ame est matérielle. J’ai cru voir distinctement que ce Moi toujours un, toujours simple, toujours indivisible ne pouvait être une pure modification de la substance étendue ni un résultat immédiat de quelque mouvement que ce soit. J’ai donc admis l’existence d’une Ame immatérielle pour satisfaire à des phénomènes que je ne pouvais expliquer sans elle. »⁶¹

⁶⁰ *Contemplation...*, op. cit., p. 229. Cf. également dans l’*Essai analytique* ce passage : « Les objets n’ont d’existence à notre égard que par l’impression qu’ils font sur notre âme. Mais cette impression les sens la lui transmettent. Les sens sont donc des milieux à travers lesquels l’âme aperçoit les objets.»

⁶¹ *Analyse abrégée...*, op. cit., p. 34. Cet argument de l’unicité du Moi est développé dès l’*Essai de psychologie...*, op. cit., p. 67 sq.

Cet argument de la simplicité du Moi, amène Bonnet, selon ses propres mots, à renoncer à la matérialité de l'âme. Il parle même à ce propos d'une 'obligation philosophique'⁶². Mais nous sommes en droit de nous demander si c'est bien de philosophie qu'il s'agit et si ses options religieuses ne sont pas au moins aussi déterminantes dans ce choix. En effet, si la compréhension de l'unicité de la conscience est un problème difficile, maintenir la position d'un immatérialité de l'âme plonge dans des difficultés non moins profondes. Comment le matériel et l'immatériel interagissent ? Que penser de l'âme, que peut-on en connaître ? Autant de difficultés que Bonnet reconnaît comme telle mais accepte de ne pas pouvoir résoudre. Voyons ce qu'il dit de l'interaction âme/corps :

« Nous sommes donc formés de deux substances qui, sans avoir entr'elles rien de commun, agissent pourtant ou paraissent agir réciproquement 'lune sur l'autre; & ce composé est un des plus surprenant & des plus impénétrables de la Création.»⁶³

A la question 'comment l'âme agit sur le corps ? ', il répond à cet époque :

« arrêtons-nous ici, une épaisse nuit nous enveloppe : nous touchons à l'abîme de l'Union ».⁶⁴

Dans l'*Essai analytique* écrit quelques années plus tard, il propose une piste tout en reconnaissant les limites. Considérant une force physique sous son aspect le plus général, le plus abstrait, il constate qu'au-delà de ses effets particuliers, une force est 'essentiellement simple'⁶⁵.

"ses effets la détermine, la manifeste. Mais ces effets ne sont pas cette Force; ils n'en sont que le produit. Les degrés de cette force ne sont que cette force augmentée ou diminuée. etc."(*ibid.*)

⁶²*Méditations...*, op. cit., p. 388. « Je suis donc dans l'obligation philosophique de reconnaître que mon Moi n'est pas Matière. »

⁶³*Essai de psychologie...*p.73.

⁶⁴*Ibid.* p.74.

⁶⁵*Essai analytique...*, op. cit., p. 109.

De ce point de vue, les '*Forces intellectuelles*' sont comme les forces physiques.

"La perception, le sentiment d'un acte de l'entendement, de la volonté, de la Liberté est une idée *simple*. Nous ne pouvons pas plus décomposer ces Forces, ces Facultés que nous pouvons décomposer l'Ame dont elles sont les *attributs essentiels*"(*ibid.*)

S'il en reste là dans l'*Essai analytique*, il développe plus ce parallèle dans les *Méditations sur l'origine des sensations*, dévoilant par là-même ce qu'il vise.

"La Machine n'agit pas que par son mouvement, & ce mouvement anime toutes ses Pièces. J'ignore la nature intime du Mouvement; mais je sais en général qu'il est une Force qui s'applique au Corps et par laquelle le Corps agit. Ce n'est donc pas proprement la Matière de la Machine qui est ici le véritable Agent; c'est la Force qui l'anime. (...) Le Sujet auquel s'applique la force que je considère est le Cerveau, & c'est son organisme qui règle les déterminations particulières de la Force & la fait converger vers un certain but."⁶⁶

Bonnet pense ainsi éclaircir le problème de l'interaction âme/cerveau. Ce n'est pas avec la matière cervicale, ses multiples déterminations, que l'âme simple interagit, c'est avec une entité simple comme elle, le mouvement. Le tour est joué pourrait-on dire. Deux êtres simples (âme et mouvement) peuvent interagir, même si cette interaction nous est mystérieuse. Quant à la connexion entre le simple et le complexe, si elle est difficile à penser, nous en avons l'illustration permanente dans le mouvement abstrait, force simple, qui n'en anime pas moins la matière dans sa diversité.

La philosophie de la matière qui soutend ce raisonnement, que l'on pourrait plutôt appeler un tour de passe-passe, est d'inspiration cartésienne. La matière, assimilée à l'étendue, et le mouvement sont fondamentalement séparés.

⁶⁶ *Méditations sur l'origine des sensations*, op. cit., p.396.

"Je suis certain que le Corps ne se met pas de lui-même en mouvement : le mouvement ne découle donc pas immédiatement de la nature propre du Corps : il dérive donc de quelque chose d'extérieur au Corps, & si cette chose était encore Matière, où trouverais-je la cause du mouvement ?"⁶⁷

Cette conception nous ramène très en deçà de ce que plusieurs philosophes défendent à cette époque dans la mouvance de l'Encyclopédie. D'Holbach dans son *Système de la Nature* et Diderot dans ses *Principes sur la Matière et le mouvement* reprennent en systématisant les positions des matérialistes du début du siècle, les Toland, les Meslier. Comme le remarque P. Naville⁶⁸, les philosophes du XVIII^{ème} siècle, 'dominés par la conception de l'organisme vivant, de l'unité structurée, orientée, de la matière, en particulier de la matière vivante', développent une conception de la matière dynamique et non simplement extensive. On peut parler à leur propos de 'mécaniciens naturalistes' qualification à opposer à celle de 'mécaniciens géomètres' cartésiens.

Bonnet lui-même sait entrevoir à l'occasion les limites du mécanisme classique comme nous l'avons vu dans ses réflexions sur la 'fibre-machine'. Mais si le renouvellement perpétuel du vivant, l'activité structurée des fibres, leur plasticité inspire le naturaliste, l'activité globale du cerveau réveille le profond sentiment religieux du croyant qu'il reste malgré tout. Envisager cette activité globale d'un point de vue uniquement naturaliste ? Mais qu'en est-il alors de la liberté humaine⁶⁹, sans parler de la morale⁷⁰ ?

Il est frappant de voir la contradiction entre cette position de Bonnet et l'ensemble de sa démarche, profondément naturaliste, cherchant 'dans les faits la raison des faits'⁷¹.

La voici condensée en un seul paragraphe développant la profonde unité de la nature avec l'âme comme point de fuite :

⁶⁷ *Ibid.* p.397.

⁶⁸ P. Naville, (58) pp.236 sq.

⁶⁹ *Essai de Psychologie...*, op. cit. p.58.

⁷⁰ "Qu'on approfondisse tant qu'on voudra les preuves psychologiques de l'immortalité de l'Ame, je me persuade qu'on en reviendra toujours à la preuve morale comme à la plus satisfaisante"

⁷¹ *Analyse abrégée*, op. cit. p. 35.

"Il n'est donc rien d'isolé ou de solitaire dans la Nature : le Cerveau, destiné à peindre à l'Ame la Nature, a donc été organisé dans un rapport direct à la Nature. Il y a donc entre les fibres sensibles du Cerveau des rapports ou des liaisons analogues à celles qui unissent les divers Objets de la Nature. L'action des Objets sur le cerveau détermine l'espèce des mouvements & l'ordre suivant lequel ils tendent à se propager. *Etc.*"⁷²

Bonnet admet donc l'existence d'un être surnaturel, interagissant en permanence avec la matière et ce par le truchement d'une abstraction, le mouvement en général, considéré indépendamment de sa 'matière', le cerveau.

La contradiction ne mine pas seulement la méthode. Les données anatomiques l'obligent à des contorsions. En effet, les preuves s'accroissent pour démontrer que les nerfs, loin de converger vers un point unique comme le voudrait la théorie de l'interaction âme/cerveau depuis Descartes, divergent au contraire dans le cerveau. Voici ce qu'il répond à l'anatomiste Malacarne qui lui fait part de ses observations en 1779 :

"Loin de converger vers un centre commun ou vers une partie unique, vous m'apprenez que les nerfs des sens divergent, au contraire, à mesure qu'il s'enfoncent dans le cerveau. (...) Cela ne s'accorde guère avec mes suppositions."⁷³

Mais loin de renoncer, il cherche à contourner les observations en imaginant que les nerfs se rejoignent après avoir divergé, ' je vous avouerai que j'ai peine à renoncer à toute espèce de convergence', écrit-il à son correspondant. Renoncer à l'existence d'un siège de l'âme, à la manière de Descartes, c'est affronter de nouveau le problème de l'unicité du moi perçu. C'est surtout rompre avec une tradition multiséculaire qui projette dans un être immatériel l'activité intellectuelle.

⁷² *Essai d'application des principes psychologiques de l'auteur. op. cit., p. 105.*

⁷³ Correspondance citée dans la note 5 de l'*Essai d'application des principes psychologiques de l'auteur, op. cit., p.90 sq.*

Mais au-delà des choix d'un auteur, il est intéressant de constater que l'état des connaissances dépasse déjà ce stade. Quoiqu'en dise Bonnet, la matière pense déjà dans son système. La 'mécanique' du cerveau est une représentation du monde. Il donne d'ailleurs lui-même une excellente définition de la représentation nerveuse empreinte de sa prudence habituelle :

"Je ne puis déterminer en quoi consistent les rapports dont il s'agit ici (entre une fibre et un objet); parce que les sujets de ces rapports ne me sont pas assez connus. Je me réduis donc à dire qu'ils consistent en général dans l'analogie qui est entre la nature, la forme, les proportions, l'arrangement, des éléments de la fibre & la nature, la forme, les proportions, le mouvement des corpuscules qui émanent de l'objet."⁷⁴

Cette mécanique complexe bâtie à partir des 'fibres-machines' fait progresser un peu plus dans la voie ouverte par Descartes. Les mouvements des fibres, qui ne sont plus des 'peintures'⁷⁵ mais des sortes de 'signes naturels'⁷⁶ des idées trouvent dans cette mécanique un substrat plus solide et plus sophistiqué que les dans les filets et les fluides de Descartes.

Le rôle de l'âme s'en trouve amoindri, limité. L'âme dans le modèle de Bonnet est singulièrement abstraite. Nous avons vu qu'il rejette explicitement l'hypothèse d'une mémoire spirituelle. L'Âme est conçue comme une pure force, dépourvue de toute détermination. Cela amène Bonnet à écrire dans son *Essai analytique* que si l'Âme d'un Huron eût pu hériter du Cerveau de Montesquieu, Montesquieu créerait encore⁷⁷.

⁷⁴ *Essai analytique*, op. cit., p. 268.

⁷⁵ *Méditations sur l'origine des sensations*, op. cit., p.390. "Ce n'est donc plus une peinture qui doit m'occuper à présent; c'est un certain mouvement imprimé à une certaine Partie de mon Œil, & communiqué par elle à certaines parties de mon Cerveau. »

⁷⁶ *Essai de Psychologie...*, op. cit. p.2. "Ces mouvements sont ainsi des espèces de signes naturels des idées qu'ils excitent, & une intelligence qui pourrait observer dans le cerveau y lirait comme dans un livre".

⁷⁷ P. 371.

Cette supposition sur laquelle il fût amené à s'expliquer longuement, mérite que l'on s'y arrête. Elle signifie en effet que la différence entre un rustre et Montesquieu ne tient pas à leur âme mais à leur cerveau.

"(le cerveau de Montesquieu) si bien organisé, si richement meublé n'aurait-il pas été pour (l'âme du Huron) une sorte de machine d'Optique par laquelle elle aurait vu l'Univers comme le voyait l'Auteur sublime de l'*Esprit des lois* ?"⁷⁸

Et il poursuit :

"Dans mes principes, les mots représentatifs des idées tiennent à certains ordres de fibres sensibles; la liaison des mots entr'eux & à leurs idées dépend encore de la communication que les fibres sensibles ont entr'elles" (*ibid.*)

Il ne serait pas seulement aussi instruit que Montesquieu, il en aurait le caractère.

"Devenu savant par inspiration, il ne pourrait manquer de suivre les recherches du Grand-Homme dont il tiendrait la place : comme lui il éclairerait le Monde, combattrait la folle superstition, la tyrannie etc." (*ibid.*)

On peut se demander ce qu'il reste de l'Ame dans une telle conception. A ceux qui pensent que l'œuvre de Montesquieu est celle d'un pur esprit, Bonnet demande :

"A-t-on apprécié le pouvoir physique de l'éducation & les diverses impressions qu'elle fait prendre au Cerveau & qu'il conserve ? Je dis plus ; a-t-on démontré qu'il existe dans l'Ame quelque sentiment, quelque idée qui ne doive point son origine aux sens ?" (*Ibid. p. 29*)

Il est tellement pénétré de cette nécessaire matérialité des déterminations intellectuelles qu'il en vient à émettre une curieuse hypothèse pour expliquer que nous

⁷⁸ *Essai analytique...op. cit. p. 27.*

soyons conscients dans une 'autre vie' de nos actions dans celle d'ici-bas. C'est l'hypothèse d'une préexistence d'un petit cerveau dans le notre, qui enregistre les impressions de cette vie pour en garder la trace après la mort afin que l'âme ne soit pas une simple abstraction sans racines.⁷⁹

Cette hypothèse du petit cerveau pour l'Aude-là comme celle du cerveau de Montesquieu éclairent la position de Bonnet que l'on pourrait qualifier de matérialisme passif. La matérialité des déterminations intellectuelles est, comme chez Hartley, acquise. La mémoire se fait chair, fibre devrait-on plutôt dire. La plasticité du vivant, au-delà du mécanisme proprement dit, est entrevue par l'observateur attentif des plantes et des insectes qu'était Bonnet. Mais les connaissances sur la matière nerveuse ne permette pas encore de penser son activité. Plusieurs découvertes importantes dont celle de la cellule et de son fonctionnement manquent. Cette ignorance ouvre un espace de choix à caractère idéologiques. Certains, dont Diderot et D'Holbach poussent jusqu'au bout leurs choix matérialistes même si cette position offre plus à l'époque un programme de recherche qu'une réponse. Bonnet choisit, comme Hartley, de maintenir un position dualiste. Cela signifie accepter une rupture dans la nature, un point aveugle échappant au déterminisme de la matière, à la pensée scientifique. Cela signifie également accepter que la révélation puisse seule ici, 'éclairer'⁸⁰.

Mais Bonnet n'en est pas moins un naturaliste, tout ce que les connaissances positive de l'époque lui permet de comprendre ou simplement d'entrevoir, il l'adopte. De ce fait, le rôle qu'il assigne à l'âme dans ce cadre en vient à refléter en creux les limites des connaissances de l'époque. Cette connaissance du vivant ne permet pas de comprendre l'activité de la matière nerveuse, Bonnet projette dans son concept d'âme cette activité. On peut même dire que l'âme n'est chez Bonnet que cela, une pure activité vide de toute détermination. Son modèle du cerveau est une merveilleuse mécanique à

⁷⁹"Si la mort n'est pas le terme de la durée de notre Etre; si notre âme doit être unie un jour à un autre Corps pour n'en être jamais séparée; il y a quelques probabilité que ce Corps existe déjà en petit dans celui qu'elle habite actuellement.(...) sur lequel (le cerveau) fit des impression durables, & qui fût destiné à se développer dans une autre vie.", in *Essai analytique*, p. 352.

⁸⁰Cf. *Analyse abrégée*, op. cit., p.34.

enregistrer les déterminations mais incapable de les traiter⁸¹. Les fibres-machines gardent la trace mais ne produisent pas de réponse, elle ne calculent pas. Elles ne sont comme il l'écrit que des 'intermédiaires' entre le monde et l'âme.

Cette passivité fondamentale se retrouve dans le détail de sa théorie. La sensation de nouveauté provient par exemple dans sa théorie de l'état de virginité des fibres et non d'une comparaison active avec ce qui est déjà mémorisé. Que cela suppose une fibre spécifique pour un certain type d'objet, que cela pose le problème de la perception de ce changement d'état de la fibre ne retient pas Bonnet. Il ne lui vient pas à l'idée que cette reconnaissance de la nouveauté d'une sensation puisse être le fruit d'une activité complexe et non d'un simple changement d'état d'une fibre.

Buffon

Buffon se garde de proposer un modèle global du fonctionnement du cerveau. Cependant, pour expliquer un phénomène visuel particulier, il fait intervenir un modèle de la conduction de l'influx nerveux par le nerf optique tout à fait intéressant. Contrairement à Hartley et à Bonnet il part d'une observation précise pour tenter d'en rendre compte en terme de physiologie et d'anatomie nerveuse. Mais comme eux, le modèle qu'il présente s'inscrit dans le paradigme mécaniste et il en montre, peut-être de manière plus probante encore, les limites.

Son intérêt pour la vision semble remonter à sa *Dissertation sur le strabisme* soumise à l'Académie Royale des Sciences en 1743 (23) dans laquelle il propose une explication inédite de l'origine du strabisme. Il part des travaux de Jurin qui a constaté que l'acuité visuelle s'accroît d'un treizième seulement lorsque l'on regarde avec les deux yeux et non un seul, au lieu de doubler comme on aurait pu s'y attendre. Reproduisant cette

⁸¹ Lorsqu'il imagine pour expliquer ce qu'est une représentation nerveuse, l'image d'un doigt 'doué du toucher le plus exquis, placé à l'extrémité de on Nerf optique', et sentant et 'démêlant' les moindres ébranlements du nerf, il place un âme dans le doigt pour 'sentir tout cela et en juger'. Certes on ne saurais 'attribuer au doigt le sentiment & le jugement' mais est-ce une raison pour lui attribuer une âme ? L'image du doigt représente une machine qui pourrait exploiter la représentation du nerf optique. Pour Bonnet, une machine matérielle ne saurait le faire, même en supposition. Il lui faut imaginer un entité immatérielle.

mesure avec des yeux ayant au départ une acuité différente, Buffon constate que l'acuité n'augmente pas et devient même inférieure à celle du meilleur œil.

« Mais lorsque les deux yeux sont de force inégale, j'ai trouvé qu'il en était tout autrement; un petit degré de d'inégalité fera que l'objet vue de l'œil le plus fort, sera aussi distinctement aperçu que s'il est vu des deux yeux; un peu plus d'inégalité rendra l'objet, quand il sera vu des deux yeux, moins distinct que s'il était vu du seul œil le plus fort; et enfin une plus grande inégalité rendra l'objet vu des deux yeux si confus que, pour l'apercevoir distinctement, on sera obligé de tourner l'œil faible et de le mettre dans une situation où il ne puisse pas nuire. »⁸²

C'est donc pour éviter une perte d'acuité visuelle lorsque les yeux sont de 'force inégale' que l'œil faible diverge, provoquant le strabisme. Dans ce texte, Buffon ne cherche pas à donner une explication physiologique de ces particularités de la vision binoculaire. Il écrit cependant qu'il aura 'peut-être l'occasion d'expliquer ceci plus au long'. C'est effectivement ce qu'il fait quelques années plus tard dans son ouvrage *De l'Homme*⁸³.

Il revient dans le chapitre 'du sens de la vue' sur le résultat établi pour la vision binoculaire par Jurin (sans le citer cette fois).

'Après avoir fait sur cela des expériences, on a trouvé qu'avec deux yeux égaux en force, on voyait mieux qu'avec un seul œil, mais d'une treizième partie seulement, en sorte qu'avec les deux yeux, on voit l'objet comme s'il était éclairé de treize lumières égales, au lieu qu'avec un seul œil, on ne le voit que comme s'il était éclairé de douze lumières. »⁸⁴

Cette fois Buffon cherche à expliquer ce phénomène. 'Pourquoi y-a-t-il si peu d'augmentation' se demande-t-il.

⁸² *op. cit.*, p 585.

⁸³ *op. cit.*

⁸⁴ *op. cit.*, p.583.

Pour répondre à cette question il propose un modèle de la conduction nerveuse dans le nerf optique car c'est, selon lui à ce niveau, dans le chiasma⁸⁵ optique, que se produit la perte d'acuité visuelle.

« J'ai cru qu'on pouvait donner une réponse à cette question, en regardant la sensation comme une espèce de mouvement communiqué aux nerfs. On sait que les deux nerfs optiques se portent, au sortir du cerveau, vers la partie antérieure de la tête, où ils se réunissent, et qu'ensuite ils s'écartent l'un de l'autre en faisant un angle obtus avant que d'arriver aux yeux : le mouvement communiqué à ces nerfs par l'impression de chaque image formée dans chaque œil en même temps, ne peut pas se propager jusqu'au cerveau, où je suppose que se fait le sentiment, sans passer par la partie réunie de ces deux nerfs; *Dès lors ces deux mouvements se composent et produisent le même effet que deux corps en mouvement sur les deux côtés d'un carré produisent sur un troisième corps auquel ils font parcourir la diagonale.* »⁸⁶

Dans ce modèle, l'anatomie du nerf, et particulièrement l'angle que font les deux branches du nerf optique avant de se rejoindre explique le phénomène. Le mouvement se propage en effet selon les lois de la physique et la 'composition' des deux mouvements se fait donc en fonction de l'angle d'arrivée. L'estimation chiffrée donne sa caution au modèle.

« Si l'angle avait environ cent quinze ou cent seize degrés d'ouverture, la diagonale du losange serait au côté comme treize à

⁸⁵ On sait depuis les travaux de H. Munk à la fin du XIX^{ème} siècle, que dans le chiasma optique c'est en réalité une séparation des héli-champs gauche et droit de chaque œil qui se produit, les héli-champs gauche des deux yeux se projetant dans le lobe occipital droit alors que les héli-champs droits se projettent dans le lobe occipital gauche, cf. M. Glickstein (40).

⁸⁶ *op. cit.*

douze, c'est-à-dire comme la sensation résultante des deux yeux est à celle qui résulte d'un seul œil. »⁸⁷

L'image visuelle est réduite dans ce modèle à une intensité de mouvement. La structure de l'influx est 'écrasée' sur cette seule dimension, l'intensité. La 'composition' des deux images n'est donc conçue que comme une addition, fut-elle vectorielle.

Mais cela permet à Buffon d'obtenir le premier résultat numérique à partir d'un modèle et de le corrélérer avec une observation expérimentale sur l'acuité visuelle. Il faudra attendre longtemps avant de pouvoir aller plus loin dans la modélisation mathématique du fonctionnement cérébral. En fait, Buffon atteint les limites de la modélisation numérique dans le cadre mécaniste. L'influx y est réduit à une force et les interactions dans le cerveau ne peuvent donc être conçues autrement que selon les règles de la composition des forces. Cela implique bien évidemment de ne considérer l'influx que comme le vecteur d'une seule information à la fois, information qui doit pouvoir être réductible à un nombre, ici l'intensité du stimulus visuel.

On peut noter que Buffon mène un raisonnement similaire pour expliquer un défaut de sensibilité dans une autre modalité sensorielle, l'ouïe, mais sans tenter cette fois de donner des valeurs numériques. Pour expliquer le fait que certaines personnes chantent faux, il cherche à établir si une de leur oreille est meilleure que l'autre.

« Jusqu'à présent j'ai trouvé qu'elles avaient en effet une oreille meilleure que l'autre: elles reçoivent donc à la fois par les deux oreilles deux sensations inégales, ce qui doit produire une discordance dans le résultat totale de la sensation; et c'est par cette raison qu'entendant toujours faux, elles chantent faux nécessairement, et sans pouvoir même s'en apercevoir. »⁸⁸

On voit ici que se produit un glissement de l'acuité sonore des deux oreilles à la structure du stimulus. Les sujets n'entendent pas seulement moins bien, ils entendent faux. Mais, bien que Buffon parle du 'résultat total de la sensation', il ne tente pas de

⁸⁷ *op. Cit.* On trouve en refaisant le calcul (non explicite dans le texte) une valeur angulaire de 114, 4°. ($13/12=2\cos(x/2)$). Un tel angle n'est pas une aberration anatomique.

⁸⁸ *op. cit.*, p.595

chiffrer la distorsion qu'il impute à la différence d'acuité des deux oreilles. Pourtant si une intensité est facilement numérisable, la structure d'un son peut l'être également⁸⁹. Ici c'est de la fréquence du son qu'il s'agit. Buffon glisse de l'intensité à la fréquence sans que cela semble être un problème. Il reste dans une analogie vague avec le résultat précédemment établi pour la vision et ne donne cette fois aucune donnée numérique.

Buffon ne cherche pas, on le voit, à modéliser pour modéliser. Il semble qu'il a proposé ce modèle du chiasma optique moins par système que parce qu'il avait à sa disposition les données numériques fournies par Jurin. Au-delà des modalités du calcul, ce qui compte est bien la manière dont Buffon pense l'influx nerveux, que l'on peut caractériser comme suit : un mouvement se propageant dans le nerf l'influx ne convoyant que de l'information. Cette information, qui est une grandeur, est susceptible de varier en fonction de la structure du cerveau, en l'occurrence des croisements anatomiques.

Les 'ondes composées' chez Hartley, les 'fibres-machines' de Bonnet, et le croisement anatomique du nerf optique jouent, il me semble, un rôle similaire dans ces trois modèles. Ils permettent de penser le fonctionnement intellectuel dans sa matérialité même si cela n'est possible que sous la figure de l'association, de la composition. Ces trois modèles sont l'aboutissement d'une série de transformations dans la manière d'envisager l'influx nerveux, désormais conçu comme un vecteur d'information et une base matérielle de la représentation. La question de l'exploitation de cette information, de son traitement, seule la découverte des propriétés de la cellule nerveuse pourra permettre de commencer à y répondre.

⁸⁹Ceci n'est valable que pour un son simple qui peut être réduit à une amplitude et une fréquence de vibration. Le codage d'une image pose infiniment plus de problèmes.

ADRIAN

Dans une série de publications de 1926 (4), (5), (6), (7), Adrian livre les résultats des premières expériences permettant de déterminer comment se fait le codage de l'information par le système nerveux. L'anticipation de Descartes trouve ici, trois siècles après, une démonstration scientifique. Les expériences dont il rend compte portent sur la transmission du message sensoriel dans divers nerfs cutanés et font apparaître une relation de proportionnalité entre la fréquence de décharge électrique de ces nerfs et l'intensité des stimuli. Pour la première fois, l'activité nerveuse est directement corrélée avec une variation précise et mesurable de l'environnement du sujet.

C'est d'abord la mise au point de techniques efficaces d'enregistrement et d'amplification de l'activité électrique du nerf qui a permis d'arriver à ces résultats. Keith Lucas, sous la direction de qui Adrian débuta, avait utilisé pour ces enregistrements un électromètre capillaire⁹⁰. Adrian le réutilisera, après la mort prématurée de ce dernier, en le combinant à un amplificateur à tubes vides permettant d'obtenir un facteur d'amplification de 1850 avec trois tubes⁹⁰. Un tel dispositif permet l'enregistrement de potentiels d'action diphasiques dans un nerf sensitif (sensibilité du dispositif : 0.01 millivolt).

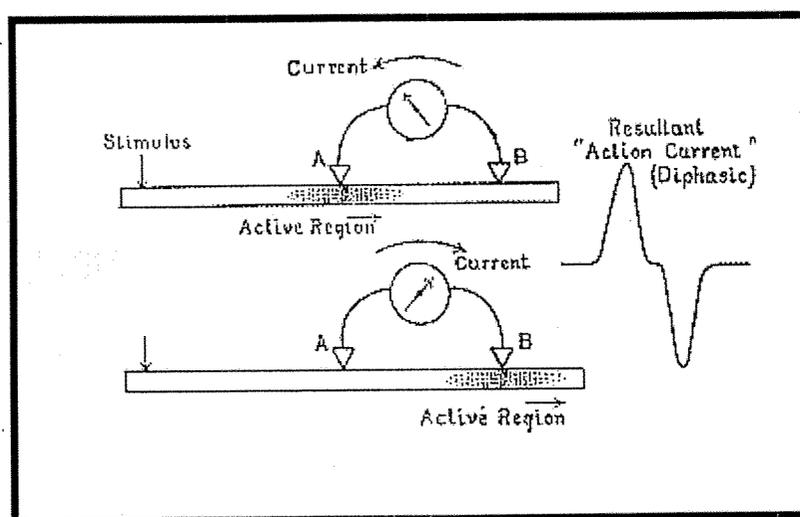


Figure I- Dispositif d'enregistrement (1).

⁹⁰ Adrian, op. cit. 1926, p 54.

Le problème qui est posé est celui de la nature du message nerveux.

On savait déjà depuis l'expérience de Gotch et Burch de 1899 qu'il existe un période réfractaire suivant l'activation du nerf. Ces auteurs étaient en effet parvenus à enregistrer la réponse d'un nerf sciatique à une série de stimuli se succédant rapidement et avaient pu observer l'existence

«d'un intervalle durant lequel un second stimulus cesse d'évoquer une réponse électrique perceptible.»(42)

Cela impose une première série de contraintes sur le message nerveux : l'activation du nerf se fait en effet sous forme d'impulsions discrètes immédiatement suivies par des périodes durant lesquelles l'activation est impossible (période réfractaire absolue) ou limitée (période réfractaire relative).

En plus du caractère discret de l'activation, cela impose une limite maximale à la fréquence de décharge du nerf. La période réfractaire durant, comme l'impulsion 2-3 ms⁹¹, cette fréquence ne saurait être supérieure à environ 1/0.005 soit 200 impulsions par seconde.

Mais il existe une contrainte encore plus forte pesant sur le message nerveux : l'onde de dépolarisation est de forme et d'intensité constante. Le premier à avoir mis en évidence ce phénomène, bien que partiellement, est Gotch dans une publication de 1902 (41). En faisant varier l'intensité du stimulus, il obtient des ondes de dépolarisation nerveuse ayant même durée et une forme similaire. Il observe pourtant une variation de l'intensité de la réponse. Cela ne l'empêche pas de considérer que la conduction nerveuse est soumise à la même loi que la contraction du muscle cardiaque dont Bowditch a démontré en 1871 (19) l'absence de gradation. Il attribue la variation d'intensité observée dans ses enregistrements au protocole utilisé.

⁹¹ Adrian E., 1928, op. cit. cit., p 25.

C'est l'expérience ingénieuse de Keith Lucas de 1909⁹² qui est généralement considérée comme la première démonstration concluante de ce phénomène. Il utilise dans cette expérience un muscle (*Cutaneus Dorsi* chez la grenouille) qui a la particularité de n'être innervé que par neuf ou dix fibres nerveuses (chaque fibre nerveuse est connectée à une vingtaine de fibres musculaires). Le protocole consiste à enregistrer la contraction du muscle au moyen du dispositif représenté Figure II tout en stimulant de manière progressive le nerf.

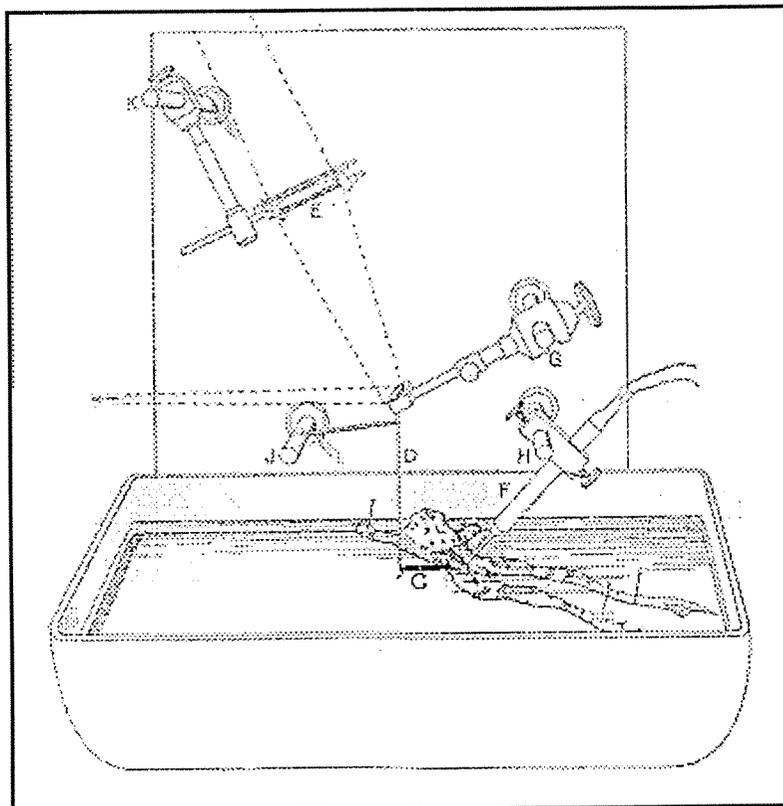


Figure II : expérience de Lucas : Le nerf est stimulé par une électrode (F) et la contraction du muscle (C) est mesurée au moyen d'un rayon lumineux se réfléchissant sur un miroir (D).

L'expérience a montré que les vingt fibres musculaires se conduisaient comme une seule unité : soit toutes se contractaient, soit aucune. La conduction des fibres nerveuses n'est donc pas gradée, elle se fait selon le principe du 'tout-ou-rien'. Adrian conclut :

⁹² Lucas K. 1909, op. cit.

« (...) il y a une relation 'tout ou rien' entre le stimulus et l'activité qu'il induit.

L'existence de cette relation 'tout-ou-rien' dans la fibre nerveuse signifie que, si l'on ne considère qu'une seule impulsion, il n'y a pas de possibilité de gradation en changeant l'intensité du stimulus, mais cela ne signifie pas que l'activité totale de la fibre ne peut pas être graduée, car il est clair qu'il est possible de contrôler le nombre total d'impulsions ainsi que la fréquence à laquelle elles se produisent (dans la limite imposée par la période réfractaire).»⁹³

Il y a donc dans le message nerveux deux aspects à distinguer : le premier dépend de la fibre nerveuse elle-même, le second est directement fonction du stimulus. La forme et l'amplitude de l'onde de dépolarisation, la période réfractaire et donc la fréquence maximale de décharge sont des propriétés propres du nerf et ne varient donc pas avec le stimulus. Restent alors la fréquence de décharge et le nombre d'impulsions pour coder les caractéristiques du stimulus. Adrian démontre dans sa série d'expériences de 1926 qu'il existe une relation de proportionnalité entre la fréquence de décharge et l'intensité de la stimulation. Notons que les récepteurs ainsi que le type de stimulation qui leur est appliquée sont élémentaires et se prêtent bien à la caractérisation unidimensionnelle qui est proposée (l'intensité codée par la fréquence de décharge).

La première expérience porte sur l'enregistrement d'un nerf relié aux organes sensitifs de tension du muscle sterno-cutaneus de la grenouille. Le protocole consiste à tendre le muscle avec différents poids (1/4, 1/2, 1, 2, 3, 5 g) tout en enregistrant l'activité électrique du nerf. L'enregistrement fait apparaître une succession rapide d'impulsions à des intervalles inférieurs à la période réfractaire du nerf en question.

⁹³ « there is an 'all-or-nothing' relation between the stimulus and the activity which it produces.

The existence of the 'all-or-nothing' relation in the nerve fibre means that as far as each impulse is concerned there is no possibility of gradation by changing the strength of the stimulus, but it does not mean that the total activity of the fibre cannot be graded, for it is obviously possible to control the total number of impulses which are set up and the frequency with which they recur (up to the limit imposed by the refractory period).», op.cit. 1928, p. 29.

« Il était donc clair que les réponses n'étaient pas toutes produites par la même fibre nerveuse, et nous avons essayé de diminué le nombre de terminaisons ou de fibres nerveuses en action en découpant d'étroites bandes parallèles du muscle par le côté médian (?) »⁹⁴

Ces découpes successives dans le muscle permettent d'isoler les terminaisons nerveuses et l'on en voit la traduction immédiate dans l'enregistrement (cf. Figure VI) où l'on peut observer en A l'activité muscle intact, en B, l'activité après la première découpe puis la seconde en C où Adrian repère quatre séries de décharges périodiques différentes. Après la section suivante (D) on voit clairement qu'il ne reste qu'une série de décharges régulières, de forme et d'intensité constantes : il s'agit là de l'enregistrement d'une seule terminaison nerveuse. Le postulat sur la nature du message nerveux se trouve brillamment confirmé. En E, la dernière section a supprimé toute décharge.

⁹⁴ « It was therefore obvious that the responses were not all produced by the same nerve fibre, and we attempted to diminish the number of end-organs or nerve fibres in action by cutting narrow parallel strips away from the muscle on the mesial side ». Op. cit. p. 153.

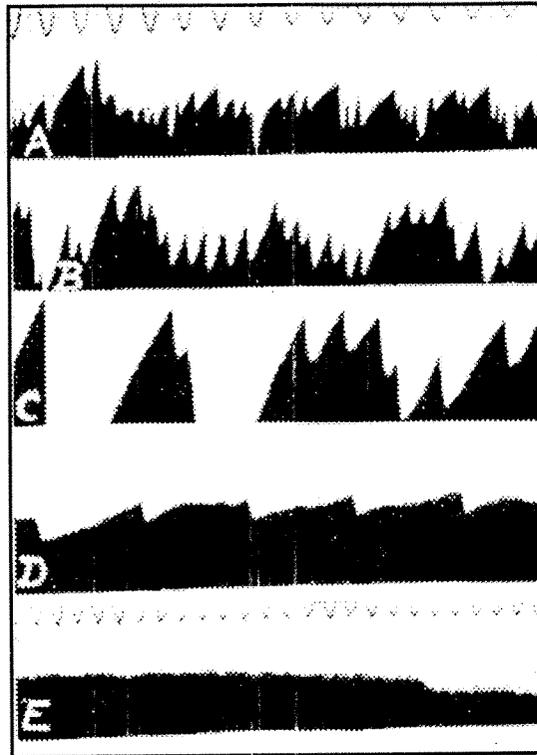


Figure III

Cela acquis, il s'agit désormais de montrer comment la variation du stimulus (ici la force de tension du muscle) se manifeste dans le nerf.

Le diagramme résume les résultats des enregistrements effectués sur un muscle intact pouvant contenir « 3 ou 4 organes terminaux ».

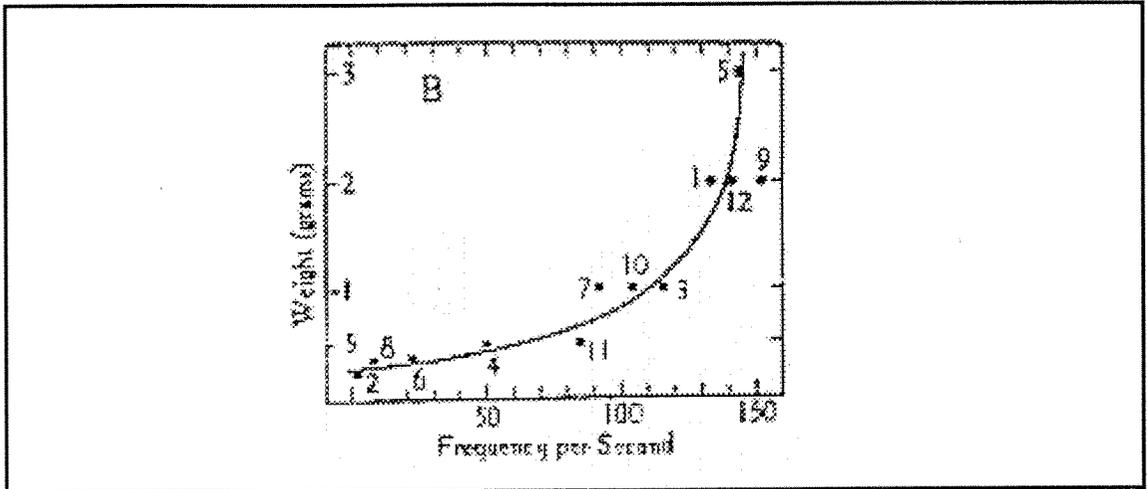


Figure IV

En abscisse est reportée la fréquence de décharge et en ordonnée le poids de tension. On distingue nettement l'augmentation de la fréquence en fonction du poids appliqué au muscle (les chiffres en face des points indiquent l'ordre dans lequel les enregistrements ont été réalisés).

La même forme de courbe est obtenue pour l'enregistrement des nerfs plantaires digitaux du chat⁹⁵ ce qui permet à Adrian de généraliser ses résultats aux mammifères.

*

Il y a cependant un autre facteur influant sur la fréquence de décharge que l'on doit prendre en considération si l'on veut délimiter précisément ce qui est codage du stimulus et ce qui est propre à l'appareillage nerveux lui-même (ici organes terminaux + nerf). Ce facteur c'est l'adaptation de la réponse en fonction du temps. En allongeant le temps de stimulation (limité dans les expériences précédentes à 10s), les auteurs ont constaté une variation de la décharge indépendante du poids de tension.

⁹⁵ Adrian et Zotteman op.cit.

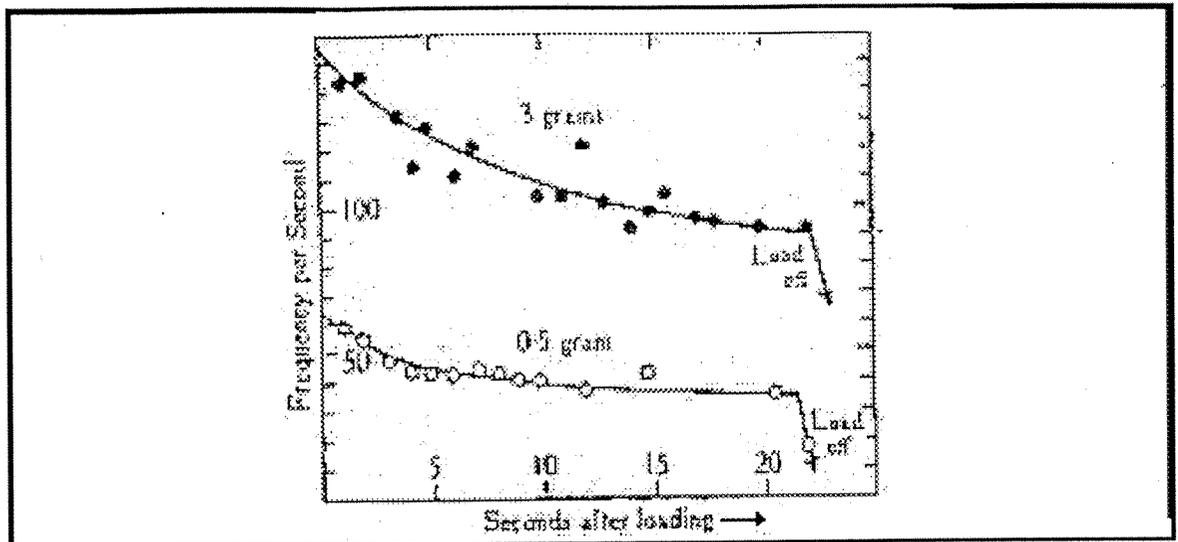


Figure V : baisse de fréquence après une charge

La vitesse de récupération du nerf lui-même étant très supérieure à celle des organes terminaux, la baisse de fréquence de la décharge ne saurait être due qu'aux organes terminaux.

Quelle est la raison de cette adaptation de la décharge ? Adrian envisage deux causes possibles : soit elle est due à une baisse d'excitabilité des organes terminaux, soit elle résulte d'une augmentation de leur période réfractaire, les deux causes pouvant agir ensemble.

Adrian montre qu'une variation de l'excitabilité du nerf est au moins en partie responsable de l'adaptation de la réponse grâce à un protocole expérimental ingénieux. En appliquant durant 17 secondes un poids de 1 gramme puis en l'enlevant brusquement, on observe une baisse régulière de la fréquence pendant l'application de la charge, suivi d'une chute lorsque cette dernière cesse. Rien d'étonnant pour l'instant. Ce qui est remarquable, c'est l'arrêt complet de la décharge durant environ une seconde après le retrait du poids. Comment expliquer un tel arrêt ? La fréquence chutant, l'intervalle de temps séparant deux décharges successives augmente brusquement, dépassant largement une éventuelle limite imposée par la période réfractaire. Cet arrêt de la décharge ne peut donc s'expliquer par une augmentation de la période réfractaire. Par contre la baisse d'excitabilité des organes terminaux permet de comprendre que

lorsque le stimulus diminue brusquement, un temps soit nécessaire avant que le seuil d'excitabilité ne soit à nouveau atteint et qu'ainsi la décharge ne reprenne. L'adaptation de la réponse dans le temps est donc due aux organes terminaux.

Bien que ce phénomène d'adaptation soit toujours observé, il prend une importance variable selon la fonction du nerf étudié. En effet pour les récepteurs sensibles au toucher, l'adaptation est très rapide ce qui permet une meilleure réaction aux changements de l'environnement. Au contraire, pour les récepteurs musculaires « posturaux », l'environnement restant relativement constant, la vitesse d'adaptation est plus lente⁹⁶. Adrian résume ces observations dans le tableau suivant.

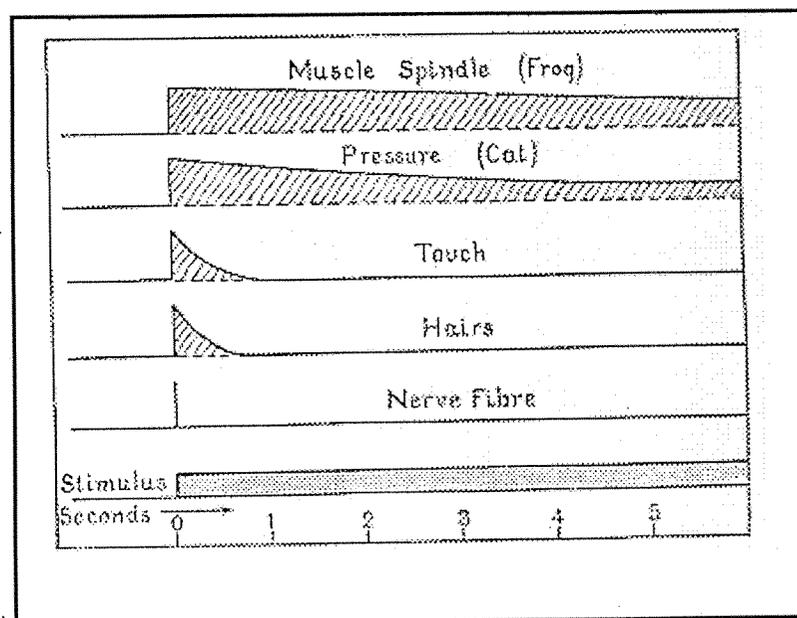


Figure VI Différents types d'adaptation

L'adaptation rapide permet aux récepteurs du toucher d'être sensibles à la fréquence du stimulus si celle-ci ne dépasse pas un certain seuil⁹⁷. Adrian évoque alors la possibilité d'obtenir deux messages nerveux impossibles à distinguer : l'un dans une fibre sensorielle codant le toucher et stimulée périodiquement, l'autre dans une fibre reliée à un récepteur de la pression stimulé de manière continue. La structure du message peut

⁹⁶ Adrian, 1928 op.cit., p 78.

⁹⁷ Adrian, 1932, op. cit., p.36.

être rigoureusement la même et particulièrement la fréquence de la décharge, mais dans une fibre elle correspond à la fréquence du stimulus alors que dans l'autre elle code son intensité. Dans le cas des récepteurs sensibles au toucher, la relation entre la fréquence de décharge et l'intensité du stimulus n'est donc pas valable.

La question se pose alors de savoir comment est codée l'intensité du stimulus dans le cas des récepteurs à adaptation rapide. Adrian répond que pour ce codage, on ne peut se limiter à l'observation d'une fibre isolée.

« A moins que les récepteurs ne soient très isolés, un stimulus intense en excitera plus qu'un stimulus faible, et le message complet qui atteindra le système nerveux central pourra donc varier avec l'intensité du stimulus, même si le message d'un seul récepteur ne manifeste absolument aucune gradation.»⁹⁸

On pourrait voir là une anticipation de la notion de codage distribué. Un peu plus loin, Adrian écrit même :

« Nous devrions donc penser en terme d'aires contenant beaucoup de récepteurs et non en terme de récepteur isolé quand nous essayons d'estimer quelle sorte d'information atteint le système nerveux. »⁹⁹

En réalité il s'agit en fait ici d'un codage de l'intensité par agrégation de récepteurs. L'information (l'intensité) n'est pas distribuée dans chaque fibre nerveuse, elle est seulement contenue dans le nombre de fibres recrutées lors de la stimulation. Certes, au niveau central, il est nécessaire que soit prise en compte une population de cellules pour connaître l'intensité de la stimulation mais chaque fibre ne participe à ce codage de

⁹⁸ « Unless the receptors are very far apart an intense stimulus will excite more of them than a weak stimulus, and the complete message which reaches the central nervous system may therefore vary with the intensity of the stimulus, even though the message from a single receptor shows no gradation at all. », Adrian 1928, op. cit., p.97

⁹⁹ « We ought, therefore, to think in terms of areas containing many receptors and not in terms of the single receptor when we are trying to estimate what sort of information reaches the central nervous system. », id., p.98.

l'intensité que par sa seule activation et non par une modulation particulière de son activité. On ne saurait donc parler dans ce cas de codage distribué.

Adrian évoque dans son ouvrage « The mechanism of nervous action » de 1932 un problème qui rejoint celui du codage de l'intensité d'un stimulus tactile. Il s'agit du codage par le nerf auditif de l'intensité et surtout de la hauteur des sons. Wever et Bray (74), (75) avaient enregistré deux années avant un nerf auditif et ils avaient eu la surprise d'entendre le stimulus sonore, directement reproduit par amplification de l'activité électrique du nerf. Cela signifiait que l'onde parcourant le nerf avait la forme et l'intensité du son entendu, variant dans le temps avec celui-ci. Comment expliquer la production d'une onde aussi complexe et pouvant avoir une si haute fréquence à partir d'impulsions à fréquence limitée et de forme et d'intensité constante ? Adrian met d'abord en doute les résultats de Wever et Bray (5), mais il retrouve lui-même ces résultats et doit se rendre à l'évidence (2). A nouveau, l'intervention d'une multiplicité de fibres pour coder le stimulus sonore paraît être la seule explication possible :

« Ainsi les hautes fréquences trouvées dans les ondes de potentiel composites sont très probablement dues à plusieurs fibres, chacune répondant à un sous-multiple de la fréquence du stimulus et disposées de manière à ce que chaque onde du stimulus trouve des fibres prêtes à lui répondre. »¹⁰⁰

Il s'agit bien ici d'un codage distribué, la forme de l'onde résultante ne s'expliquant que par l'activation modulée de nombreuses fibres. L'activité globale qui en résulte permet de dépasser les limites de chaque fibre prise séparément et de former une représentation fidèle de l'onde sonore dans toute sa complexité.

On remarquera que dans ce cas ce qui est enregistré (l'onde d'activation du nerf auditif) correspond directement au stimulus (l'onde sonore). Il y a adéquation entre la forme de codage et ce qui est codé ce qui facilite la mise en relation des deux.

¹⁰⁰ « Thus the high frequencies found in the composite potential waves are most probably due to many fibres, each responding at a submultiple of the stimulus frequency and arranged so that each wave of the stimulus finds some fibres ready to respond to it », Adrian 1932; op. cit., p.39.

Pourtant, l'hypothèse d'un codage distribué n'est pas ce qui retient l'attention à l'époque. En fait cette hypothèse permet surtout à Adrian de 'sauver' ce qui fait l'apport essentiel des trente dernières de recherche sur la nature du message nerveux : la caractérisation des contraintes pesant sur la transmission nerveuse. C'est la mise en évidence de ces contraintes (décharge du type 'tout-ou-rien', forme et intensité de l'onde constante pour une fibre donnée, période réfractaire) qui constitue le tournant à partir duquel les spéculations vont pouvoir prendre leur essor. La première question qui se pose est de savoir si la conduction nerveuse se fait de la même manière dans le système nerveux central.

BIBLIOGRAPHIE

Méthodologie

Cette recherche porte sur plus de trois siècles d'histoire de la neurobiologie. L'ampleur de cette période nécessite de 'couvrir' un nombre de textes et d'auteurs important. Etant donné la problématique particulière adoptée, il est indispensable de se référer aux textes originaux, ou, à défaut, à des traductions, aussi souvent que cela est possible. Ils sont en effet rarement abordés dans la littérature secondaire avec le même questionnement.

Pour les XVII^{ème} et XVIII^{ème} siècle, les monographies dominent nettement. La publication d'ouvrages d'histoire naturelle, de physiologie, de médecine prend son essor particulièrement au XVIII^{ème} siècle, où certains ouvrages connaissent une diffusion assez large et font l'objet de réédition, comme les ouvrages de Buffon ou ceux de Bonnet. Le latin décline au profit des langues nationales principalement l'anglais et le français, ce dernier étant la langue internationale de publication la plus utilisée. Une autre source importante pour cette période est celle des lettres dont les auteurs se servent pour communiquer leur découvertes ou leurs théories à leurs pairs. Les académies qui apparaissent dans le dernier tiers du XVII^{ème} siècle en Angleterre et en France deviennent des centres de discussion des résultats et des hypothèses et leur compte rendus commencent à jouer le rôle de publication (23).

Pour se repérer dans les publications de cette époque, on ne peut guère compter sur les auteurs eux-mêmes. Rares sont ceux qui citent réellement et intégralement les emprunts qu'ils font à d'autres auteurs. Quand ils le font, les renseignements qu'ils donnent sont rarement complets. Dans les correspondances parfois, on trouve le commentaire d'une lecture et l'on peut repérer une influence mais le cas est peu fréquent. Il existe par contre une abondante littérature secondaire, rarement d'époque, parfois du XIX^{ème} siècle (54), (59), (70) et surtout du XX^{ème} siècle (20), (21), (33), (66). L'apparition de revues spécialisées en histoire des sciences allant de pair avec le développement de la discipline elle-même nécessite à son tour l'utilisation d'une littérature 'tertiaire' recensant et ordonnant les articles parus dans ce domaine (45), (46), (60), (61), (69), (71).

Au XIX^{ème} siècle, un tournant s'opère avec la montée en puissance des revues scientifiques qui commencent à fleurir et deviennent un moyen de communication rapide entre les scientifiques du monde entier. Cela correspond, pour la discipline qui nous intéresse, au passage à la phase expérimentale, qui nécessite de publier rapidement et régulièrement des résultats limités. La revue répond parfaitement à cette nécessité. Se développent également, à cette époque, les manuels (54) qui font le point sur l'état d'avancement des travaux dans un but pédagogique. Ils sont particulièrement intéressants pour se faire une idée des théories dominantes, faisant l'objet d'un consensus chez les spécialistes. Les langues utilisées sont les langues nationales, avec pour le domaine qui nous intéresse, une importante proportion de publications en allemand, reflétant l'influence de l'école de physiologie expérimentale allemande. Quelques cours publiés revêtent une importance particulière liée à celle de leur auteur, notamment pour les leçons du Collège de France (Cl. Bernard, Magendie, Flourens).

Pour la période qui clôt ce travail, en gros la première moitié du XX^{ème} siècle, deux modifications importantes se produisent. D'une part, les résultats de recherches ainsi que les hypothèses de travail sont, presque exclusivement publiés dans des revues scientifiques qui continuent leur essor marqué par une spécialisation grandissante. Certes des scientifiques écrivent encore parfois des monographies mais elles servent la plupart du temps à récapituler une série de travaux (1), (3), (35), (67), (68). Ce n'est donc en général pas là que l'on trouve la science en train de se faire, même si ces monographies ont l'intérêt de proposer une présentation cohérente et unifiée de ces travaux. D'autre part la langue anglaise devient la langue de publication principale de ces revues, le français et l'allemand entamant à cette époque un déclin qui aboutira à leur disparition presque complète des publications scientifiques.

C'est cette dernière période qui offre les outils de repérage bibliographique les plus riches et les plus précis car ils sont le fait des chercheurs eux-mêmes. Outre les manuels, dont les plus solides (24), (39), constituent une bonne base de départ pour les recherches, l'habitude se prend de fournir avec les articles une bibliographie qui comprend les articles (ou ouvrages) principaux à partir desquels le problème étudié a été abordé (2), (4), (41), (42), (55), (56). Le recoupement de ces bibliographies d'articles, comportant parfois plus de cent références, permet de situer rapidement les étapes d'une recherche, les filiations et les oppositions. Ce travail est encore facilité par cette autre

habitude qui se prend de faire effectuer par un chercheur qualifié la 'revue' d'une question particulière (36), (47). Cela consiste en un tour d'horizon d'un problème, des différentes théories avec pour chaque, une discussion des résultats apportés par leur promoteur. C'est en quelque sorte un travail d'histoire des sciences immédiate, sur un sujet précis et pour une période de temps restreinte (souvent une dizaine d'année). Cela participe d'un mouvement de prise en charge par les scientifiques eux-mêmes de l'histoire de leur discipline, centrée sur ce qui est validé d'une part et ce qui est en discussion à ce moment d'autre part. Le grand exclu de ces bibliographies et de ces 'revues', c'est bien entendu tout ce qui est invalidé par le développement de la discipline à un moment donné, hypothèse 'fausse', résultats partiels ou théorie abandonnée. Ils ne peuvent pourtant être écartés du travail de l'historien des sciences. D'où la nécessité de se plonger dans les différentes strates que constituent ces bibliographies en ne s'en tenant pas aux plus récentes pour remonter le temps jusqu'au point où ce qui va être exclu est encore en discussion.

La forte expansion du volume de publications se double, on le voit, d'un effort d'organisation de l'information scientifique centré autour des revues scientifiques. Les articles d'histoire des sciences proprement dit sont par contre moins nombreux que pour les périodes précédentes, comme si les historiens des sciences avait accepté de laisser aux scientifiques eux-mêmes le soin de présenter l'histoire récente de leur discipline. La floraison d'écrits de vulgarisation, par les scientifiques eux-mêmes, de leur discipline et de son histoire récente illustre ce phénomène, cf. par exemple (26). Il existe cependant quelques études, qui pour prendre une problématique différente n'en constituent pas moins souvent une source précieuse d'information bibliographique (18), (25), (29), (34), (37).

Cette situation de l'histoire des sciences récentes pourrait faire l'objet d'une discussion sur les rapports entre science, histoire des sciences et philosophie des sciences qui n'a pas sa place ici. Disons simplement que ce travail a au moins un pied dans cette histoire récente puisqu'il examine les hypothèses qui fondent la neurobiologie computationnelle en tentant d'en retracer la généalogie.

La bibliographie proposée ici ne concerne que les deux chapitres présentés.

Bibliographie

1. Adrian, E. *The basis of sensation*. London : Christophers, 1928.
2. Adrian, E. Bronk, D. W., and Phillips, G. *The nervous origin of the Wever and Bray effect*. J. Physiol., 1931, 73, p. 2.
3. Adrian, E. *The mechanism of nervous action*. London : Oxford University Press, 1932.
4. Adrian, E. *The impulses produced by sensory nerve endings*. Part 1. J. Physiol., 1926, 61, 49-72.
5. Adrian, E. Zotterman, Y. *The impulses produced by sensory nerve endings*. Part 2. J. Physiol., 1926, 61, 152-171.
6. Adrian, E. Zotterman, Y. *The impulses produced by sensory nerve endings*. Part 3. J. Physiol., 1926, 61, 465-483.
7. Adrian, E. Zotterman, Y. *The impulses produced by sensory nerve endings*. Part 4. J. Physiol., 1926, 62, 33-51.
8. Adrian, E. *The microphonic action of the cochlea; an interpretation of the Wever and Bray's experiments*. J. Physiol., 1931, 71, p. 28.
9. Bonnet Ch. *Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie de Charles Bonnet*. Neuchâtel, 1783 -8 vol.
10. Bonnet Ch. *Analyse abrégée de l'essai analytique*. Réed. en 1783, op. cit., t. 7.
11. Bonnet Ch. *Contemplation de la Nature*. Réed. en 1783, op. cit., t. 4.
12. Bonnet Ch. *Essai analytique sur les facultés de l'âme*, 1759. Réed. en 1783, Neuchâtel, op. cit., t. 6.
13. Bonnet Ch. *Essai d'application des principes psychologiques de l'auteur*. Réed. en 1783, op. cit., t. 7.
14. Bonnet Ch. *Essai de psychologie ou considérations sur les opérations de l'Ame, sur l'habitude et sur l'éducation*, 1754. Réed. en 1783, op. cit., t. 6.
15. Bonnet Ch. *Méditations sur l'origine des sensations et sur l'union de l'âme et du corps*. Réed. en 1783, op. cit., t. 8.
16. Bonnet Ch. *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*. 1754. Réed. en 1783, op. cit.
17. Bonnet Ch. *Traité d'insectologie*. 1745. Réed. en 1783, op. cit.
18. Boring E. *Sensation and perception in the history of experimental psychology*. New York : Appleton-century, 1942.

quid ?

19. Bowditch H. P. *Über die Eigenthümlichkeiten der Reizbarkeit welche die Muskelfasern des Herzens zeigen*. Ber. Königl. Sachs. Gesellsch. Wiss., 1871, 23, p.652
20. Brazier M. *A history of neurophysiology in the 17th and 18th centuries*. New York : Raven Press, 1984.
21. Brazier M. *A history of neurophysiology in the 19th century*. New York : Raven Press, 1988.
22. Bréhier E. *Histoire de la Philosophie*. Paris : PUF, 1985.
23. Buffon. *Dissertation sur le strabisme*. Histoire de l'Académie Royale des Sciences, année 1743, pp. 231-248, Paris 1746.
24. Buser P., Imbert M. *Neurophysiologie fonctionnelle*. Paris : Hermann, 1981-1989-6 vol.
25. Canguilhem G. *La formation du concept de réflexe aux XVII^{ème} et XVIII^{ème} siècles*. Paris : Vrin, 1955.
26. Changeux J. P. *L'homme neuronal*. Fayard : Paris, 1983.
27. Churchland P. S. *Neurophilosophy, toward a unified science of the mind-brain*. Cambridge : MIT Press, 1986.
28. Clarke E. *Histoire illustrée de la fonction cérébrale*. Paris : Da Costa, 1984.
29. Clarke E., Jacyna L. S. *Nineteenth-century origins of neuroscientific concepts*. Berkeley : University of California Press, 1987.
30. Condillac, *Traité des sensations*. Paris, 1754.
31. Crombie A.C. *The mechanistic hypothesis and the scientific study of vision, in Science, Optics and Music in medieval and early modern Thought*. London, 1990.
32. De Caraman (duc de). *Ch. Bonnet, philosophe et naturaliste, sa vie et ses œuvres*, Paris 1859.
33. Dennis W. *Readings in the history of psychology*. New York : Appleton, 1955.
34. Dupont J. C. *Histoire de la neurotransmission*. Paris : PUF, 1999.
35. Eccles J. C. *The physiology of nerve Cells*. Baltimore : The Johns Hopkins Press, 1957.
36. Fessard A., Posternak J. *Les mécanismes de la transmission synaptique*. J. Physiologie, 1950, 42 319-445.
37. Flugel J.C. *A hundred years of Psychology*. London : Gerald Duckworth, 1947.
38. Foster, *Lectures on the history of physiology during the 16th, 17th, & 18th centuries*, Cambridge University Press, 1901. Rééd. New York : Dover, 1970.

39. Fulton J. F. *Physiologie du système nerveux* (2^{nde} ed.) Trad. Fr. Chatagnon C. Paris : Vigot, 1947.
40. Glickstein M., *La découverte du cortex visuel*, in *Les mécanismes de la vision*. Paris : Belin, 1990 .
41. Gotch F. *The submaximal electrical response of nerve to a single stimulus*. J. Physiol., 1902, 28, p. 395.
42. Gotch F., Burch M.A. *The electrical response of nerve to two stimuli*. J. Physiol., 1899, 24, p. 410.
43. Grmek M., *La première révolution biologique*, Paris : Payot, 1990.
44. Hartley D. *Observations on Man, his frame, his duty, and his expectations*. London 1749. Trad fr. par Jurain : *Explication physique des idées et des mouvements tant volontaires qu'involontaires*, Reims, 1771..
45. *Informations in the history of science and medicine* / ed. Corsi P, Weindling P. London : Butterworth scientific, 1983.
46. *Isis cumulative bibliography : a bibliography of the history of sciences formed from Isis critical bibliographies*, London : Mansell, 1976.
47. Jasper H. *Electrical signs of cortical activity*. Psychol. Bull. 1937, 34, 7, 411-481.
48. Lange, *Histoire du matérialisme*, trad fr. par Pommerol, Paris 1910.
49. Lantéri-Laura, G. *Histoire de la phrénologie* . Paris : P.U.F., 1970.
50. Lantéri-Laura, G., *Le cerveau* . Paris : Seghers. 1987,
51. Laycok Th, *On the reflex function of the brain* , Br. Foreign med. Rev., 1845, 19, 298-311,.
52. *Le concept d'information dans la science contemporaine* / ed. par Gueroult M., Paris : Les éditions de Minuit, 1965.
53. Lidell, E.G.T. *The discovery of reflexes*, Oxford : Clarendon Press, 1960.
54. Longuet F. A. *Anatomie et physiologie de l'homme et des animaux vertébrés*. Paris : Masson, 1842.
55. Lorente de No R. *Analysis of the activity of the chains of internuncial neurons*. J. Neurophysiol., 1938, 1, 207-244.
56. Lucas K. *The "all or none" contraction of the amphibian skeletal muscle fibre*, J. Physiol., 1909, 38, p. 113.
57. McCulloch W.S *Embodiment of Mind*. Cambridge : M.I.T. Press, 1989.
58. Naville P. *D'Holbach et la philosophie scientifique au XVIII^{ème} siècle*, Paris : Gallimard, 1942.

59. Neuberger M. *Die historische Entwicklung der experimentellen Gehirn und Rückenmarkphysiologie vir Flourens*. Stuttgart : F. Enke, 1897.
60. Osier D., Wozniak R. *A century of serial publications in psychology : 1850-1950 : an international bibliography*. New York : Kraus, 1984.
61. Overmier J.A. *The history of biology. A selected and annotated bibliography*. New York, 1989.
62. Ribot Th. *La psychologie anglaise contemporaine*, Paris : Alcan, 1887.
63. Ritterbush P. *Overtures to Biology, the speculation of eighteenth-century naturalists*, New Haven : Yale University Press, 1964.
64. Savioz R. *Mémoires autobiographiques de Ch. Bonnet*, éd. Vrin, Paris 1948.
65. Sechenov I. M. *Les actions réflexes du cerveau*, trad. fr. V. Derély, 1884, Paris.
66. *Sensory coding. Selected readings* / ed. par Uttal W., Boston, 1972.
67. Sherrington C. S. *The brain and his mechanism*. Cambridge : Cambridge University Press, 1933.
68. Sherrington C. S. *The integrative action of the nervous system*. New Haven-London : Yale University Press-Constable, 1906.
69. Smit P. *History of the life sciences : an annotated bibliography*. Amsterdam : Aster, 1974.
70. Soury J. *Le système nerveux central*. Paris : Carré & Naud, 1899.
71. *Subject catalogue of the history of medecine and related sciences* / Wellcome Institute for the history of medecine. Munchen : Kraus.
72. Tissot *Traité des nerfs et de leurs maladies*, Paris, 1778.
73. *Von Boerhaave bis Berger* / ed. Rothsuh. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1964.
74. Wever G., Bray W. *Present possibilities for auditory theory*. Psych. Rev., 1930, 37, 5,365-380.
75. Wever G., Bray W. *The nature of acoustic response : the relation between sound frequency and frequency of impulses in the auditory nerve*. J. exp. psych., 1930, 13, 5, p. 373.