

Semaine européenne Athens de ParisTech 2014

AGROPT21

Neurones : des modèles à la conscience

*Évolution du système nerveux
et évolution du comportement*

Jean-François Lambert

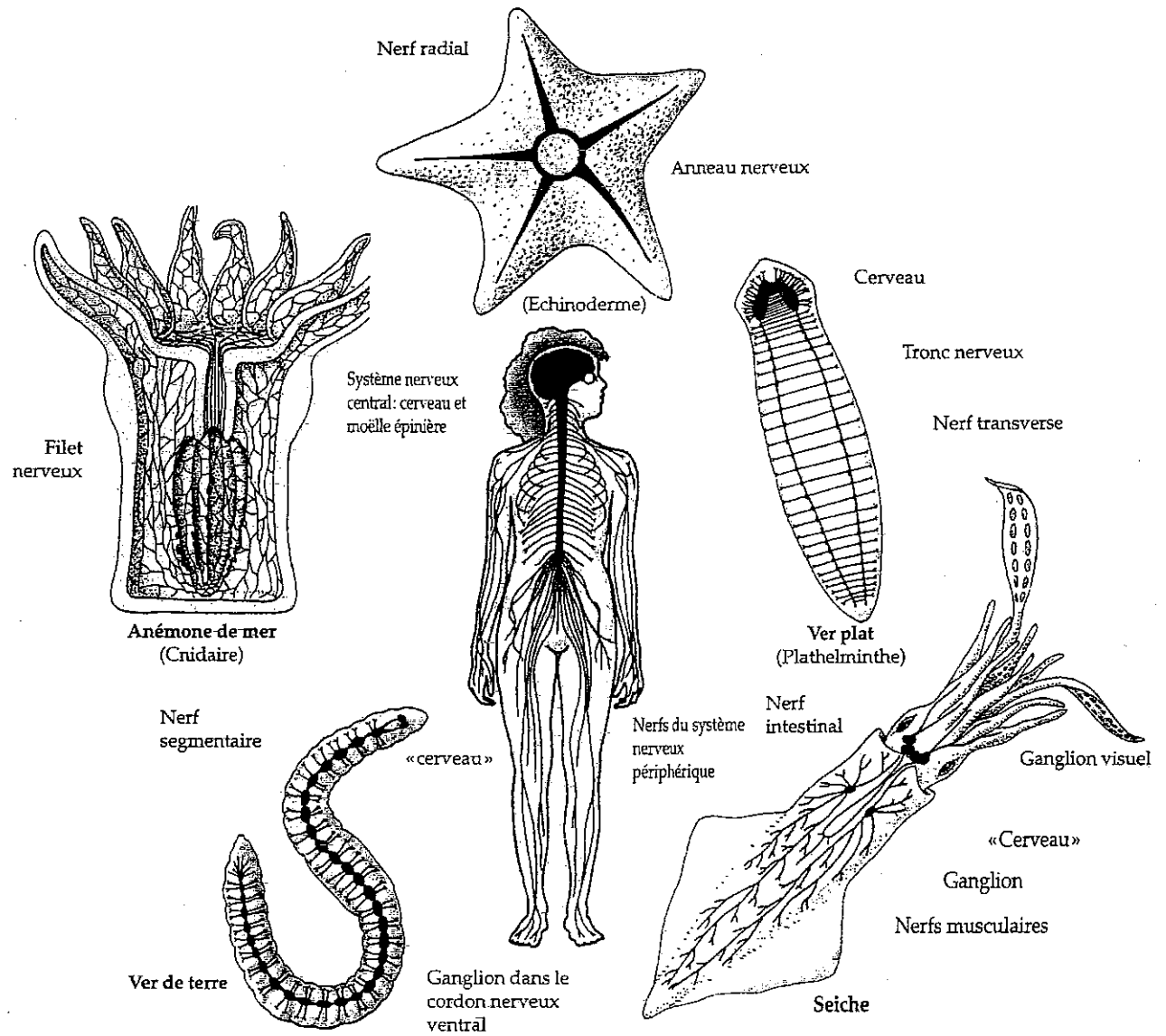
(Université Paris 8)

Mercredi 19 novembre 2014

14h-17h

Amphi Tisserand





3.6 Schémas comparatifs de différents systèmes nerveux

Anatomie grossière du système nerveux d'animaux représentatifs de six embranchements.

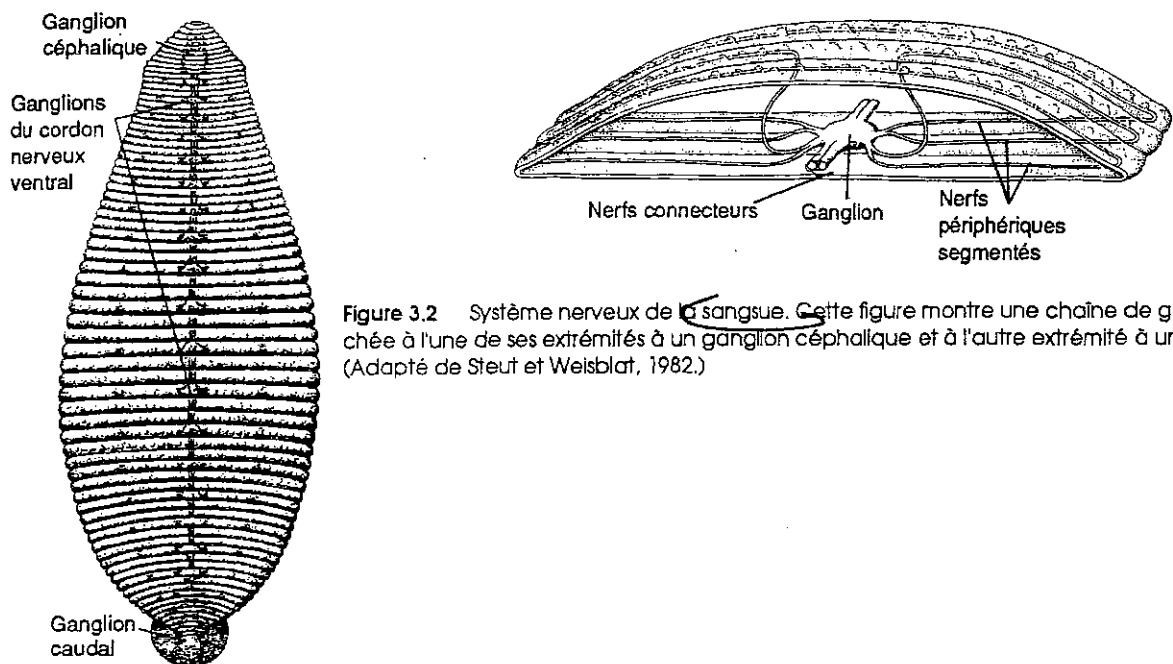
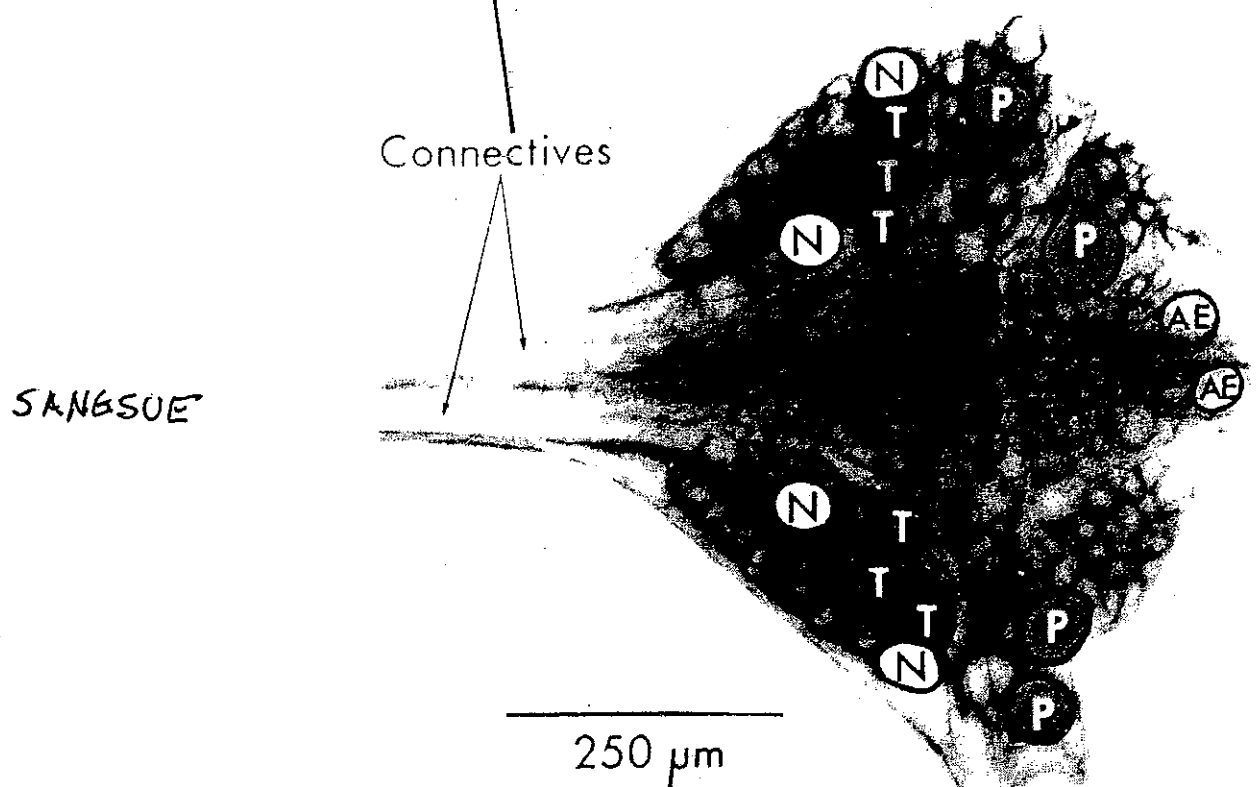
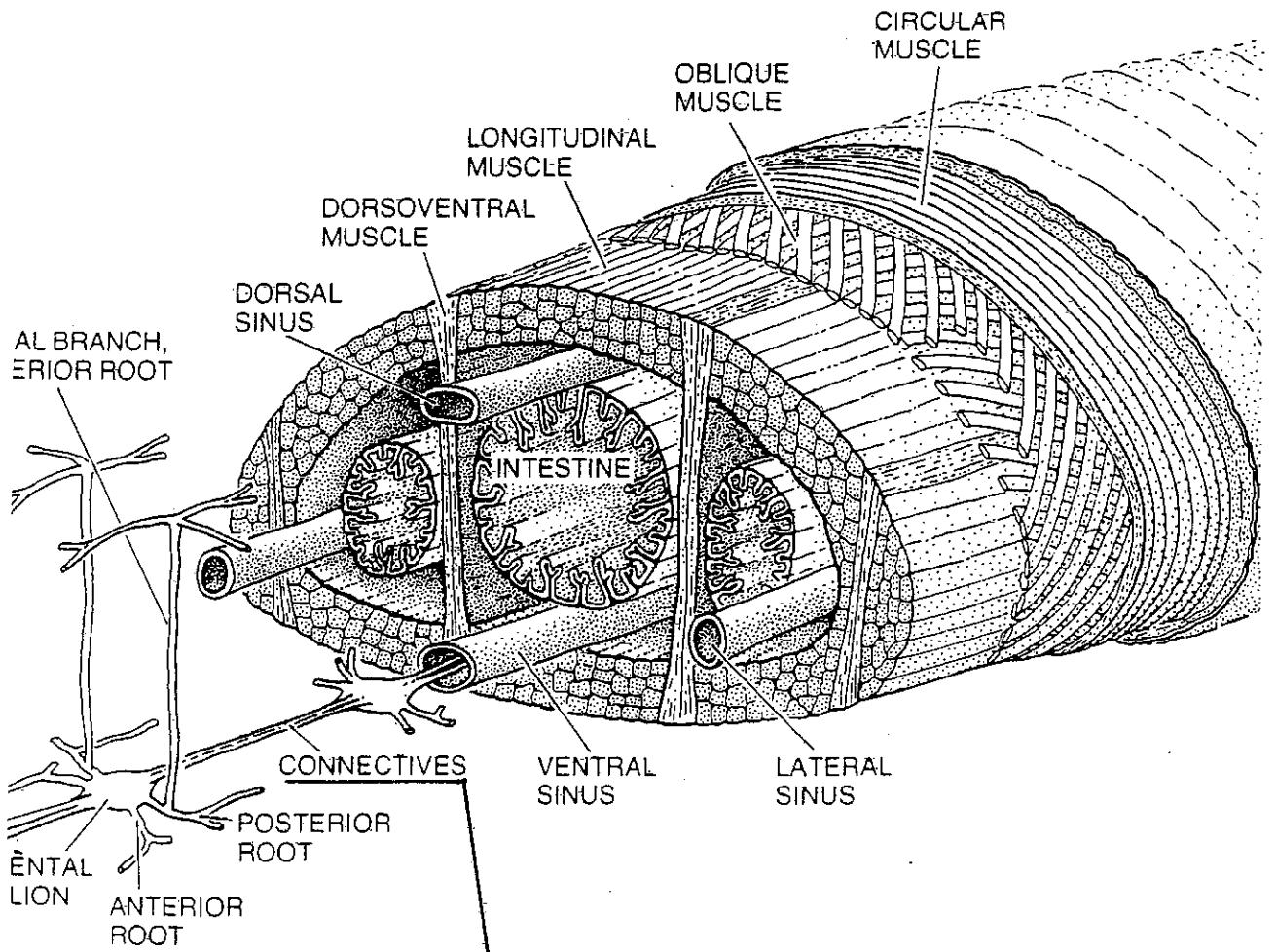
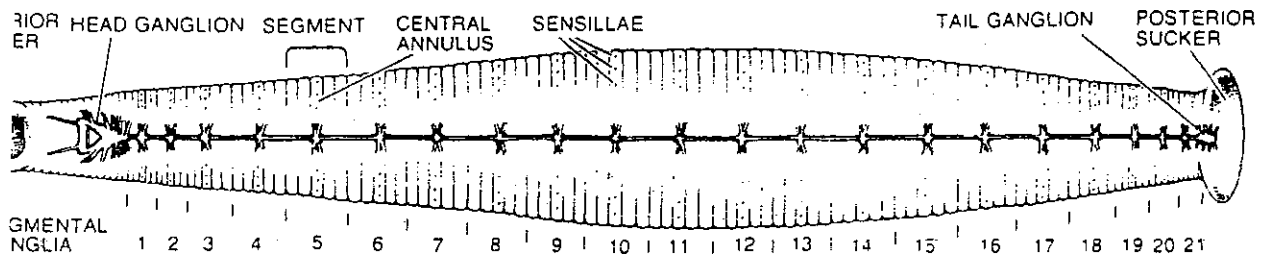
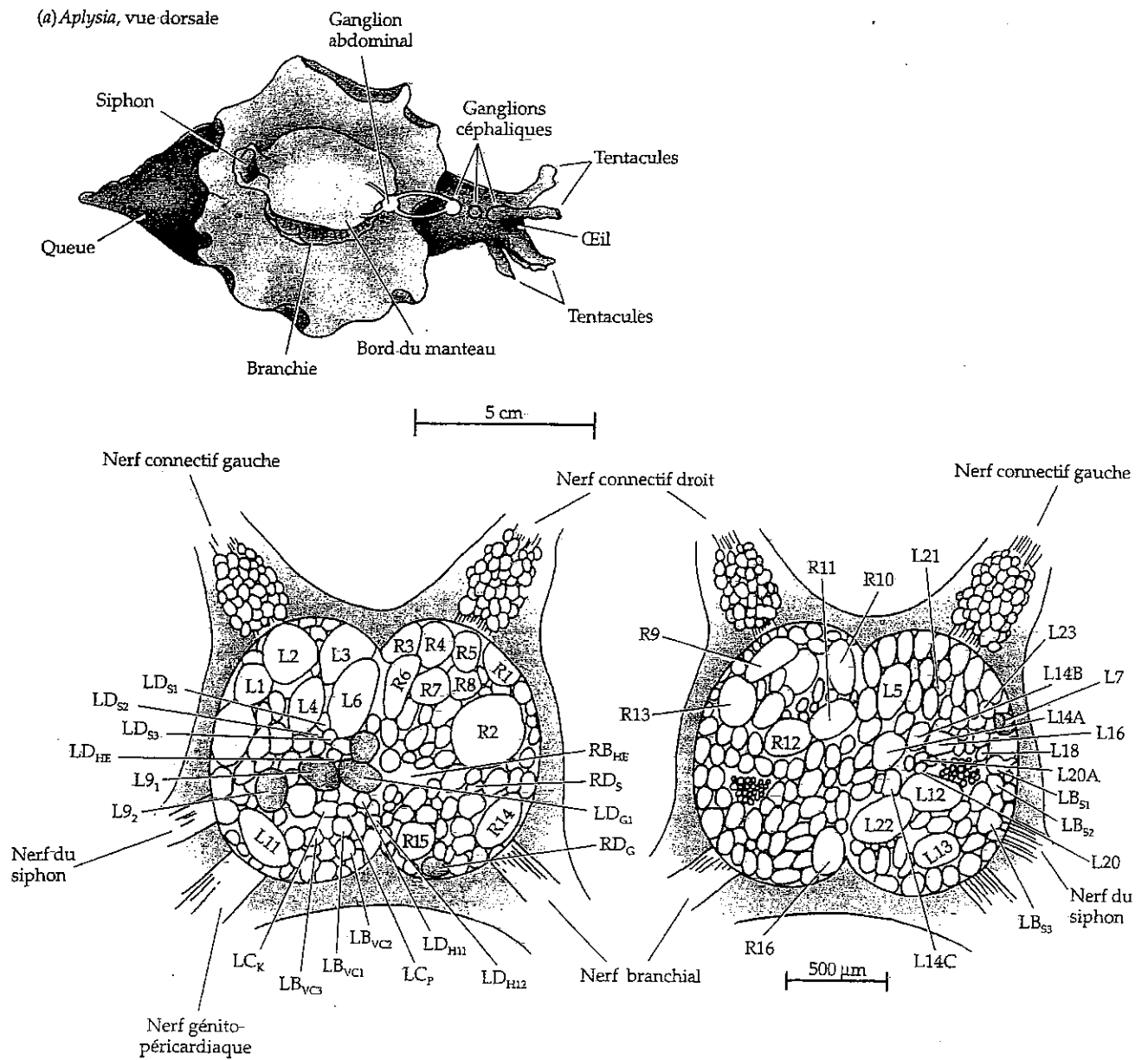


Figure 3.2 Système nerveux de la sangsue. Cette figure montre une chaîne de ganglions à l'une de ses extrémités à un ganglion céphalique et à l'autre extrémité à un ganglion caudal. (Adapté de Steut et Weisblat, 1982.)





(b) Ganglion abdominal: vue dorsale

(c) Ganglion abdominal: vue ventrale

3.7 Système nerveux de l'Aplysie

La limace de mer ou *Aplysia* possède un système nerveux relativement simple avec de gros neurones identifiables, ce qui a permis de l'utiliser couramment dans la recherche des bases nerveuses de l'apprentissage et de la mémoire. (a) Vue dorsale. Les ganglions et les cordons nerveux qui les relient sont dessinés en jaune. (b) Vue dorsale d'un ganglion abdominal avec plusieurs neurones identifiés. Les neurones qui participent au circuit impliqué dans l'habituation sont colorés en rose. © Vue ventrale d'un ganglion abdominal présentant plusieurs neurones identifiés. a, d'après Kandel, 1976; b et c d'après Frazier et coll., 1967, et Koester et Kandel, données non publiées.

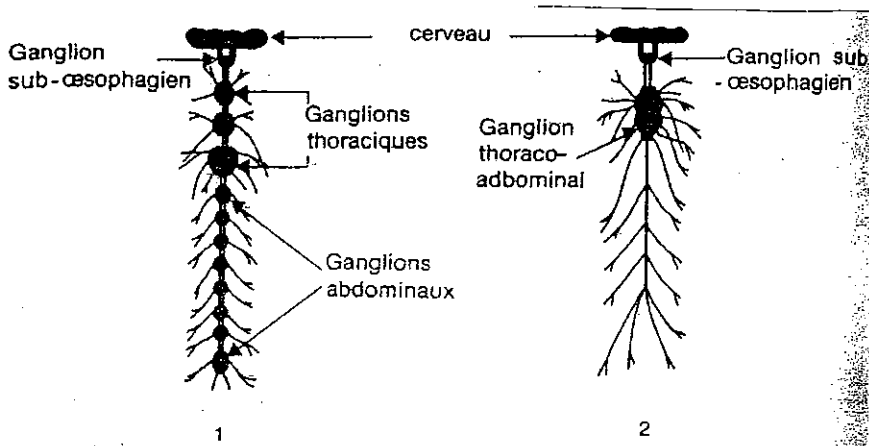


Figure 22

Les ganglions du système nerveux central de deux espèces d'insectes différentes : dans le système décrit à gauche (1) qui est celui de nombreuses larves et aussi d'adultes (comme le pou) on relève 8 ganglions abdominaux. Dans le système schématisé à droite (2) qui décrit la majorité des insectes adultes, ces ganglions ventraux ont fusionné dans la région thoraco-abdominale.

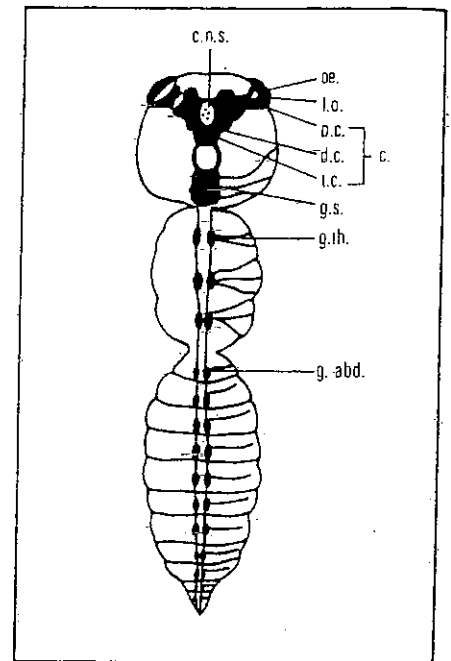
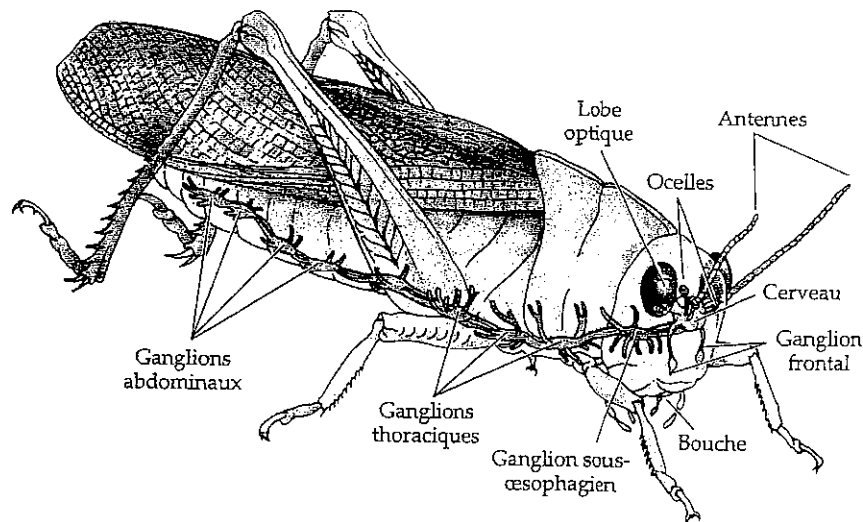
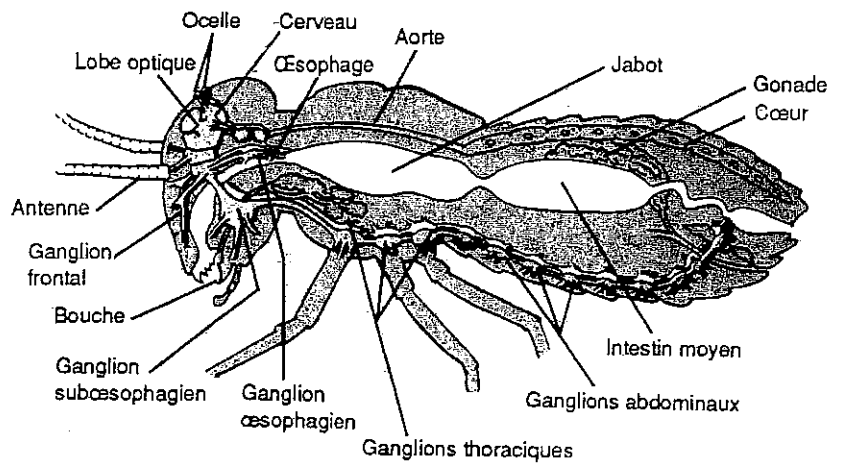
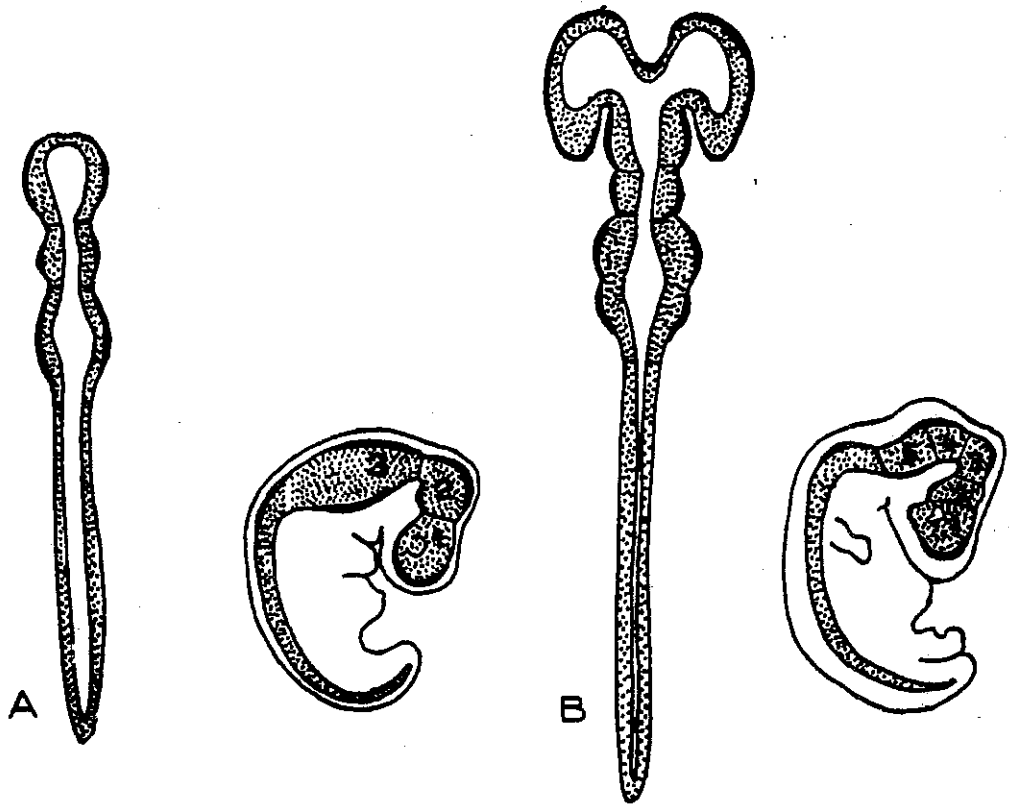


Figure 3.4 Système nerveux d'un insecte typique. Le cerveau, avec ses subdivisions appelées protocerebrum, deutocerebrum et tritocerebrum, est relié par des faisceaux d'axones (connecteurs) à un groupe de ganglions dans le thorax et l'abdomen.





Embryogenèse de l'encéphale

- A Stade à 3 vésicules: 1 prosencéphale, 2 mésencéphale, 3 rhombencéphale.
 B Stade à 5 vésicules: 1 télencéphale, 2 diencéphale, 3 mésencéphale, 4 métencéphale, 5 myélicéphale

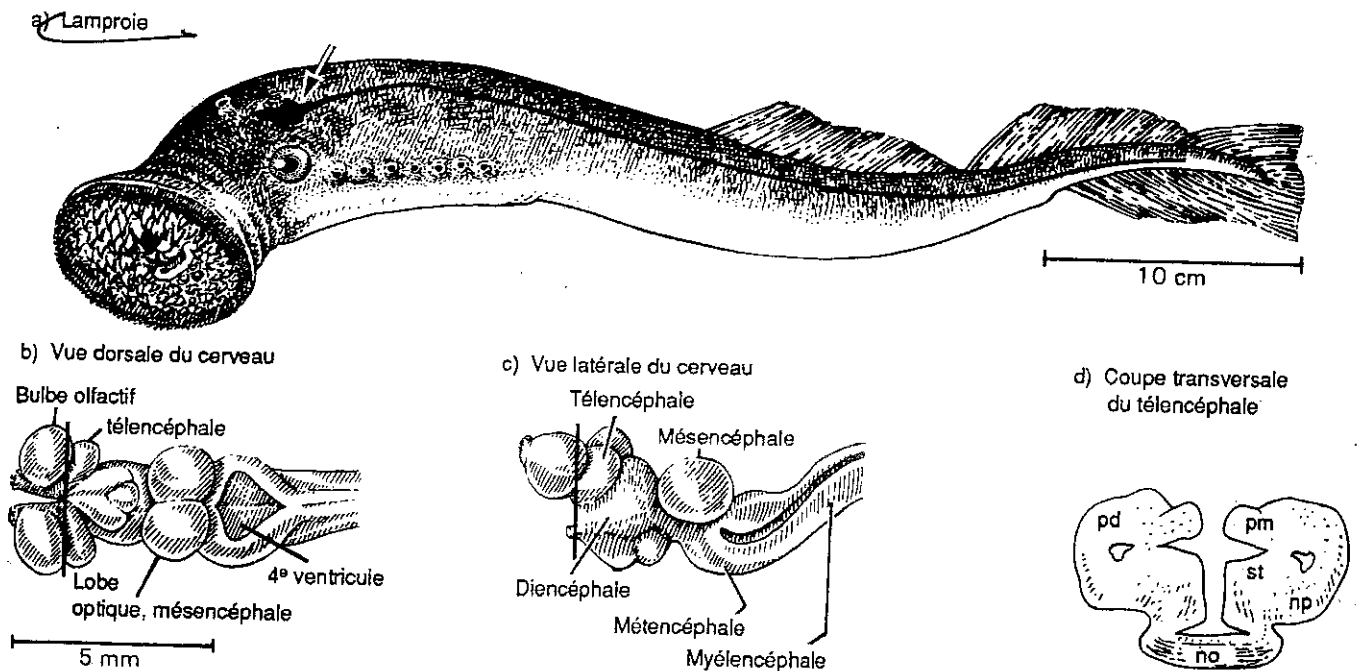
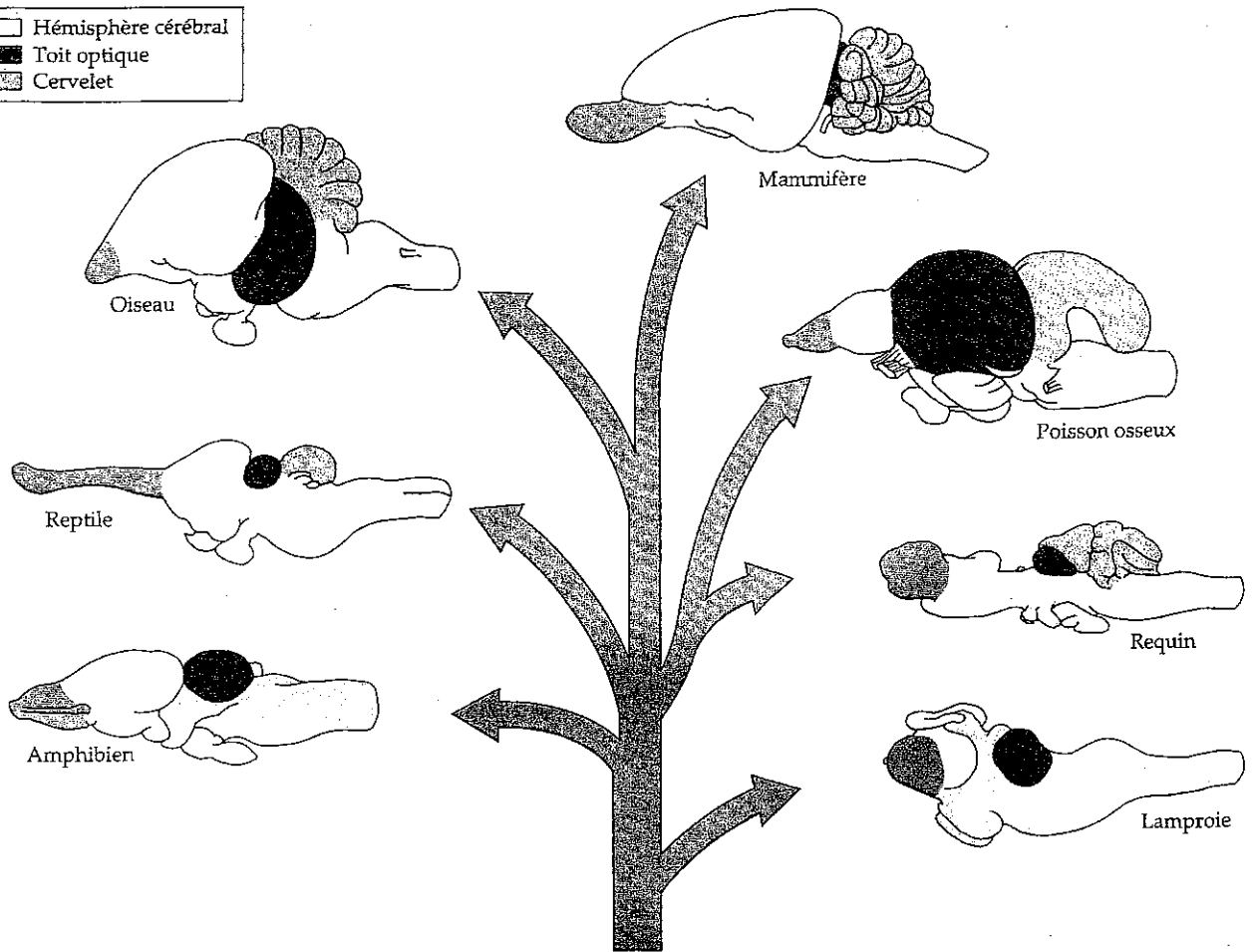
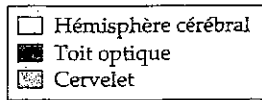
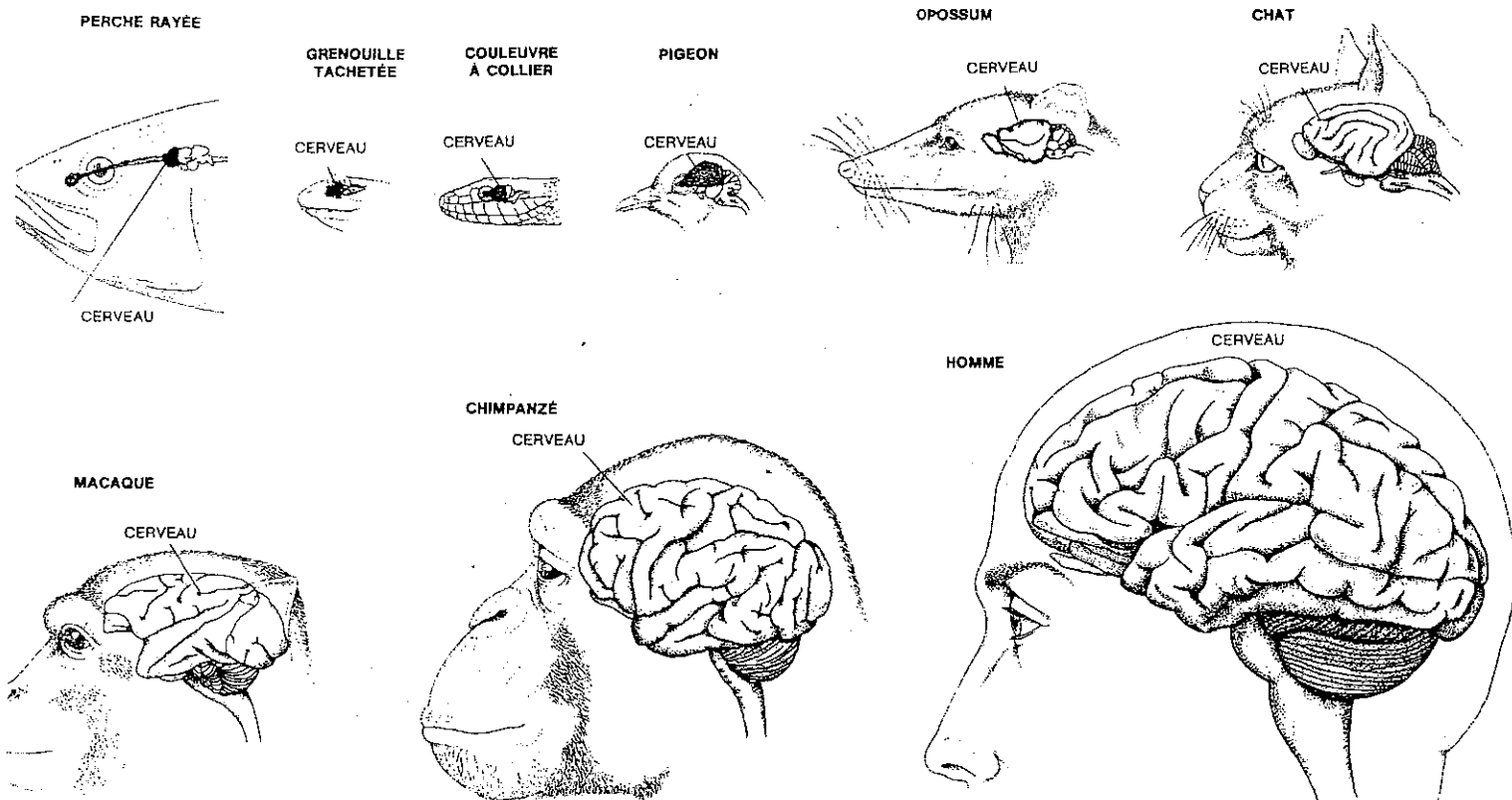


Figure 3.8 a) Une lamproie, le plus primitif des vertébrés vivants. Les lamproies appartiennent à l'ordre des poissons sans mâchoires. Le site du cerveau et de la moelle épinière est indiqué par une flèche. b) Vue dorsale du cerveau de la lamproie. Le cerveau présente toutes les principales subdivisions retrouvées dans le cerveau des vertébrés les plus développés. c) Vue latérale du cerveau de la lamproie. d) Coupe transversale du télencéphale de la lamproie. La partie principale du télencéphale, le pallium, n'est pas divisée en cortex et matière blanche et les hémisphères ne sont par reliés par un corps calleux (pd, pallium dorsal; pm, pallium médian; no, nerf optique; np, noyau préoptique; st, striatum).



3.11 Régions cérébrales différentes, décrites dans sept classes de vertébrés.

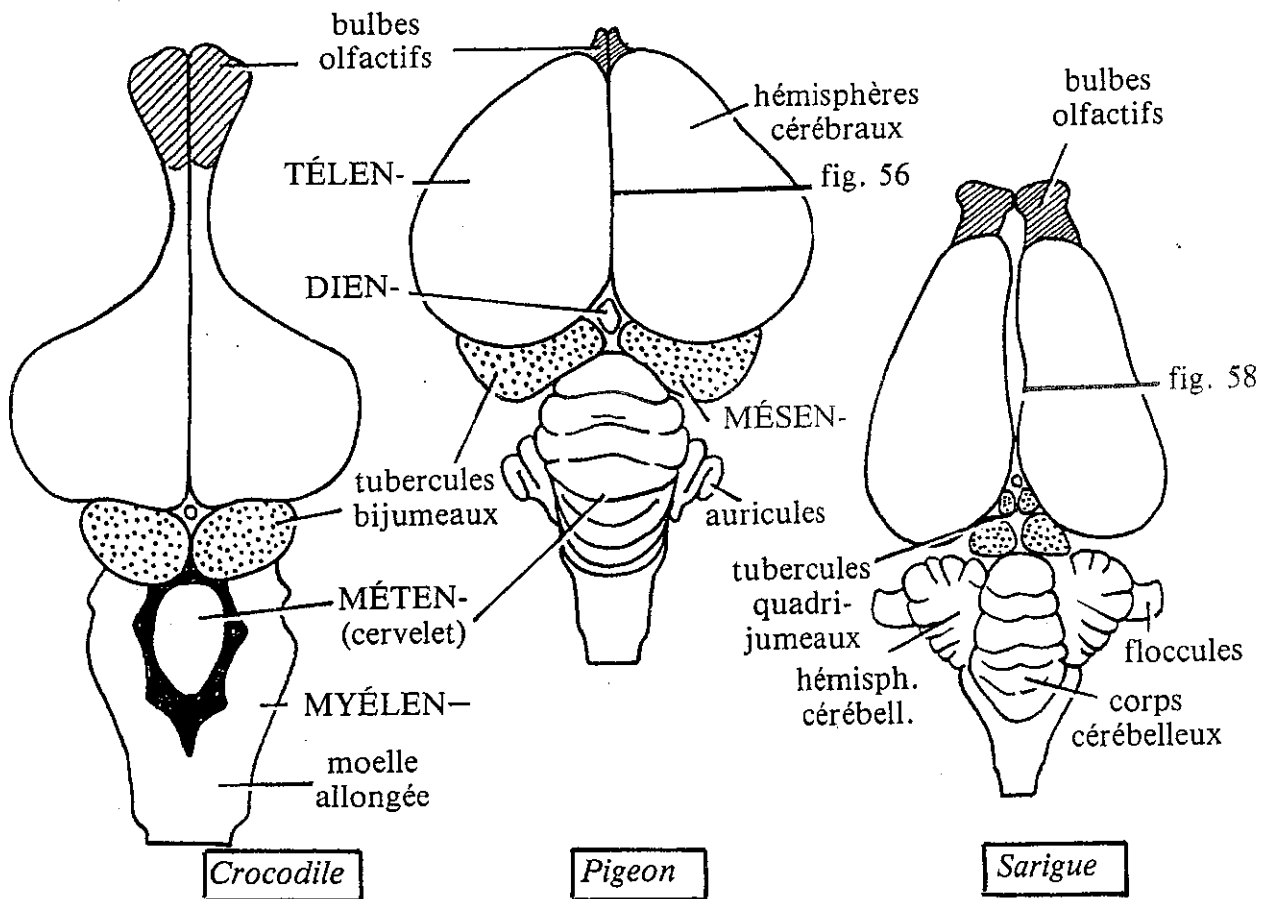
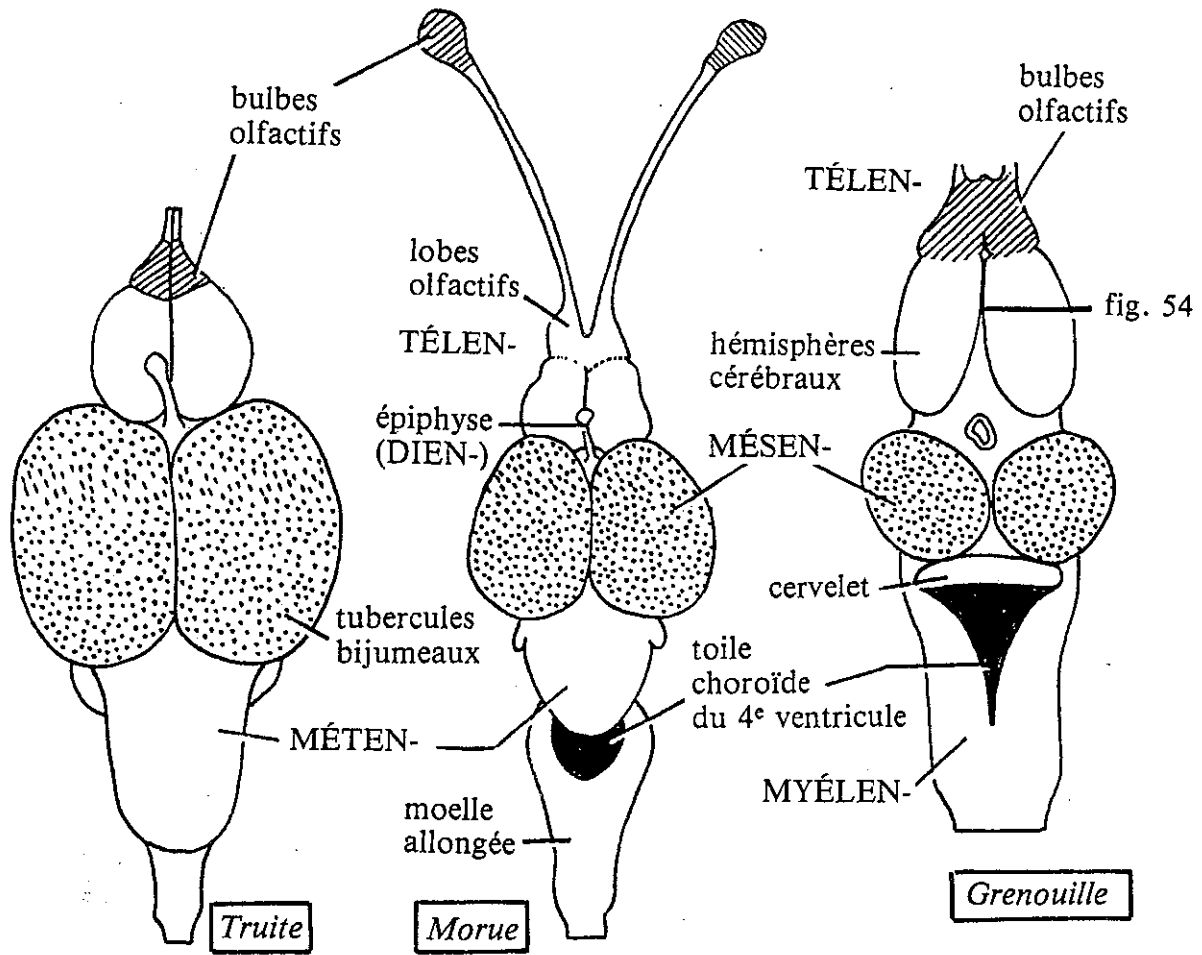
Les cerveaux typiques de sept classes importantes de vertébrés sont représentés sur cet arbre phylogénétique; les branches d'évolution primitive sont situées en bas, et les plus récentes sont placées en haut de l'arbre. Dans chaque cerveau, les hémisphères cérébraux sont colorés en bleu, le cervelet en vert, le toit optique en violet. Notez les dimensions relativement grandes des hémisphères cérébraux et du cervelet dans les cerveaux d'oiseau et de mammifère.

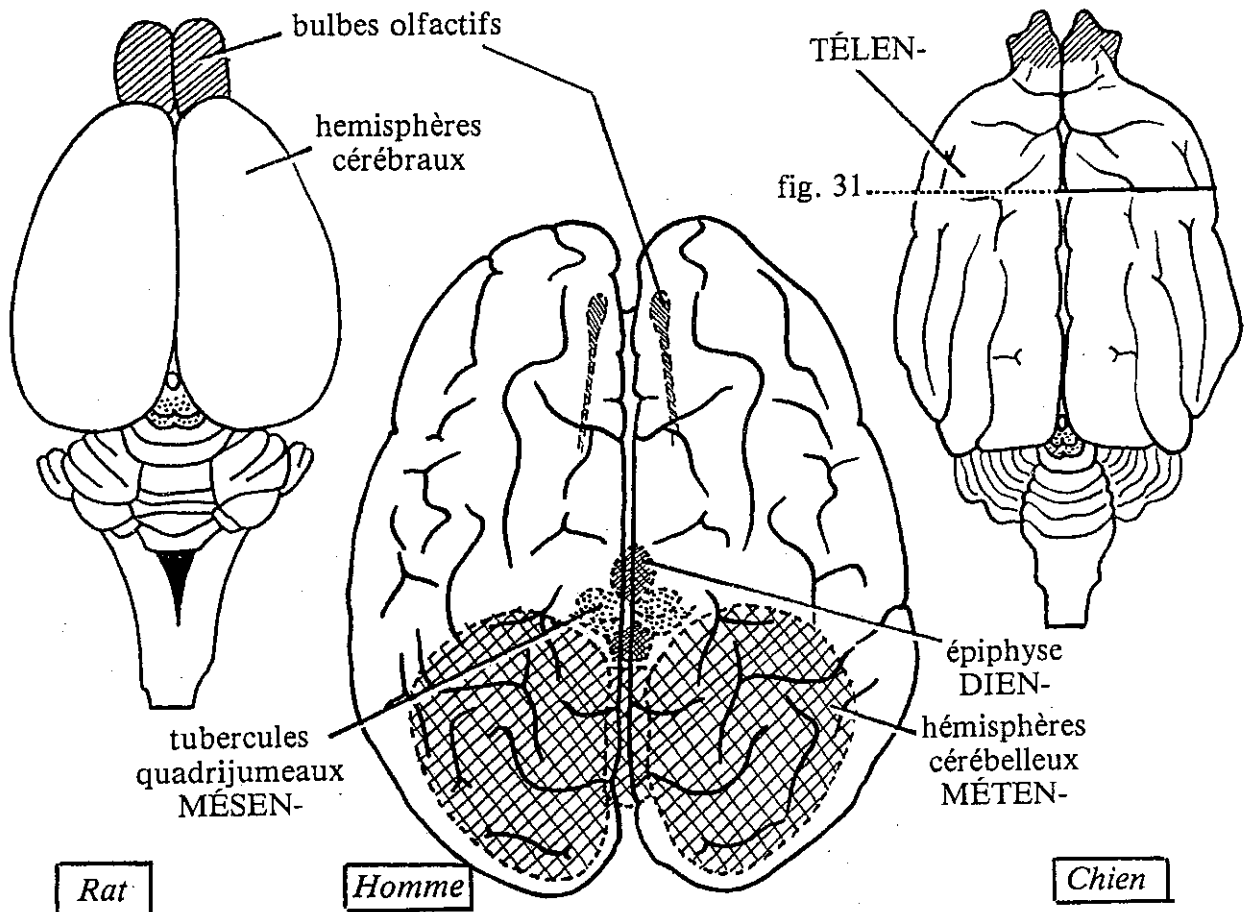


L'AUGMENTATION PROGRESSIVE la taille du cerveau chez les vertébrés

ressort clairement de ces quelques dessins exécutés à la même échelle et qui montrent le cerveau de quelques espèces de vertébrés. Chez les ver-

tébrés inférieurs, le cerveau est petit. Chez les carnivores, en particulier les primates, il augmente de façon saisissante en taille et en complexité.

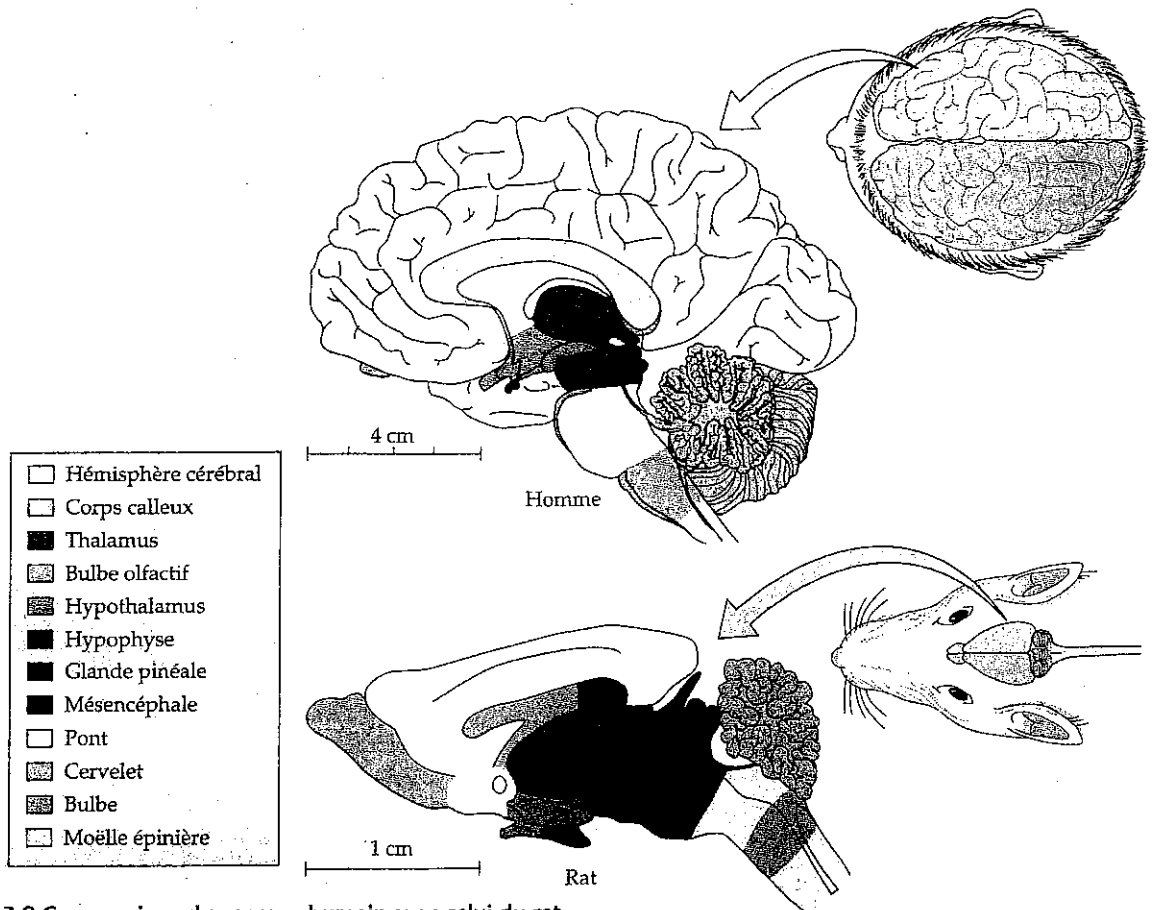




	DORSAL	LATERAL - VENTRAL		MÉDIAL	
TÉLEN- CÉPHA- LE	ventricu- les 1 et 2 (ou laté- raux ou télence- phali- ques) Foramen Monroi	PALLIUM cortex cérébral Archicortex → Hippocampe Paléocortex → Cortex piriforme Neocortex		STRIATUM Noyaux de la base Amygdale - Noyau caudé Putamen - Pallidum (Noyau lenticulaire) - Claustrum	SEPTUM
DIEN- CÉPHA- LE	ventricule 3 (ou dien- cépha- lique)	ÉPITHALAMUS Toile choroïdienne du 3 ^o ventricule Complexe pariétal Ganglions de l'Habénula O.P.A./O.P.P. → Épiphyse	THALAMUS DORSAL Noyaux antérieur latéraux - l.v. et l.d. (Pulvinar) médiaux inférieurs - corps géniculés ... latéraux et médiaux	THALAMUS VENTRAL n. réticulé du thalamus zona incerta corps de Luys	HYPOTHALAMUS noyaux neurosecrétoires noyaux du Tuber cinereum Hypophyse corps Mamillaires
MÉSEN- CÉPHA- LE	ventricule mésencé- phalique =Aque- duc de sylvius	TECTUM ou TOIT Tubercules quadrijumeaux antérieurs postérieurs (Tubercules bijumeaux - Tores 1/2 circulaires)		TEGMENTUM ou CALOTTE Noyaux des nerfs crâniens III et IV Noyau Rouge - substance réticulée mésencéphalique Locus niger Pédoncules cérébraux	
MÉTEN- CÉPHA- LE	ventricule rhomben- cépha- lique ↑ ou ↓ ventricule	CERVELET Archéocérébellum Paléocérébellum Néocérébellum = Hémisphères cérébelleux		MOELLE ALLONGÉE Noyaux des nerfs crâniens V, VI, VII, VIII, IX, X, XII Protubérance annulaire ou Pont de Varole (Pons) substance réticulée pontique et bulbaire Olive bulbaire Pyramides bulbaires (Bulbe rachidien)	
MYÉLEN- CÉPHALE	4	Toile choroïdienne du 4 ^o ventricule			

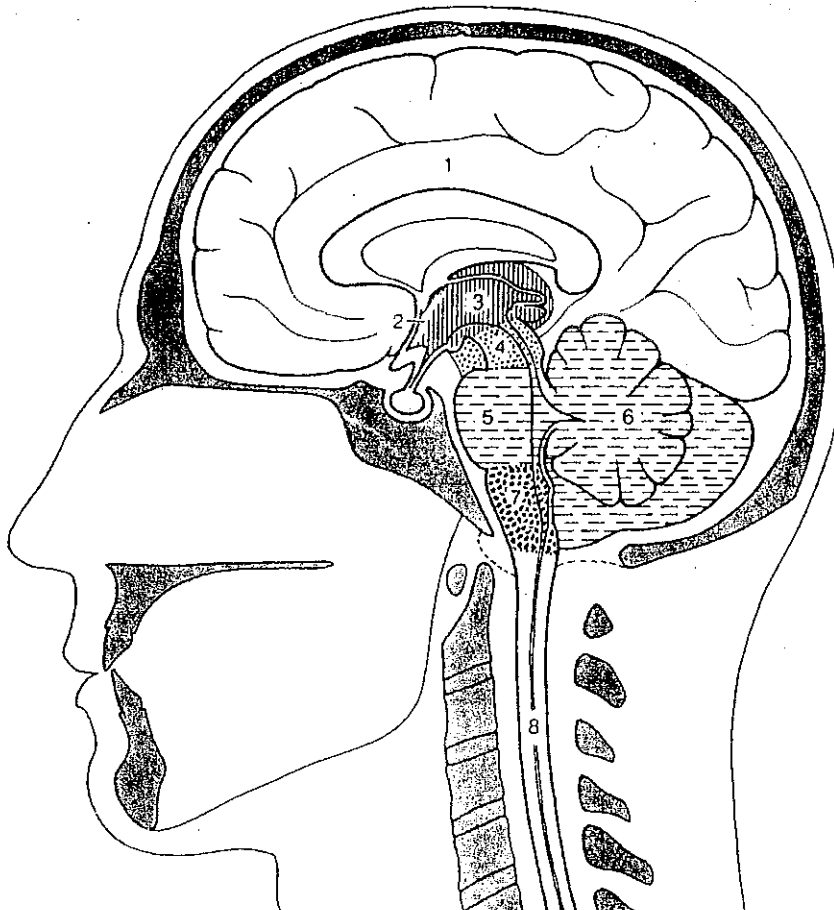
TABLEAU RÉCAPITULATIF

R. Platel 1977



3.9 Comparaison du cerveau humain avec celui du rat

Vue d'une coupe sagittale médiane de l'hémisphère droit du cerveau de l'Homme et du Rat; les dimensions linéaires du cerveau de rat ont été multipliées par six, par rapport à celui de l'homme. Dans les deux cerveaux, les structures principales sont analogues, et présentent les mêmes relations topologiques les unes avec les autres. Notez que les hémisphères cérébraux sont relativement plus grands dans le cerveau humain, alors que le rat présente un mésencéphale et des lobes olfactifs relativement plus volumineux.



1	Telencephalon (Cerebrum)	Prosencephalon	Encephalon Neuraxis (Systema nervosum centrale)
2	Telencephalon impar		
3	Diencephalon		
4	Mesencephalon	Rhombencephalon	
5	Pons		
6	Cerebellum	Metencephalon	
7	Myelencephalon (Medulla oblongata)		
8	Medulla spinalis		

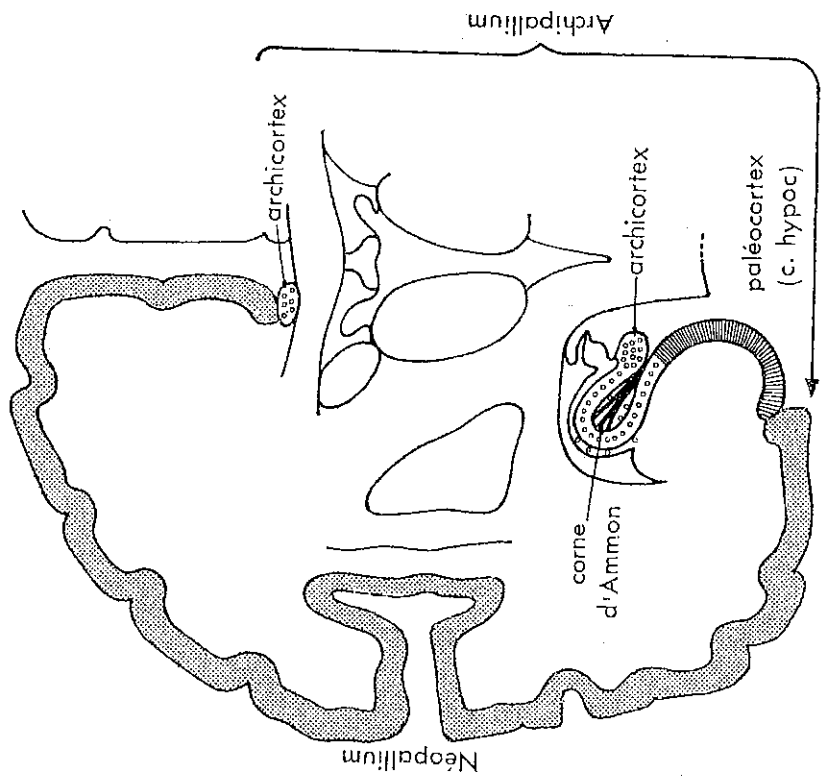


FIG. 30. — Archipallium et néopallium chez l'homme.
(D'après A. DELMAS.)

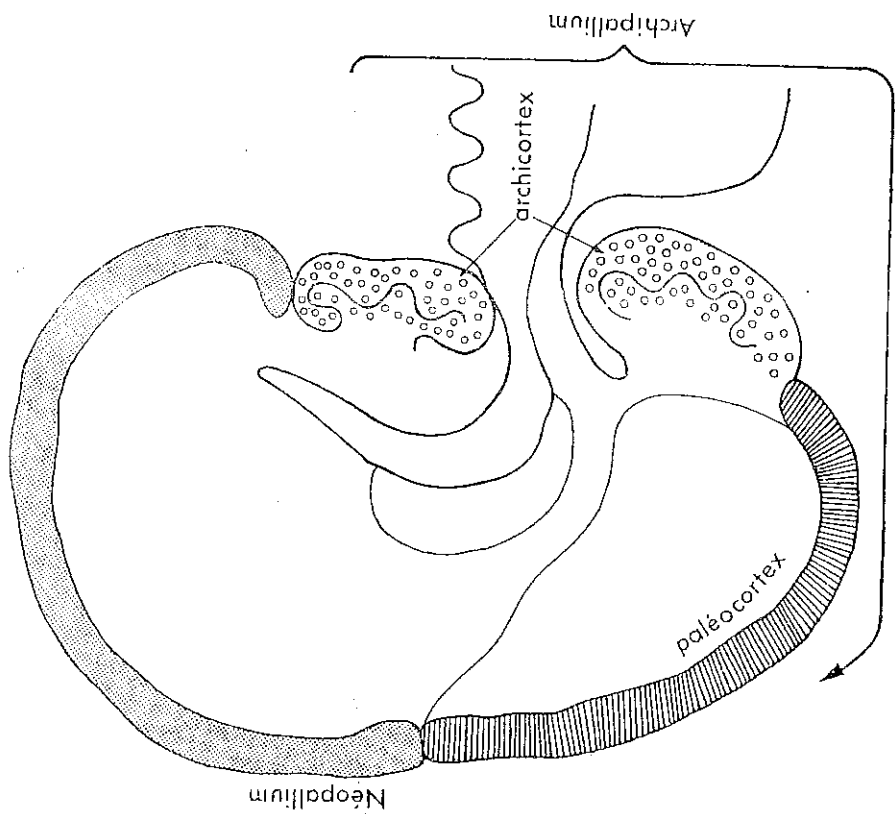


FIG. 31. — Archipallium et néopallium
chez un vertébré macrosmatique.
(D'après A. DELMAS.)

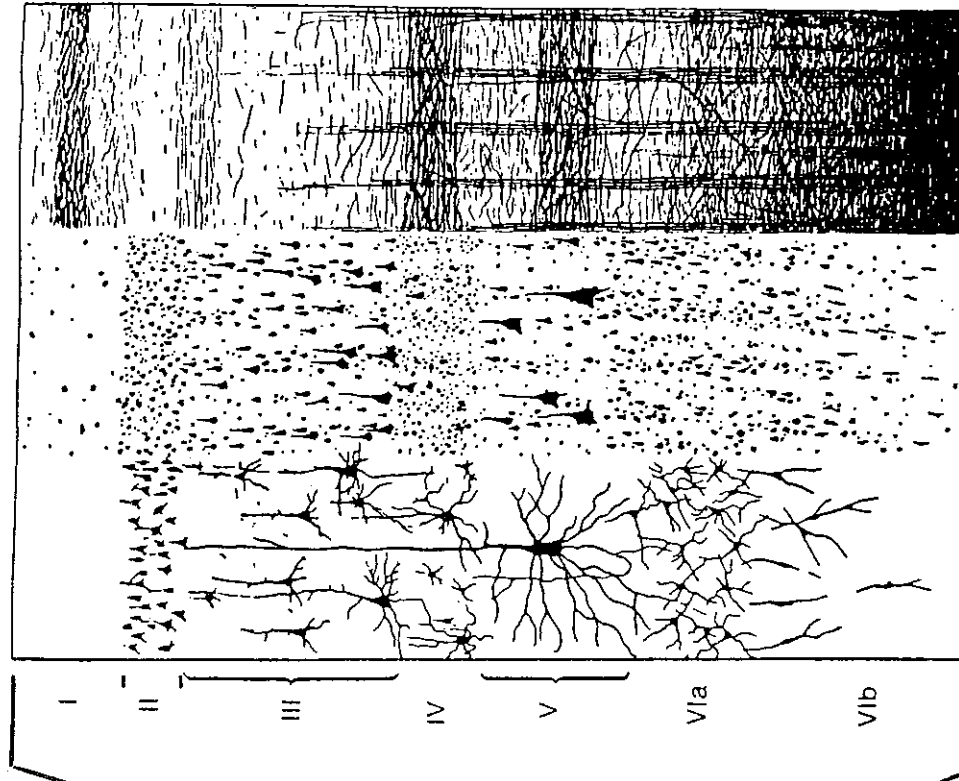
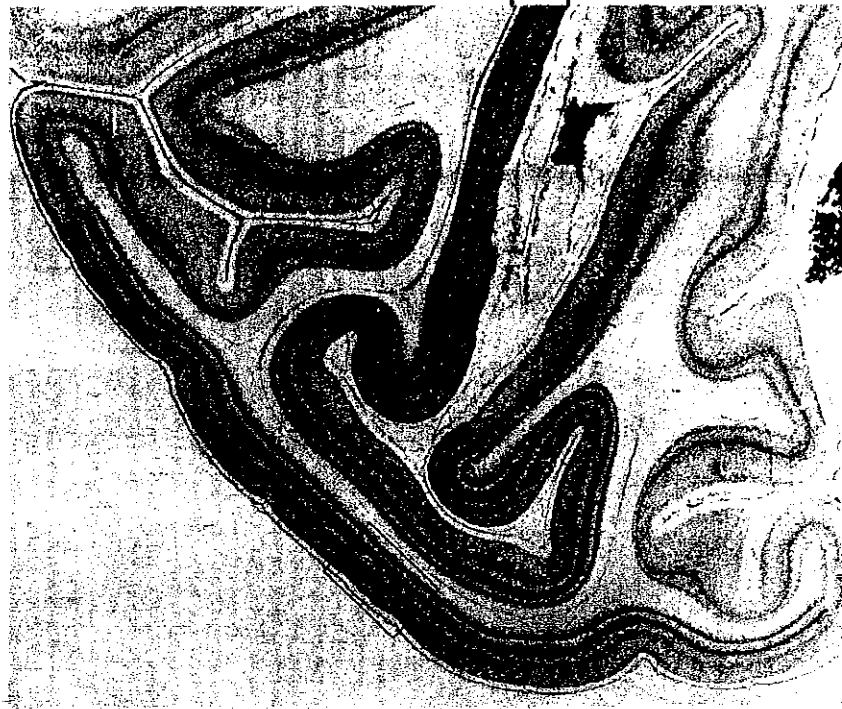


Schéma de la structure du cortex cérébral.



5. LA SECTION DU CORTEX VISUEL, passant par la ligne colorée de la figure 4 a subi une coloration de Nissl qui met en évidence les corps cellulaires sans colorer les fibres. Le cortex visuel apparaît comme un feuillet de deux millimètres d'épaisseur, formé de couches continues de neurones.

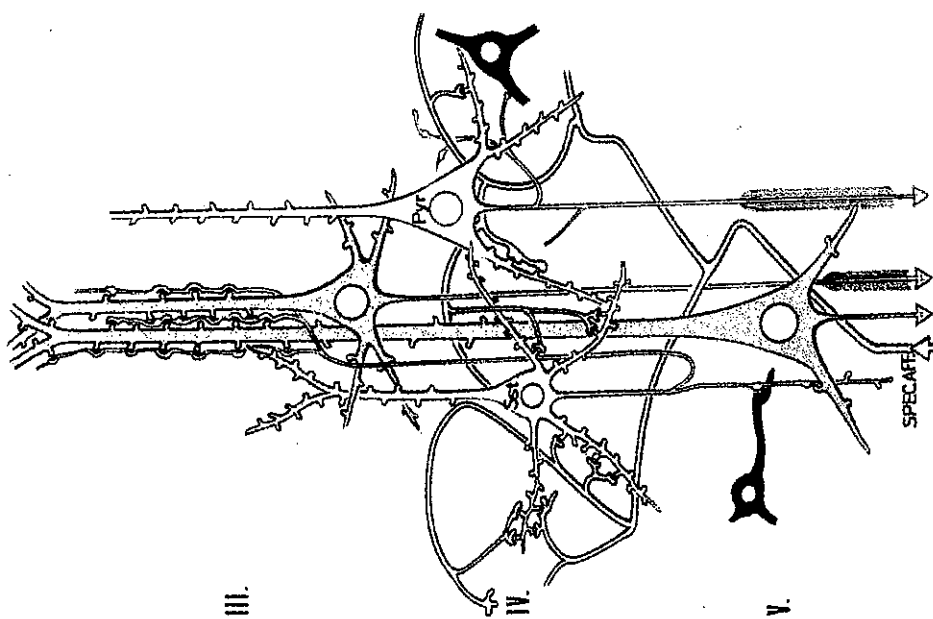


Figure 8.5. Le circuit neuronal excitateur direct des afférences (sensorielles) spécifiques (Spec. aff.) tel qu'on peut le déduire à partir des données disponibles actuellement. Tant les cellules étoilées à épines (Str, avec l'axone principal remontant) que les véritables cellules pyramidales (Pyr) sont connectées monosynaptiquement. Les inter-neurones inhibiteurs (en noir) ne peuvent être connectés que di-synaptiquement sur les axones collatéraux des cellules cibles monosynaptiques. Les dendrites apicales des cellules pyramidales tant de la couche III que de la couche V (en gris) sont probablement les cibles principales (à travers des synapses à cartouches multiples) des axones ascendants des cellules étoilées à épines. Szentagothai, J.: Local neuron circuits of the neocortex. In: The Neurosciences: 4th Study Program. Cambridge (Mass.): MIT Press, 1978b.

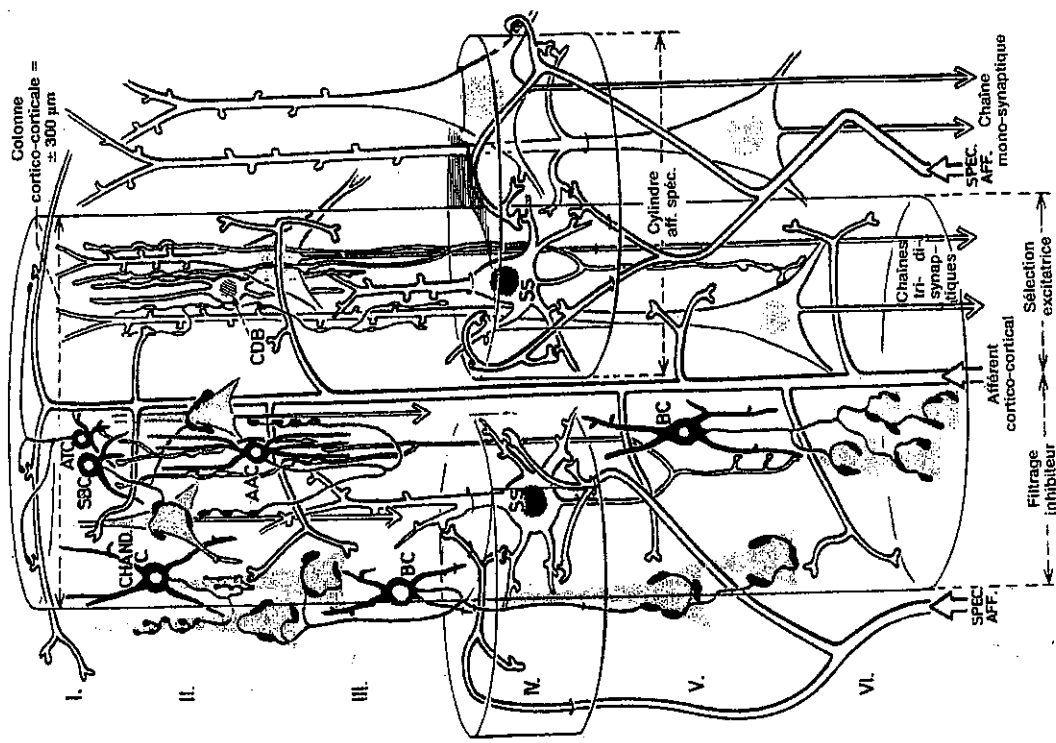


Figure 8.8. Schéma illustrant une colonne cortico-corticale et deux cylindres subcorticaux spécifiques d'arborescence afférente. La numérotation des couches est fournie à gauche du schéma. La moitié droite du schéma indique le traitement des influx le long des chaînes neuronales excitatrices, alors que la moitié gauche montre les divers types d'interneurones inhibiteurs (en noir). Voir détails dans le texte. Szentagothai, J.: The local neuronal apparatus of the cerebral cortex. in *Cerebral correlates of conscious experience*, Buser, P., Buser, A. (Eds) pp. 131-138, Amsterdam, Elsevier Press, 1978 c.

DRYDAS COURVILLE - 04 78 00 00 00 - www.drydas.com

Le cerveau en chiffres

- 86** Milliards de neurones
- 4** Millimètres (Épaisseur du cortex cérébral humain)
- 2500** cm² (Surface du cortex déplié, équivalent d'un journal ouvert)
- 640** km (Longueur de catillaires sanguins)
- 100** km/h (Vitesse de l'influx nerveux)
- 25** Watts (Puissance de naissance)
- 10 000 000 000 000 000** (Plus de 10 milliards d'opérations par seconde)
- 400 000** Personnes atteintes d'épilepsie
- 10** Plus long axone pour un animal terrestre
- 800 000** Personnes atteintes de la maladie d'Alzheimer
- 45** Mètres (Longueur d'un axone chez la baleine)
- 130 000** Nouveaux cas d'accidents vasculaires cérébraux chaque année
- 20** Pour cent de la consommation d'oxygène du corps
- 30 sec** (Temps pour voir, lire et comprendre cette page)
- 640** Litres (Le volume du cerveau de cachalot, le plus gros du monde)
- 4** km (Longueur d'axones, 4 fois le tour de la terre)
- 10 000 000 000 000 000** (Millions de milliards de synapses, plus que le nombre total de cellules dans le corps)

ÉVOLUTION DU SYSTÈME NERVEUX ET EVOLUTION DU COMPORTEMENT

J.F. Lambert

jean-francois.lambert@iedparis8.net

Préalables épistémologiques

Il est classique d'admettre que « la science » désigne *une connaissance objective qui établit entre les phénomènes des rapports universels et nécessaires*. Il convient donc de reconnaître *a priori* qu'il existe bien dans la nature un mode d'organisation permettant l'établissement de tels rapports (postulat d'intelligibilité). Il convient, en outre, de définir des critères permettant de préciser les catégories de phénomènes entre lesquels il est possible d'établir de tels rapports. Le choix des phénomènes considérés comme pertinents ne s'impose donc pas de lui-même, mais résulte d'anticipations plus ou moins explicites rarement exemptes d'*a priori* philosophiques (les phénomènes sont toujours envisagés d'un certain « point de vue »). Ce choix étant fait, il se pose alors la question de savoir quel type de rapport « universel et nécessaire » est susceptible d'exister entre les phénomènes considérés: lien de causalité ou simple corrélation, condition ou implication ?

Pour le sujet qui nous intéresse quels sont les critères pertinents pour juger de l'évolution du cerveau et de celle des comportements ? Pour l'évolution du cerveau, il convient de prendre en compte, à la fois, des critères morphologiques (masse, volume, nombre de composants, structure de connectivité) et des critères fonctionnels (métaboliques, pharmacologiques, électrophysiologiques). Pour l'évolution des comportements, il faut tenir compte, à la fois, de la complexité des conduites spécifiques à l'espèce considérée et de la capacité à modifier ces conduites (capacités d'apprentissage, adaptabilité, plasticité comportementale). La question qui se pose alors est de savoir s'il existe un lien « universel et nécessaire » entre les deux catégories de phénomènes et quelle est la nature de ce lien : s'agit-il d'une simple évolution parallèle des systèmes nerveux et des conduites qu'ils autorisent ou l'évolution des systèmes nerveux est-elle l'unique cause de l'évolution des conduites ? La relation entre les deux séries de phénomènes est-elle univoque ? L'évolution des comportements est-elle directement proportionnelle à celle des systèmes nerveux ? Selon quels critères ?

Au-delà de ces questions se pose celle du rapport entre structure et fonction et plus généralement celle du rapport de la « cognition » au substrat biologique. La thèse de l'identité forte affirme l'équivalence entre les deux. Pour les tenants de l'identité faible (fonctionnalisme) cette identité n'est qu'occasionnelle et non catégorielle. Les différentes formes d'émergentisme postulent l'existence de phénomènes « mentaux » résultant du fonctionnement du système nerveux auquel ils ne sont toutefois pas réductibles. La thèse paralléliste défend l'existence de deux séries de phénomènes indépendants mais corrélés. Piaget parle d'*isomorphisme* entre les systèmes matériels d'ordre causal (cerveau et milieu) et les « systèmes implicatifs de signification » (la conscience). Notons simplement ici que la thèse de l'identité (tout comme celle du parallélisme) suppose, en principe, une évolution conjointe (et quasi proportionnelle) des deux séries de phénomènes. Cette question du rapport de la cognition au substrat biologique n'est plus seulement l'affaire des philosophes, mais qu'elle concerne désormais très directement l'ingénierie cognitive, la robotique et se retrouve au centre de la réflexion sur la convergence NBIC.

Évolution, progrès, dérive

Revenons sur la question du « point de vue ». Notons d'abord qu'il est évident que ce point de vue est celui des humains que nous sommes et pas celui de Sirius ou celui des crapauds. Il s'agit donc d'un point de vue nécessairement anthropocentré qui doit cependant éviter l'anthropocentrisme. Ainsi, les mêmes « faits » pourront-ils être interprétés tantôt comme fortuits et sans rapport les uns avec les autres, tantôt comme nécessaires et constituant un tout cohérent (métaphore des *Trois cercles désaxés* de Felice Varini, Mac-Val, 2005).

La notion d'évolution est le plus souvent associée à celle de progrès, mais si l'on constate bien une *progression* dans l'enchaînement des espèces s'agit-il pour autant d'un *progrès* ? L'idée de progression est elle-même souvent associée à celle de développement (et réciproquement). La progression se constate, le progrès se décrète. La progression est de l'ordre des faits, le progrès est de l'ordre des valeurs. À la notion de progression qui évoque l'idée de trajectoire plus ou moins définie par la sélection naturelle, beaucoup préfèrent aujourd'hui celle de *dérive* naturelle plus ou moins erratique. L'évolution est alors relativement indépendante de la sélection, et la capacité à muter n'est pas synonyme de capacité à évoluer. Il est évident que le résultat de la comparaison de l'évolution des systèmes nerveux et de celle des comportements sera différent selon que l'on se situe dans une perspective ou dans l'autre.

Évolution, adaptation, complexité

La notion d'adaptation est également avancée comme moteur de l'évolution. Les organismes les plus simples, notamment ceux sans système nerveux, sont-ils moins bien adaptés à leur environnement que ceux dotés de systèmes nerveux de plus en plus complexes ? L'évolution des organismes vivants (et singulièrement celle de leur système nerveux), est effectivement souvent considérée du point de vue de la complexité. Or, on est loin de pouvoir donner une définition satisfaisante de la complexité (degrés de liberté, complexité algorithmique, imprédictibilité...). Comment évaluer la complexité du système nerveux ? On peut considérer une complexité morphologique (diversité des composants, diversité des structures, diversité des connexions) et une complexité fonctionnelle (diversité métabolique, biochimique, pharmacologique). Comment évaluer la plus ou moins grande complexité d'une conduite relativement à l'équipement cérébral d'un organisme donné, dans un environnement donné ? Doit-il exister nécessairement une relation univoque entre la complexité (mal définie) du système nerveux et celle (mal définie) du comportement ? Et si ce n'est pas le cas, comment interpréter la relative indépendance des performances vis-à-vis du substrat biologique ?

Comme nous y reviendrons, les performances de certains céphalopodes ne manquent pas d'étonner. Les pieuvres sont capables d'apprentissage par imitation, voire de conduite de détour, que l'on pensait réservée aux vertébrés, sinon aux seuls mammifères. Elles sont dotées d'un œil « caméra » dont la structure est proche de celle des yeux de vertébrés, à ceci près que leur rétine est « directe » et non « inverse ». Certains oiseaux (corbeaux, geais) qui ne possèdent pas de néocortex sont capables de performances supérieures à celles de beaucoup de mammifères et même parfois semblables à celles des primates non humains. En outre, alors que le cerveau de Bismarck pesait plus de 1800 grammes et celui de Trotski plus de 2000, celui d'Anatole France n'atteignait guère plus de 1000 ! Plusieurs cas de personnes au comportement tout à fait normal mais au cerveau « creux » ont même été décrits (voir document).

Le rapport entre l'évolution du système nerveux et l'évolution des conduites peut être également envisagé du point de vue ontogénétique. Même si l'ontogenèse ne récapitule pas strictement la phylogenèse, l'étude comparée du développement psychomoteur et de la

maturation cérébrale chez les mammifères permet de préciser le lien entre l'évolution des structures nerveuses et celle du comportement.

Système nerveux, comportement, cognition

Il resterait à préciser, d'une part, l'idée que l'on se fait du fonctionnement même du système nerveux et de son rapport aux comportements manifestes et, d'autre part, l'idée que l'on se fait des rapports entre le comportement manifeste et les processus cognitifs.

Le système nerveux a d'abord été considéré sur le mode énergétique comme une machine assurant une fonction de transfert de l'énergie incidente (stimulus) en énergie motrice (réponse) dont la forme canonique est le réflexe (réflexologie et behaviorisme). Dans le contexte cognitiviste, le cerveau est envisagé comme un système de traitement de l'information et non plus comme un transformateur d'énergie, mais les points de vue divergent quant à la nature de ce traitement : manipulation réglée de symboles pour le modèle computationnel, modification de la connectivité neuronale (des poids synaptiques) pour le modèle connexionniste. On peut également concevoir le cerveau, non plus comme un système entrée-sortie mais comme un générateur d'états internes couplés à des états de l'environnement sans qu'il existe de relation univoque entre ces derniers et une quelconque « représentation » cérébrale de ces états (modèle de l'autopoïèse de Francisco Varela).

Le système nerveux étant défini génériquement comme un système de régulation des interactions entre l'organisme et son environnement, on voit bien que deux conceptions de son fonctionnement sont possibles, qui renvoient chacune à une conception différente des organismes vivants. Soit l'organisme (ou le système nerveux) est considéré comme un système « entrée-sortie » opérationnellement ouvert dont le fonctionnement dépend principalement des « inputs » (modèle standard du cognitivisme), soit il est considéré comme un système autopoïétique opérationnellement clos (mais évidemment, thermodynamiquement ouvert) générateur de comportements propres permettant la conservation de la structure génératrice desdits comportements (Maturana et Varela). La conception que l'on a du fonctionnement du système nerveux conditionne évidemment la manière de considérer son rapport à l'évolution des performances qu'il autorise. L'étude du comportement manifeste suffit-elle à rendre compte des performances cérébrales et des capacités cognitives ?

Les grands principes d'organisation du système nerveux

L'équipement sensorimoteur des unicellulaires est indifférencié. Le cil ou flagelle est à la fois récepteur et moteur. Comme pour beaucoup d'autres aspects du développement, l'évolution se fait ici par différenciation à partir d'un état indifférencié ambivalent. À partir du moment où il existe des organes récepteurs et moteurs différenciés se pose la question de leur couplage. Dans le modèle « entrée-sortie », le réflexe monosynaptique correspond à la forme élémentaire d'un tel couplage. Au demeurant, les capacités motrices endogènes anticipent largement le développement sensoriel (la motricité précède la sensorialité). Dans la logique de l'autopoïèse, les organismes vivants sont d'abord spontanément actifs avant d'être réactifs.

Le couplage direct monosynaptique présente l'avantage de la rapidité et de l'automatisme aux dépens de la plasticité. Le câblage est fixe, le circuit est court, la réponse est rapide et nécessaire (« adaptée »). La connectivité est fixe et peu susceptible de variation, comme c'est le cas, notamment, chez les invertébrés (voir ci-dessous). L'évolution du système du système nerveux des vertébrés va se traduire, au contraire, par l'introduction d'intermédiaires entre l'entrée et la sortie (des inter neurones) qui vont permettre introduire de l'incertitude, du jeu, de la plasticité dans les réponses. L'allongement spatial de la liaison entre le stimulus et la réponse se traduit par un allongement temporel, un retard de la réponse qui peut ainsi être

modifiée ou suspendue et permettre les conduites de détour, les réponses différées, les choix alternés, qui tous impliquent des mécanismes d'inhibition (ne pas seulement réagir pour pouvoir agir). L'accroissement du nombre de ces intermédiaires va de pair avec celui de la plasticité et de la vicariance (des possibilités de suppléance). Au final, il ne s'agit plus de simples enchaînements d'excitation neuronale mais du comportement collectif de nombreux neurones organisés en réseau dynamique (comme c'est le cas, par exemple, pour la potentiation à long terme, PLT).

Une même fonction, deux logiques

S'il existe bien une grande unité des composants du système nerveux (et de leurs caractéristiques fonctionnelles) pour l'ensemble du monde animal, il n'en reste pas moins qu'existent d'importantes différences dans les modes d'organisation de ces composants entre les invertébrés (animaux à trois feuillettes et à système nerveux ventral) et les vertébrés (ou animaux à trois feuillettes et à système nerveux dorsal). Deux « logiques » différentes semblent à l'œuvre : peu de neurones très spécialisés, chez les invertébrés, un grand nombre de neurones, initialement pas ou peu spécialisés, chez les vertébrés. En outre, le système nerveux des invertébrés, nous l'avons dit, est ventral (ils ne possèdent pas de squelette osseux mais un exosquelette), alors que celui des vertébrés est dorsal (lié au développement de la chorde dorsale). Cela donne, chez les invertébrés, un système relativement rigide, peu redondant, garantissant un registre de comportements spontanés « adaptés » mais limités et (en principe) peu modifiables (capacités d'apprentissage limitées). Notons ici que, l'absence de système nerveux chez les unicellulaires ne signifie pas l'absence totale de capacités d'apprentissage, voire de capacités « cognitives » (comme c'est le cas du système immunitaire). Le système nerveux des organismes les plus simples (animaux à deux feuillettes comme les polypes ou les méduses) est d'abord diffus (comme chez l'hydre) sans aucune centralisation. Chez les invertébrés à trois feuillettes se constituent des regroupements de neurones (ganglions) associés à chaque segment de l'organisme (comme chez les vers). Chaque ganglion est un petit cerveau. Il existe une grande autonomie de chaque segment. En fonction de l'évolution morphologique des espèces, les ganglions ont tendance à fusionner, notamment dans la partie céphalique (coalescence antéropostérieure) où se constituent de véritables « cerveaux ».

Évolution du système nerveux et évolution des comportements chez les invertébrés

Les capacités d'apprentissage, même réduites, sont bien réelles chez tous les invertébrés. Tous sont capables d'apprentissages non-associatifs comme l'habituation et la sensibilisation. Même si leurs capacités d'inhibition sont extrêmement réduites, les **vers** sont capables d'apprentissages associatifs (conditionnement pavlovien des planaires, apprentissage d'un labyrinthe en T par les lombrics qui seraient même capables d'économie d'essais en réversion).

Chez les **mollusques**, les ganglions se spécialisent (ganglions cérébroïdes, pédieux, viscéraux, palliaux). Nous avons déjà évoqué les capacités d'apprentissage étonnantes des céphalopodes. Les pieuvres sont capables d'apprentissage par imitation, maîtrisent un labyrinthe, sont dotées de mémoire spatiale, seraient même capables de comportements de « détour » (comme attraper une proie dans une bouteille). Rappelons que même si leurs yeux sont proches de ceux des vertébrés, contrairement à ces derniers, leur rétine est directe et non inverse. Si donc des performances très semblables, sinon identiques, à celles des vertébrés supérieurs sont possibles avec un équipement nerveux sensiblement différent (et plus simple), quel rapport peut-on maintenir entre structure et performance ?

Chez les **arthropodes**, la densité céphalique augmente et les comportements sont souvent très élaborés comme chez les insectes sociaux. Crabes, araignées, blattes sont capables d'apprentissages divers, mais leur comportement reste très stéréotypé. C'est surtout chez

les insectes sociaux que les performances comportementales sont les plus spectaculaires. Au demeurant, même si ces conduites peuvent être subtilement modulées en fonction des conditions environnementales effectives (prise en compte, par exemple, de la force du vent dans le codage, par les abeilles, de la « distance » entre la ruche et le butin), les capacités d'acquisition de comportements réellement nouveaux restent limitées.

Les *prochordés* (parmi lesquels les antéropneustes et les tuniciers) représentent la forme de passage des invertébrés aux vertébrés, certains d'entre eux étant doté d'un système nerveux « mixte » (en partie, ventral et, en partie dorsal). L'amphioxus marque la transition entre les prochordés et les chordés (les vertébrés). On ne sait pas grand-chose de leur comportement.

Évolution du système nerveux et évolution des comportements chez les vertébrés

Contrairement à celui des invertébrés, le système nerveux des vertébrés se développe à partir d'une structure fondamentale commune à tous les embranchements et toutes les espèces et se caractérise par une plus grande redondance de ses composants et une plus grande plasticité.

Caractéristiques du développement du système nerveux des vertébrés

Le perfectionnement du système nerveux des vertébrés se traduit donc principalement par l'accroissement du nombre des inter neurones. Cet accroissement résulte, le plus souvent, du dédoublement d'une structure ancienne en deux structures nouvelles dont l'une, réceptrice, constituée de petites cellules, module et contrôle le fonctionnement de l'autre, effectrice, formée de plus grosses cellules.

Rappelons succinctement les différents types d'organisation et de regroupement des cellules nerveuses chez les vertébrés. Les noyaux correspondent au regroupement local, au sein de la matière blanche, des corps cellulaires de neurones présentant des caractéristiques fonctionnelles communes. Les cortex sont constitués de couches successives de cellules de même type morphologique et fonctionnel, à la périphérie des hémisphères cérébraux et cérébelleux. Les systèmes réticulaires sont des réseaux plus ou moins diffus de neurones. Au sein des cortex, on distingue des couches de cellules dites granulaires, réceptrices, et des couches de cellules dites pyramidales, effectrices. Selon leur taille, on parle de couches de petites ou grandes pyramidales ou granulaires (couches parvo-cellulaires ou magno-cellulaires).

Hormis le développement dichotomique des structures, l'une des grandes tendances caractérisant la dynamique d'évolution des systèmes nerveux est celle de la centralisation et plus précisément de l'encéphalisation, particulièrement marquée chez les vertébrés. Au sein de cette encéphalisation (développement d'un « cerveau » contrôlant les étages inférieurs du système nerveux), l'évolution des vertébrés est caractérisée par la télencéphalisation (développement accru du télencéphale aux dépens des niveaux sous-jacents), la corticalisation (développement des cortex aux dépens des structures sous-corticales) et la gyrencéphalisation (développement de circonvolutions permettant un accroissement de la surface corticale dans les limites du volume crânien). On peut ajouter à cette liste, l'importance des mécanismes de courbure et de recouvrement des structures anciennes par les structures néo-formées (les hémisphères cérébraux finissent par recouvrir l'ensemble des structures sous-jacentes).

Il convient encore de souligner la très grande universalité des composants et des principes de fonctionnement des systèmes nerveux. Pour l'essentiel, les neurones « humains » sont très semblables à ceux de l'aplysie et les mécanismes synaptiques y sont quasi identiques. Il n'y a donc rien de spécifiquement reptilien, canin ou humain dans un neurone. Les

processus métaboliques, la synthèse des neurotransmetteurs, la plasticité synaptique, la genèse de l'influx nerveux, le rôle des cellules gliales, sont communs à tous les systèmes nerveux. L'évolution des performances n'est donc pas à rechercher au niveau élémentaire mais certainement au niveau de la combinatoire des éléments et de leur fonctionnement collectif. Les mécanismes synaptiques fondamentaux de la mémoire ont été décrits par Kandel chez l'aplysie, le pigeon est un très bon modèle pour le conditionnement opérant et les mécanismes de la douleur sont bien étudiés chez le lapin.

Embryogenèse et organisation du système nerveux des vertébrés

La structure fondamentale qui caractérise le système nerveux des vertébrés dérive des premiers stades du développement embryonnaire où, à partir de la surface de l'ectoblaste, se creuse un sillon (sillon neural) qui s'invagine et dont les bords fusionnent pour constituer, en profondeur, le tube neural dont dérive l'ensemble du système nerveux central. Le système nerveux périphérique (le système végétatif et les nerfs) dérive, lui, des crêtes neurales formées de part et d'autre du tube neural. Ce dernier se dilate dans la partie céphalique pour former un protocerveau qui se différencie ensuite en trois « vésicules » constituant d'avant en arrière, le prosencéphale, le mésencéphale et le rhombencéphale. La première et la troisième vésicules se divisent à leur tour pour former un ensemble à cinq niveaux, respectivement, le télencéphale (le plus en avant), le diencephale, le mésencéphale, le métencéphale et le myélencéphale, en arrière, prolongé par la moelle épinière qui dérive de la partie non céphalique

Au myélencéphale correspond la bulbe rachidien (ou moelle allongée) dont sont dépendantes les fonctions végétatives fondamentales. Au métencéphale correspondent, le pont de Varole (ou protubérance annulaire) au sein duquel on rencontre différents noyaux en rapport, notamment, avec le sommeil et l'apprentissage, et le cervelet dont on sait l'importance dans la posture, le tonus musculaire et l'équilibration (et indirectement dans l'apprentissage). Au niveau du mésencéphale, on distingue, d'une part, le « toit » (tectum) correspondant aux tubercules quadrijumeaux (TQJ), en rapport, les uns avec la vision (TQJ antérieurs), les autres avec l'audition (TQJ postérieurs) et, d'autre part, le tegmentum ventral où sont situés plusieurs noyaux en rapport avec la motricité automatique (substance noire et noyau rouge). C'est également au niveau du mésencéphale que l'on rencontre les formations réticulaires impliquées dans le maintien du tonus cortical (éveil). L'ensemble de ces trois niveaux inférieurs constitue le tronc cérébral qui, au niveau du mésencéphale, se divise en deux branches (les pédoncules cérébraux) débouchant chacune dans un hémisphère cérébral. Le diencephale est principalement constitué du thalamus (ou couche optique), à l'origine en rapport avec la vision (les voies visuelles font toujours relais au niveau des corps genouillés latéraux, CGL). Du thalamus dérivent, en dessous, l'hypothalamus, en rapport avec l'hypophyse (associé aux fonctions végétatives et aux comportements fondamentaux) et, au-dessus, l'épithalamus, associé à l'épiphyse (ou glande pinéale) en rapport avec les rythmes circadiens. Au niveau du télencéphale, enfin, d'abord exclusivement lié à l'olfaction, il convient de distinguer les structures sous-corticales dérivant du striatum (structures striaires ou ganglions de la base, impliqués notamment dans la régulation de la motricité) ou du septum (impliqué dans le contrôle de la réactivité émotionnelle), et les structures corticales dérivant du cortex primordial, contrôlant l'ensemble des éléments sous-jacents. Parmi les dérivés du striatum, on peut citer le noyau caudé, le pallidum, le putamen, le complexe amygdalien.

Les modalités de l'évolution du système nerveux des vertébrés

Dans la mesure où, comme nous l'avons dit, l'organisation générale du système nerveux est commune à tous les vertébrés, l'évolution se traduit ici principalement par l'accroissement et la diversification des structures télencéphaliques aux dépens des éléments sous-jacents qui

évoluent peu du point de vue morphologique mais peuvent entrer dans de nouvelles configurations fonctionnelles avec les structures télencéphaliques néoformées.

Chez les **poissons**, l'étage dominant est le mésencéphale, notamment sa partie dorsale (tectum) qui contrôle l'essentiel de la motricité en rapport, soit avec la vision (diencéphale), soit avec l'olfaction (télencéphale). Les comportements sont extrêmement stéréotypés, à dominante visuelle ou olfactive. Les apprentissages associatifs sont possibles mais longs à établir et difficilement modulables.

Avec les **amphibiens**, le télencéphale se transforme. Le cortex primordial se différencie, dans sa partie ventrale, en paléo cortex (qui reste lié à l'olfaction et correspond à l'aire piriforme), et, dans sa partie dorso-médiane, en archi cortex dont dérivera l'hippocampe. On a ici un premier exemple de dédoublement d'une structure ancienne, avec dichotomie de ses composants et l'apparition d'un nouveau cortex à deux couches, l'une, externe, formée de petites cellules granulaires (réceptrices) contrôlant la seconde, interne, formée de grandes pyramidales (effectrices). Chez les amphibiens, le mésencéphale reste dominant (importance du noyau rouge) mais le diencéphale se différencie également, sa partie dorsale restant en rapport avec la vision et sa partie ventrale intervenant dans la régulation des activités végétatives. Les comportements spontanés restent encore largement stéréotypés, les capacités d'inhibition sont réduites, sinon inexistantes et les capacités d'apprentissage limitées.

Avec les **reptiles**, le télencéphale subit, de nouveau, d'importantes modifications. L'archi cortex se développe, mais ce sont surtout les structures sous-corticales qui connaissent de profonds remaniements. Le striatum se divise en néo-striatum (noyau caudé et putamen) et en paléo-striatum (pallidum) tous deux en rapport avec la motricité et il apparaît un épi-striatum, en rapport avec l'olfaction, épi-striatum au sein duquel on distingue le noyau olfactif latéral et l'archi-striatum. Notez encore ici comment les structures évoluent par dédoublement ou dichotomies successives. Au niveau du diencéphale, l'hypothalamus et singulièrement l'épithalamus prennent de l'importance (œil pinéal des reptiles). Les comportements spontanés deviennent plus élaborés (stratégies de chasse) et les capacités d'apprentissage sont beaucoup plus développées (mémoire spatiale, élaboration de *cognitive map* notamment chez la tortue).

Avec les **oiseaux** apparaît l'homéothermie qui, avec le mode particulier de locomotion qu'est le vol, changent considérablement le statut écologique des animaux. Chez les oiseaux, la vision joue un rôle particulièrement important, non seulement du point de vue de la perception, mais aussi par l'influence de l'éclairement, notamment sur le cycle de reproduction et l'ensemble des comportements sociaux. Le télencéphale est particulièrement développé chez l'oiseau, mais seulement du fait des structures sous-corticales en rapport avec la motricité (les cortex n'évoluent pas). Toujours en lien avec le vol, le cervelet connaît également un important développement. Les comportements spontanés des oiseaux sont souvent des comportements très sophistiqués, mais on a longtemps cru que l'absence de néo-cortex ne pouvait que limiter leurs capacités d'apprentissage au domaine sensori-moteur en rapport avec leur activité spontanée. Il semble bien qu'il n'en soit rien, au moins pour certaines espèces comme les corbeaux, les geais ou les perroquets, qui sont non seulement capables de résoudre certains problèmes impliquant la maîtrise d'inférences logiques, mais qui pourraient même être dotés d'un rudiment de théorie de l'esprit (se mettre à la place de l'autre, penser ce que pense l'autre). Le fait que les oiseaux apprennent lentement mais retiennent longtemps peut être rapproché du rôle majeur joué chez eux par les noyaux sous-corticaux (structures striaires) en l'absence de néo-cortex.

Avec les **mammifères**, c'est bien sûr l'apparition du néo-cortex qui est déterminante. Le développement de ce néo-cortex entraîne l'apparition de nouvelles grandes voies de communication comme le corps calleux, qui relie les régions homologues des deux

hémisphères cérébraux, et le faisceau pyramidal (ou voie cortico-spinale directe) qui régit la motricité fine (impliquée notamment le développement de l'outil). Le néo-cortex résulte de dichotomies successives de la couche granulaire de l'archi-cortex. Cette couche se divise d'abord en supra-granulaire et granulaire, puis la supra-granulaire se divise à son tour en granulaire externe et en petites pyramidales. On obtient ainsi un cortex à six couches : (1) plexiforme externe, (2) granulaire externe, (3) petites pyramidales, (4) granulaire interne, (5) grandes pyramidales et (6) plexiforme interne. L'information arrive principalement au niveau de la couche 2 (réceptrice), elle est « traitée » entre les couches 3 et 4, et le résultat est diffusé à partir de la couche 5 (effectrice). Selon les régions du cortex, l'importance relative de ces différentes couche varie, les régions principalement réceptrices étant pauvres en pyramidales au contraire des régions motrices. Brodmann a délimité 52 territoires corticaux ou « aires de Brodmann » ayant chacune une architecture propre associée à une fonction spécifique. On sait aujourd'hui que la description en termes de couches ne rend pas suffisamment compte de la complexité fonctionnelle du néo-cortex, envisagé désormais comme un ensemble de modules, constitués de colonnes, associées chacune à un mode de traitement particulier. L'expansion du néo-cortex est telle qu'il finit par recouvrir l'ensemble des hémisphères cérébraux en refoulant aux marges (aux bords) les anciens cortex. Le paléo cortex correspond désormais à l'aire pré-piriforme et à l'aire entorhinale (toutes deux en rapport avec l'olfaction) et archi cortex, replié sur lui-même à la limite interne du lobe temporal, constitue l'hippocampe dont on sait l'importance (non exclusive) dans la gestion de la mémoire et singulièrement de la mémoire spatiale. La poursuite de l'expansion du néo-cortex va, enfin, provoquer l'apparition des circonvolutions. L'apparition et le développement si considérable de ce néo-cortex s'accompagnent évidemment de remaniements profonds du fonctionnement des structures sous-jacentes, désormais assujetties à celui de cette superstructure.

Néocortex, inhibition, plasticité

Avec le néo-cortex apparaissent de nouvelles possibilités dont la plus importante est certainement la capacité d'inhibition qui va permettre le développement de nouveaux types de comportements et de nouvelles modalités d'apprentissage (alterné, différé, de réversion, d'une règle). Les mécanismes inhibiteurs conditionnent largement le développement de capacités cognitives élaborées comme en témoignent désormais de nombreuses observations en psychologie du développement (permanence de l'objet), en psychologie cognitive (résolution de problèmes) et en neuropsychologie (syndromes frontaux). Les enfants de moins de huit mois ou les singes auxquels on a fait subir une lobectomie frontale, obtiennent des résultats très médiocres aux tests d'alternance différée et de permanence d'objet qui, tous les deux dépendent de la maturité et de l'intégrité du cortex frontal. L'adaptation à une nouvelle situation suppose la capacité d'inhiber la réponse précédemment acquise, capacité directement liée à l'intégrité du néo-cortex et plus spécialement du cortex frontal. En outre, chez le rat, alors que l'acquisition et la rétention de réponses conditionnées simples sont présentes dès la naissance, l'acquisition et la rétention de réponses d'évitement passif ou impliquant des discriminations complexes, ne s'établissent qu'au cours de la troisième semaine post-natale, c'est-à-dire au moment où l'ensemble du cortex est mature. De nombreux autres résultats confirment l'importance du cortex frontal dans l'élaboration des conduites complexes (notamment l'apprentissage de règles) impliquant des capacités d'inhibition sélective.

Comment conclure ?

Il ne faut pas oublier que des systèmes nerveux différents représentent des solutions différentes mais également efficaces (relativement à l'organisme considéré) aux mêmes problèmes fondamentaux de conservation et d'adaptation des organismes au sein de leur environnement.

Incontestablement il existe bien un accroissement continu de la complexité apparente du système nerveux (notamment par dichotomies successives). Parallèlement, le comportement spontané des organismes devient de moins en moins stéréotypé et leurs capacités d'apprentissage s'accroissent. Pour autant, est-il permis d'établir un lien de causalité exclusive entre les deux séries de phénomènes ? Si d'évidentes corrélations existent bien entre ces deux séries, ces corrélations ne sont pas systématiques et leur évolution n'est pas monotone. Il semble notamment exister un saut particulier dans les performances des organismes avec l'apparition du néo-cortex, mais les observations faites chez certains oiseaux et même chez le poulpe conduisent à relativiser cette singularité. Mais alors, s'il n'existe pas de lien direct entre la complexité du matériel cérébral et les performances cognitives, comment rendre compte de celle-ci au-delà de ce que nous savons dudit matériel ?