

## **L'apprentissage et le comportement: une redécouverte chez les neurophysiologistes**

*(Learning and behavior: a rediscovery of neurophysiologists)*

**Francine Ciancia<sup>1</sup>**

Université Lille I

Les neurophysiologistes ont fait grand cas de l'apprentissage entre 1950 et 1970, ils l'ont ensuite négligé et sont entrain depuis une quinzaine d'années de lui redonner une place prépondérante. Pourquoi? Nous proposons quelques éléments de réponse à cette question qui n'ont valeur, bien entendu, que d'hypothèses.

En 1959, dans la ville uruguayenne de Montevideo, se tient un symposium sur le thème «Les mécanismes du cerveau et l'apprentissage ». Eccles (1961) y fait un rapport qui commence ainsi: «Ce doit être un objectif ultime tant pour la psychologie que pour la neurologie de rendre compte de tous les phénomènes d'apprentissage et de conditionnement à l'aide des propriétés des configurations de cellules qui se produisent dans le système nerveux central». Il poursuit: «Nous sommes encore loin du but mais j'espère montrer que les connexions fonctionnelles entre les cellules nerveuses présentent des propriétés correspondant à «la plasticité» qui depuis longtemps a été la base d'une explication de l'apprentissage et du conditionnement».

Au cours de ce même rassemblement, Galambos (1961) relève, à l'instar de Eccles, «que les physiologistes, à tort ou à raison, considèrent que le processus d'apprentissage est d'un intérêt et d'une importance suprêmes» Galambos s'interroge: «Quelle est l'organisation nouvelle créée à l'intérieur de l'animal par l'expérience?». Et il se fait quelque peu visionnaire lorsqu'il déclare: «Ce phénomène dramatiquement banal que nous appelons apprentissage doit être expliqué comme un changement plus ou moins permanent du système nerveux».

<sup>1</sup> Laboratoire de Neurosciences du Comportement, UniversitéLille I, 59655 Villeneuve d'Ascq, Lille, France  
Fax(+33) 320434602, E-mail: Ciancia@univ-lille1.fr

Le ban de la neurophysiologie est présent au symposium de Montevideo puisqu'on y rencontre, outre Eccles et Galambos, Anokhin, Hebb, Hernandez-Peon, Magoun, Jouvét et nous n'allons pas tous les citer... Pour ces grands noms de la neurophysiologie, le réflexe, cette réponse inscrite dans l'organisme, reste, selon le propre terme de Anokhin, le noyau autour duquel se développent les expériences et les idées. Ces chercheurs marchent toujours dans les traces de Pavlov. Ils ont été nourris aux « Leçons sur l'activité nerveuse supérieure » dans lesquelles, l'illustre Prix Nobel a rassemblé ses travaux sur le conditionnement qu'on appellera classique. Ils ont donc ceci de remarquable que leur référence comportementale, c'est la réponse réflexe conditionnée.

Dans ce cadre, ils étudient les modifications cérébrales qui accompagnent la présentation répétée de stimulus inconditionnels ou, adoptant un autre niveau, observent les changements induits à la synapse par la répétition d'une stimulation: Eccles, à Montevideo, rapporte sur « les effets de l'usage et du non-usage sur la fonction synaptique ». De même, au cours de l'établissement d'une réponse réflexe conditionnée, ils examinent les modulations des rythmes électroencéphalographiques ou des potentiels évoqués.

Mais, - est-ce dû à leur approche du comportement sous l'angle unique des réponses réflexes conditionnées ou inconditionnelles? - ces chercheurs proposent pour rendre compte de l'apprentissage, un schéma de principe qui relève plutôt de la rigidité d'un système hiérarchisé que de la souplesse d'un système qui doit s'adapter dans le temps et dans l'espace.

Après 1970, les neurophysiologistes cessent de concevoir le comportement comme un enchaînement de réflexes, conditionnés ou non, et l'appréhendent davantage dans le cadre opérant. Ils sélectionnent dans le répertoire comportemental de l'animal des réponses qu'ils façonnent et modulent à l'envi en lui distribuant, à bon escient, des agents renforçateurs. L'animal apprend ainsi à tirer ou à pousser un levier, à le maintenir ou à le relâcher en fonction de la couleur du stimulus lumineux délivré. Selon la configuration du stimulus visuel qu'il vient de percevoir, il est entraîné à appuyer ou à se retenir d'appuyer sur une clé. Il arrive aussi à retarder sa réponse ou à la donner dans une fenêtre temporelle très précise. En résumé, avec la procédure opérante, s'installent chez l'animal des séquences comportementales raffinées.

Mais s'il ne fallait à Pavlov que quelques associations -son de cloche et viande-pour déclencher, chez le chien, la réponse réflexe salivaire au seul son de la cloche, il faut des semaines, voire des mois à l'expérimentateur pour édifier une séquence comportementale dont il a fixé, a priori, la topographie terminale. Or, paradoxalement, ces très longues périodes passées à isoler, à moduler et à maintenir le comportement de l'animal, le chercheur va les négliger, les oublier, et voir dans les capacités accrues de son animal à catégoriser, non pas l'effet de l'expérience, de la pratique, de l'apprentissage,

mais le reflet d'une fonction stable. Il va ainsi imputer le comportement observé après atteinte du critère de conditionnement à l'attention de l'organisme, à sa volonté, ou bien encore, par exemple, à sa capacité d'anticipation.

Il y a des exceptions à cette façon de concevoir les liens entre le comportement et le cerveau. Ainsi Schlag (1980) souligne qu'« il est raisonnable de penser que les transformations à l'intérieur du système nerveux accompagnent les changements imposés au comportement ». De même, Jasper (1982) qui dresse le bilan de ses années de recherche, écrit: « en général, il semble rétrospectivement qu'il n'est pas possible d'étudier les processus d'éveil et d'attention, les processus d'habituation, l'établissement d'une réponse conditionnée et les mécanismes de la réponse motrice elle-même indépendamment du conditionnement ». Il avoue aussi: « nous avons supposé naïvement que nous serions capables de faire la différence entre l'habituation et le conditionnement comme tel ».

Mais Schlag et Jasper font, à notre connaissance, figure d'anomalie dans une communauté qui tient la procédure de conditionnement opérant comme un simple moyen de faire émerger dans le cerveau des entités mentales que reflètent alors les faits comportementaux et biologiques observés.

Dans les années 1970, l'attention, la mémoire, la motivation, l'intention, ces « dimensions fondamentales de l'activité psychique » (Paillard, 1986) suscitent donc, chez le neurophysiologiste, « un renouveau surprenant d'intérêt » (Paillard, 1986). Pourquoi l'usage se répand-il alors « de quelques uns des plus vieux termes appartenant à la psychologie structuraliste la plus traditionnelle? » (Rougeul-Buser, Bouyer et Buser, 1978).

Nous inclinons à penser qu'à cette époque, les moyens techniques dont dispose le neurophysiologiste transforment son discours. Sous les termes « moyens techniques », il faut entendre le procédé d'enregistrement de l'activité nerveuse et la machine qui, tous deux, entrent en force dans les laboratoires.

La méthode royale d'enregistrement de l'activité nerveuse devient, dans ces années-là, la méthode d'enregistrement unitaire. On va désormais au coeur des cellules et, dans ce cas, comment ne pas se laisser aller à voir dans l'activité de ces dernières, le reflet de ces entités mentales qui nous gouvernent? De plus, avec la machine qui accompagne cette méthode d'enregistrement, c'est-à-dire l'ordinateur, des entités modernes fleurissent le discours du chercheur. Ainsi, dans nos cerveaux sont assemblés des programmes qui nous « assistent dans nos mouvements » (Brooks, 1983). Notre encéphale contient des sous-programmes, des routines qui suffisent à expliquer nos comportements les plus usuels. Il abrite aussi des détecteurs d'erreurs, des comparateurs qui, nous dit-on, rentrent en jeu dans toute action de l'organisme. Bref, le cerveau est devenu un ordinateur et, comme lui, il reconnaît les objets, en manipulant des symboles et des règles.

Dès lors, on va oublier les éléments (au sens de principes fondamentaux) de la

neurophysiologie qu'il est possible d'énoncer en deux points: le cerveau est un organe biologique et on ne le comprendra qu'à l'aide de principes biologiques; les processus cérébraux qui accompagnent les comportements doivent être abordés en se fondant sur les propriétés des entités internes qui logent dans la boîte crânienne, autrement dit, les neurones.

Aujourd'hui, l'observation que les cartes corticales du mammifère adulte, et en particulier, du primate adulte sont idiosyncrasiques (Jenkins, Merzenich, Ochs, Allard et Guic-Robles, 1990; Pons, Garraghty, Ommaya, Kaas, Taub, Mishkin, 1991; Pascual-Leone, Wasserman, Sadato et Hallett, 1995) ne cadrent pas avec la théorie du traitement de l'information. Elle donne, en revanche, à la théorie sélectionniste conçue et développée par Edelman (1989) une très forte assise. Le « darwinisme neuronal » auquel se réfèrent de nombreux neurophysiologistes contemporains repose, en grande partie, sur un mécanisme de sélection développementale et expérientielle.

Dès le stade embryonnaire, des groupes de neurones dits « primaires » (Edelman, 1989) sont sélectionnés au sein d'une masse cellulaire contenant diverses variantes » (Edelman, 1992). Ce processus de sélection développementale aboutit à la formation de cerveaux qui, à la naissance, au niveau microscopique, varient d'un individu à l'autre. Or, cette « variabilité structurelle », (Edelman, 1992) est « irréconciliable avec des théories du système nerveux basées sur la manipulation de l'information [car] les machines spécialisées dans de telles fonctions requièrent généralement un câblage précis » (Sporns, 1994)

Dans cette configuration encéphalique, précise et unique, les expériences du sujet font émerger des groupes de neurones qualifiés de « secondaires » (Edelman, 1989). Les comportements adaptés, dont la fréquence d'apparition augmente, sollicitent de façon répétée les mêmes groupes de neurones qui vont alors s'étendre aux dépens de groupes de neurones voisins. Ainsi, chez un individu donné, la topographie des représentations corticales est-elle fonctionnelle et non anatomique (Allard, Grajski et Merzenich, 1991; Garrahty, Muja, 1995; Wang, Merzenich, Sameshima & Jenkins, 1995): elle résulte de ses expériences, de ses apprentissages, de sa pratique. Or, les diverses mosaïques neuronales qui accompagnent les comportements variés de l'individu fondent « la catégorisation perceptive [sans qu'il soit besoin de] postuler que le monde est préarrangé de manière informationnelle ou que le cerveau contient un homonculus » (Edelman, 1989).

Bref, en cette fin de siècle, le modèle computationnel ne fait plus recette et les neurophysiologistes, de plus en plus nombreux, qui adoptent le modèle sélectionniste, affirment parallèlement: « les expériences entreprises au niveau cortical en vue de comprendre les origines du comportement doivent être *nécessairement* conduites avec des contrôles comportementaux stricts » (Merzenich, Recanzone, Jenkins et Grajski,

1990); de même, ils précisent: « pour jeter un pont entre la neurobiologie et le comportement, nous devons comprendre les fonctions corticales supérieures au niveau comportemental au moins aussi bien que nous avons commencé à comprendre, aux niveaux cellulaire et moléculaire, les processus neurobiologiques » (Tallal, Merzenich, Miller, Jenkins, 1998).

Ces chercheurs, qui redonnent au comportement avec lequel ils étaient naguère « mal à l'aise » (Staddon et Bueno, 1991) une place prépondérante, rejoignent les behavioristes qui, tels Donahoe et Palmer (1994) associent aujourd'hui avec succès « l'étude du comportement à des modèles neuroniquement plausibles » (Staddon et Bueno, 1991). Ensemble, ils conjuguent cerveau et comportement sur un mode qui rend à l'organisme vivant sa dimension capitale, la dimension historique.

## REFERENCES

- Allard, T., Clark, S.A., Grajski, H.A. et Merzenich, M.M. (1991). Reorganization of somatosensory area 3b representation in adult owl monkeys following digital syndactyly. *Journal of Neurophysiology*, 66, 1048-1058.
- Brooks, V.B. (1983). Motor control. How posture and movements are governed. *Journal of American Physical Therapy Ass*, 63, 664-673.
- Donahoe, J.W., Palmer, D.C. *Learning and complex behavior*. Boston: Allyn and Bacon.
- Eccles, J.C. (1961) The effect of use and disuse on synaptic function. In A.Fessard, R.W. Gerard, J. Konorski (Eds.), *Brain mechanisms and learning. A symposium*. Oxford: Blackwell scientific publications, p.335
- Edelman, G.M. (1989). *Neural Darwinism. The theory of neuronal group selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Edelman, G.M. (1992) *Biologie de la conscience*. Paris: Editions Odile Jacob Galambos, R. (1961) Changing concepts of the learning mechanism. In A.Fessard, R.W. Gerard, J. Konorski (Eds.), *Brain mechanisms and learning. A symposium*. Oxford. Blackwell scientific publications, p.232.
- Garraghty, P.E., Muja, N. (1995). Possible use-dependent changes in adult primate somatosensory cortex. *Brain Research*., 686, 119-121.
- Jasper, H. (1982). Reflections on early studies of cortical unit activity during conditioning in the monkey. *Advances in Behavioral Biology*, 26, 319-331.
- Jenkins, W.M., Merzenich, M.M., Ochs, M.T., Allard, T. and Guic-Robles, E. (1990). Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation. *Journal of Neurophysiology*, 63, 82-104.
- Merzenich, M.M., Recanzone, G.H., Jenkins, W.M. and Grajski, K.A. (1990). Adaptive mechanisms in cortical networks underlying cortical contributions to learning and nondeclarative memory. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Volume LI*. Old Spring Harbor Laboratory Press, pp. 873-887.
- Paillard, J. (1986). Les niveaux sensori-moteur et cognitif du contrôle de l'action. In *Itinéraire pour une psychophysiologie de l'action*. Joinville Le Pont. Editions Actio, p. 203.
- Pascual-Leone, A. Wasserman, E.M., Sadato, N., and Hallett, M. (1995). The role of reading activity on

## L'APPRENTISSAGE ET LE COMPORTEMENT

- the modulation of motor cortical outputs to the reading hand in Braille readers. *Annals of Neurology*, 38, 910-915.
- Pons, T.P., Garraghty, P.E., Ommaya, A.K., Kaas, J.H., Taub, E., Mishkin, M. (1991). Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. *Science*, 252, 1857-1860.
- Rougeul-Buser, A., Bouyer, J.J. and Buser, P. (1978). Transitional states of awareness and short-term fluctuations of selective attention: neurophysiological correlates and hypotheses. In P.A. Buser and A. Rougeul-Buser (eds), *Cerebral correlates of conscious experience*, Amsterdam: Elsevier/ North-Holland biomedical Press, p. 215.
- Schlag, J. (1980). Are parietal saccade neurons sensory or motor? Is the question worth asking? *The Behavioral and Brain Sciences*, 3, 485-534.
- Sporns, O. (1994). Selectionist and instructionist ideas in neuroscience. In O. Sporns and G. Tononi (Eds.) *Selectionism and the Brain. International review of Neurobiology, Vol.37*. London: Academic Press, pp.3-26.
- Staddon, J.E.R. & Buono, J.L.O. (1991). On models, behaviorism and the neural basis of learning. *Psychological Science*, 2, 3-11.
- Tallal, P., Merzenich, M.M., Miller, S. Jenkins, W. (1998) Language learning impairments: integrating basic science, technology, and remediation. *Experimental Brain Research*, 123, 210-219.
- Wang, X., Merzenich, M.M., Sameshima, K. & Jenkins, W.M. (1995). Remodelling of hand representation in adult cortex determined by timing of tactile stimulation. *Nature*, 378, 71-75.

### RESUME

Entre 1950 et 1970, les neurophysiologistes font grand cas de l'apprentissage. Ils négligent ensuite son rôle au profit d'explications en termes d'entités qui ressortissent soit à la psychologie du XIXème siècle soit à la science de l'ordinateur. Depuis une quinzaine d'années, ils redécouvrent l'importance de ce phénomène et l'intérêt du comportement pour comprendre la physiologie du cerveau dont la plasticité, tout au long de la vie de l'individu, est clairement démontrée. Le modèle sélectionniste qu'ils adoptent en grand nombre, aux dépens du modèle computationnel, rend compte, avec parcimonie, de cette plasticité dépendante de l'usage. Il leur permet aussi de redonner à l'organisme vivant sa dimension capitale, la dimension historique.

Mots-cles: Apprentissage, comportement, cerveau, traitement de l'information, sélectionnisme.

### SUMMARY

Between 1950 and 1970, neurophysiologists set great store by learning but often considered behavior as a concatenation of, conditioned or unconditioned, reflexes. When, after 1970, they used operant conditioning procedures to refine behavior in animals, they saw them merely as a means of revealing mental entities reflected in the observed behavioral and biological facts. Likewise, with the arrival of the computer in the laboratory, they explained behavior in terms of the programs, routines, error « detectors » and comparators assumed to be found in the brain. Nowadays, the computational model cannot account for the plasticity of the central nervous system in the adult, whereas the selectionist model, which more and more researchers are adopting, does go some way to explaining each individual's own nerve reorganization and also has the advantage of retaining his/her essential, historical dimension.

Key words: Learning, behavior, brain, information processing, selectionism.