

L'ADAPTATION BIOLOGIQUE ET LES NEUROSCIENCES

Jean-Gaël Barbara
UPMC, CNRS, NPA, UMR7102
Université Diderot, REHSEIS, CNRS UMR7596, Paris

Le domaine qui a trait de façon générale à l'esprit, en particulier les disciplines associées que sont la psychologie et la physiologie, et plus récemment les sciences cognitives et les neurosciences, constitue un champ d'étude où l'analyse indique non seulement que le terme « adaptation » est polysémique, mais révèle aussi un ensemble de concepts liés et parfois non distingués à dessein. L'adaptation est souvent mal précisée, simplement proposée sur le modèle de l'adaptation biologique pour définir de façon analogique un objet expérimentalement fondé, comme le conditionnement, la préparation d'un mouvement, l'apprentissage ou l'intelligence. L'éclaircissement conceptuel attendu d'une analyse, même restreinte, de quelques parcours historiques sinueux des notions d'adaptation dans ces disciplines, entre théorie de l'évolution, psychologie et physiologie, peut paraître un exercice fastidieux, s'il ne s'agissait pas, selon le mot de Canguilhem, d'une « confrontation critique de plusieurs démarches, [pour] en retrouver, si possible, le départ commun et d'en présumer la fécondité [...] »¹

Il n'est pas inutile de rappeler les difficultés propres du terme dans notre champ disciplinaire et les confusions nombreuses entretenues entre ses variantes. L'étymologie, (*ad aptare*, ajuster en vue de), souligne un finalisme avec lequel ont voulu rompre, depuis Buffon et Lamarck, tous les biologistes, sans qu'il ne soit jamais totalement écarté, en particulier dans l'étude de l'esprit, où la cybernétique, et plus tard le cognitivisme, l'ont réintroduit en tant que mécanisme adaptatif. L'adaptation de Lamarck ou l'adaptation d'un mouvement finalisé dans le pointage d'une cible sont deux exemples pour lesquels ce qui s'adapte, ou est adapté, ce à quoi il s'adapte, ou ce à quoi il est adapté sont appliqués à des termes de catégories différentes selon les disciplines. L'esprit s'adapte-t-il au corps, le corps au milieu, le milieu psychique à l'esprit, tels sont quelques cas illustrant divers usages. S'agit-il de l'adaptation d'un individu, d'une population, d'une espèce, ou bien encore d'une fonction, d'un organe ou d'un tissu ? L'adaptation est-elle réalisée en rapport à un milieu externe physique ou à un milieu conçu comme un entre-deux entre l'organisme et son environnement ?

Les ambiguïtés de l'utilisation du terme adaptation en psychologie sont déjà contenues dans les ouvrages d'Herbert Spencer (1820-1903), où le lamarckisme côtoie le darwinisme, l'associationnisme, le concept de réflexe, et l'adaptation biologique, la psychologie. C'est dans son premier grand ouvrage de 1851, la « Statiques sociales »², que Spencer adopte l'adaptation lamarckienne de

¹ G. Canguilhem. « Le vivant et son milieu », in *Connaissance de la vie*, Paris, Vrin, 1985, p. 129.

² H. Spencer. « Equally true is it that evil perpetually tends to disappear. In virtue of an essential principle of life, this non-adaptation of an organism to its conditions is ever being rectified; and modification of one or both, continues until the adaptation is complete. Whatever possesses vitality, from the elementary cell up to man himself, inclusive, obeys this law. We see it illustrated in the

l'individu à son milieu pour l'étendre au domaine social. Un cadre général est constitué par l'idée dominante que l'organisme est le lieu de variations permanentes qui dépendent de ses actions et de ses réactions au milieu. C'est en fait, transposée dans le champ de la psychologie, l'idée même de plasticité, que Spencer propose, à titre d'hypothèse et sans la nommer, dans ces *Principes de Biologie* : « Though we have no direct proof of analogous modifications in nervous structures ; yet indirect proof is given by the greater efficiency that follows greater activity. »³ Le cadre philosophique complexe de Spencer repose sur deux idées fondamentales notées par Théodule Ribot, la continuité des phénomènes psychologiques (notamment la continuité avec les phénomènes physiologiques) et le rapport intime de l'être au milieu⁴. Or, ce rapport peut conduire, selon Spencer, à des modifications structurales des cellules nerveuses, pouvant être héréditaires. Il prend en compte le rôle du milieu, la théorie des chaînes de réflexes en cours d'élaboration et appliquée notamment au cerveau par Thomas Laycock (1812-1876) et Alexander Bain (1818-1903), et l'idée que des associations robustes ou des réflexes puissent être transmis d'un individu à un autre. Toutefois, l'homme n'en demeure pas moins un organisme doué d'une certaine autonomie, d'une réactivité propre en partie indépendante du milieu présent, héritée des générations passées, qui repose sur des rapports préétablis avec l'environnement. De sorte que l'œuvre de Spencer laisse le champ libre à ses suiveurs, philosophes, psychologues ou physiologistes qui se réclament en partie de lui. Alors que certains s'engagent dans la voie des réflexes, d'autres s'en écarteront en reconnaissant des facultés d'organisation de l'expérience plus complexes nécessitant la succession de générations dans la structuration de l'esprit et l'apparition de spécialisations, corrélatives dans le règne animal de l'accroissement de l'encéphale chez l'homme.

Avant d'aborder les neurosciences classiques et cognitives, nous pouvons donc suivre dans l'évolution de la physiologie du système nerveux, à partir du début du XX^e siècle, deux voies apparemment distinctes, inscrites dans l'œuvre de Spencer : l'explication des comportements par des réflexes et des relations strictes organisme-milieu, et une autre explication par des activités psychiques relevant des centres nerveux et de leur activité spontanée. Or, ces deux voies vont aboutir à définir deux notions d'adaptation. Avec Ivan Sechenov, Claude Bernard, Charles Richet, et Ivan Pavlov, l'étude des réflexes psychiques conduit à la définition du concept de conditionnement comme mécanisme d'apprentissage adaptatif, par renforcement d'une association permanente entre un stimulus conditionné et une réponse physiologique, dont la fonction est l'anticipation⁵. Ce schéma pavlovien très critiqué⁶, notamment pour son manque de corrélations anatomiques, ne cessera de donner lieu à des objectivations expérimentales plus sophistiquées, au gré des progrès techniques et des rapprochements entre écoles de neurophysiologie occidentales et soviétiques pendant tout le XX^e siècle. C'est avec l'essor de la cybernétique après la Seconde Guerre mondiale, et le rôle central de la France dans le rapprochement est-ouest en neurophysiologie, que cette voie de

acclimatization of plants, in the altered habits of domesticated animals, in the varying characteristics of our own race. »

³ H. Spencer. *The Principles of Biology*. London, Williams and Norgate, 1864-1867. Chap. V. Adaptation, p. 186.

⁴ T. Ribot. *La psychologie anglaise contemporaine*. Paris, Baillière, 1881, p. 200.

⁵ Dans les années 1900, Piéron avait étudié « l'anticipation réflexe » chez l'étoile de mer qui perçoit la marée montante, simultanément aux travaux de Pavlov.

⁶ Cf. la critique de Merleau-Ponty.

recherche aboutit à définir des mécanismes neuronaux adaptatifs de l'apprentissage comme le renforcement des synapses.

D'une manière opposée, des biologistes, éthologues, psychologues et neurologues caractérisent l'adaptation des organismes par des processus psychiques structurés et innés, relevant de l'histoire des espèces animales, et non plus seulement d'interactions présentes avec le milieu. Dans un esprit spencérien, le neurologue britannique de la seconde moitié du XIX^e siècle, John Hughlings Jackson (1835-1911), propose des fonctionnements psychiques hiérarchisés et organisés, c'est-à-dire élaborés au fil des générations, et pouvant subir des dégradations lors de phénomènes pathologiques. Ce modèle laisse une place pour les réflexes, l'automatique, mais décrit surtout l'intégration sensori-motrice et la coordination à un niveau supérieur par les aires préfrontales. L'analyse des cas cliniques, des épileptiques notamment, permet des observations qui s'écartent du schéma réflexologique simple de la physiologie animale ; Jackson en vient à admettre que l'étude de l'intellect est distincte et parallèle de celles des réflexes⁷. La loi de continuité de Spencer ne peut donc être mise en pratique. Dès lors, la psychologie et la psychiatrie cliniques, se développant initialement autour de la neurologie, élaborent leurs modèles librement⁸, à l'instar de ceux de Pierre Janet et Sigmund Freud, en se basant sur la suggestion ou l'analyse.

Par une autre voie, et dans d'autres disciplines, l'étude du comportement animal, les travaux de physiologie des protistes d'Herbert Spencer Jennings (1868-1947) entrent directement dans cette perspective. Suiveur de Max Verworn (1863-1921) et Jacques Loeb (1859-1924), Jennings dénonce, au début du XX^e siècle, la théorie des tropismes de ses aînés, faisant reposer le comportement animal sur des réflexes simples. Pour lui, le comportement des paramécies, des amibes est réellement adaptatif, complexe, coordonnée ; il procède de facteurs internes. Il est modulé au cours de l'activité du protozoaire. Cette psychophysiologie des organismes inférieurs s'oriente vers un autre type d'explication du comportement en marge du schéma simple stimulus-réponse sur lequel se développe le behaviorisme.

Avec l'apparition de la psychologie de la forme, les études de neurologie de Karl Lashley (1890-1958) et Kurt Goldstein (1878-1965), les écrits philosophiques de Maurice Merleau-Ponty (1908-1961) se dessine, entre les années vingt et quarante, une critique générale du concept de réflexe et de son utilisation dans l'explication du comportement⁹. Une lésion cérébrale est souvent suivie d'une récupération des fonctions psychiques, signe d'une possibilité d'adaptation des structures nerveuses au phénomène pathologique. Mais la critique du paradigme stimulus-réponse du behaviorisme s'étend au cours des années quarante à l'étude du comportement, comme chez Jacob Robert Kantor (1888-1984) ou Edward Tolman (1886-1959), dont les résultats de navigation dans des labyrinthes chez le rat s'expliquent mieux par un concept de carte spatiale, comme représentation ordonnée de l'espace, qu'une succession de réflexes enchaînant les repères spatiaux point par point.

⁷ N. Weidman. *Construction de la psychologie scientifique*. De Boeck, Paris, 2001, p. 23.

⁸ Freud lui-même abandonne sa théorie neuronale de l'esprit.

⁹ « [...] In the study of cerebral functions we seem to have reached a point where the reflex theory is no longer profitable. And if it is not serviceable here, it can scarcely be of greater value for an understanding of the phenomena of behavior ». K. Lashley. *Basic neural mechanisms in behavior*. *Psychol. Rev.*, 1930, 37, 1-24, p. 12.

Une critique du même type vise le concept de « milieu », comme cela a été analysé par Georges Canguilhem qui a vu dans différents champs d'étude un renversement dans la définition du concept, notamment en géographie, avec la prise en compte de totalités comme l'humanité, la terre. Ce n'est pas seulement le milieu qui s'impose à l'homme, mais l'homme qui agit sur lui. Canguilhem cite Jakob von Uexküll (1864-1944) et Goldstein, pour qui l'animal crée son propre milieu, selon une perspective adoptée ensuite en éthologie, par exemple par Pierre-Paul Grassé (1895-1985) chez les termites. De plus, le milieu n'agit pas sur l'organisme une fois pour toute dans l'établissement de nouvelles connexions ; plutôt, des relations étroites, réciproques et permanentes sont nécessaires à l'adaptation de l'organisme. C'est dans le cadre de ces discussions que la notion de milieu s'enrichit et s'éloigne du milieu physique externe simple qui était la condition *sine qua non* de toute physiologie attachée au déterminisme bernardien des phénomènes méticuleusement isolés dans l'expérience. Le concept d'*Umwelt* d'Uexküll, milieu du comportement animal dans lequel les excitations sensorielles ont valeur de signaux, indique la relativité de ce nouveau milieu, propre à chaque individu, qui s'enrichit par l'apprentissage.

Ces critiques d'abord théoriques et reposant néanmoins sur des observations du comportement animal trouvent progressivement des échos dans la neurophysiologie des années trente et quarante. La physiologie des réflexes de Charles Sherrington (1857-1952) et celle des activités nerveuses d'Edgar Adrian (1889-1965) convergent dans les années trente en une neurophysiologie dont le concept central de neurone permet de décrire et d'expliquer les propriétés des centres nerveux comme la facilitation d'une voie nerveuse sur une autre comme mécanisme d'intégration et de convergence vers une voie nerveuse finale commune. Ce cadre réflexologique est modulé par la découverte d'activités centrales spontanées, dont la plus célèbre est le rythme cortical alpha enregistré par Hans Berger à la fin des années vingt (1873-1941). D'autre part, l'étude des localisations cérébrales par l'oscillographie et la description des cartographies fonctionnelles des hémisphères suggèrent qu'il existe aussi bien des aires primaires sensorielles et motrices, que des aires secondaires d'association, par lesquels un mouvement appris d'une main peut être reproduit de l'autre¹⁰. Le cerveau ne fonctionne pas seulement comme un centre de relais impliquant les aires primaires, mais il est le siège de représentations complexes, comme ici la représentation d'un mouvement général réalisable par l'un des quatre membres, par des voies nerveuses différentes.

Ce concept de préparation du mouvement est à la base de l'étude cognitive de l'action telle qu'elle a été développée en France initialement par Jacques Paillard (1920-2006), après la Seconde Guerre mondiale, avec ses maîtres Alfred Fessard (1900-1982) et Auguste Tournay (1878-1969). Mais ce programme de recherche est directement inspiré des travaux de la fin des années vingt de Kurt Wachholder (1893-1961) qui développe le concept de projet de mouvement volontaire ou *Bewegungsentwurf*¹¹. Le mouvement ne peut s'expliquer par une chaîne de réflexes utilisant des voies sensorielles de rétrocontrôle, car, selon un argument souvent avancé notamment par Lashley, les séquences de mouvements sont trop rapides et paraissent préalablement programmées. Les études conjointes de Fessard, Paillard et Tournay des années cinquante

¹⁰ E. Adrian. *The Physical Background of Perception*. Oxford, Clarendon Press, 1947, pp. 81-81.

¹¹ « Projet de mouvement ». A. Fessard. *Physiologie. Le Mouvement Volontaire, d'après K. Wachholder*. Paris, Chahine, 1926-1927. K. Wachholder. *Willkürliche Haltung und Bewegung insbesondere im Lichte Elektrophysiologischer Untersuchungen*. München, J.F. Bergmann, 1928.

prolongent cette voie de recherche en démontrant que cette commande motrice n'est pas rigide, fixée une fois pour toute, mais adaptative et plastique, sujette à des modulations en fonction du milieu, par exemple selon la densité du liquide dans lequel est plongé le bras du sujet exécutant une tâche motrice. La neurophysiologie dans son ensemble, certains neurophysiologistes en particulier, à l'instar d'Alfred Fessard, témoigne donc d'un intérêt pour une étude de la cognition, à leur manière et dans leurs termes propres¹². L'adaptation réflexe cède ici le pas à la cognition comme phénomène adaptatif, développée en parallèle par des psychologies comme Jean Piaget (1896-1980).

En marge de cette nouvelle tendance neurophysiologique, d'autres ensembles de travaux se cantonnent à penser le fonctionnement nerveux par des agencements de voies, parfois souples et modulables, selon les âges de la vie ou les conditions du milieu. L'adaptation réflexe poursuit son chemin pendant les heures glorieuses de la neurophysiologie des années soixante et soixante-dix, notamment par les travaux de trois Prix Nobel. Certains de Roger Sperry (1913-1994) suggèrent que certaines voies réflexes de rétrocontrôle surviennent par exemple dans le suivi visuel d'un objet pour compenser les mouvements de la tête du sujet. L'adaptation est dans ce cas permise par un étroit ajustement avec le milieu grâce à des voies nerveuses préalablement établies. Dans cette ligne de pensée, d'autres travaux modulent cette conclusion par l'idée de voies nerveuses moins rigides. Ceux réalisés sur le système visuel, par exemple par David Hubel (1926) et Wiesel (1924), démontrent que la suture de la paupière d'un œil de chat induit des anomalies du développement des voies visuelles. Le développement normal, la mise en place des trajets nerveux, est elle-même modulable et dépend d'interactions avec le milieu. C'est dans le contexte de ces recherches que le concept de « plasticité » est remis à la mode. Avec les nouvelles possibilités d'étude des voies visuelles par l'électrophysiologie et l'anatomie modernes, on aboutit au concept de plasticité développementale de nature adaptative. Ces travaux aboutissent aux thèses sélectionnistes du développement développées par Gerard Edelman (1929) ou Jean-Pierre Changeux (1936), qui dépendent du cadre général du connexionnisme défini par la dynamique de voies réflexes obligatoires et le traitement d'informations en parallèle¹³.

Le concept d'adaptation est donc l'enjeu d'une véritable guerre froide au sein des neurosciences. Il ne s'agit pas, dans ce cas, de polémiquer sans mesure sur des concepts scientifiques, hautement techniques, selon des procédés opérationnels parfois violents. Les scientifiques revendiquent plutôt, dans des écrits plus sereins, ce qu'est pour eux l'adaptation, et, ce faisant, ils décrivent le cadre général de leurs recherches, trahissant ainsi leur école de pensée. L'adaptation, ce peut être en simplifiant à l'extrême, l'adaptation cognitive des représentations mentales, ou encore l'adaptation des voies neuronales plastiques, aussi bien au cours du développement, que dans la vie adulte, la vieillesse ou la maladie. Ces deux voies ont chacune leur histoire et cheminent de conserve en suscitant à l'occasion des polémiques.

La théorie de l'enaction de Francisco Varela (1946-2001) a été pensée pour réunir ces deux voies cognitiviste et connexionniste ; elle peut être décrite comme un autre modèle d'adaptation. D'après les termes mêmes de Varela, la

¹² D. Romand. « L'entrée du programme cognitiviste dans les neurosciences : le cas d'Alfred Fessard », in *Essor des Neurosciences*, C. Debru, J.G. Barbara, C. Cherici, eds., Paris, Hermann, 2008.

¹³ C'est le cadre de recherche soutenu par Eric Kandel.

cognition est production permanente du monde qui émerge chez le sujet par mise en place de connexions nerveuses au cours d'un historique non interrompu, nous ajoutons, *en vue de son adaptation à son environnement*.

A l'heure actuelle, le débat s'élargit autour des neurosciences par un véritable retour à Darwin, alors que l'étude du Développement et celle de l'Évolution étaient demeurés jusqu'à récemment relativement disjoints de la physiologie. Darwin pénètre la philosophie de la fonction par la téléosémantique et jusque dans la physiologie elle-même, par les neurosciences et de nouvelles disciplines-frontières comme la neuroécologie. Cette discipline vise à préciser d'étonnantes corrélations entre physiologie-environnement-évolution, comme, par exemple, la taille de l'hippocampe variant chez certains oiseaux avant l'hiver, à l'époque où ils cachent leur nourriture. Les neurosciences en arrivent à décrire des mécanismes d'adaptation sophistiqués dont l'émergence au cours de l'évolution demeure mystérieuse. Autour de telles discussions, il n'y a rien d'étonnant à ce que les concepts de la théorie de l'évolution resurgissent, comme la préadaptation de Lucien Cuénot (1886-1951)¹⁴ ou l'exaptation de Stephen Jay Gould (1941-2002). Le premier concept trouve une nouvelle application dans l'idée que les connexions nerveuses préétablies puissent au grès de l'évolution servir de nouvelles fonctions. Du cerveau du requin à celui de l'homme, l'analogie des circuits ne présume pas de fonctions cognitives plus complexes chez nous. Dans la même perspective, le psychologue cognitiviste, Stanislas Dehaene, fait usage du concept d'exaptation pour décrire comment une aire cérébrale impliquée chez l'animal dans la reconnaissance des formes peut servir à la lecture chez l'homme¹⁵.

Ces nouveaux horizons sont très largement théoriques et spéculatifs ; ils cherchent encore des appuis dans des modèles expérimentaux à venir. Il semble cependant qu'un nouveau cadre philosophique se dessine au sein des neurosciences, dans lequel l'adaptation prend de nouvelles significations, en un mouvement de divergences conceptuelles qui appelle aussi à des rapprochements. Le problème éternels des niveaux d'organisation se pose ici comme ailleurs, mais doit être dépassé sans quoi l'adaptation sera toujours une question de synapse ou de psychologie. C'est par l'interrogation épistémologique d'un concept d'adaptation encore à préciser que de nouveaux cadres philosophiques paraîtront se dessiner, à l'instar de ceux passés, si féconds, que furent la théorie de la forme, la phénoménologie de Maurice Merleau-Ponty, la cybernétique ou le cognitivisme. La théorie moyenne de Varela est une proposition, mais ce qui compte désormais, c'est l'adhésion renforcée des neuroscientifiques, philosophes et psychologues pour concevoir les relations cerveau-pensée de manière unitaire et dans l'équilibre des disciplines.

¹⁴ S. Schmitt. « Lucien Cuénot et la théorie de l'évolution : un itinéraire hors norme ». *La Revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, 7, 10-16.

¹⁵ S. Dehaene. *Les neurones de la lecture*. Paris, Jacob, 2007.