

NEUROSCIENCES & comportements

3^{ème} partie : Neurosciences cognitives

Chapitre 4 – LES COMPORTEMENTS FONDAMENTAUX

A – 1^{ère} partie – Propriétés générales des comportements fondamentaux

Le document ci-dessous a été réalisé grâce aux informations empruntées aux sites suivants:

<http://membres.lycos.fr/xloba/tele.htm>

www.unice.fr/neurobiol/neurocomp/enseignement/cleren/L3psycho/Introduction.pdf

Introduction.

Les comportements fondamentaux peuvent être définis comme les comportements indispensables à la survie de l'organisme (alimentaire, dipsique...) et/ou à la survie de l'espèce (sexuel, agressivité...). Ils sont aussi dits comportements motivés primaires. On suppose donc qu'ils sont liés à des modifications dans l'équilibre physiologique de l'organisme. Mais cela peut être aussi des comportements motivés secondaires quand ils apparaissent sans modification physiologique et ils ne sont alors plus nécessaires pour la survie.

Ces comportements fondamentaux peuvent être **innés comme** boire, manger, lutter, fuir, materner, procréer... ou **acquis comme** l'évitement d'une punition... Les comportements innés peuvent être stéréotypés et comprendre une séquence relativement complexe de mouvements déclenchés par la stimulation de certains noyaux hypothalamiques voir l'hypothalamus, fig. 1).

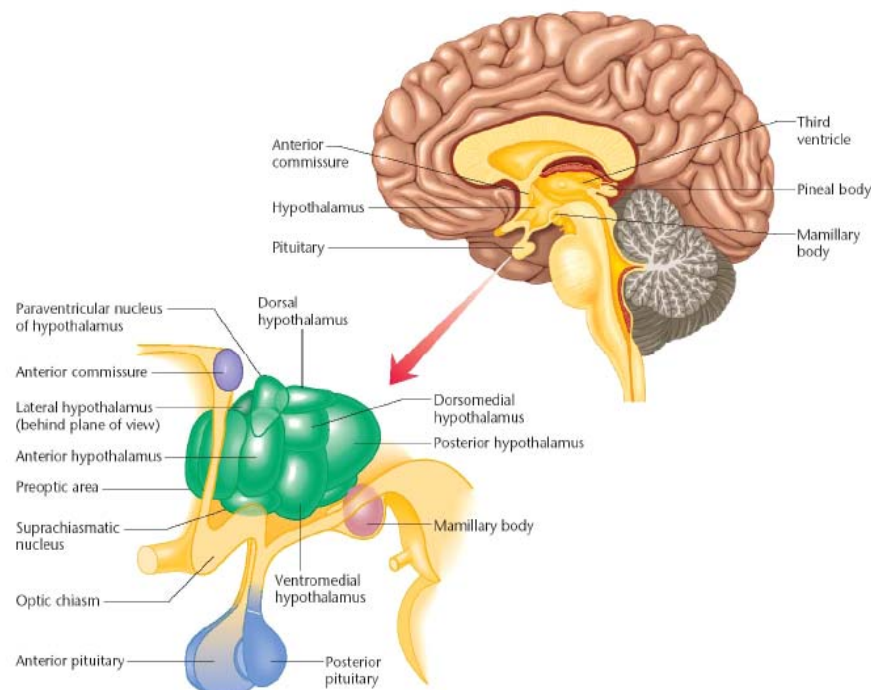


Fig. 1 – L'hypothalamus

Pour ce qui concerne l'hypothalamus médian, la stimulation de sa partie **ventrale** déclenche la lutte, celle de sa partie **dorsale**, la fuite.

La stimulation cholinergique de l'hypothalamus latéral déclenche la soif et l'agressivité (Bandler, 1969). Sa lésion supprime le comportement maternel et déclenche l'anorexie.

La lésion de l'hypothalamus médio-ventral déclenche l'obésité.

En conclusion, les comportements innés résultent de besoins biologiques spécifiques du milieu intérieur ainsi que de stimuli environnementaux activant l'hypothalamus.

Les comportements conditionnés impliquent un apprentissage:

- 1) Conditionnement pavlovien (classique). Pavlov à la fin du XIX^{ème} siècle observe qu'un chien salive au; déclenchement d'un son, son associé auparavant à une présentation de nourriture (fig. 2).
- 2) Conditionnement opérant (instrumental, de type skinnérien). Boîte de Skinner (fig. 3): Un stimulus aversif « son-choc » provoque à la fois, un comportement **inné**: (fuite, piloérection, cris, ECG), un comportement conditionné freezing (anxiété, peur) , après la répétition du stimulus aversif: comportements conditionnés 1) Entraînement «

levier-nourriture» 2) « Son-choc » 3) « Son-choc » entraîne l'arrêt de l'appui sur le levier ; c'est l' *inhibition conditionnée*. Diverses structures cérébrales à fonctions affectives et mnésiques sont impliquées.

I/ Phénoménologie :

1/ caractéristiques communes aux différents comportements fondamentaux :

Propriétés :

Les comportements fondamentaux sont orientés, on leur attribue une fonction : fonction de préservation (comportement alimentaire, dispendieux, thermorégulation), de restauration (sommeil), de protection (agressivité, comportement maternel).

Ces comportements sont puissants et persistants du fait de leur finalité.

Ils sont périodiques (cycles sexuels des femelles mammifères autre que l'homme).

Ils sont hiérarchisés, selon des priorités (exploration d'un nouvel environnement avant de manger).

Déterminants :

Il y a à la source d'un comportement une motivation primaire qui déclenche généralement des comportements préparatoires (exploration souvent) qui ont pour fonction de nous mettre en face de stimuli déclencheurs. Cela débouche sur la réalisation du comportement. Certains considèrent que la motivation primaire est non spécifique : " incentive motivation " (fonction du stimulus). La deuxième école considère que la motivation primaire est spécifique et entraîne le comportement adéquat. L'idée de motivation non spécifique vient d'une expérience : stimulation électrique d'une zone particulière de l'hypothalamus d'un rat adulte peut entraîner un comportement d'agression sur un rat mâle adulte (=stimulus déclencheur), ou un comportement alimentaire s'il y a de la nourriture, ou encore un comportement sexuel si une femelle réceptrice est présente. L'incentive motivation déclenche le comportement adéquat vis-à-vis du stimulus présent..



Fig. 2 – Le comportement pavlovien

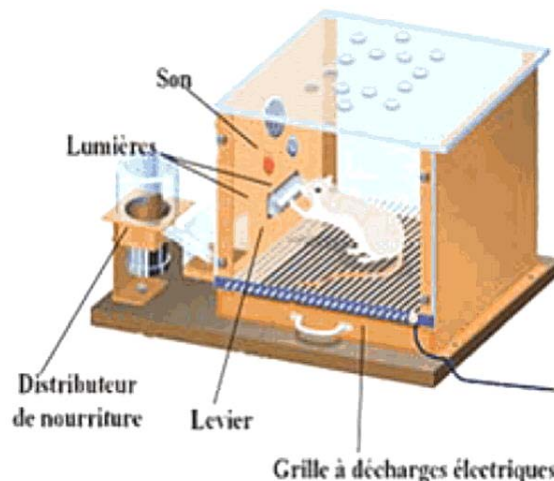


Fig. 3 – La boîte de Skinner

2/ Motivation :

motivation liée à des stimuli déclencheurs :

(Nourriture appétissante). C'est une motivation secondaire. On peut aussi avoir le contraire : le stimulus va " inhiber " le comportement (nourriture peu appétissante).

rôle des signaux homéostatiques :

Ce sont des signaux qui traduisent un déficit.

L'organisme est un milieu ouvert, en perpétuelle recherche d'un point d'équilibre (set point). Dès qu'il s'éloigne de ce point apparaissent des signaux déficits qui nous ramènent au set point.

Il existe des détecteurs dans l'organisme pour détecter ce déséquilibre. Ces détecteurs ont un seuil de détection très bas. Ils sont très dispersés (système redondant) et les détecteurs peuvent avoir un seuil de détection différent selon leur localisation (fig. 4).

Les récepteurs à la température sont principalement situés dans le SNC.

L'organisme tient aussi compte de la température extérieure en modifiant le seuil de sensibilité pour adapter ce système, grâce à des récepteurs cutanés.

L'objectif de la recherche est d'identifier tous les récepteurs et de mettre en relation leur activité avec le comportement. La sensation (motivation) n'est pas mesurable. Le comportement est mesurable en quantifiant l'effet de sa réalisation : quantité de nourriture ingérée.

3/ rôle des hormones :

Schématiquement :

- Effet direct : une hormone va agir sur des cellules nerveuses, cela débouchant sur une motivation ou sur son blocage. Par exemple les hormones sexuelles qui agissent sur les cellules de l'hypothalamus déclenchent un comportement sexuel donc une motivation (appétit sexuel), ou encore l'insuline ou la leptine qui bloquent la motivation (appétit).

Paramètres du déséquilibre	Récepteurs (détecteurs)	Motivation	Comportement
Glucopénie cellulaire	Interorécepteurs (D glucose)	faim	Comportement alimentaire
Déséquilibre hydrominéral déshydratation intracellulaire (50%) extracellulaire (5% du vol organisme)	cellules osmoréceptrices volorécepteurs, tensorécepteurs	soif osmotique soif volémique	Comportement dipsique
Hypothermie	Récepteurs sensibles au chaud	Sensation de froid	Comportement de thermorégulation
Hyperthermie	Récepteurs sensibles au froid	Sensation de chaud	Comportement de thermorégulation

Fig. 4 – Du déséquilibre homéostatique au comportement

- Effet indirect ou fonction tampon : par exemple une glucopénie cellulaire peut ne pas déboucher sur un comportement alimentaire car elle entraîne la libération de glucagon pancréatique et adrénaline et noradrénaline par la médullosurrénale qui entraînent la glycogénolyse dans le foie et la libération de glucose circulant. Il n'y a donc pas besoin de comportement alimentaire (fig. 5). Cela permet de différer le comportement mais pas de le supprimer.

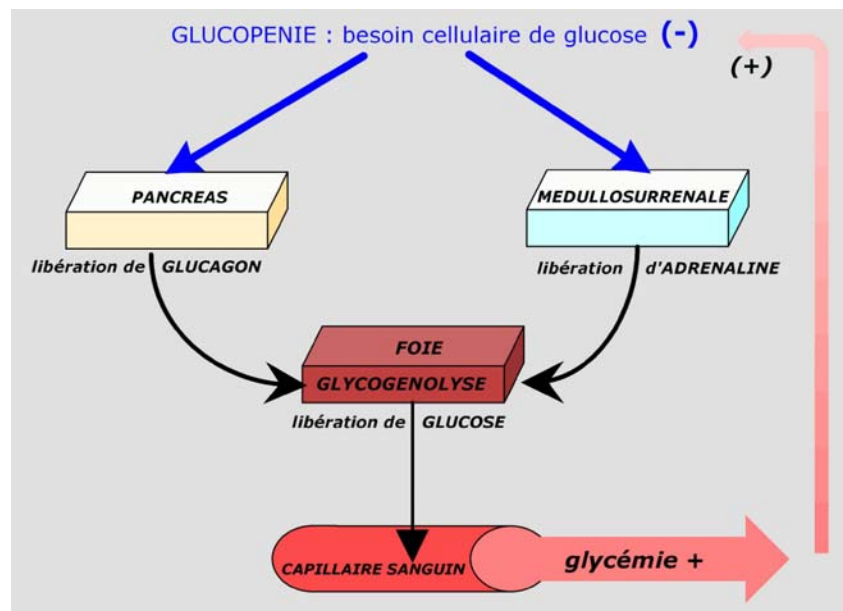


Fig. 5 – Compensation de la glucopénie sans comportement alimentaire

Autre exemple, celui de la déshydratation intracellulaire, qui entraîne la libération de vasopressine pour limiter la diurèse, ou encore une baisse de la température qui induit la mobilisation énergétique, l'augmentation de l'activité du SN sympathique pour diminuer les pertes et augmenter la production de chaleur. Cela peut être suffisant pour ne pas avoir recours à un comportement de thermorégulation (mettre un manteau).

4/ existence de rythmes :

Par exemple la prise alimentaire, même pour les rats de laboratoire qui mangent pendant environ 80% de la nuit et 20% du jour. Ce dernier cas est vraiment un rythme endogène car il n'y a pas de contraintes.

5/ les facteurs expérimentiels :

Il s'agit de l'expérience acquise par le sujet sur son environnement. S'il y a eu une expérience désagréable antérieure, il ne va pas mettre en œuvre le comportement alimentaire : aversions alimentaires conditionnées.

Au contraire, il y a des préférences conditionnées qui déclenchent le comportement alimentaire alors que les conditions physiologiques de faim ne sont pas présentes.

Il y a un contrôle du physiologique par le psychologique (surtout chez l'homme). Ainsi les déterminants physiologiques sexuels sont totalement contrôlés par les données psychologiques (des structures néocorticales et le système limbique et non l'hypothalamus ni le mésencéphale). Le néocortex et le système limbique sont (grossièrement) les structures qui permettent le stockage et la récupération des informations comme les facteurs expérientiels. Le système archaïque est plus responsable de la motivation.

II/ Théories et concepts :

A/Homéostasie (Claude Bernard) :

C'est en 1865 que Claude Bernard observe et décrit le concept d'homéostasie, sans toutefois le nommer comme tel : « Tous les mécanismes vitaux quelques variés qu'ils soient, n'ont toujours qu'un seul but, celui de maintenir l'unité des conditions de la vie dans le milieu intérieur ». Il y aurait donc une propriété essentielle chez les êtres vivants qui serait la faculté de maintenir la stabilité du milieu interne. Cette constance du milieu intérieur est la condition « d'une vie libre et indépendante » face à un environnement toujours changeant, soulignant ainsi la fonction primordiale de l'homéostasie.

C'est Cannon Walter Bradford (1871-1945), physiologiste américain, qui crée le nom d'homéostasie à partir du grec (stasis : état, position et homoios : égal, semblable à) et il y inclura en outre la notion de stress. Dès 1915, dans « Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage », Cannon énonce sa théorie de l'homéostasie sans s'écarter pour autant du concept expliqué par Claude Bernard : « Les êtres vivants supérieurs constituent un système ouvert présentant de nombreuses relations avec l'environnement. Les modifications de l'environnement déclenchent des réactions dans le système ou l'affectent directement, aboutissant à des perturbations internes du système. De telles perturbations sont normalement maintenues dans des limites étroites parce que des ajustements automatiques, à l'intérieur du système, entrent en action et que de cette façon sont évitées des oscillations amples, les conditions internes étant maintenues à peu près constantes [...]. Les réactions physiologiques coordonnées qui maintiennent la plupart des équilibres dynamiques du corps sont si complexes et si particulières aux organismes vivants qu'il a été suggéré qu'une désignation particulière soit employée pour ces réactions : celle d'homéostasie. » (The Wisdom of the Body, 1932).

Tous les mécanismes vitaux n'ont qu'un but, celui de maintenir constant les paramètres du milieu intérieur. Il existe des mécanismes homéostatiques qui ont pour fonction de ramener à l'équilibre ces paramètres. On peut distinguer deux aspects :

Homéostasie physiologique " automatique " (pH du sang , taux de glucose...)

Homéostasie comportementale : le comportement est un élément de l'homéostasie.

De même si on change la valeur calorique des aliments, on observe une surconsommation (si valeur diminue) car l'homéostasie pondérale est liée à une homéostasie énergétique.

On retrouve les mêmes éléments pour le comportement dipsique (fig. 6).

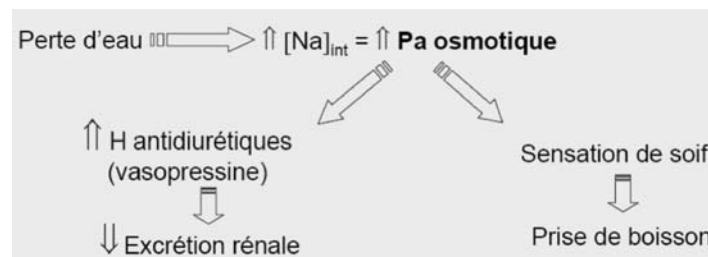


Fig. 6 – Comportement dipsique

Mais cette théorie a ses limites. Certains facteurs X peuvent compromettre cette idée. Ainsi, si après la phase de gavage on met un aliment plus apprécié, l'homéostasie pondérale ne sera pas forcément respectée (surconsommation liée au plaisir gustatif).

B/ Hypothèse hédoniste :

Le plaisir tiré de la réalisation du comportement prime sur le besoin physiologique.

Lorsqu'un animal est nourri avec le même aliment ayant sa valeur énergétique entière ou diluée, il préfère l'aliment dilué. On pense que cela est dû au fait que cela lui permet de manger plus longtemps.

Il y a des bases neurobiologiques pouvant expliquer cette théorie, à partir des comportements d'autostimulation et d'autointerruption. En 1954, Olds a implanté chez le rat une électrode dans la région septale. Si dans son enceinte on le stimule uniquement quand il se trouve dans une zone particulière, il apprend très vite à aller dans cette zone. On peut facilement en déduire que c'est parce qu'il aime cela : il a associé la localisation au plaisir. De même si on lui donne un système de levier qui induit la stimulation, il va appuyer comme un fou (autostimulation). On peut ainsi lui apprendre un trajet précis en le félicitant par de la nourriture ou avec une stimulation. C'est même plus efficace avec la stimulation.

L'autointerruption est le phénomène inverse : la stimulation induit la fuite de la zone où elle a été donnée. Si on lui met un levier qui arrête la stimulation, il passe son temps à appuyer dessus. Ce n'est pas une douleur mais plutôt un mal être (expériences réalisées chez l'homme).

Ces comportements mettent en jeu des zones différentes du cerveau appelées centres de plaisir pour l'autostimulation.

On considère qu'il y a dans le cerveau trois types de structures : les structures d'autostimulation, les structures d'autointerruption, et les structures neutres. Ces dernières représenteraient 80% du total des structures.

Les structures d'autostimulation et autointerruption ont des bases neuroanatomiques qui donnent lieu à des cartographies :

autostimulation :

Faisceau médian du télencéphale : il débute à l'aire tegmentale ventrale puis se poursuit dans l'hypothalamus antérieur latéral puis dans la région septale. L'hypothalamus latéral conduit à la réponse d'autostimulation maximale (3500 fois en 30 min).

Les structures limbiques : aire septale, hippocampe, amygdale, régions frontales.

Auto-interruption : cerveau médian : hypothalamus ventromédian, noyaux gris centraux du mésencéphale.

C/ Rapports entre autostimulation – auto-interruption et comportements fondamentaux de nature homéostasiques : les similitudes et/ou les relations :

Selon un point de vue neuroanatomique on note que l'autostimulation et à un moindre degré l'auto-interruption sont extrêmement développées dans l'hypothalamus, qui constitue la région cérébrale nécessaire aux comportements fondamentaux. Sur un plan fonctionnel, des stimulations électriques centrales qui produisent un comportement d'autostimulation ou d'auto-interruption peuvent être substituées au renforcement conventionnel positif ou négatif utilisé dans le conditionnement ou l'apprentissage (récompenser l'animal ou le "punir").

Quelques expériences sur ces rapports entre autostimulation/auto-interruption (AS/AI) et comportements fondamentaux :

Répercussion d'un besoin (homéostasie) sur le comportement d'AS ou AI : l'intensité du comportement d'AS augmente proportionnellement à l'intensité du déséquilibre homéostatique. En clair, plus l'animal a faim, plus il va appuyer sur le levier pour 's'auto-satisfaire'. On peut aussi réaliser des expériences en agissant directement sur les paramètres biologiques qui modifient les comportements fondamentaux : lésion du VMH qui provoque une hyperphagie (vpl) ce qui entraîne une augmentation du comportement d'AS, de même si injection d'insuline (sensation de faim). A l'inverse, une distension gastrique induit un effet de satiété ce qui va diminuer le comportement d'AS, de même pour injection de glucose. Stimulus bound behaviour : l'animal est placé en condition d'AS, il n'a ni faim ni soif. Sur un groupe l'autostimulation se fait par des salves de 0.5 s et pour l'autre par des salves de 5s. il y a de la nourriture et de l'eau dans la cage. On observe que l'animal qui reçoit des salves de 0.5s ne mange ni ne boit. Il ne fait que s'autostimuler. L'autre groupe présente un comportement d'AS mais aussi un comportement alimentaire et dipsique. Lorsqu'il s'autostimule, cela semble entraîner un CA/CD, même s'il n'y a pas de besoin homéostasiques. C'est le stimulus bound behaviour. L'interprétation est que dans le premier cas, l'AS suffit au 'confort' de l'animal. Dans le deuxième cas, l'AS crée un plaisir qui ne peut être satisfait qu'en rajoutant la prise alimentaire et de boisson. Mais il apparaît à priori contradictoire que ce soit la salve la plus longue qui entraîne le moins de satisfaction. Cela peut s'expliquer par le fait qu'une autostimulation prolongée n'induit pas pour autant un plaisir prolongé. Ainsi, il semble qu'au-delà de 0.5s, il apparaît une composante aversive dans le comportement d'AS. On dit qu'on a affaire à une structure qui possède une composante majeure positive (ou négative). Il faut noter que ces notions d'agréable et de désagréable sont des notions relatives, relatives à un set point, un niveau de référence. Des expériences ont prouvé qu'il en était de même pour les rats de laboratoire : une électrode placée dans une structure très aversive (noyaux gris centraux) induira une AI. On fait passer le rat dans un couloir. Un faisceau infrarouge au bout du couloir induira quand il sera coupé une AI. Un faisceau placé avant arrêtera cette stimulation AI. On observe que le rat n'ira couper le faisceau AI que s'il y a le faisceau coupant l'AI qui est présent. Mieux, le rat réalise des aller-retours successifs prouvant que si l'AI est désagréable, l'arrêt de l'AI est plus agréable encore. (~c'est un principe masochiste : il est bon d'arrêter de se taper sur les doigts avec un marteau).

La position de l'électrode est-elle spécifique du comportement fondamental ? Pour essayer de résoudre cette question, Hoebel a prouvé qu'il existe à l'intérieur de l'hypothalamus des structures qui régulent tel ou tel comportement fondamental. Par exemple l'AS dans l'hypothalamus postérieur diminue si l'animal est castré cette zone de l'hypothalamus joue un rôle dans le comportement sexuel. Mais ce n'est pas le cas pour le comportement alimentaire. La situation s'inverse au niveau de l'hypothalamus latéral. Il existerait une spécificité des structures pour le comportement. Mais Vilenstein a lui observé qu'une même électrode peut provoquer un comportement fondamental différent et moduler l'AS quel que soit sa position. On parle de système d'incentive motivation (vpc). C'est un système global, général, sans spécificité.

Expériences de compétition entre AS et comportement fondamental : l'animal a le choix entre AS (0.5s) et manger/boire. Quand on optimise les paramètres d'AS, il se laisse mourir de faim ou de soif, pour s'auto-satisfaire.

Il existe bien des relations entre AS et comportement fondamental. L'AS génèrerait un 'besoin de plaisir' qui peut être satisfait par un comportement fondamental. Il pourrait exister un système de motivation générale et des systèmes de motivation spécifiques à chaque comportement. Dans certains cas, la satisfaction du 'plaisir pur' peut devenir entièrement prioritaire sur la satisfaction d'un besoin physiologique. Les rapports entre AS/AI et comportement fondamental ont également été analysés dans des expériences de psychopharmacologie utilisant par exemple l'amphétamine, des agonistes ou antagonistes des récepteurs D1 et D2, des peptides opioïdes endogènes ou leurs antagonistes (vpl).

D/ Les théories homéostasiques et hédonistiques sont complémentaires :

Le poids respectif de ces deux composantes dans un comportement fondamental dépend manifestement du degré d'évolution dans l'échelle phylogénétique, la théorie hédoniste prenant le dessus chez les espèces les plus évoluées.

Voyons un exemple de complémentarité à travers des expériences de neurophysiologie : enregistrements d'activités unitaires dans différentes structures cérébrales. On présente à un singe assis dans une chaise des images représentant différents objets. On enregistre des activités unitaires au niveau de l'hypothalamus. pour certains neurones (15%), on enregistre une activité particulière :

De plus, la fréquence de ces neurones est fortement modulée par le déséquilibre homéostatique. Plus le déséquilibre est important (faim), plus la fréquence de décharge sera forte (l'animal 'salive' beaucoup plus...). Cela signifie que les neurones homéostasiques peuvent moduler la liaison synaptique entre des 'neurones hédonistes'. C'est une facilitation pré-synaptique. Il peut exister des facilitations post-synaptiques ou encore d'autres possibilités. Cette activité hédonistique par anticipation (car on ne lui montre que l'image, il ne mange pas la banane) montre un apprentissage préalable (il a déjà mangé des bananes pour savoir que c'est bon). Les voies d'apprentissage pour la vision sont assez bien connues :

On parle d'association de type Pavlovien (de Pavlov et son expérience sur le chien et la clochette...). Dans ce type d'association, un stimulus neutre n'entraîne aucune variation d'activité des neurones hypothalamiques. Mais si ce stimulus neutre est associé à une récompense, on obtient une activité inconditionnée de ces neurones. On parle alors de stimulus inconditionnel. Au bout d'un certain temps (apprentissage), le stimulus neutre sera associé à la récompense et on aura une réponse conditionnée. Le stimulus est alors appelé stimulus conditionnel. C'est une association stimulus-renforcé qui se traduit au niveau de l'amygdale par une augmentation de l'activité unitaire de certains neurones. Cette augmentation est non modulée à ce stade. Ce n'est qu'au niveau hypothalamique que l'augmentation de décharge devient modulée par le

déséquilibre homéostatique. (la banane est 'meilleure' s'il a plus faim mais seulement au niveau hypothalamique - c'est la structure nécessaire de l'homéostasie).