Boris Saulnier – Juin 2003.

Le darwinisme neuronal de Gerald M. Edelman

Le darwinisme neuronal est une théorie générale de l'organisation et du fonctionnement du cerveau, élaborée par Gerald M. Edelman à partir des années 1980, intégrant biologie, anatomie et psychologie, et proposant sous un angle biologique une vision unifiée de la perception, de la mémoire, de l'apprentissage, du langage et de la conscience. Au cœur de cet ambitieux édifice théorique, la "théorie de sélection des groupes neuronaux" (TSGN) rend compte de l'organisation du réseau neuronal selon un processus de sélection darwinien. Mais plus généralement, la référence à la sélection darwinienne est constante chez Edelman, que ce soit dans ses premiers travaux relatifs au système immunitaire, dans ses travaux de neurologie, mais également quand il s'agit d'expliquer les facultés cognitives du cerveau, et l'"épistémologie à base biologique" qu'il propose est clairement d'inspiration darwinienne. Aussi "*Biologie de la conscience*" (1992) est-il dédié par l'auteur "*à la mémoire de deux pionniers intellectuels, Charles Darwin et Sigmund Freud*". De fait la "vision darwinienne" donne un aspect unifié au darwinisme neuronal, depuis le niveau biochimique et cellulaire, et jusqu'aux aspects psychologies et philosophiques liés à la conscience, et sans doute Edelman ne renierait-il pas l'expression de Dobzhansky : "*Nothing makes sense in biology, except in the light of evolution*".

Ce travail vise à rendre compte des aspects essentiels de la théorie, qui comme on le verra, couvre un spectre très large, puisque elle concerne aussi bien des aspects biochimiques, neuroanatomiques de l'organisation du réseau neuronal, que des aspects psychologiques ou philosophiques liés à la conscience et aux facultés cognitives supérieures. Aussi l'exposé mettra moins que voulu l'accent sur les zones d'ombre de la théorie, comme par exemple les facultés langagières du cerveau, les facultés symboliques et logiques, et les facultés mathématiques. De même on ne pourra examiner ici les critiques adressées aux modèles computationnels de la cognition. Il faut signaler en outre que d'importants développements ont encore lieu, avec en particulier la proposition d'une mesure mathématique de complexité du réseau neuronal, mais que ces développements ne remettent pas en cause les bases de la théorie.

Origines : la topobiologie

Edelman fait clairement apparaître l'origine de ses idées en neurologie, élaborées durant ses quinze premières années de recherche en biochimie, biologie moléculaire et biologie cellulaire, et rassemblées la première fois dans l'ouvrage "*Topobiology*", un ouvrage qui souligne le rôle essentiel de la position des cellules dans le fonctionnement de l'organisme. Il recourt systématiquement à ces travaux pour l'exposé de sa théorie neuronale car les mécanismes mis en jeux peuvent être selon lui transposés dans le cas du cerveau. Mais cette façon de procéder a également pour avantage une grande efficacité pédagogique, car le caractère établi et stabilisé de la théorie en ce qui concerne le système immunitaire ressort clairement, et l'auteur réussit à exposer les mécanismes avec beaucoup de simplicité. Sans doute l'exposé perdrait beaucoup de sa force en se restreignant au domaine neurologique,

car les résultats y semblent plus prospectifs, et l'ambition très vaste du darwinisme neuronal laisse ouvertes bien des questions. Aussi après la trilogie initiale (*Neural Darwinism* (1987, Basic Books), *Topobiology* (1988, Basic Books), *The remembered Present* (1989, Basic Books)), et encore deux ouvrages de vulgarisation plus récents (*Biologie de la conscience*, et *Comment la matière devient conscience*), l'œuvre entreprise est certainement loin d'être achevée.

Pour exposer le darwinisme neuronal, on se propose, comme l'auteur lui-même, de passer par un exposé préalable de la topobiologie, qui s'est peu à peu constituée à partir de 1957, date à laquelle Edelman (né en 1929, devenu médecin en 1954) rejoint un laboratoire de l'Institut Rockfeller, où il obtient son PhD en 1960. Il deviendra ensuite professeur de l'Institut, et le restera jusqu'à une date récente. En 1972, qu'il reçoit avec Robert Porter le prix Nobel en médecine et physiologie pour leur travaux, menés de façon indépendante, sur la structure chimique des anticorps (protéines du sang qui participent à la défense de l'organisme). Une partie de leur travail a consisté à briser ces molécules géantes en morceaux bien définis pouvant être manipulés plus facilement. En particulier ils construisent un modèle général de la molécule d'anticorps et montrent qu'elle a une forme générale en Y, avec deux chaînes "légères" (les deux branches du Y) et une chaîne plus "lourde" (la base du Y). La capacité de combinaison spécifique de la molécule est assurée par la coopération de ces chaînes, chacune individuellement restant inactive. La chaîne lourde caractérise la classe d'anticorps à laquelle appartient l'anticorps et contient également les groupes chimiques qui déterminent si un anticorps peut pénétrer certaines membranes, comme le placenta entre la mère et le fœtus. Ces recherches ont constitué une rupture nette dans le champ de l'immunologie. Outre la structure des anticorps, ses travaux portent à l'époque de façon plus générale sur les protéines, mes méthodes de fractionnement des molécules et des cellules, la structure primaire et 3D des protéines, l'étude de la surface des cellules.

Il faut rappeler que suite à la découverte en 1944, par Oswald Every et ses collègues de l'institut Rockfeller, de l'ADN comme matériel génétique de la cellule[1], on comprend que l'ADN est transcrit en ARN, et que la machine ribosomiale suit cette séquence codante pour assembler des polypeptides en chaînes parfois longues de plusieurs centaines d'acides aminés. Une fois achevé le polypeptide se replie sur lui-même et adopte une forme complexe, devenant une protéine plus ou moins compacte. L'ordre des acides aminés détermine la forme de la protéine, qui confère à la protéine ses propriétés phénotypiques et fonctionnelles. Par exemple certaines protéines pourront s'encastrer dans d'autres à la manière des blocs d'un jeu de construction. D'autres se lieront à des composés chimiques et changeront la vitesse de réaction des composés.

Mais un embryon est avant tout constitué de cellules. Dans *Topobiology,* Edelman examine comment la forme d'un organisme dépend de la position des cellules dans l'embryon. Une transaction cellulaire n'a lieu que lorsqu'une cellule se trouve entourée d'autres cellules, et à un endroit particulier. Plus précisément :

- Les cellules se divisent (et transmettent leur ADN aux cellules filles),

[1] *Journal of experimental medicine.*

- Les cellules migrent (par ex. se détachent en feuillets (épithéliums), s'enroulent pour former des tubes etc.),
- Les cellules meurent à des endroits précis,
- Les cellules adhèrent les unes aux autres,
- Les cellules se différencient (différenciation cellulaire) et expriment diverses combinaisons des gènes présents dans leur noyau. Elles le font lorsqu'elles reçoivent les signaux appropriés dans l'embryon en formation.

La condition nécessaire de la topobiologie est que les phénomènes mécaniques qui aboutissent à la réorganisation et à la spécialisation des cellules doivent être coordonnés avec l'expression séquentielle des gènes. Et donc selon Edelman la topobiologie permet de comprendre pourquoi le fait que les gènes spécifient la forme des protéines ne suffit pas ; en fait les véritables moteurs du développement , ce sont les cellules elles-mêmes, qui se déplacent et qui meurent de façon imprévisible. Bien que toutes les cellules d'une espèce se ressemblent en moyenne, les déplacements et la mort d'une cellule donnée à un endroit donné sont d'ordre statistique, et la position effective de la cellule ne peut donc pas être spécifiée d'avance par le code contenu dans un gène. En outre des molécules dites "morphorégulatrices" régissent l'adhérence et le mouvement des cellules. Ce sont des protéines spécifiées par un ensemble de gènes à des endroits spécifiques de l'embryon. Elles appartiennent à trois familles : les molécules d'adhérence cellulaire (CAM) (liaison directe des cellules entre elles), les molécules d'adhérence en substrat (SAM) (relient les cellules en leur fournissant une matrice sur laquelle se déplacer) et les molécules de jonction cellulaire (CJM) qui permettent de former des couches épithéliales. Il faut donc prendre en compte un mécanisme mécano-chimique.

En résumé les gènes régissent la production de molécules morphorégulatrices, qui à leur tour contrôlent les mouvements cellulaires et l'adhérence entre cellules. Les cellules sont ainsi placées à proximité les unes des autres, ce qui leur permet d'échanger de nouveaux signaux inductifs. Ces signaux modifient l'expression des gènes homéotiques qui vont ensuite modifier l'expression d'autres gènes. Pour Edelman les cellules sont clairement les acteurs clés de cette "cascade topobiologique".

Supposons qu'au cours de l'évolution une mutation retarde l'expression en quantités suffisantes et au moment habituel d'une molécule morphorégulatrice, jusqu'à ce que les cellules de la région embryonnaire concernée se soient plus divisées que de coutume. Il peut en résulter une structure plus grande, de forme différente. Si les nouveaux animaux se révèlent plus adaptés la sélection naturelle favorise alors la reproduction différentielle de ces animaux, et aboutit à une augmentation de la fréquence du gène mutant dans cette population. Ce mécanisme donne ainsi une vision particulièrement claire de l'évolution, dont on peut rappeler qu'elle est le résultat à la fois de la compétition entre individus et des modifications de l'environnement, qui agissent toutes deux sur les fluctuations internes des populations. Il existe toujours une variabilité au sein d'une population d'êtres vivants, et celle-ci donne lieu à des différences d'aptitude. La sélection naturelle induit alors la reproduction différentielle des individus dont les variations les dotent, ainsi que leur progéniture, d'avantages statistiques leur permettant de s'adapter aux modifications de l'environnement et de concurrencer les autres individus. Rappelons

également que c'est à partir des années 1940 qu'un néo-darwinisme est possible, alors qu'un groupe d'évolutionnistes et de généticiens réussit à concilier les découvertes initiales de Mendel sur l'hérédité et la théorie de l'évolution, qui faisait intervenir une notion erronée d'hérédité.

Vers la neurologie

Arrivés à ce stade, on voit encore mal le lien possible avec le cerveau et la neurologie. Il semble que la découverte que les molécules d'adhérence des cellules nerveuses (la "colle" du cerveau) sont les précurseurs du point de vue évolutif de l'ensemble du système immunitaire a joué un rôle important dans l'orientation d'Edelman vers la neurologie, une orientation contemporaine du Nobel en immunologie puisque dès 1972 Edelman participe au programme de recherche en neurosciences du MIT. Par la suite le développement de la théorie est étroitement lié "Neuroscience Institute" qui, lancé en 1981 dans le cadre du programme du MIT, a accueilli depuis plus de 900 scientifiques (en 1999 l'Institut accueille 32 chercheurs, intégralement financés pour une durée de 4 ans. Tous les champs des neurosciences modernes sont représentés).

Mais en réalité la transition est naturelle, puisque Edelman montre que les résultats observés en embryologie peuvent être directement transposés dans le cas des cellules nerveuses : dans le cerveau des couches de cellules nerveuses forment des voisinages, dans ce voisinage les cellules échangent des signaux à mesure qu'elles établissent des liens par l'intermédiaire des CAM et CJM. Elles projettent une profusion de prolongements appelés faisceaux qui en atteignant d'autres voisinages stimulent des cellules cibles. Ces cellules cibles libèrent à leur tour des signaux diffusibles qui se trouvent corrélés à ceux des prolongements entrants. Lorsque les signaux d'un prolongement entrant ne sont pas corrélés avec la cible, soit il passe sans s'arrêter soit il se rétracte, soit il meure. A mesure que la croissance et la sélection s'opèrent une carte neuronale ayant une fonction peut se former. Ce scénario est principalement topobiologique, c'est-à-dire dépendant de la position (pour qu'un événement survienne à un endroit d'autres événements doivent avoir eu lieu ailleurs en un autre endroit). Il est également dynamique, plastique, variable au niveau des cellules (les unités fondamentales pour Edelman). Même chez des jumeaux génétiquement identiques on ne trouve pas exactement la même structure de cellules nerveuses au même endroit au même moment.

On a donc là en quelque sorte un premier niveau de la sélection darwinienne : c'est la sélection topobiologique au sein d'une masse cellulaire contenant diverses variantes de structures cellulaires particulières, selon un processus qui non seulement aboutit à la formation d'une structure commune à toute l'espèce, mais aboutit également à une variabilité des connexions. Mais l'analyse du système immunitaire révèle un deuxième domaine général d'application de la sélection darwinienne, celui des "systèmes de reconnaissance" et dotés de la propriété de "dégénérescence".

Le système immunitaire peut être qualifié de système de "reconnaissance" car il est capable de distinguer au niveau moléculaire entre soi et non soi. Convenablement stimulé il peut faire la différence entre deux grandes molécules protéiques étrangères chacune composées de milliers d'atomes de carbone et ne se distinguant l'une de l'autre que par une orientation légèrement différente d'une seul des chaînes carbonées. Il possède une mémoire. Selon la théorie de l'instruction, désormais réfutée, les molécules étrangères transfèrent de l'information concernant leur forme

et leur structure au site de liaison des molécules d'anticorps : on postule donc dans cette théorie qu'il est nécessaire de transmettre de l'information à propos d'une structure tridimensionnelle afin d'instruire le système immunitaire quant à la façon de construire la molécule d'anticorps (créant la forme complémentaire adéquate). Mais c'est la théorie de la sélection clonale, initialement proposée par Macfarlane Burnet, qui est aujourd'hui retenue. Selon cette théorie l'organisme fabrique un immense répertoire de molécules d'anticorps ayant chacune un site de liaison de forme différente. Une molécule étrangère se lie aux cellules du répertoire qui portent des anticorps plus ou moins complémentaires de sa propre forme. Dès que l'emboîtement se réalise assez bien l'anticorps se divise de nombreuses fois. C'est une reproduction différentielle par sélection clonale. En effet la population de lymphocyte est modifiée par sélection, et à postériori (il n'y a pas de causes finales, pas de téléologie guidant le processus global).

Edelman a montré en analysant la structure des anticorps que leur diversité est engendrée somatiquement (au cours de la vie de l'organisme) dans les lymphocytes. Le processus fait appel à une sorte de brassage, au sein de chaque lymphocyte, du code génétique spécifiant les régions variables des anticorps susceptibles de se lier un jour à un antigène. Le système immunitaire apparaît ainsi comme un système sélectif somatique (par opposition à un système sélectif évolutif), c'est-à-dire un système sélectif qui agit à l'intérieur de l'organisme d'un individu au cours de sa vie, donc sur une échelle de temps et des niveaux morphologiques plus restreints que ceux des systèmes sélectifs "évolutifs" traditionnels. L'aspect darwinien du système immunitaire vu comme un système de reconnaissance est lié au raisonnement en termes de population, à l'existence d'un générateur de diversité (le "brasseur" d'ADN dans chaque lymphocyte), l'existence d'un moyen de perpétuer les modifications grâce à la division clonale (qui est une sorte d'hérédité) et enfin la possibilité d'amplifier différentiellement des événements sélectifs (reproduction différentielle des clones).

Pour Edelman, la neurobiologie est clairement une science de la reconnaissance, au même titre que l'immunologie : le cerveau et le système immunitaire sont des systèmes de reconnaissance :

- Ils réagissent aux nouveautés qui émergent de façon indépendante à l'extérieur du corps, par l'intermédiaire d'une réponse adaptative,
- Aucune connaissance concernant la forme à reconnaître n'est transmise au système de reconnaissance au moment où celui fabrique les unités de reconnaissance,
- Les unités de reconnaissance sont engendrées avant, et sélectionnées à postériori.

Dans ses écrits les plus récents, Edelman semble plus insister sur la propriété de dégénérescence : dans le cas du système immunitaire c'est la propriété qui permet la reconnaissance de plusieurs façons différentes une forme donnée, une reconnaissance différente chez chaque individu, et dotée de mémoire puisque les anticorps déjà activées dans le passé restent en nombre plus important dans l'organisme. Edelman fait de la dégénérescence une propriété commune des systèmes sélectifs, essentielle à leur fonctionnement (2000, p.106) : c'est la propriété de produire des informations de nombreuses différentes façons, pas toutes identiques structurellement. Par exemple dans le code génétique, du fait de la

troisième position dégénérée occupée dans les triplets codés, de nombreuses séquences différentes d'ADN peuvent coder pour la même protéine[2]. Dit autrement c'est la capacité de composants différents d'un point de vue structurel à produire des résultats similaires. La dégénérescence est une conséquence inévitable des mécanismes de sélection. Comme la sélection s'applique à de longues séries d'événements complexes il est peu probable qu'une fonction bien définie puisse être assignée clairement à un processus biologique. Mais ainsi la robustesse des réseaux biologiques est accrue ainsi que leur adaptabilité à des environnements imprévus.

A ce stade nous avons posé des repères essentiels du mode de pensée proposé par Edelman : sélection topobiologique des structures cellulaires, et propriété de dégénérescence des systèmes sélectifs en général, et en particulier des systèmes somatiques de reconnaissance. Ceci nous permet d'aborder l'exposé de la théorie de sélection des groupes neuronaux.

Théorie de sélection des groupes neuronaux

Il faut d'abord prendre en compte trois aspects essentiels de l'anatomie du cerveau. Tout d'abord la ségrégation anatomique : au sein de chaque aire fonctionnelle, différents groupes de neurones traitent de façon préférentielle les aspects spécifiques d'un stimulus (par ex. des groupes voisins de neurones traitent différentes orientations d'un stimulus visuel). Par ailleurs on observe une intégration anatomique : les neurones d'un même groupe sont reliés ensemble et répondent de façon simultanée lorsque le bon stimulus survient. Enfin il existe des projections, qui sont des voies reliant les aires les unes aux autres. Elles forment la base structurale de la réentrée. Elles forment un enchevêtrement et garantissent que toute perturbation dans une partie du maillage est rapidement ressentie partout ailleurs. On peut alors exposer les trois principes de base de la TSGN :

- Sélection au cours du développement : effets moléculaires de régulation dus aux CAM et SAM, à l'émission de facteurs de croissance, à la mort sélective de cellules. Constitution de réseaux anatomiques variés qui constituent le répertoire primaire. Le code génétique ne fournit pas de diagramme spécifique de câblage, mais plutôt un ensemble de contraintes sur le processus de sélection,
- Sélection à travers l'expérience : les comportements induisent le renforcement ou l'affaiblissement sélectifs de diverses populations de synapses, ce qui conduit à la formation de divers circuits, constituant un répertoire secondaire[3] (de groupes neuronaux),
- Signalisation réentrante : interaction des cartes neuronales grâce au processus de réentrée. Exemple : la vision. Ségrégation fonctionnelle de diverses cartes (couleur, mouvement, orientation…), mais pas de "carte en chef". Etablissement de liaisons entre les cartes par sélection en parallèle et mise en corrélation des différents groupes neuronaux. Les cartes cérébrales sont coordonnées dans l'espace et le temps par le biais de signaux continus passant par des connexions réciproques.

---

[2] Cf Edelman G. M., Gally J. A., *Degeneracy and complexity in biological systems*, PNAS, 2001, pour un descriptif de la dégénérescence à différents niveaux de l'organisation biologique.

[3] Les mécanismes de formation des répertoires primaires et secondaires s'entremêlent.

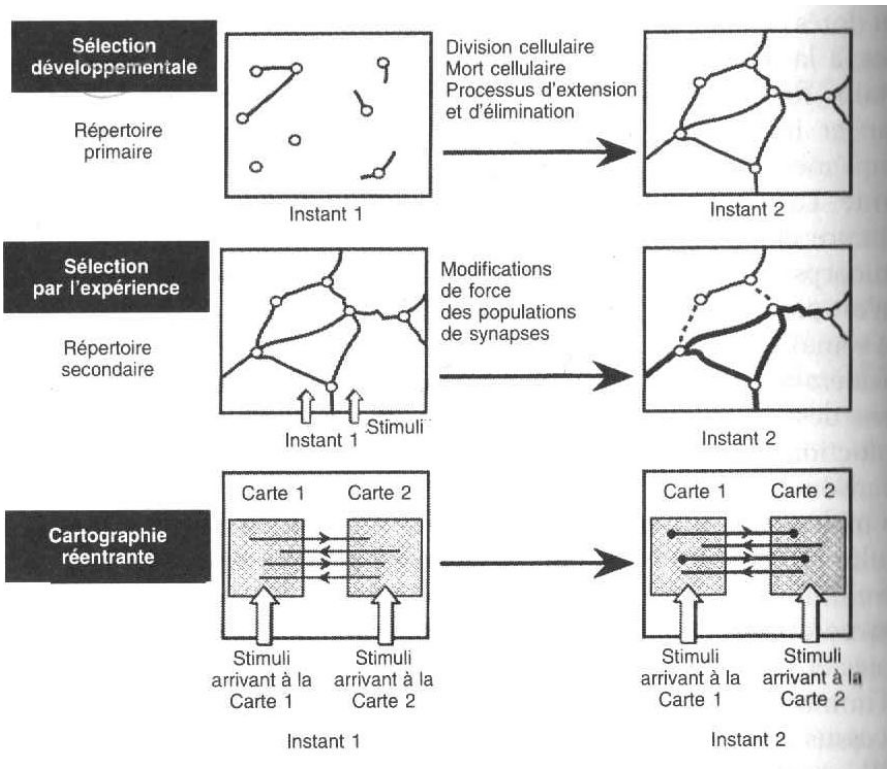


Diagramme des trois principaux pilliers de la TSGN (2000, p. 104)

On le voit le principe sélectif est essentiel dans la TSGN. En particulier dans un système sélectif l'ajustement s'effectue à posteriori, et en ce qui concerne le cerveau, on n'a plus le problème de l'homoncule des théories instructivistes, ce personnage dont on doit postuler l'existence, "au sommet de l'esprit", et qui agit comme interprète des signaux et des symboles (mais alors il faut un homoncule dans la tête de l'homoncule et ainsi de suite…). Toujours en rapport aux théories instructivistes on peut remarquer que la réentrée n'est pas un feedback car le feedback est l'indication d'une erreur et une commande de correction de l'erreur, ce qui n'a pas de sens dans la TSGN. Par ailleurs, sélection et variabilité au cours du développement, sélection synaptique, amplification différentielle[4] au sein des systèmes réentrants, apparaissent comme des aspects essentiels de la TSGN. Selon Crick, il existe peu de données expérimentales en faveur de l'existence des groupes neuronaux, ce que rejette Edelman, qui cite par exemple le comportement des neurones dans les colonnes d'orientation du cortex visuel primaire (cf. 1992, p. 147).

A chaque théorie sélectionniste correspond un système et une unité de sélection : cerveau/groupes neuronaux dans la TSGN, système immunitaire/lymphocyte dans la théorie de sélection clonale, espèce/animal dans la théorie de la sélection naturelle.

Catégorisation

[4] Cet aspect permet de répondre à la critique de Barlow, pour qui la formation des groupes neuronaux fait nécessairement appel à une dynamique malthusienne des populations. Or selon Edelman, il n'y a pas besoin d'une population en croissance : il suffit d'une reproduction différentielle (dans le cas de l'évolution), ou d'une amplification différentielle (dans le cas de la sélection des groupes neuronaux par modification de la force des liaisons synaptiques).

Pour comprendre la possibilité des capacités cognitives du cerveau, il faut comprendre le phénomène de catégorisation, et le concept sous-jacent de “valeur interne” proposé par Edelman. Il expose ainsi le “problème fondamental” (de la catégorisation):

“Comment se fait-il qu’un animal, qui au départ n’a été confronté qu’à un petit nombre d’“événements”, ou d’objets nouveaux (même dans de nombreux contextes différents) semblables ou identiques au petit en semble auquel il a été confronté initialement ? Comment se fait-il qu’un animal puisse reconnaître un objet sans l’aide d’un professeur ? Et comment se fait-il qu’il soit ensuite capable d’opérer une généralisation et de “construire des universaux” en l’absence de cet objet ou même en sa présence ?”(1992, p. 46)

Pour comprendre le processus de catégorisation, on peut imaginer que deux cartes de groupes neuronaux reçoivent des entrées indépendantes. Chaque carte réagit à des caractéristiques spécifiques (ségrégation fonctionnelle). Les deux cartes sont reliées par de nombreuses fibres réentrantes, et cartographient les cartes l’une sur l’autre. Si des groupes d’une carte sont connectées de façon réentrante par des groupes de l’autre carte les connexions sont renforcées, et les réponses des deux cartes sont liées par un “couple de classification”. Les modifications synaptiques font également que les réponses actuelles sont liées aux réponses antérieures. De plus les sorties d’une multitude de cartes interconnectées de façon réentrante au comportement sensori-moteur de l’animal sont couplées par une “cartographie globale”.

Plus précisément, selon la TSGN les catégorisations s’opèrent toujours par rapport à des critères de valeurs internes, qui ne déterminent pas des catégorisations spécifiques mais imposent des contraintes aux domaines dans lesquelles elles se produisent. Par exemple chez les animaux d’une espèce donnée, les bases de systèmes de valeurs ont déjà été établies par sélection au cours de l’évolution. Elles se manifestent dans des régions du cerveau qui participent à la régulation des fonctions corporelles : rythme cardiaque, respiration, comportement sexuel et alimentaire, fonctions endocrines, fonctions végétatives.[5] Dans (2000, p. 108) la valeur est définie comme “*les aspects phénotypiques d’un organisme qui ont été sélectionnés pendant l’évolution et qui déterminent des événements sélectifs (tels que les changements synaptiques survenant pendant le développement du cerveau et ses expériences).*” En particulier la valeur n’est pas équivalente à la catégorie : c’est une précondition de l’apparition d’une réponse perceptive ou comportementale.

Le concept de valeur comporte deux limites. Premièrement, il se peut qu’un ensemble de valeurs à base morphologique, dépendant du phénotype (par ex. des pouces opposés) ne soit pas spécifique pour orienter le comportement neuronal (par ex. la catégorisation perceptive)[6]. Deuxièmement des paramètres de valeur définies et fixés peuvent être trop rigides pour orienter un comportement riche lorsque des exigences imprévues surgissent dans l’environnement. En outre la question de savoir comment est fixé de façon héréditaire le résultat de la sélection

[5] Par exemple dans l’automate Darwin III des valeurs opèrent pour le système visuel : la présence de lumière et la stimulation au centre du champ visuel sont “préférées”.

[6] Limite dépassée par la nature : cf. par ex. les noyaux cellulaires noradrénergiques, sérotoninergique, cholinergique, dopaminergique, histaminergique.

développementale de la TSGN amène à souligner un point essentiel concernant la valeur : la valeur est le signe de systèmes sélectifs emboîtés, elle est le résultat de la sélection naturelle qui produit des altérations du phénotype servant de contraintes à la sélection somatique survenant dans le système nerveux d'un individu.

On est alors amené à considérer les fonctions cérébrales supérieures, qui sont formées de la triade catégorisation perceptive, mémoire, apprentissage et, pour Edelman, constituent des aspects sont indissociables. La mémoire, de façon générale, est la capacité de répéter une performance. Sur les bases de la TSGN il s'agit d'un renforcement spécifique d'une capacité de catégorisation préalablement établie[7]. La modification des forces synaptiques dans une cartographie globale constitue la base de la mémoire. Les catégories perceptives ne sont pas immuables, donc la mémoire résulte d'un processus de continuelle recatégorisation. Elle constitue une propriété de l'ensemble du système. La capacité de former des concepts est la capacité d'indentification des choses, des actes, et de régler son comportement à partir de cette identification[8]. C'est une connaissance relationnelle, c'est-à-dire une capacité à lier une catégorisation perceptive à une autre, apparemment sans rapport avec la première, même en l'absence des stimulus qui ont déclenché cette catégorisation. Les relations ainsi captées permettent des réponses à des propriéts comme "objet", "haut/bas", "dedans", etc. Selon cette définition, les concepts ne sont pas arbitraires ou conventionnels, ne dépendent pas d'une présentation séquentielle, ne requirent pas le rattachement à une communauté linguistique. La TSGN suggère ainsi que, en formant des concepts le cerveau construit des cartes de ses propres activités.

La conscience

On peut dire que ce stade on dépasse la "simple" TSGN et qu'on commence à aborder le darwinisme neuronal au sens large : sans aucun doute on aborde des aspects plus spéculatifs, moins confirmés, moins clairs. Mais il reste un échelon à gravir, celui de la conscience, et on propose de retracer quelques aspects de la théorie qui y sont relatifs. Dans un premier temps, l'auteur distingue la conscience primaire, et la conscience d'ordre supérieur. La conscience primaire est l'état qui permet de se rendre compte de la présence des choses dans le monde, d'avoir des images mentales dans le présent. Mais elle ne s'accompagne pas d'un sens de la personne, avec son passé, et son présent. Les quatre bases de la conscience primaire sont la catégorisation perceptive (l'aptitude à découper le monde en catégories utiles, un processus fondamental du système nerveux des vertébrés, avec le contrôle du mouvement), le développement des concepts (capacité à combiner différentes catégories perceptives), la mémoire (capacité à répéter ou supprimer un acte mental ou physique), et le réglage des contraintes de valeur.

Edelman nous fournit un résumé de ce qui constitue la conscience primaire (1992, p. 185) : *"Un processus d'"auto-catégorisation conceptuelle" se déroule dans le cerveau. Le cerveau construit des auto-catégories en ajustant les catégories perceptives passées aux signaux provenant des systèmes de valeurs, processus qui est à la charge de systèmes corticaux capables d'assurer des fonctions conceptuelles. Ensuite, ce système de valeurs-catégories interagit, via des*

---

[7] A l'opposé de la mémoire "réplicative" informatique.

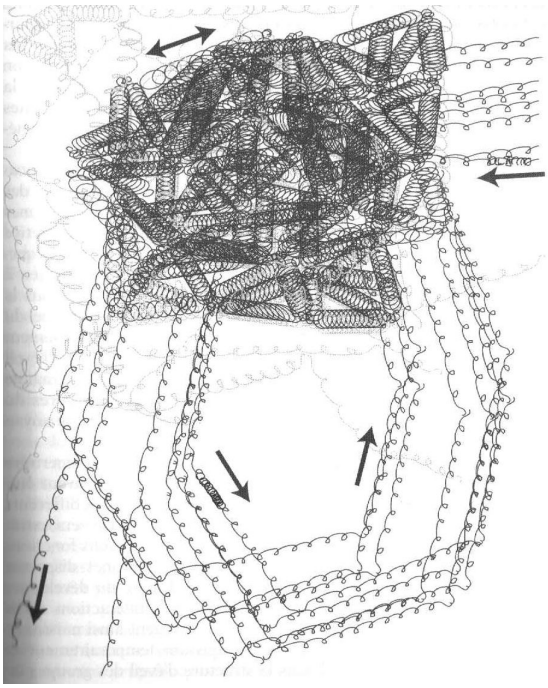
[8] Capacité pré-langagière, sans notion de vérité.

connexions réentrantes, avec les aires cérébrales chargées de la catégorisation perceptive en cours des événements et des signaux provenant du monde extérieur. L'expérience perceptive (phénoménale) naît des corrélations établies par une mémoire conceptuelle sur un ensemble de catégorisations perceptives en cours. Autrement dit, la conscience primaire est une sorte de « présent remémoré ».”

La conscience d'ordre supérieur fait appel à la reconnaissance par un sujet de ses propres actes et affects. Elle incarne un modèle personnel, un modèle du passé, du futur et du présent (nous sommes conscients d'être conscients). Ainsi, la scène mentale ne dépend pas seulement de la catégorisation perceptive des stimuli actuels mais surtout de leur interaction avec des souvenirs catégoriels, c'est-à-dire avec le passé (la scène mentale intégrée constitue un souvenir du présent. D'après la TSGN étendue, la mémoire est l'élément clé de la conscience, qui est intimement liée à la continuité et à différentes échelles de temps. La catégorisation perceptive comporte un élément temporel très net, et l'établissement d'une mémoire fondée sur des concepts fait intervenir un élément temporel encore plus étendu. Et dans la conscience d'ordre supérieur la notion du temps passé est conceptuelle et liée à des agencements antérieurs de catégories par rapport au présent immédiat. Contrairement à la conscience primaire, la conscience d'ordre supérieur ne se fonde pas sur l'expérience en cours mais sur la capacité de modéliser le passé et le futur. Quelle que soit l'échelle de temps la notion de temps est d'abord et surtout un événement conscient.

Dans les travaux les plus récents, Edelman et Tononi sont amenés à préciser encore leurs hypothèses relatives à la conscience. Dans le chapitre 12 de (Edelman 2000) les auteurs passent en revue des observations qui indiquent que seul un sous-ensemble de groupes de neurones, très dispersés, contribue directement à l'expérience consciente (par exemple nous sommes inconscients des changements qui affectent une scène visuelle si l'essence de cette scène n'est pas touchée). Ils font alors l'hypothèse que pour qu'il y ait expérience consciente il faut qu'il y ait un regroupement fonctionnel, le “noyau dynamique”, caractérisé par des interactions mutuelles fortes sur une période de temps de quelques centaines de millisecondes, fortement différencié, c'est-à-dire avec une grande complexité (telle que définie par les auteurs). Ainsi malgré la continuité anatomique des connexions du cortex, des interactions non linéaires entre groupes de neurones pourraient augmenter de façon nette des interactions entre sous-ensembles.

Le “noyau dynamique” est un processus, et il a une extension dans l'espace. Il n'est pas localisé et sa répartition change. Par définition il est unifié et hautement intégré, unifié parce qu'une perturbation d'une partie affecte l'ensemble. Chaque scène consciente est vécue d'un point de vue donné, une tierce personne ne peut la partager entièrement : caractère privé. Les changements rapides et importants hors du noyau ne l'affectent pas forcément aussi vite et dans les mêmes proportions (il y a une frontière fonctionnelle). Comme le noyau est intégré, il n'y a pas concurrence entre états globaux, ce qui assure la cohérence des états de conscience. Du fait de la haute complexité du noyau dynamique, les changements d'un sous-ensemble du noyau peuvent faire une grande différence pour les états du reste du noyau : c'est là l'aspect différencié et informationnel.



Métaphore de la dynamique du noyau

(Cf (Edelman 2000, p. 207) : le nœud de ressorts connectés et sous tension correspond au noyau ; toute perturbation se diffuse rapidement à tout le noyau (double flèche). Les perturbations dans des routines parallèles et isolées du point de vue fonctionnel restent locales et se propagent uniquement dans une direction).

Ainsi l'hypothèse du noyau dynamique permet de rendre compte de certains aspects essentiels de la conscience. D'une part, comme l'a remarqué William James, une référence constante d'Edelman, l'esprit est un processus, pas une substance. En effet, James, un des fondateurs de la psychologie physiologique moderne et un des principaux représentants de la philosophie pragmatiste, a marqué notre conception moderne, en soulignant que la conscience est un processus, et pas une substance, qu'elle est personnelle, et qu'elle reflète une intentionnalité[9]). D'autre part, dans (Edelman 2000) l'auteur expose de façon encore plus précise les aspects fondamentaux de l'expérience consciente (p. 38) : le caractère privé, l'unité et l'informativité. En ce qui concerne l'unité on peut par ex penser à l'impossibilité d'avoir de conscience de 4 chiffres à la fois. Et ce qui rend informatif un état de conscience, ce n'est pas le nombre de paquets d'informations qu'il semble contenir, mais c'est que sa survenue fait une différence entre des milliards d'états de choses différents : l'aptitude à faire des différences au sein d'un vaste répertoire de possibilités représente l'information, au sens de réduction de l'incertitude (ex : faire apparaître un chiffre entre 1 et 1 milliard et demander au sujet de le prononcer).

Une épistémologie biologiquement fondée

L'ensemble des conceptions exposées jusqu'ici permettent à Edelman de proposer une "épistémologie biologiquement fondée", reposant sur trois présupposés méthodologiques, qu'il exprime ainsi :

[9] Le philosophe allemand Brentano a ainsi nommé la capacité de faire référence à d'autres êtres ou à des objets.

- Hypothèse physique : la description donnée par la physique est adéquate, mais pas suffisante.[10]
- Hypothèse évolutionniste : la conscience est une propriété phénotypique apparue à un moment de l'évolution des espèces. Elle a conféré un avantage adaptatif ou permis l'apparition d'autres traits qui amélioraient l'adaptation. (en particulier la conscience est efficace, ce n'est pas un épiphénomène).
- Hypothèse des sensations (reprise comme hypothèse des qualia[11]) : les aspects qualitatifs et subjectifs de la conscience étant privés, ils ne peuvent être communiqués directement par le biais d'une théorie scientifique, laquelle est de nature publique et intersubjective. Une théorie scientifique correcte de la conscience n'a pas à agir comme substitut de l'expérience consciente.

En outre, Edelman exprime clairement ce qui d'après lui doit être considéré comme second et dérivé d'un point de vue historique, pragmatique et ontologique : l'être vient avant la description (aucune expérience ne peut tenir lieu d'expérience subjective individuelle des qualia conscientes), le faire précède le comprendre (par ex. un animal peut résoudre un problème qu'il ne peut comprendre logiquement), et enfin le sélectionnisme précède la logique (les principes sélectionnistes s'appliquent au cerveau et les principes logiques sont appris plus tard par les individus dotés de cerveaux). Ces positions permettent de rejeter le dualisme[12] cartésien et sa *Res Cogitans*, le panpsychisme et ses particules conscientes, l'épiphénoménalisme (car la conscience est efficace du point de vue évolutif), l'idéalisme (car le monde existe indépendamment de l'esprit), le représentationalisme (puisque le cerveau est un système sélectif, et non pas une machine de Turing), l'empirisme (car les données sensorielles ne sont pas la base de l'esprit), et enfin l'essentialisme, car le monde n'est pas composé de catégories classiques. En particulier il considère que la théorie darwinienne a asséné un coup mortel à l'essentialisme et au platonisme (p. 245) et affirme que :

"La phénoménologie non scientifique[13] et les exercices grammaticaux[14], quels que soient leur valeur, imposent un ensemble trop étroit de limites à l'aventure philosophique. La philosophie a besoin d'un nouveau souffle." (1992, p. 253)

Le "biologisme" d'Edelman (ou "épistémologie[15] à base biologique" (Edelman 2000, p.256)) apparaît comme donc comme un réalisme, et ce qu'il appelle un "matérialisme sophistiqué". Le tire "*Bright Air, Brilliant Fire*" fait ainsi référence à

---

[10] En particulier, la théorie des champs quantiques pourrait désormais fournir une description d'ensemble des propriétés de la matière et de l'énergie à toutes les échelles mais pas théorie de l'intentionnalité ni de théorie des noms pour les objets macroscopiques.

[11] (Edelman 2000, p.30)

[12] De ce fait, rejette également le behaviorisme qu'il juge comme un dualisme affaibli puisque les behavioristes étudient les comportements sans tenir compte de l'intentionnalité (pour Edelman, Freud aurait incarné ce dualisme à la fin de sa vie).

[13] "Philosophie qui depuis Husserl s'est intéressé à des considérations délibérément non scientifiques sur la conscience". (1992, p. 244)

[14] Référence à une philosophie qui depuis Wittgenstein, selon Edelman, "a été consacrée à mettre de l'ordre dans la logique et le langage." (1992, p. 244)

[15] Edelman défend une épistémologie fondée sur la biologie, car l'étude de la conscience en tant qu'objet scientifique permet selon-lui d'éclairer le problème auquel se trouve confronté l'observateur scientifique.

Empédocle, philosophe matérialiste du 6ème siècle avant JC qui a suggéré que la perception peut être comprise en termes d'entités matérielles. L'ouvrage, comporte d'ailleurs en ouverture une citation d'Empédocle : "*C'est par la terre (qui est en nous) que nous connaissons la terre, par l'eau que nous connaissons l'eau, par l'éther, l'éther divin, par le feu, le feu destructeur*". Il n'existe donc pas de pensée hors du corps. Comme il se doit, Edelman rejette la téléologie[16], mais admet que l'évolution peut sélectionner des animaux de telle sorte qu'ils aient des objectifs généraux, des buts et des valeurs et incarnent donc des systèmes téléonomiques[17]. Il s'accorde sur ce point avec Mayr, pour qui la téléonomie est une "*une prédiction du passé*". Cela signifie que l'expérience passée de la sélection règle l'ensemble des points fixes des systèmes de valeurs (ex : soif, faim, réactions sexuelles) de façon à améliorer les chances de survie. Il n'y a pas d'autre juge dans la nature décidant des catégories que la sélection naturelle.

La vision darwinienne est centrale dans cette approche de la conscience. L'approche de la conscience par pure introspection n'est pas possible, et c'est avec Darwin qu'une approche nouvelle est possible : depuis Darwin on sait que l'esprit résulte d'une évolution, il n'a pas toujours existé, est apparu à un moment particulier, à l'issue d'une série d'étapes graduelles, de sorte que les fonctions qui améliorent l'adaptation au milieu ambiant soit sélectionnée. Edelman est explicite :

"Depuis Darwin, chaque fois qu'ils sont confrontés à des formes particulières d'organisation biologique, les biologistes se demandent presque automatiquement comment l'évolution a pu leur donner naissance. Le cerveau et l'esprit ne font pas exception à la règle." (1992, p. 15)

"Les données anthropologiques attestant l'origine dans l'évolution de la conscience chez les êtres humains donnent corps à l'idée que, parmi toutes les grandes théories scientifiques, celle de Darwin est la plus profonde du point de vue idéologique". (2000, p. 101)

Et selon Edelman il appartient aux neurosciences d'achever le programme de Darwin, qui néanmoins, contrairement à ce qu'affirme Edelman, ne semblait pas préoccupé principalement par la question de la conscience, des facultés cognitives, et de l'apparition des facultés du cerveau au cours de l'évolution. Cependant, il était clair pour Darwin que l'évolution affectait nécessairement les comportements et vice versa (cf. *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle* et *L'expression des émotions chez l'homme et les animaux)*, ce qui n'était pas le cas de Alfred Wallace, co-découvreur de la théorie de la sélection naturelle, qui écrivit une série de lettres à Darwin pour dénoncer ce point de vue qu'il jugeait hérétique. Wallace, qui était spiritualiste, ne voyait pas pourquoi les sauvages avec un cerveau de même taille ne faisaient pas de mathématiques). Seuls deux des contemporains de Darwin, Georges Romanes et C. Lloyd Morgan, défendirent l'idée d'un lien entre évolution et comportement. C.W. Mills et J.M. Baldwin ont également vu l'importance du

---

[16] Doctrine des causes finales, des buts ultimes.

[17] On peut noter à ce sujet que Kant, qui refonde les traditions métaphysiques à partir du rationalisme scientifique, comprend le statut singulier de ce qui relève de l'organisation des formes (en biologie) et conçoit pour l'élucider "la Critique de la Faculté de Juger" dont la seconde partie, la "Critique de la faculté de juger téléologique" est consacrée à l'organisation biologique. Il y développe l'idée que l'organisation n'est pas en tant que telle un phénomène pleinement objectif, mais qu'elle est pourtant nécessaire, sinon à l'explication, du moins à la compréhension objective des phénomènes biologiques.

développement mais leurs idées sont restées marginales. Selon Edelman, ce n'est qu'avec les travaux de Piaget sur le développement des comportements cognitifs de l'enfant que les bases modernes d'étude ont été jetées. De fait, de nombreuses théories de l'esprit ne pouvaient résister à l'analyse darwinienne, et biologique. Par exemple Descartes "*aurait dû s'intéresser de plus près à la question de savoir s'il était vraisemblable qu'un bébé en vienne à conclure « Je pense donc je suis »"* (1992, p. 55). De même les réponses des empiristes britanniques ne pouvaient être plus satisfaisantes : selon Locke, l'esprit serait une ardoise vide (tabula rasa), ce qui ne résiste pas à la prise en compte de données sur le développement et l'évolution qui permettent de penser que l'ensemble des comportements se trouve sous contrôle génétique. De même le monisme idéaliste de Berkeley (les connaissances ne sont acquises qu'au travers des sens, donc le monde entier ne relève que de l'esprit) est étrange, car comment pourrions-nous créer un environnement qui, ensuite serait capable de nous soumettre (mentalement…) à la sélection naturelle ? Par contre Edelman considère que l'existence de catégories *à priori* chez Kant semble mieux s'accorder avec les données sur les comportements éthologiquement déterminés et les propriétés neurophysiologiques des cellules cérébrales.

Bien qu'ayant décidé de ne pas développer les positions de l'auteur en termes relatives aux capacités langagières, symboliques et mathématiques de l'être humain, on voudrait ici souligner qu'en matière de philosophie des mathématiques Edelman semble loin d'aller aussi loin que le "darwinisme mental" promu par Changeux, dont l'antiplatonisme cognitif éliminativiste exprimé dans un débat face à Alain Connes pourrait être résumé ainsi :

- Les objets mathématiques sont des "êtres de raison" (p.28), des objets mentaux dont la réalité est purement cérébrale. Ils sont "codés dans le cerveau comme des formes" (p.171) et sont donc "identifiables à des états physiques" (p.30). Certes leurs contenus sont réflexivement analysables, mais leur réalité est purement matérielle.
- Le fonctionnalisme n'est pas tenable biologiquement car le cerveau est une machine biologique issue de l'évolution et possédant une embryogénèse.
- Le matérialisme neuronal ne conduit pas forcément au solipsisme. Les représentations mathématiques sont publiques, communicables, historiques et culturelles (p.35). Elles sont sélectionnées par un processus évolutif contingent. Elles sont donc elles-mêmes contingentes. Il ne peut pas y avoir, pour des raisons de principe, d'ontologie mathématique. L'existence, la réalité, la cohérence, la vérité, la nécessité des mathématiques "résultent à postériori de l'évolution" (p.59).
- L'épistémologie des mathématiques doit donc désormais reposer sur un "darwinisme mental" (p.116). Tout "scientifique averti, honnête avec lui-même" (p.46) doit adopter un matérialisme radical et dénoncer tout platonisme comme une croyance religieuse, comme une croyance irrationnelle devant être éliminée par l'"ascèse intellectuelle du matérialisme" (p.45).

Le sélectionnisme revisité : le principe de mémoire

On l'a vu, le darwinisme un pilier essentiel de la théorie développée par Edelman, depuis les bases topobiologiques, et jusqu'à l'explication de la conscience. Dans ses travaux les plus récents, marqués par la collaboration avec Tononi, l'accent est cependant plutôt mis sur le "principe de mémoire", qu'on peut voir comme une

reformulation sous un angle particulier du sélectionnisme darwinien : *"Si la symétrie est un principe majeur de lien dans l'univers physique, dans les systèmes sélectifs, la mémoire, qui va du code génétique à la conscience, est un principe biologique majeur de lien." (Edelman 2000, p.250)* Parallèle au principe de symétrie en physique, et visant peut-être un même rôle unificateur et heuristique, le principe de mémoire énonce qu'en biologie des structures (l'ADN dans le cas de l'hérédité, les lymphocytes dans le cas du système immunitaire, les neurones dans le cas de la mémoire réflexe (neurale), ou bien le cerveau dans le cas de la mémoire catégorielle) apparaissent qui permettent d'établir des corrélations significatives entre des configurations dynamiques actuelles (en cours) et celles imposées par des configurations passées. Tous les systèmes de mémoire (hérédité, réponses immunitaires, apprentissage réflexe, apprentissage consécutif à la catégorisation perceptive, diverses formes de conscience) ont en commun d'être évolutifs et sélectifs. C'est pour Edelman une propriété essentielle des systèmes biologiques adaptatifs. Evidemment cette mémoire est non représentationnelle. C'est l'aptitude d'un système dynamique façonné par la sélection.[18]

Les systèmes adaptatifs ont en commun leur relative stabilité de structure au cours des processus sélectifs de cartographie. Edelman précise son usage du mot "stabilité" dans le cadre de la mémoire. Des molécules organiques comme le carbone, l'azote, l'oxygène existent dans l'espace, mais aussi stables soient-elles il leur manque un principe héréditaire. Ainsi un cristal grandit en additionnant des atomes selon des règles de symétrie fixe, mais il ne s'agit là que de réplication. La différence avec la croissance des systèmes réplicatifs est qu'ils contiennent une structure apériodique qui subit une sorte de cartographie. Une réaction chimique recopie fidèlement cette structure, ce qui aboutit à des structures filles. Mais il peut apparaître des structures mutantes, qui seront également recopiées. Il en résulte une population contenant des variantes. Le principe d'hérédité, absent chez les formes non vivantes, permet à la proportion des formes favorisées d'augmenter dans la population au cours du temps. Si l'introduction de variations se révèle favorable, c'est la capacité de conserver en grande partie l'ordre ou topographie de la structure apériodique parente qui permet à ces systèmes de se perpétuer. Edelman se révèle donc un partisan de l'"erreur" : *"Dans une certaine mesure, on peut même dire qu'il faut qu'elle (la mémoire) contienne des erreurs (des variations d'entropie), ou mutants, pour que le système soit sélectif (…), pour qu'il soit capable de réagir de façon adaptative à des événements imprévus survenant dans l'environnement." (p. 319)*

Chaque type de mémoire reflète une propriété systémique d'un système de sélection somatique. Une mémoire de ce type permet à la perception d'altérer le souvenir, et au souvenir d'altérer la perception. Elle n'a pas de limite de capacité, car elle engendre des "informations" par construction. Chaque acte de perception des organismes supérieurs devient à un certain point un acte de création et chaque acte de mémoire un acte d'imagination. La mémoire biologique est créative et pas réplicative. Il y a autant de systèmes mémoriels que de systèmes capables d'autocorrélation avec leurs états précédents. C'est sa morphologie qui sous-tend les propriétés spécifiques de n'importe quel système mémoriel. La mémoire est une

[18] Cf la métaphore montagnarde dans (Edelman 2000, p.122)

propriété qui permet de lier dans le temps les caractéristiques sélectionnées qui ont une valeur adaptative.

Conclusion

Difficile de conclure, tant est vaste le champ des questions ouvertes par la théorie d'Edelman. On ne peut qu'être impressionné par la diversité des disciplines convoquées, la rigueur de l'exposé, et sa clarté. L'argument topobiologique paraît essentiel dans la compréhension du fait que le code génétique n'est sans soute pas le code d'un programme au sens informatique. La puissance explicative du sélectionnisme darwinien est pleinement exploitée. Mais de toute évidence peu de réponses sont apportées quant à sa possibilité et son explicitation physico-mathématique. Avec le principe de mémoire la notion de stabilité structurelle est convoquée, ce qui semble essentiel pour une expression plus mathématique des processus de morphogénèse. A l'énoncé de ces termes on ne peut que penser à René Thom, et son aversion pour na notion d'"ordre par le bruit" que semble défendre Edelman, mais l'exposé de la TSGN en termes morphodynamiques reste à faire.

La physique du XXe siècle, parfois aveuglée par ses succès, a parfois eu l'ambition d'absorber le biologique, et la découverte du code génétique a dans un premier temps renforcé cette tendance. Mais les biologistes réussissent aujourd'hui à révéler l'extraordinaire spécificité du vivant, et la démonstration d'Edelman dans ce sens est particulièrement convaincante. Ses travaux ouvrent de nombreuses voies, posent de nombreuses questions. L'apparente simplicité de la théorie de sélection des groupes neuronaux pourrait être le signe d'une réelle avancée dans la compréhension du cerveau.

Bibilographie

- Edelman G.M., Reeke G.N. (1982) - "Selective networks capable of representative transformations, limited generalizations and associative memory", Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 79 (1982), pp. 2091-95. Un article traitant du modèle Darwin II.
- Edelman G.M. (1987) - Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection, Basic Books, New York. Ce livre résume presque dix ans de recherches sur la TSGN - c'est le premier volume d'une trilogie.
- Edelman G.M. (1988) - Topobiology, Basic Books, New York. Ce deuxième tome de la trilogie étudie les problèmes du développement biologique du cerveau (puis épigenétiques).
- Edelman G.M. (1989) - The Remembered Present: A Biological Theory of Consciousness, Basic Books, New York.(6). Le troisième tome de la trilogie aborde à travers la TSGN et les considérations structurelles l'étude des fonctions supérieures du cerveau, et en particulier le problème jugé essentiel de la conscience (d'abord primaire, puis supérieure). Il fournit un excellent panorama de la théorie, à compléter par des articles pour les détails et les arguments techniques.
- Reeke G.N., Finkel L.H., Sporns O., Edelman G.M. - "Synthetic neural modeling: A multilevel approach to the analysis of brain complexity", in Edelman et al. (1990), pp. 607-707. Long article de synthèse, qui fournit les principes du « synthetic neural modeling » et décrit tous les modèles réalisés

jusqu'en 1990 : RCI, Darwin I, II, III, plus un modèle de formation des groupes neuronaux. Bibliographie détaillée, antérieure à 1990.

- Edelman G.M. (1992) - Biologie de la conscience, Odile Jacob, Paris (traduction française de Bright Air, Brilliant Fire : on the Matter of Mind, Allen Lane, The Penguin Press, Londres, 1992).
- Edelman G.M., Reeke G.N., Gall W.E., Tononi G., Williams D., Sporns O. (1992) - "Synthetic neural modelling applied to a real-world artifact", Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 89, pp. 7267-7271. Traite brièvement de Darwin IV, le modèle le plus récent.
- Edelman G. M., Tononi G. – Comment la matière devient conscience, Odile Jacob (2000), Paris (traduction française de *A Universe of Consciousness. How matter becomes imagination*, Basic Books, 2000)
- Changeux J. P., Connes A., 1989, *Matière à pensée*, Odile Jacob