

SYNTHESE

L'animal et la gestion du temps*

par

Helga LEJEUNE**

SUMMARY : Animal subjects and timing performance.

This paper is an introduction to the experimental research on timing performance in animal subjects, conducted with operant methods. As such, it does not present the detailed state of the art and often refers to classical data, without neglecting contemporary research. A brief introduction delineates temporal regulations of behavior with regard to chronobiology. It is followed by the description of FI, DRL and duration discrimination schedules. The next paragraphs concern inter-species comparisons, with an emphasis on the role of species-specific factors, the anagenetical perspective in comparative psychology and the quest for "pure timing" with the peak procedure which bears data congruent with Gibbon's scalar timing model. The last part of the paper successively discusses several hypotheses concerning the mechanisms of the hypothetical "internal clock", the relationship between acquired temporal regulations and chronobiology, and finally developmental factors in response timing. The conclusion pleads for the development of a comparative psychology of timing behavior, to challenge and test models mostly built on the behavior of the albino rat.

* Manuscrit reçu le 18 juillet 1989.

D'après un exposé présenté par l'auteur le 10 octobre 1988 au séminaire de psychologie animale (Professeur RUWET) des licences en zoologie et en psychologie.

** Chercheur Qualifié du Fonds national belge de la Recherche Scientifique (F.N.R.S.). Laboratoire de Psychologie Expérimentale de l'Université de Liège (Professeur M. RICHELLE).

Les demandes de tirés-à-part doivent être adressées à l'auteur, Laboratoire de Psychologie Expérimentale, 5, boulevard du Rectorat, B 22, Sart Tilman, B-4000 Liège (Belgique).

L'auteur remercie M.L. WILLEMS pour la lecture du manuscrit et les critiques constructives qui ont contribué à sa mise au point.

INTRODUCTION

Le comportement des animaux dans leur milieu naturel est soumis aux fluctuations cycliques de l'alternance du jour et de la nuit. L'adaptation des organismes à cette alternance les a dotés de mécanismes donneurs de temps, c'est-à-dire d'oscillateurs dont la période est approximativement égale à celle du cycle lumière-obscurité. Ces mécanismes ou horloges biologiques ont des propriétés particulières qui ne seront pas détaillées ici. Elles exercent une fonction capitale pour la survie des espèces en préparant les organismes aux changements prévisibles du milieu. Les rythmes biologiques sont la manifestation comportementale du mécanisme oscillant de l'horloge biologique sous-jacente. Ils peuvent être influencés par des facteurs de l'environnement tels que la luminosité, la photopériode, la température ambiante etc., mais ils ne dépendent pas de la périodicité des stimulations externes. En effet, il est bien connu que les rythmes biologiques persistent chez des organismes placés en conditions constantes, à l'abri des fluctuations périodiques de luminosité ou de température. De plus, les mécanismes qui sous-tendent les rythmes biologiques sont innés, ne dépendent pas d'un apprentissage, même si leur mise en place est progressive et requiert un certain niveau de maturation.

Les adaptations au temps dont il sera question ici sont d'une autre nature. Elles ne sont pas (ou ne semblent pas être) sous-tendues par des horloges biologiques innées et ne se transmettent pas d'une génération à la suivante. Elles ne sont pas l'expression d'un processus oscillant sous-jacent mais d'un mécanisme de type chronométrique, avec possibilité d'arrêt et de remise à zéro. Elles sont acquises par apprentissage et disparaissent (s'éteignent) si les conditions expérimentales qui ont permis leur apparition sont supprimées. Elles concernent pour la plupart des durées très courtes, de l'ordre de quelques secondes à quelques minutes. Leur généralité dans le règne animal n'a pas encore été démontrée, alors que le comportement de tous les organismes terrestres est contrôlé par les horloges biologiques circadiennes (c'est-à-dire dont la période est égale ou proche de 24 heures). Ces adaptations au temps peuvent être subdivisées en deux catégories : les régulations temporelles acquises et la discrimination temporelle. La première catégorie désigne la modulation du comportement acquis en fonction de paramètres temporels "arbitraires" imposés par l'expérimentateur. La seconde concerne l'estimation de la durée de stimulus externes.

L'ETUDE DE LA REGULATION ET DE LA DISCRIMINATION TEMPORELLE CHEZ L'ANIMAL

A) LES PRECURSEURS

L'étude de l'adaptation des animaux aux durées arbitraires est récente. Elle remonte à une cinquantaine d'années. Elle a été rendue possible grâce au développement de procédures expérimentales particulières, les méthodes du conditionnement opérant. Avant de les décrire, il est intéressant de noter que la psychologie du temps a d'abord été explorée chez le sujet humain. Dès le milieu du dix-neuvième siècle, l'étude du temps, jusque là réservée aux spéculations des philosophes, s'est déplacée au laboratoire. L'analyse empirique de la perception et de l'estimation du temps a été rendue possible par

la mise au point des méthodes psychophysiques. Les chercheurs se sont intéressés à la limite inférieure de la durée perçue (le seuil absolu de durée), à la plus petite différence de durée perceptible par rapport à une durée étalon (le seuil différentiel de durée), à la généralité de la loi de WEBER (loi de la sensibilité selon laquelle le seuil différentiel exprimé en valeur relative est une constante), au degré de précision que peut atteindre le sujet humain et enfin à l'incidence des dimensions physiques de la stimulation et des états psychologiques du sujet. Les chercheurs se sont aussi intéressés aux échelles subjectives de durée, en relation avec la loi découverte par FECHNER, selon laquelle la sensation varie comme le logarithme de la stimulation.

Les méthodes classiques de la psychophysique sont au nombre de quatre : l'estimation, la comparaison, la production et la reproduction de durées. Les deux premières avaient recours à l'introspection ou au langage non seulement au niveau de la consigne, mais encore au niveau de la réponse du sujet. Le recours au langage a, pendant longtemps, été considéré comme un obstacle insurmontable empêchant la transposition de ce type d'études à l'animal. Avec les procédures de production et de reproduction de durées, le langage, encore indispensable au niveau de la consigne, devenait superflu au niveau de la réponse (par exemple un appui sur une presselle), ce qui ouvrait la voie à l'étude de la psychophysique du temps chez l'animal. La suppression du langage au niveau de la consigne pourra enfin être obtenue par les procédures de conditionnement opérant mises au point par SKINNER (1938). Ces procédures seront décrites plus loin. Au vingtième siècle, l'objet de la psychologie n'est plus l'expérience du sujet, mais son comportement en relation avec le milieu dans lequel il évolue. Les procédures de conditionnement opérant répondent parfaitement à ce propos.

Avant de détailler les données obtenues avec les programmes de conditionnement opérant, il importe de rappeler que PAVLOV avait, dès le début du siècle, mis en évidence l'importance des paramètres temporels dans la modulation des réflexes conditionnés ou "réflexes psychiques". Un exemple classique de procédure de conditionnement pavlovien peut être décrit comme suit :

Un chien, placé dans un harnais de contention, est soumis à deux stimulations successives, un son de cloche (stimulus neutre, c'est-à-dire sans signification pour l'animal), suivi du dépôt d'une petite quantité de poudre de viande (stimulus inconditionnel) sur la langue. Cette poudre de viande fait saliver l'animal. Les gouttes de salive sont récoltées dans un récipient par une fistule salivaire préalablement implantée. Après avoir été soumis à un certain nombre d'essais, c'est-à-dire d'associations entre le stimulus neutre et le stimulus inconditionnel, le chien salivera à la seule audition de la cloche. La salivation, réflexe inconditionnel déclenché par la poudre de viande déposée sur la langue, est devenue un réflexe conditionné induit par le son de la cloche (devenu un stimulus conditionné). La contiguïté temporelle entre le stimulus neutre et le stimulus inconditionnel est la condition indispensable pour la formation d'un réflexe conditionné. Toutefois, si, après avoir établi ce réflexe, on introduit un délai (par exemple de 30 secondes) entre la fin du son de la cloche et la présentation de la poudre de viande, la salivation se déplacera progressivement du début vers la fin de ce délai, tout en continuant à anticiper la présentation du stimulus inconditionnel. Le même effet sera obtenu si la durée du son de cloche est allongée. Enfin, si la seule poudre de viande est placée sur la langue de l'animal toutes les 30 secondes, le chien salivera seulement vers la fin de cet intervalle, comme si le temps lui-même était devenu un stimulus conditionnel.

Le réflexe conditionné de salivation a donc été modulé par le temps (PAVLOV, 1927). Cette modulation a un caractère adaptatif et économique : il est en effet inutile de saliver trop tôt, lorsque la présentation de la substance à digérer (poudre de viande) est différée. Les réflexes conditionnés décrits ci-dessus sont, dans la terminologie pavlovienne, désignés sous les termes de réflexe de trace, retardé et au temps (**fig. 1**). PAVLOV expliquait l'organisation temporelle de ces réflexes par l'intervention, en

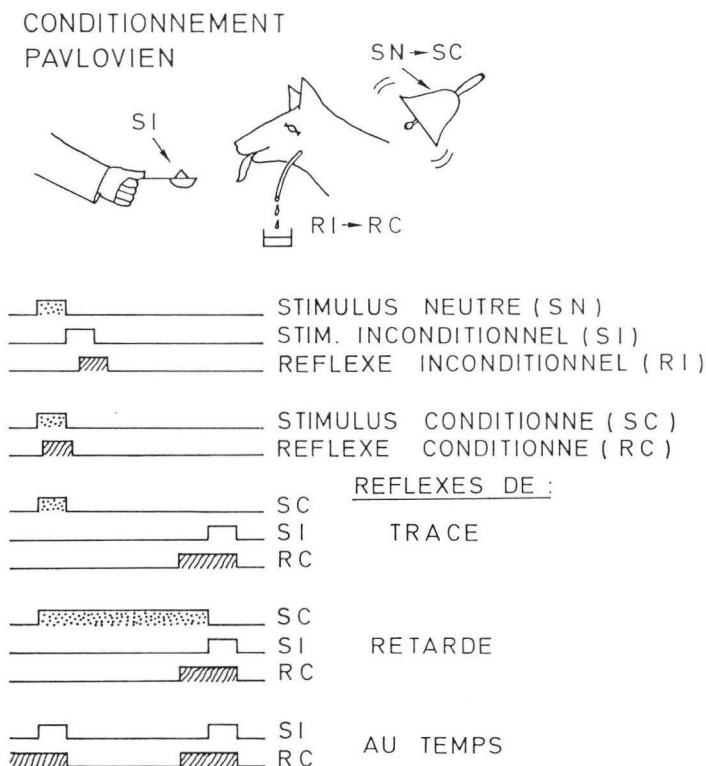


Fig. 1. Représentation schématique des conditionnements temporels Pavloviens, les réflexes de trace, retardé et au temps.

succession, de mécanismes inhibiteurs et excitateurs contrôlés par les processus de conditionnement. Nous reviendrons ultérieurement sur la notion d'inhibition, invoquée elle aussi dans le contexte des régulations temporelles acquises.

B) LE CONDITIONNEMENT OPERANT

La mise au point des procédures de conditionnement opérant a donné un essor considérable à l'étude des relations entre le comportement et le temps chez l'animal. PAVLOV avait démontré que les réflexes de sécrétion glandulaire, de contraction d'un viscère ou de flexion d'un membre peuvent être modulés par le temps; toutefois, la mesure de ces réflexes exigeait une relative immobilisation de l'animal et manquait parfois de précision. La méthode opérante laissera l'animal libre de se mouvoir dans une enceinte expérimentale adaptée à sa taille et enregistrera le comportement en termes de débit de réponses, c'est-à-dire de nombre de réponses par unité de temps. La réponse type sera soit l'appui sur un levier pour un petit mammifère, soit un coup de bec sur une petite cible ronde illuminée (la clé-réponse) pour un oiseau. Ce débit de réponses, placé sous le contrôle de ses conséquences (le renforcement) sera modulable par le temps, comme la salivation du chien de PAVLOV.

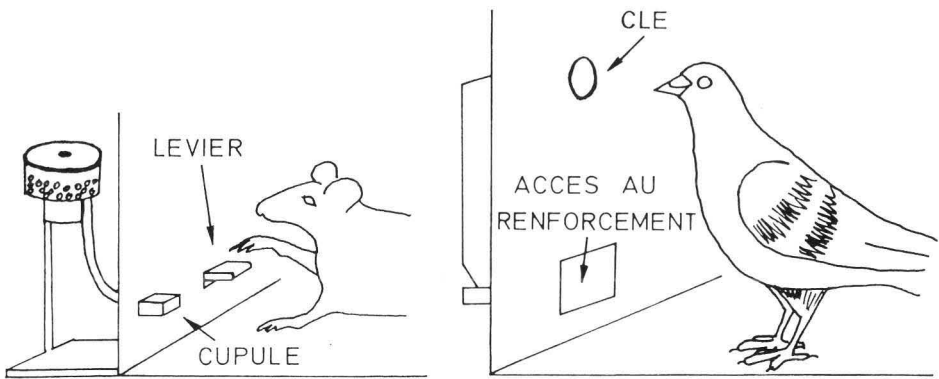


Fig. 2. Dispositifs de réponse et de renforcement typiques des apprentissages opérants. La réponse est un appui sur un levier pour le rat, un coup de bec sur une clé-réponse (petit disque de plexiglas illuminé par l'arrière) pour le pigeon.

La procédure de base d'une expérience de conditionnement opérant peut être décrite comme suit :

Un rat légèrement affamé est placé dans une cage de conditionnement pourvue d'un petit levier que l'animal peut actionner, et d'une cupule où un petit morceau de nourriture peut être distribué. Lorsque le rat se trouvera à proximité de la cupule, l'expérimentateur distribuera des morceaux de nourriture (les renforcements) jusqu'à ce que l'animal associe la cupule (endroit où le renforcement est distribué) et le bruit du distributeur de nourriture. La distribution du renforcement dépendra ensuite de la position de l'animal par rapport au levier. Par approximations successives, l'expérimentateur renforcera des ébauches d'appuis sur le levier de plus en plus précises pour enfin sélectionner un appui franc ou unité opérante de base.

La relation la plus simple entre la réponse et le renforcement est le programme de renforcement continu où chaque réponse est renforcée. Le renforcement peut dépendre non seulement de la réponse mais aussi du temps, ce qui nous mène au vif du sujet.

Les programmes d'étude de la régulation temporelle :

Le programme à intervalle fixe (Fixed Interval, FI)

Dans ce programme, une réponse est renforcée si elle est émise après un intervalle de temps fixe écoulé depuis la réponse renforcée précédente. La distribution des renforcements dépend donc de l'émission d'une réponse et d'un délai fixe que l'animal ne peut pas modifier. Les réponses émises par le sujet pendant le délai sont sans conséquence. Après l'obtention d'un renforcement, l'animal cesse de répondre, fait une pause (la pause post-renforcement) et recommence à répondre vers la fin de l'intervalle, avec un débit de plus en plus accéléré. Nous retrouvons ici le double caractère d'adaptation et d'économie mentionné à propos des réflexes pavloviens. L'analogie entre le comportement dans le programme FI et le réflexe conditionné au temps de PAVLOV a été illustrée par une expérience de KINTSCH et WITTE (1962). Ces chercheurs ont observé un parallélisme entre l'appui de la patte sur un levier et la salivation chez des chiens munis d'une fistule salivaire et soumis au programme FI. La fréquence des appuis sur le levier et des gouttes de salive est fonction directe du temps écoulé depuis le renforcement précédent.

PROGRAMME A INTERVALLE FIXE (FI)

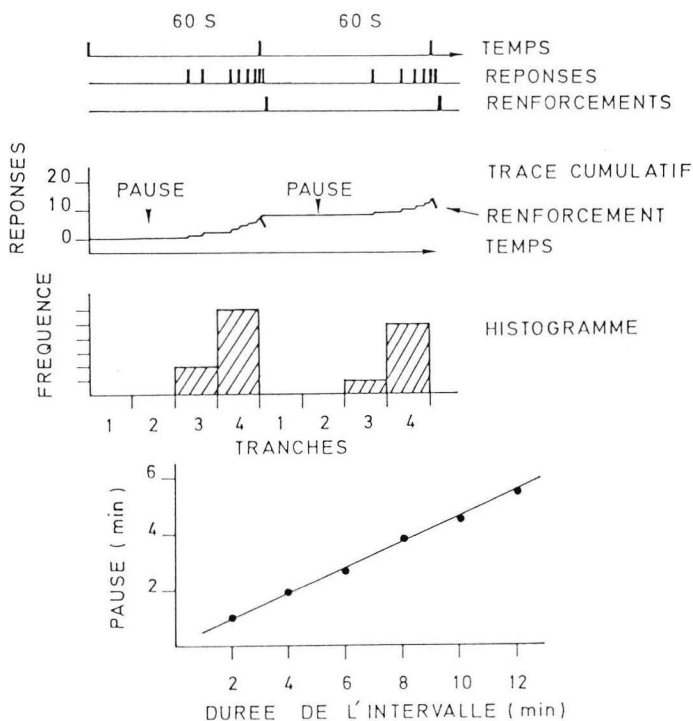


Fig. 3. Représentation schématique du comportement dans un programme à Intervalle Fixe de 60 secondes. De haut en bas, tracés de réponses linéaire, cumulatif et sous forme d'histogramme montrant le nombre de réponses émises par segments successifs de l'intervalle (dans ce cas, 4 segments de 15 secondes). Le graphique inférieur décrit la relation entre la durée de la pause post-renforcement (ordonnée) et la durée de l'Intervalle Fixe (abscisse).

La pause post-renforcement n'est pas exigée dans le programme FI. Elle se développe spontanément et est un indice de maîtrise du temps. Le comportement typique au programme FI, c'est-à-dire l'alternance entre une pause et une phase de réponse, se développe progressivement et peut être représenté par un histogramme dont les colonnes sont proportionnelles au nombre de réponses émises par tranches de temps successives. Il suffit de quelques heures d'entraînement dans un programme FI de 60 secondes pour que ce patron de comportement apparaisse chez un rat ou un chat. La durée de la pause post-renforcement dépend, en valeur absolue, de la durée de l'intervalle fixe, de la durée de l'entraînement, de l'histoire expérimentale, de l'espèce et des différences inter-individuelles au sein d'une même espèce. En valeur relative, cette pause est une proportion constante de la durée de l'intervalle lorsque celui-ci est inférieur à une dizaine de minutes. Chez un rat ou un pigeon bien entraînés, la pause couvre 50 à 70 % de la durée de l'intervalle fixe. Pour des intervalles supérieurs à quelque 10 minutes, cette proportion tend à diminuer. Des espèces telles que le rat ou le pigeon peuvent s'adapter à des durées d'intervalles très diverses : DEWS (1965) a décrit un comportement typique chez des pigeons soumis à des intervalles fixes de 8 ou 27.7 heures, ce qui est très éloigné des durées les plus souvent utilisées (c'est-à-dire 1 à 5 minutes).

Le programme de débit de réponses lent (DRL)

Le programme FI n'exige pas l'inhibition des réponses opérantes. Par contre, le programme de débit de réponses lent exige un délai entre les réponses successives. Par exemple, dans un programme DRL de 10 secondes, une réponse sera renforcée si un délai de 10 secondes au moins la sépare de la réponse précédente. Le renforcement dépend d'une inhibition de la réponse opérante. En d'autres termes, le programme DRL sélectionne (renforce) des intervalles inter-réponses (Inter-Response Times, IRT). L'adaptation au programme DRL est progressive et se manifeste par une augmentation de la proportion des IRT ajustés au critère de renforcement, au détriment des intervalles inter-réponses trop courts (non renforcés) ou excessivement longs (renforcés mais peu économiques puisqu'ils réduisent la quantité totale de renforcements disponible par unité de

PROGRAMME DRL de 10 secondes

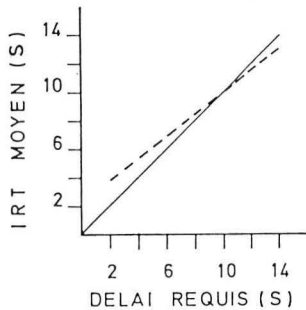
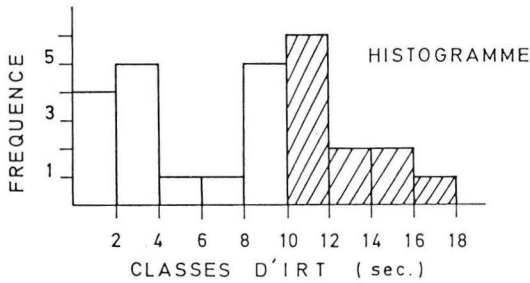
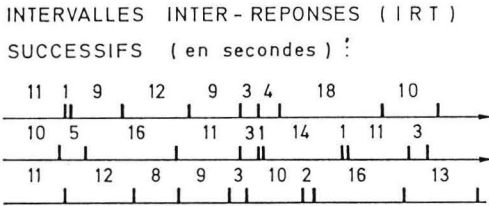


Fig. 4. Représentation schématique du comportement dans le programme de Débit de Réponses Lent de 10 secondes. De haut en bas, tracé linéaire de réponses avec indication de la durée (en secondes) de chaque intervalle inter-réponses (en Anglais, Inter-Response Time, IRT). Au milieu, histogramme où les IRT ont été triés selon leur durée : la hauteur de chaque colonne est proportionnelle au nombre d'IRT (fréquence, en ordonnée) par classe de durée (abscisse). Le graphique inférieur montre la relation entre l'IRT moyen produit par un rat (ordonnée) et l'IRT requis pour l'obtention du renforcement (abscisse).

temps). Une représentation graphique du comportement dans le programme DRL peut être obtenue sur la base d'un tri des intervalles inter-réponses selon leur durée (par exemple ceux qui ont de 0 à 2, de 2 à 4, de 4 à 6 secondes de durée etc.). Les fréquences par classes de durées peuvent ensuite être converties en proportions par rapport au nombre total d'IRT et enfin en surfaces, dans un histogramme dont la valeur modale plus ou moins proche du critère de renforcement renseignera sur la qualité de la régulation temporelle du comportement.

L'indice de tendance centrale de la distribution des IRT est nécessaire pour évaluer la qualité de la performance, mais pas suffisant pour obtenir une appréciation fine de l'ajustement temporel des réponses. Il faut ajouter le coefficient de variation, c'est-à-dire le rapport entre l'indice de dispersion et l'indice de tendance centrale de la distribution des estimateurs temporels (les IRT). Par exemple, si dans un programme DRL de 10 secondes, l'indice de tendance centrale de la distribution des IRT est égal à 9 secondes chez deux rats, l'ajustement le meilleur sera celui de l'animal dont le coefficient de variation sera le plus petit, c'est-à-dire dont la dispersion des IRT autour de la tendance centrale sera la plus faible. Dans le programme DRL, l'indice de tendance centrale tend à surestimer les délais courts et à sous-estimer les délais plus longs, qui dépassent une dizaine de secondes. La relation entre le critère de renforcement (délai requis) et l'indice de tendance centrale de la distribution des IRT n'est pas linéaire mais peut être décrite par une fonction puissance. Toutes les espèces étudiées jusqu'à présent se sont heurtées à une limite : si on exige un espacement des réponses supérieur à quelques dizaines de secondes, la tendance centrale de la distribution des IRT restera nettement inférieure au délai critique et le coefficient de variation subira une forte augmentation. Cette rupture peut être observée à partir de quelque 20 secondes chez le pigeon lorsque la réponse est un coup de bec sur une cible, 100 secondes chez le rat albinos avec une réponse d'appui de la patte sur un levier. Cette détérioration de la qualité de la performance est paradoxale par rapport à la durée des pauses post-renforcement observées dans le programme FI : les animaux parviennent à spontanément supprimer l'émission des réponses lorsque cette inhibition n'est pas requise et paraissent inaptes à le faire dès qu'elle est exigée (LEJEUNE, 1978). Nous reviendrons ultérieurement sur ce paradoxe FI-DRL.

La discrimination de la durée de stimulus externes

Les animaux peuvent apprendre à organiser leur comportement en fonction du temps. Ils peuvent aussi discriminer la durée de stimulus externes. Une procédure de base peut être décrite comme suit :

Un pigeon est placé dans une cage de conditionnement pourvue d'une petite lampe, de deux clés-réponse placées de part et d'autre de la lampe et d'un distributeur de grain accessible par un orifice situé au-dessous de la lampe. Lors d'un essai, la lampe peut être éclairée par exemple pendant 1 ou 10 secondes, au terme desquelles les deux clés-réponse latérales s'illuminent simultanément en vert. Le pigeon (qui a subi un pré-entraînement que nous ne pouvons détailler ici) doit observer l'éclairement de la lampe (stimulus) et, lors de l'illumination subséquente des clés latérales, opérer un choix. Si le stimulus a duré 1 seconde, un coup de bec sur la clé gauche sera renforcé par un accès pendant 3 secondes au mélange de grain. Si le stimulus a duré 10 secondes, un coup de bec sur la clé droite sera renforcé. En cas d'erreur, l'oiseau est puni par l'absence de renforcement et l'extinction, pendant quelques secondes, de la lumière d'ambiance qui éclaire l'enceinte expérimentale ("Time Out" ou temps mort). L'apprentissage de l'oiseau sera prolongé jusqu'à ce que cette discrimination facile (entre 1 et 10 secondes) soit parfaitement maîtrisée. Dans cette procédure, la réponse opérante du sujet n'a, en soi, aucun caractère temporel. Il ne s'agit pas de positionner une réponse dans le temps mais d'émettre un jugement au sujet de la durée du dernier stimulus perçu.

DISCRIMINATION DE DUREE DE STIMULUS LUMINEUX

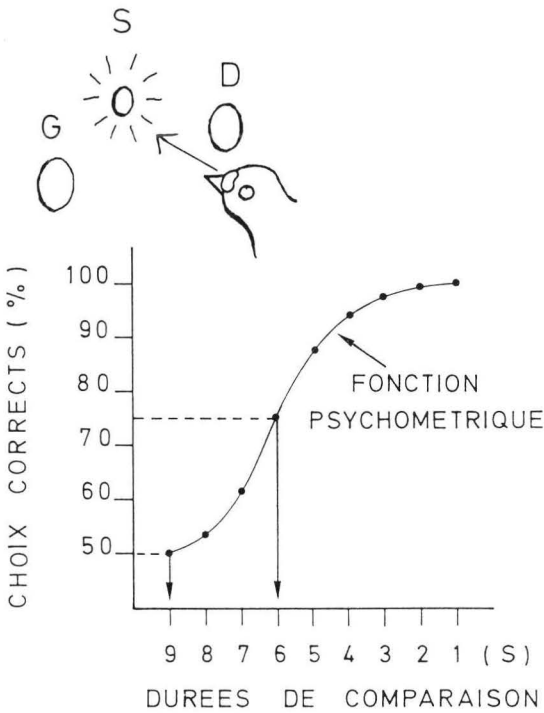


Fig. 5. Dispositif utilisé pour la discrimination de la durée de stimulus visuels (S) chez le pigeon. L'oiseau sera renforcé s'il donne un coup de bec sur la clé droite (D) après un stimulus étalon de 10 secondes. Un coup de bec sur la clé gauche (G) sera renforcé après des stimulus de comparaison de 1 à 9 secondes. Le tracé inférieur (fonction psychométrique) décrit la relation entre la durée des stimulus de comparaison (abscisse) et le comportement de l'oiseau (pourcentage de choix corrects, c'est-à-dire de réponses à gauche, ordonnée).

Après cette première phase, l'expérimentateur augmentera la durée du stimulus court, de 1 à 9 secondes (ce stimulus sera le stimulus de comparaison). Le stimulus de 10 secondes (l'étalon) restera inchangé. De plus, la règle qui prévalait pour le renforcement restera en vigueur : un coup de bec sur la clé gauche sera renforcé après un stimulus de comparaison (1 à 9 secondes), un coup de bec sur la clé droite étant renforcé après la présentation de l'étalon de 10 secondes. La variable dépendante enregistrée ici sera la proportion de choix corrects (c'est-à-dire une réponse à gauche après un stimulus de comparaison ou une réponse à droite après un stimulus étalon) pour chaque durée du stimulus. Cette proportion de choix corrects constitue une courbe en forme de S (fig. 5), la fonction psychométrique, sur laquelle on peut repérer deux données critiques : le point d'égalité subjective, c'est-à-dire la durée du stimulus pour laquelle les choix corrects et incorrects sont équiprobables, et la durée du stimulus pour laquelle on enregistre 75 % de

choix corrects. Le seuil différentiel de durée, c'est-à-dire la plus petite différence de durée perceptible par rapport à la durée de l'étalon, sera égal à la différence entre le point d'égalité subjective et la durée pour laquelle on a enregistré 75 % de choix corrects (dans l'exemple ci-dessus, approximativement $9 - 6 = 3$ secondes). Le rapport entre le seuil différentiel et la durée du stimulus étalon est une constante (la fraction de WEBER), ce qui montre que la discriminabilité du stimulus (ou la sensibilité du sujet) est proportionnelle à la durée de l'étalon : si le seuil différentiel vaut 3 secondes par rapport à un étalon de 10 secondes, il sera égal à 9 secondes par rapport à un étalon de 30 secondes. La constance de la fraction de WEBER confirme à nouveau que **les animaux sont contrôlés par le temps relatif**, que ce soit en régulation ou en discrimination temporelle.

La psychophysique du temps est un domaine foisonnant et l'exemple qui précède ne décrit qu'une procédure parmi d'autres. Ces procédures ont non seulement permis d'estimer les seuils absolus et différentiels de durée, mais encore d'étudier l'intensité de la sensation temporelle en relation avec la durée du stimulus. FECHNER a indirectement quantifié la sensation temporelle en considérant les seuils différentiels comme des échelons subjectivement équivalents. Chez l'animal et en accord avec la loi de FECHNER, il n'y a pas de relation linéaire entre durées objectives et "subjectives": la sensation croît comme le logarithme de l'excitation. Les méthodes psychophysiques ne fournissent pas des données homogènes. Des variations dans les résultats peuvent provenir de nombreuses sources : la méthode de présentation des stimuli, leur nature physique, leur contenu (durées pleines ou "vides" délimitées par deux stimulations brèves), la quantité ou probabilité du renforcement pour les réponses correctes. Le nombre d'espèces étudiées jusqu'à présent est très limité (rat, chat, pigeon, singe), ce qui rend toute généralisation prématurée (MACAR, 1980).

TOUS EGAUX FACE AU TEMPS ?

Chez le pigeon ou le rat, l'ajustement au programme FI semble ne pas connaître de limites. Par contre, la qualité de la régulation temporelle se dégrade dans le programme DRL lorsque le délai exigé dépasse quelques dizaines de secondes. Ce paradoxe révèle des différences intra-spécifiques dans l'adaptation aux programmes temporels. Des études comparatives ont par ailleurs montré que différentes espèces ne sont pas égales par rapport au même programme de renforcement.

Dans le programme FI, une tentative de classification des espèces selon la qualité de la régulation temporelle (par exemple sur la base de la durée de la pause post-renforcement) a montré que les petits rongeurs tels que le rat ou la souris, un félin comme le chat et quelques espèces de primates obtiennent les meilleurs scores. Ils sont suivis dans l'ordre par le pigeon et enfin par d'autres espèces qui ont été l'objet d'études limitées à caractère exploratoire : un poisson cichlidé africain (*Sarotherodon niloticus* L. - GRAILET, 1983), une tortue d'eau douce (*Pseudemys scripta elegans* Wied - LAURENT, 1983) et enfin un prosimien (*Perodicticus potto Edwardsi* - LEJEUNE, 1976). Le comportement de ces dernières espèces se caractérise par une quasi absence de pause post-renforcement. On retrouve un classement similaire à celui décrit ci-dessus dans le programme DRL : les primates, le rat ou le chat sont les plus efficaces, suivis par certaines souches de souris de laboratoire et par les pigeons qui ne parviennent pas à espacer leurs coups de bec de plus de 20 à 30 secondes.

D'autres recherches ont montré que, dans le programme FI, la tourterelle (*Streptopelia risoria*) obtient des scores de performance médiocres par rapport à ceux du pigeon (*Columbia livia*) ou du rat albinos. De plus, la différence entre la tourterelle et le pigeon est plus importante que celle observée entre le pigeon et le rat. De même, le prosimien *Haplemur griseus griseus* s'adapte beaucoup mieux au programme FI que *Perodicticus potto Edwarsi* et rejoint le groupe des espèces les plus performantes dans le programme DRL (BLONDIN, 1974). Par ailleurs, des différences importantes ont été relevées entre certaines souches de souris de laboratoire d'une part et le mulot (*Apodemus sylvaticus* ou *flavicollis*) : ce dernier s'ajuste bien au programme DRL tandis que les premières émettent de nombreux IRT trop courts (BROUETTE *et al.*, 1985). Il importe donc de comparer non seulement des espèces différentes, mais aussi d'examiner les performances d'espèces proches, dans le souci d'implémenter une psychologie comparée du temps.

LA DISSOCIATION CAPACITE-PERFORMANCE

La comparaison d'espèces proches ou différentes doit encore être complétée par l'examen, chez une même espèce et dans un même programme de renforcement, des performances obtenues avec diverses réponses opérantes. Cette troisième stratégie expérimentale a permis de constater que, dans le programme DRL, les performances du pigeon avec une réponse de coup de bec, d'appui de la patte sur un levier ou de perchage ne sont pas identiques. La réponse de coup de bec perd toute efficacité au delà de 20 à 30 secondes. Les pigeons ne parviennent pas à inhiber les réponses et émettent de nombreux intervalles inter-réponses trop courts. La réponse d'appui de la patte se plie mieux à l'exigence d'espace, mais la performance manque de précision (HEMMES, 1975). La dispersion des intervalles inter-réponses est importante. Par contre, lorsque le pigeon doit émettre une réponse de perchage, c'est-à-dire se tenir pendant un bref instant sur une barre horizontale placée à 12 centimètres du sol, l'ajustement est excellent : de DRL 10 à 70 secondes, la tendance centrale des IRT est proche du délai requis et leur dispersion est réduite. De plus, le coefficient de variation, c'est-à-dire le rapport entre la dispersion et la tendance centrale de la distribution des IRT, reste approximativement constant (LEJEUNE et RICHELLE, 1982b; LEJEUNE et JASSELETTE, 1986). La différence très nette entre le coup de bec et le perchage reflète une dissociation entre capacité et performance. Elle attire l'attention sur l'importance des contraintes biologiques caractéristiques des différents segments de comportement étudiés. Le coup de bec sur la clé, similaire au coup de bec dirigé vers la nourriture, est contaminé par les caractéristiques inhérentes à ce comportement spécifique (sa durée, sa force, son organisation séquentielle, sa morphologie). Cette différence montre aussi qu'il est hasardeux de vouloir inférer une capacité de régulation temporelle sur la base d'un échantillon de comportement limité.

La dissociation observée dans le programme DRL ne se retrouve pas en FI. La qualité de la régulation temporelle spontanée reste identique chez le pigeon, quelle que soit la réponse (coup de bec ou appui de la patte sur un levier - LEJEUNE et JASSELETTE, 1985). Des données similaires ont été obtenues chez le rat avec des réponses de locomotion circulaire (dans une cage annulaire) et d'appui de la patte sur un levier. Dans les deux cas, le débit des réponses est fonction de la nature de l'opérant (il est beaucoup plus élevé avec le coup de bec chez le pigeon ou l'appui sur un levier chez le rat) mais il n'influence pas la répartition temporelle du comportement acquis (LEJEUNE *et al.*, 1980). Il semble dès lors impossible de généraliser les conclusions issues d'un type d'apprentissage à un autre. Ces résultats confèrent au programme FI un statut particulier sur lequel nous reviendrons plus loin.

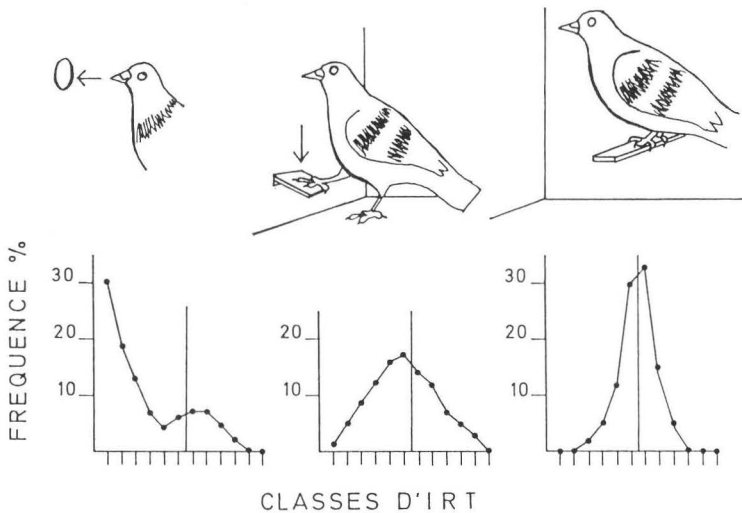


Fig. 6. Polygones de fréquence (ordonnée) des intervalles inter-réponses par classes de durée (abscisse) obtenus chez le pigeon dans un programme de Débit de Réponses Lent, avec une réponse de coup de bec sur une clé (à gauche), d'appui de la patte sur un levier (milieu) ou de perchage (à droite).

VERS UNE PSYCHOLOGIE COMPAREE DU TEMPS ?

Les données présentées ci-dessus se rapportent à trois stratégies expérimentales : la comparaison d'espèces différentes, celle d'espèces proches et la comparaison des performances obtenues avec des réponses différentes chez une espèce soumise à un programme de renforcement temporel. Il n'est pas sans intérêt de situer l'esprit de ces démarches à l'intérieur du débat qui anime la biologie et la psychologie comparée. Ce débat oppose essentiellement deux écoles. La première fonde la théorie de la psychologie comparée sur les différences cladistiques ou phylétiques. Elle est essentiellement préoccupée par la recherche de l'origine des comportements et leur classification par rapport aux relations génétiques entre espèces. Cette démarche est celle de l'école d'éthologie objectiviste ou classique européenne (voir par exemple dans HINDE, 1982). La seconde se réfère à la notion de niveau ou de grade anagénétique qui transcende la classification phylétique produite par la cladogénèse (RENSCH, 1947, 1959; SCHNEIRLA, 1949). Un grade anagénétique se définit essentiellement sur la base de critères structuraux et fonctionnels tels que le rapport entre le poids du corps et du cerveau, la plasticité ontogénétique et la versatilité comportementale qui sous-tend la capacité à s'adapter et de ce fait l'indépendance par rapport à l'environnement (voir RENSCH, 1959; GOTTLIEB, 1984, 1985). Le concept psychologique d'anagenèse concerne donc l'évolution du comportement adaptatif, de la capacité d'apprentissage et de l'intelligence. Comme le fait remarquer GOTTLIEB (1984, 1985), une théorie de la psychologie comparée fondée sur une classification en termes de grades anagénétiques est aussi légitime que celle basée sur les clades phylétiques et sa neutralité écologique ne signifie pas que les variables écologiques sont ignorées ou niées, comme nous le verrons plus loin. L'anagenèse est la pierre angulaire de la psychologie comparée de l'apprentissage (GOTTLIEB, 1985, p. 63).

La question est de savoir ce que l'on veut mettre en évidence. Si le but est de décrire l'évolution des adaptations au temps en fonction de la position de l'espèce dans une lignée phylogénétique, alors la comparaison entre une souris, un singe et le sujet humain est dépourvue de signification, parce que les trois espèces ne sont pas situées sur la même filière évolutive (HODOS et CAMPBELL, 1969). Si, au contraire, le but est de mettre à l'épreuve les capacités, la flexibilité et les limites d'adaptation comportementale, la comparaison d'espèces qui ne sont pas strictement situées dans une même lignée évolutive peut être légitime et trouve sa place au sein d'une psychologie comparée fondée sur l'anagenèse.

A notre connaissance, il n'existe aucune étude comparative dans le domaine de la psychologie du temps où le choix des espèces ait été guidé par des critères cladogénétiques. Il est en conséquence impossible de confirmer ou d'infirmer une hypothèse selon laquelle la flexibilité et la richesse des adaptations au temps serait fonction directe de la position des espèces dans une lignée évolutive. Une seconde hypothèse, selon laquelle toutes les espèces animales seraient dotées de mécanismes de régulation temporelle et de mesure du temps identiques, reste aussi en attente de données expérimentales. Toutefois, certains travaux récents postulent l'unicité des mécanismes de l'horloge interne. Nous y reviendrons plus loin.

Les démarches expérimentales que nous avons distinguées plus haut (comparaison d'espèces différentes ou proches, comparaison de plusieurs réponses chez une même espèce et dans un même programme de renforcement) rencontrent celles prônées par GÖTTLIEB (1984) pour l'examen expérimental de l'anagenèse et l'évaluation de la plasticité ontogénétique et de la versatilité comportementale des espèces :

1) manipuler l'environnement écologique typique des espèces, 2) soumettre les espèces à des tâches atypiques et 3) comparer des espèces proches et différentes (BITTERMAN, 1960, 1965, fait des suggestions méthodologiques similaires et/ou complémentaires). Même si une psychologie comparée fondée sur les grades anagénétiques est, en soi, écologiquement neutre, elle suppose une connaissance des variables éco-éthologiques puisque leur manipulation expérimentale est recommandée. La connaissance de ces variables est importante à double titre. En premier lieu, elle permet une description de l'interaction entre l'espèce et son milieu et une évaluation de l'adaptation de l'espèce. En second lieu, elle est indispensable pour constituer une ligne de base à partir de laquelle des manipulations expérimentales qui visent à mettre à l'épreuve la plasticité et la versatilité des espèces pourront être mises au point. La psychologie comparée du temps, dans une perspective anagénétique, suppose donc la mise en relation des adaptations observées dans le milieu naturel et celles obtenues dans le contexte "artificiel" du laboratoire. Il ne s'agit pas de recréer le milieu naturel en laboratoire, mais de proposer des conditions expérimentales qui, tenant compte des capacités sensorielles et motrices des espèces, favorisent l'étude de la flexibilité et des limites d'adaptation en imposant des durées "arbitraires", différentes de celles rencontrées dans le milieu naturel.

La première expérience comparative irréprochable reste à faire. Les travaux décrits plus hauts (et d'autres qui seront détaillés plus loin) présentent de nombreux défauts. En effet, la classification des espèces en fonction de grades anagénétiques ne peut être valide que si certains critères sont respectés, tant au niveau du choix des espèces (il est préférable de comparer des espèces apparentées par évolution parallèle, c'est-à-dire qui présentent à des degrés divers une caractéristique — objet des investigations — absente chez l'ancêtre commun; voir dans YARCZOWER, 1984) que de la définition des variables indépendantes. Il faut éviter les interactions entre le comportement observé (variable dépendante) et des variables parasites mal contrôlées. En principe, une comparaison ne peut être valable que dans la mesure où le statut de la réponse, du renforcement et des stimuli utilisés peut être considéré comme équivalent chez les espèces à comparer. En effet, une réponse d'appui sur un levier est-elle similaire chez un rat, un pigeon, une tortue, un

serpent ou un poisson ? Est-il équivalent d'étudier des espèces domestiques et des espèces sauvages ? La meilleure performance d'*Hapalemur griseus griseus* par rapport à *Perodicticus potto* est-elle due au fait que cet animal a pu, dans le cadre d'un laboratoire d'écologie générale, être conditionné dans une enceinte de grande dimension recréant un milieu semi-naturel, alors que *Perodicticus potto* a, faute de place, été confiné dans un environnement étriqué ? L'échec d'une tentative de conditionnement du serpent *Lampropeltis getulus Florida* dans un programme FI de 30 secondes (KLEINGINNA et CURRIE, 1979) est-il lié à une inadéquation entre le comportement exigé et les rythmes biologiques caractéristiques du reptile ? Le contrôle parfait des variables motivationnelles, sensorielles et motrices est illusoire. Il n'existe en effet aucun critère objectif qui permette une égalisation inter-spécifique de ces variables. Cette difficulté peut être contournée au prix de leur manipulation systématique (BITTERMAN, 1960, 1965). Si la même relation fonctionnelle émerge au travers de répliques systématiques avec, par exemple, différents niveaux de motivation, l'hypothèse de sa dépendance par rapport à cette variable parasite pourra être infirmée.

Une vingtaine d'espèces ont été étudiées jusqu'à présent, mais la plupart des travaux ont été consacrés au rat et au pigeon. Le nombre de recherches où deux espèces ont été soumises à des conditions expérimentales "identiques" est dérisoire (voir dans RICHELLE et LEJEUNE, 1980). Les données attirent l'attention vers l'importance du répertoire comportemental propre à chaque espèce, c'est-à-dire vers les contraintes qui découlent de l'histoire évolutive de l'espèce dans son milieu naturel (on ne peut pas faire n'importe quoi avec n'importe quel animal - l'hypothèse "écologique" dans le domaine des régulations temporelles acquises, telle qu'elle a été formulée par RICHELLE et LEJEUNE, 1984, reflète ce constat). Ces données sont encore trop parcellaires pour pouvoir être intégrées de façon cohérente dans une psychologie comparée du temps fondée sur les grades anagénétiques. La plus grande prudence est de mise et la stratégie expérimentale la moins ambitieuse mais la plus rigoureuse sera probablement la meilleure, dans un domaine où les pièges sont nombreux et où tout reste à faire.

A LA RECHERCHE DE LA REGULATION TEMPORELLE PURE

La nature de l'opérant, le niveau d'activité générale ou de motivation alimentaire peuvent se répercuter sur le débit des réponses, c'est-à-dire leur espacement dans le temps. Une augmentation du débit des réponses ne semble pas (dans certaines limites) détériorer la régulation temporelle du comportement dans le programme FI. Elle aura, par contre, des effets désastreux dans les programmes de type DRL. CATANIA (1970) a imaginé une procédure simple et ingénieuse qui permet de dissocier l'estimation du temps et le débit des réponses, c'est-à-dire d'appréhender une capacité de régulation temporelle "pure" non contaminée par les fluctuations du débit de l'opérant (cette procédure sera ultérieurement exploitée surtout par ROBERTS, 1983 ou CHURCH et MECK, 1988). Cette "peak procedure" dérive du programme FI à essais distincts dans lequel la durée de l'intervalle est signalée par un stimulus extéroceptif qui s'arrête au moment de la distribution du renforcement et repart au terme d'un intervalle inter-essais programmé par l'expérimentateur. Le comportement en présence du stimulus est en tous points comparable à celui observé dans le programme FI classique. L'animal effectue une pause pendant la première partie du stimulus et répond avec un débit de plus en plus accéléré à l'approche de la disponibilité du renforcement. Ce comportement peut être représenté par le nombre ou débit de réponses par tranches successives de l'intervalle fixe. Lorsque l'animal est habitué à cette procédure, 20 % des essais sont modifiés de la façon suivante : le stimulus est présenté pendant une durée au moins double de celle des essais renforcés au préalable. Par exemple, dans un FI de 40 secondes, ce stimulus durera 81 secondes au moins et 90 secondes au plus. Ces essais ne sont jamais renforcés et sont suivis d'un intervalle inter-essais au terme duquel un nouvel essai classique ou modifié sera présenté à l'animal.

Les débits de réponses enregistrés pendant les essais longs non renforcés suivent une évolution caractéristique : ils augmentent jusqu'au moment présumé de la distribution du renforcement (dans les essais courts) et décroissent ensuite, ce qui donne un aspect gaussien à la fonction des débits de réponses. Deux points caractérisent cette fonction : le moment où le débit de réponses maximal est atteint ("peak time") et la valeur du débit de réponses maximal ("peak rate"). Peak time est indépendant de peak rate : si le sujet est peu affamé, peak rate diminuera sans altérer le moment auquel le débit de réponses maximal sera observé. De même, si on affame l'animal, peak rate augmentera sans modifier peak time. Ce dernier serait l'expression comportementale non biaisée de l'estimation temporelle du sujet. Cette procédure a jusqu'à présent été utilisée seulement avec des rats albinos ou des pigeons et pour une marge de durées limitée (20 à 50 secondes dans la plupart des travaux). Dans tous les cas, peak time est identique à la durée de l'intervalle fixe. L'animal semble estimer de façon très précise le moment de la distribution du renforcement. De plus, la forme de la fonction de débit de réponses autour de peak rate restera identique en valeur relative, quelle que soit la durée de l'intervalle fixe. Une proportion identique de la surface qu'elle délimite sera située à gauche d'une verticale tracée au moment x dans un intervalle de 20 secondes et $2x$ dans un intervalle de 40 secondes. En considérant que la fonction de débit de réponses est analogue à une distribution d'estimateurs temporels, ceci signifie que le rapport entre l'indice de tendance centrale (peak time) et l'indice de dispersion de la distribution restera constant quelle que soit la durée de l'intervalle fixe. Ces deux propriétés, l'identité entre le critère temporel et peak time d'une part, la constance du coefficient de variation d'autre part, permettent d'intégrer les données obtenues avec la peak procedure au sein d'un modèle de fonctionnement de

PEAK PROCEDURE

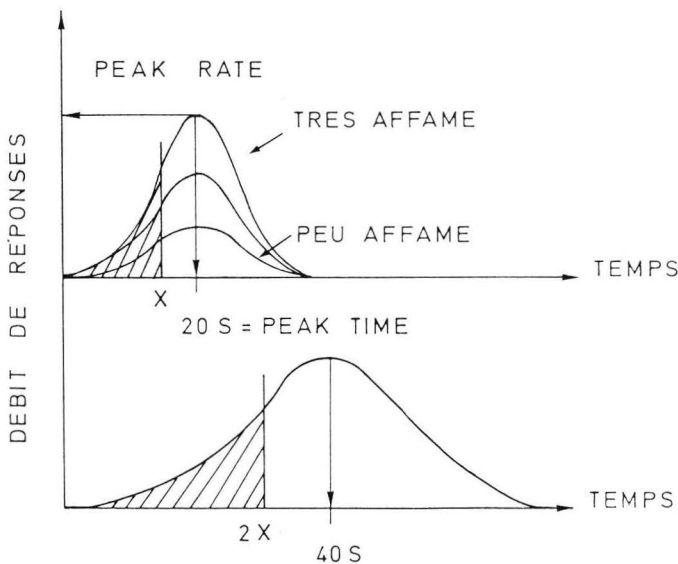


Fig. 7. Représentation schématique des fonctions de débit de réponses (ordonnée) obtenues dans des "peak procedures" de 20 (haut) et 40 secondes (bas). Ces fonctions permettent de distinguer le débit de réponses maximal ("peak rate") et le moment où ce débit maximal est émis ("peak time"). La partie supérieure de la Fig. montre que "peak time" est insensible à des modifications du débit des réponses via une manipulation du degré de motivation alimentaire des sujets. Pour les autres détails, se référer au texte.

l'hypothétique horloge interne : le modèle scalaire de GIBBON (1977). Ce modèle postule l'unicité inter-spécifique des mécanismes de gestion du temps. Il est une généralisation de la loi de Weber aux régulations temporelles acquises : le coefficient de variation est en effet analogue à la fraction de WEBER.

La double propriété mentionnée ci-dessus est rarement rencontrée lorsqu'on examine les distributions d'IRT dans le programme DRL. Elles sont souvent multimodales et révèlent l'intervention, à côté d'un processus de mesure du temps, de variables parasites dont la nature doit encore être élucidée. Dans certains cas favorables, par exemple chez le pigeon et avec une réponse de perchage, l'adéquation entre le comportement et la théorie du temps scalaire est bonne pour des critères de renforcement de 10 à 60 secondes (JASSELETTE *et al.*, 1989). L'évolution des recherches révélera, à plus ou moins long terme, si la théorie scalaire est généralisable à d'autres espèces et durées et si elle est un principe unificateur qui gouverne la régulation temporelle "pure" débarrassée de l'influence de facteurs interférents. Si cette théorie devait se vérifier, elle conforterait l'hypothèse réductionniste évoquée plus haut et selon laquelle toutes les espèces animales sont dotées de capacités identiques. Elle réduirait à l'insignifiance la plupart des données récoltées jusqu'à présent. Comme le dit MACAR (1980, p. 122), "l'hypothèse de l'unicité des mécanismes d'évaluation de la durée ne pourra pas être écartée tant que subsisteront les entraves à la comparaison interspécifique que sont l'inégalité du statut des réponses conditionnées, la plus ou moins grande difficulté d'adaptation aux conditions de laboratoire, l'ingérence, dans les conduites temporelles, des processus d'inhibition comportementale qui doivent être plus ou moins élaborés et efficaces selon les espèces".

L'ANIMAL ET L'HORLOGE

A. DE LA MONTRE AU CERVEAU

Les mécanismes qui sous-tendent les régulations temporelles acquises sont encore mal connus (nous utiliserons les termes "horloge interne" pour désigner les mécanismes qui sous-tendent les régulations temporelles acquises, et "horloge biologique" pour désigner ceux qui sous-tendent les rythmes biologiques, sans préjuger de leur relation - nous reviendrons sur ce point). Avant de discuter certaines hypothèses relatives aux rouages de l'horloge interne, il importe de signaler que les rats, les chats ou les pigeons savent lire et exploiter des indices temporels externes (voir dans MACAR, 1980; RICHELLE et LEJEUNE, 1980, pour un exposé détaillé). Si on place un chronomètre dans la cage d'un rat en programme DRL, l'animal découvrira rapidement les positions de l'aiguille en présence desquelles une réponse est renforcée. Il exploitera cette "horloge externe" qui le dispense de l'estimation du temps écoulé depuis la réponse précédente. Ces horloges externes peuvent être de nature diverse, s'adresser à toutes les modalités sensorielles, être ponctuelle (stimulus visuel localisé) ou diffuse (son), continue (son d'intensité croissante) ou discontinue (métronome). Dans la mesure où elles sont perçues par l'animal, elles contrôlent la performance qui atteint alors une économie et une efficacité maximale. Si les horloges externes sont ensuite retirées ou falsifiées (par exemple en inversant une séquence de sons de hauteur différente), le comportement sera temporairement perturbé, mais cette détérioration sera rapidement compensée, ce qui signifie que les horloges externes sont des adjuvants utiles mais pas indispensables à la régulation temporelle du comportement.

L'observation des animaux pendant les séances de conditionnement a montré qu'ils exploitent aussi des horloges construites à partir de leur comportement non opérant. LATIES *et al.* (1965) ont décrit un rat qui toilettait systématiquement sa queue pendant les

intervalles inter-réponses dans le programme DRL. Ces conduites collatérales peuvent jouer un rôle analogue à celui des horloges externes. Un élément N dans une chaîne de conduites collatérales peut devenir un stimulus discriminatif qui contrôlera l'émission de la réponse qui sera renforcée. Les conduites collatérales ont surtout été observées chez les animaux soumis au programme DRL, c'est-à-dire dans un programme qui exige l'inhibition des réponses. Leur origine dépend des paramètres du programme opérant, de l'espèce animale et des substrats disponibles dans l'enceinte expérimentale (placer un bloc de bois dans la cage d'un rat peut induire une conduite collatérale de rongement). Au point de vue fonctionnel, les conduites collatérales seraient soit les médiateurs de la durée dont il a été question ci-dessus (WILSON et KELLER, 1956), soit des sous-produits de l'inhibition exigée par les programmes de renforcement et qui permettraient la décharge de cette tension accumulée (RICHELLE et LEJEUNE, 1980), soit des inhibiteurs de la réponse opérante (STADDON, 1977) ou encore des distracteurs qui éloignent l'animal des stimulus inducteurs de la réponse opérante (MC GOWN *et al.*, 1977). Il découle de toutes ces hypothèses que les conduites collatérales permettent ou favorisent l'espacement des réponses. Elles sont utiles mais pas indispensables puisqu'elles sont absentes chez certains animaux bien adaptés aux programmes temporels. Les conduites collatérales sont des chaînes de comportements identiques ou différents. La durée de chaque maillon est fixe ou variable. Ces comportements étant produits par l'animal, il est à la limite paradoxal de prétendre qu'il utilise comme repère temporel des comportements dont il gère par ailleurs la durée et l'organisation séquentielle. La question essentielle est de savoir ce qui contrôle ces comportements et leur organisation temporelle. Il faut dès lors se tourner vers des mécanismes situés à un autre niveau.

Horloges externes et conduites collatérales sont des adjuvants "périphériques" faciles à observer et manipuler. Selon d'autres hypothèses, les animaux pourraient aussi exploiter des horloges ou bases de temps plus "subtiles", situées à l'intérieur de l'organisme : les indices viscéraux et proprioceptifs. Les rythmes cardiaque ou respiratoire, la tension musculaire induite par l'attente pourraient fournir des repères temporels contrôlant l'émission de la réponse opérante. Des relations ont pu être détectées entre certains paramètres de l'onde cardiaque, du rythme respiratoire ou de l'électromyogramme et diverses performances à caractère temporel (MACAR, 1980). Toutefois, ces résultats, très fragmentaires, n'autorisent pas une validation des hypothèses proprioceptive et viscérale.

Les mécanismes de l'horloge interne ont aussi été recherchés au niveau du système nerveux central. Les études lésionnelles ont privilégié deux cibles, le septum et l'hippocampe, qui font partie du système limbique. La lésion de ces structures provoque une augmentation du débit des réponses en DRL et un raccourcissement de la pause post-renforcement en FI (voir par exemple dans MACAR, 1980; JARRARD, 1980; SINDEN *et al.*, 1986). La stimulation de ces structures produit les mêmes effets (KAPLAN, 1965). L'interprétation de ces données est délicate. Plusieurs hypothèses ont été proposées : celle d'un déficit affectivo-motivationnel qui exacerberait la faim ou la soif des sujets, celle d'un déficit inhibiteur entraînant une hyperactivité se répercutant sur les réponses opérantes et celle d'un déficit discriminatif et attentionnel détournant le sujet des indices pertinents pour l'émission d'un comportement adapté, qu'ils soient externes ou internes. D'autres sites ont été explorés : le cortex frontal, l'hypothalamus, le thalamus, le cervelet. Ces travaux n'ont, jusqu'à présent, jamais révélé une structure indispensable et irremplaçable pour les régulations temporelles acquises. Des vicariances peuvent s'installer et la multiplicité des hypothèses évoquées ci-dessus à propos des structures limbiques ne fait que souligner la difficulté d'interprétation des résultats. Les effets de lésions sont transitoires et souvent non spécifiques : ils touchent aussi les comportements acquis dans des programmes de renforcement qui n'exigent aucune régulation temporelle des réponses. Des généralisations trop hâtives ont été remises en question : les lésions du cortex frontal, souvent associées à un déficit d'inhibition des réponses ne perturbent pas le comportement du rat dans le programme DRL (FINGER *et al.*, 1987).

Certains chercheurs ont tenté une approche de la dynamique du processus interne par l'enregistrement de variables électrophysiologiques. La Variation Contingente Négative (VCN) a particulièrement retenu l'attention. Ce potentiel cortical négatif se développe dans les situations impliquant l'attente d'un événement, par exemple entre le début et la fin d'une durée à estimer. MACAR et VITTON (1979) ont montré que, chez le chat soumis à une variante du programme DRL qui renforce des latences de réponse, il y a une relation positive entre l'amplitude de la VCN et la précision de la réponse d'une part, la résolution de l'onde et le moment où la réponse est émise d'autre part. L'amélioration de la performance se traduit par une augmentation de l'amplitude du potentiel, sa détérioration par une réduction de cette amplitude. Même si la VCN est un corrélat neurophysiologique du traitement de l'information temporelle et de la régulation temporelle du comportement, il serait sans doute erroné de la considérer comme un processus causal. Cette onde, qui a par ailleurs suscité de nombreuses interprétations, traduit globalement de multiples activités dont l'origine doit encore être déterminée.

B. UNE HORLOGE BIOCHIMIQUE ?

L'hypothèse d'une (de) base(s) de temps biologique a depuis longtemps retenu l'attention. Dès 1923, PIÉRON avait pressenti la relation entre l'appréciation de la durée et la température interne. Cette hypothèse était fondée sur la loi exponentielle de VAN'T HOFF qu'ARRHÉNIUS avait généralisée aux processus biologiques (la loi de VAN'T HOFF lie la vitesse de réaction chimique à la température absolue). Dans sa forme la plus sophistiquée, cette hypothèse stipule que l'effet de la température sera répercuté sur le temps subjectif via une base de temps ou pacemaker biochimique central. Les premières expériences ont été réalisées sur des sujets humains volontaires dont on manipulait la température interne par divers procédés (diathermie, immersion dans des bains froids ou chauds etc.). Elles ont, en accord avec l'hypothèse dérivée de la loi d'ARRHÉNIUS, rapporté que le temps subjectif se ralentit si l'on diminue la température interne, et s'accélère si on l'augmente : la fièvre entraîne une surestimation du temps écoulé, le froid une sous-estimation (FRANÇOIS, 1927; HOAGLAND, 1933). Toutefois, le concept d'horloge biochimique a été remis en question par la grande marge de variation et le manque d'homogénéité des données issues d'expériences de contrôle ultérieures (par exemple, BELL, 1965, 1975). De plus, une altération de la durée subjective peut être produite par d'autres facteurs tels que l'anxiété, le niveau de motivation, l'hyperthyroïdie et les drogues. Chez le rat, BAROFSKY (1969) a montré que l'effet du réchauffement de la température ambiante sur la performance dans des programmes DRL de 15 à 60 secondes est fonction du délai exigé et peut simplement être expliqué par les réactions d'inconfort de l'animal (prostration, salivation accrue, tentative de fuite etc.). Rozin (1965) a constaté que la température de l'eau de l'aquarium influence le débit des réponses du poisson rouge (*Carassius auratus*) sans altérer la régulation temporelle dans un programme FI de 60 secondes, ce qui tend à prouver que cette régulation ne dépend pas d'un pacemaker biochimique. L'hypothèse d'une horloge biochimique n'a pas été abandonnée pour autant. Des recherches récentes ont relevé le gant et prétendent pouvoir modifier le pas de l'horloge interne du rat par la manipulation de neurotransmetteurs dopaminergiques ou par l'ingestion de substances nutritives particulières (MECK, 1986; MECK et CHURCH, 1987, 1988).

En conclusion, l'état actuel des connaissances ne permet pas de répondre à la question de savoir s'il existe une ou plusieurs horloges. Toutefois, la diversité des adaptations au temps semble aller à l'encontre de l'idée d'une horloge interne unique et localisée au profit d'une pluralité de mécanismes dont la plupart restent encore à découvrir. Comme le dit MACAR (1980, p. 167), "La constitution d'une base de temps adaptée aux exigences de chaque situation est, en quelque sorte, une affaire personnelle. Il semble que de multiples indices, de diverses natures, puissent acquérir une fonction à cet égard, selon les circonstances. Dans cette optique, il n'existe bien évidemment pas de base de temps

unique, mais plutôt une infinité de mécanismes susceptibles d'en faire office. Et si vraiment des bases de temps ne sont constituées que lorsque le besoin s'en fait sentir, il faut admettre qu'elles n'ont aucune permanence, aucune préexistence dans l'organisme. La caractéristique fondamentale de ce système de structuration temporelle serait, en définitive, une infinie souplesse". Par analogie avec le traitement de l'information visuelle, les horloges spécifiques à chaque situation pourraient être construites sur la base de patrons d'interactions neuronales, c'est-à-dire des combinaisons spécifiques de décharges produites par des neurones d'origines diverses (MACAR, 1985). Ces "horloges transitoires" ne sont pas à l'abri d'une récupération par une conception uniciste, s'il s'avérait qu'elles ne sont que des traductions biaisées d'un unique mécanisme central. Seul l'examen approfondi des performances obtenues dans des contextes expérimentaux variés permettra de départager les conceptions en présence.

C. LE MAITRE ET L'ESCLAVE

Quelle que soit la nature de l'"horloge interne", la traduction comportementale de son activité exige un processus esclave qui peut inhiber les comportements acquis. L'inhibition somatomotrice reste toutefois un concept essentiellement descriptif dont les substrats physiologiques n'ont pas encore été décrits. Comme nous l'avons mentionné plus haut, PAVLOV a fait appel à l'interaction entre des mécanismes inhibiteurs et excitateurs pour expliquer les réflexes conditionnés de trace, retardé ou au temps. Inhibition et excitation sont des processus actifs qui coexistent, l'une masquant l'autre en fonction du temps écoulé entre le début du stimulus conditionné et le stimulus inconditionnel (conditionnement de trace ou retardé), ou entre deux stimulus inconditionnels successifs (réflexe au temps). Pour PAVLOV, la preuve de cette interaction est apportée par les tests de désinhibition ou d'inhibition externe : si un stimulus neutre est présenté au sujet pendant la période où le réflexe est inhibé, il reparait (il est désinhibé); si le stimulus neutre est présenté pendant le réflexe, celui-ci cesse (il est inhibé). Des procédures analogues ont été appliquées au comportement dans les programmes FI et DRL, avec les mêmes résultats (SINGH et WICKENS, 1968; HEMMES et RUBINSKY, 1982).

HARRISON et ISAAC (1984) ont constaté que le comportement dans le programme FI peut être modulé par des stimulus auditifs qui affectent le système réticulaire activateur chez le singe écureuil (*Saimiri sciureus*). Des données plus récentes obtenues chez le rat (LORIG et ISAAC, 1986) tendent à montrer que l'émission des réponses en fin d'intervalle fixe (c'est-à-dire la levée de l'inhibition comportementale) est corrélée avec une augmentation de l'amplitude des ondes électroencéphalographiques. Ces quelques données offrent peut-être un premier indice dans la recherche des substrats neurophysiologiques du phénomène d'inhibition comportementale indispensable à l'articulation entre le temps et le comportement acquis.

REGULATIONS TEMPORELLES ACQUISES ET RYTHMES BIOLOGIQUES

Tous les animaux sont dotés de mécanismes donneurs de temps, les horloges biologiques. Certaines espèces sont sensibles aux programmes qui induisent ou exigent une régulation temporelle des réponses et il est légitime de se demander s'il existe des relations entre horloges biologiques et "horloges internes" qui sous-tendent les régulations temporelles acquises. Les secondes prennent-elles appui sur les premières ? Les régulations temporelles acquises sont-elles, du fait de leur diversité et flexibilité, les indices d'une "libération" par rapport aux contraintes incontournables des rythmes biologiques ?

L'étude de l'influence des variables chronobiologiques sur les régulations temporelles acquises ou sur la discrimination de la durée des stimulus externes a été négligée jusqu'à un passé récent. Cette négligence, dénoncée par HOBBS (1981), a de surcroît conduit la plupart des chercheurs à étudier le rat, animal nocturne, pendant le jour, c'est-à-dire pendant sa période de repos.

Certains travaux centrés sur l'interaction entre le rythme circadien d'activité générale et le comportement acquis ont décrit des fluctuations rythmiques de la discrimination de la durée de stimulus externes ou de la performance dans les programmes FI ou DRL (ELSMORE and HURSH, 1982; TERMAN, 1983; RICHELLE *et al.*, 1985). Il est toutefois apparu que, dans les programmes FI et DRL, les fluctuations rythmiques concernaient surtout l'aspect quantitatif de la performance c'est-à-dire le débit des réponses. L'aspect qualitatif de la performance, c'est-à-dire sa régulation temporelle, est moins affecté.

ANTICIPATION DU REPAS

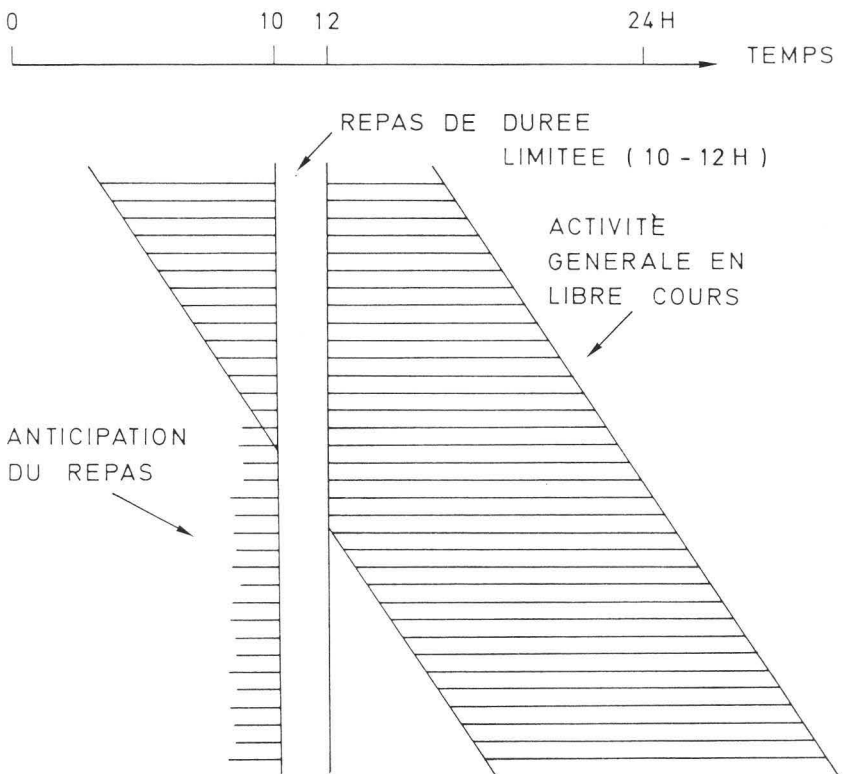


Fig. 8. Tracé actométrique décrivant le phénomène d'anticipation du repas de durée limitée (présenté entre 10 et 12 heures), chez des rats en conditions constantes (par exemple en obscurité permanente). Chaque tracé horizontal correspond à 24 heures d'enregistrement. On constate une dissociation entre l'activité générale du rat, qui dérive en libre cours avec une période légèrement supérieure à 24 heures (lignes horizontales entre les parallèles obliques), et l'activité qui précède la présentation non signalée de la nourriture.

L'analogie entre la distribution périodique du renforcement dans le programme FI et les donneurs de temps (ZEITGEBER) de la chronobiologie semble conférer un statut particulier à ce programme opérant. Renforcements et donneurs de temps mettent le comportement en phase, le synchronisent et lui confèrent une structure temporelle récurrente et régulière. Toutefois, l'analogie au niveau comportemental ne semble pas être sous-tendue par une similitude de mécanismes. Les horloges biologiques peuvent remplacer les donneurs de temps externes. L'horloge interne n'est pas en mesure d'assurer cette suppléance : si on supprime en FI les indices visuels et auditifs associés à la distribution périodique du renforcement (en le faisant choir silencieusement derrière un clapet opaque que le rat peut soulever), la régulation temporelle s'effondre (DELIEGE, 1975).

L'anticipation du renforcement dans le programme FI est analogue à l'anticipation du repas de durée limitée décrite par les chronobiologistes (EDMONDS et ADLER, 1977; ASCHOFF *et al.*, 1983). L'activité générale de rats soumis à une alternance de 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité sera parfaitement synchronisée par ces donneurs de temps. Les rats seront actifs pendant les 12 heures d'obscurité et le cycle repos-activité aura une période de 24 heures précises. Si les donneurs de temps sont ensuite supprimés, l'horloge biologique du rat prend le relais : l'alternance entre repos et activité subsiste, mais le cycle aura une période circadienne, c'est-à-dire un peu plus longue ou un peu plus courte que 24 heures. Le rythme d'activité est alors en "libre cours". Lorsqu'on installe un accès limité à la nourriture, par exemple entre 10 et 12 heures, on observe le développement d'une activité qui anticipe la présentation du repas. Cette activité se dissocie de l'activité générale qui continue à dériver en libre cours. Si on modifie l'intervalle qui sépare les repas successifs en présentant la nourriture par exemple toutes les 22 ou 26 heures, l'activité d'anticipation s'ajustera à cette nouvelle période. Si celle-ci devient inférieure à 20 ou supérieure à 28 heures, le phénomène d'anticipation du repas disparaît. D'autres travaux ont montré que la lésion du noyau suprachiasmatique du rat perturbe complètement le rythme circadien d'activité générale (celle-ci n'est plus limitée à une moitié de la période circadienne) mais n'altère pas l'anticipation du repas de durée limitée ou le comportement dans le programme FI (INNIS et VANDERWOLF, 1981). L'anticipation du repas semble être un comportement hybride qui partage certaines propriétés avec les rythmes biologiques d'une part (la fourchette d'entraînement limitée) et les régulations temporelles acquises d'autre part (ressemblance avec le comportement en programme FI et insensibilité à la lésion du noyau suprachiasmatique).

La relation entre les mécanismes qui sous-tendent ces deux comportements doit encore être explorée. Le comportement dans des programmes FI très longs dont on diminuerait progressivement la durée, de 24 heures à quelques minutes, n'a pas encore été étudié. Cette stratégie expérimentale permettrait de voir si les contraintes chronobiologiques qui marquent l'anticipation du repas (la fourchette d'entraînement) influencent un comportement très proche par sa forme, mais qui est probablement sous-tendu par un mécanisme différent d'une oscillation auto-entretenu. Elle permettrait de mieux cerner les interactions ou différences qui existent entre les rythmes biologiques innés et les régulations temporelles acquises pendant l'ontogenèse.

TEMPS ET DEVELOPPEMENT

Les données présentées ci-dessus ont été obtenues chez des animaux adultes. L'approche développementale des régulations temporelles acquises a été négligée jusqu'à présent, sans doute à cause de la difficulté de conditionner des organismes jeunes et parfois immatures. L'étude développementale des adaptations au temps chez l'animal revêt un intérêt particulier par rapport à des travaux récents qui ont transposé les procédures de

conditionnement opérant au jeune enfant et même au nourrisson. Ces recherches ont montré que le comportement des sujets humains dans les programmes FI ou DRL dépend de l'âge (POUTHAS *et al.*, 1986). Des données particulièrement intéressantes ont été obtenues avec le programme FI : le comportement opérant du très jeune enfant (autour de 10 mois) ressemble à celui de l'animal adulte, alors que le comportement d'enfants plus âgés et du sujet humain adulte en diffère (LOWE *et al.*, 1983). L'analogie entre la performance du très jeune enfant et de l'animal laisse penser que les adaptations au temps que l'on peut observer chez le sujet humain sont enracinées dans des formes de comportement qu'il partage avec certaines espèces. La description chez l'animal de l'ontogenèse des régulations temporelles acquises devient dès lors un volet indispensable dans la recherche des spécificités comportementales de l'être humain.

Les données décrites ci-dessous proviennent d'une première tentative systématique d'étude de la régulation temporelle en fonction de l'âge chez le rat albinos de souche Wistar. Trois âges ont été comparés dans l'acquisition du comportement dans les programmes FI de 60 secondes et DRL de 20 secondes : le sevrage (20 jours), l'âge adulte (3 mois) et la sénescence (24 mois). L'acquisition du comportement dans les programmes FI et DRL dépend de l'âge des sujets (LEJEUNE *et al.*, 1986; LEJEUNE et JASSELETTE, 1987; LEJEUNE, 1989). Dans le programme FI, les jeunes rats obtiennent les meilleurs scores tout en émettant les débits de réponses les plus élevés. Leurs pauses post-renforcement sont en moyenne plus longues que celles des rats adultes ou sénescents. La performance la plus médiocre est enregistrée chez les rats sénescents dont le faible débit de réponses reste constant pendant les 8 jours d'acquisition. Les rats adultes occupent une position intermédiaire tant au niveau de la régulation temporelle qu'au niveau du débit des réponses. En résumé, dans le programme FI, la qualité de la régulation temporelle du comportement et le débit des réponses sont fonction inverse de l'âge.

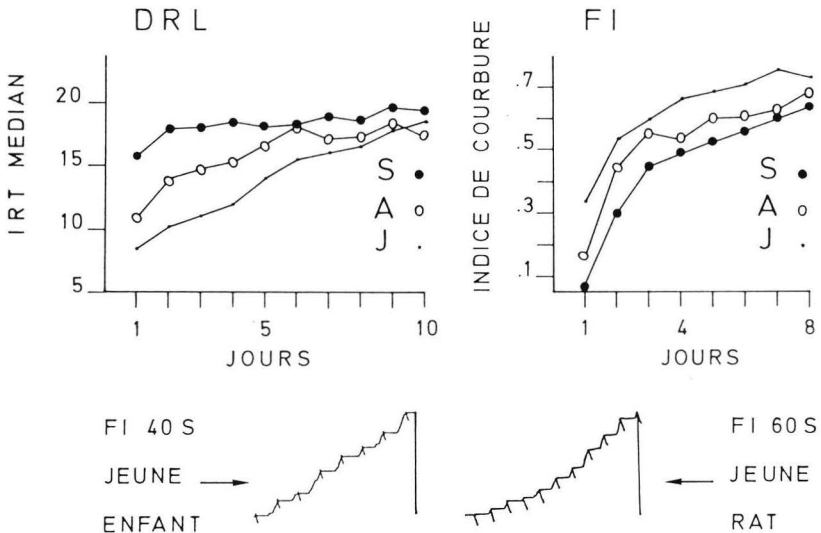


Fig. 9. Acquisition du comportement dans les programmes de Débit de Réponses Lent (en haut, à gauche) et à Intervalle Fixe (en haut, à droite) chez des rats sénescents (S), adultes (A) et juvéniles (J). En ordonnée : indices de régulation temporelle (IRT median en DRL, indice de courbure en FI). En abscisse : jours d'entraînement successifs. Partie inférieure; tracés cumulatifs obtenus en FI 40 secondes chez un très jeune enfant (1 an - à gauche) et en FI 60 secondes chez un rat juvénile (à droite).

Dans le programme DRL, la qualité de l'ajustement est fonction directe de l'âge : les rats sénescents sont les plus efficaces et la tendance centrale de la distribution de leurs intervalles inter-réponses est plus élevée et proche du critère que celle des rats adultes, suivis eux-mêmes par les rats juvéniles. Pour le débit des réponses, le classement est identique à celui du programme FI. Sur 8 (FI) ou 10 (DRL) jours d'apprentissage, les différences observées en début d'acquisition s'estompent. Ceci laisse penser que l'évolution de l'apprentissage aux trois âges concernés ici n'est pas sous-tendue par des mécanismes différents mais est modulée par des facteurs périphériques intervenant au niveau de la traduction des estimations temporelles en comportement. Parmi ces facteurs, le niveau d'activité générale et le niveau de motivation alimentaire doivent retenir l'attention. Tous deux peuvent se répercuter sur le débit des réponses, c'est-à-dire sur leur régulation temporelle. Il est bien connu que le niveau d'activité générale est fonction inverse de l'âge des rats et il n'est sans doute pas erroné de supposer que la motivation alimentaire d'animaux en croissance n'est pas comparable à celle de sujets ayant achevé leur croissance. Si ces deux facteurs influencent le débit des réponses (en FI et DRL, le débit est fonction inverse de l'âge) il reste à expliquer pourquoi les rats juvéniles ont la meilleure régulation temporelle du comportement en FI. Il faut admettre que, dans ce programme au moins, l'émission des réponses est sous le contrôle d'un mécanisme inhibiteur efficace.

Ces quelques données montrent aussi que le comportement des rats âgés n'est pas déficitaire lorsque la régulation temporelle des réponses est exigée par le programme de renforcement (DRL). Par contre, lorsqu'elle n'est pas requise (FI), l'ajustement du comportement est moins précis. Ces données sont congruentes avec celles obtenues dans d'autres études qui ont décrit une économie de réactivité chez le rat âgé.

La comparaison des données obtenues chez le jeune rat et le très jeune enfant révèle que tous deux sont sensibles au programme FI, c'est-à-dire à la distribution périodique du renforcement. Par contre, tous deux ont des performances médiocres dans le programme DRL. Ils émettent de nombreux intervalles inter-réponses trop courts et leur performance ne s'améliore qu'à partir du moment où l'inhibition des réponses devient efficace. Le jeune enfant et les rats juvéniles émettent de nombreuses conduites collatérales, ce qui confirme la généralité de ces comportements à travers les espèces et les âges et tend à montrer que le rat et le sujet humain utilisent des stratégies de médiation temporelle identiques. En résumé, ces données encore fragmentaires montrent que des variables développementales modulent l'acquisition des régulations temporelles et qu'il y a une continuité entre la maîtrise du temps par l'animal et celle spécifique au sujet humain (RICHELLE, 1968; RICHELLE *et al.*, 1985).

CONCLUSION

Nous avons décrit ci-dessus quelques procédures qui permettent l'étude de la régulation et de la discrimination temporelle chez l'animal. Nous avons aussi esquissé quelques hypothèses concernant le(s) mécanisme(s) de l'hypothétique "horloge interne" et sa relation avec les rythmes biologiques. Nous avons enfin abordé les aspects comparatifs et développementaux des régulations temporelles acquises et suggéré qu'il n'y a probablement pas de solution de continuité entre les adaptations au temps des espèces animales et du sujet humain. Le temps marque tous les comportements et le nombre d'études qui lui ont été consacrées a augmenté au cours des 30 dernières années. Les premières recherches étaient sous-tendues par un double postulat : l'arbitrarité de la réponse (les réponses opérantes sont équivalentes quelle que soit l'espèce) et l'exclusivité du contrôle exercé par le mécanisme d'apprentissage opérant. Elles négligeaient l'observation directe du sujet dans l'enceinte expérimentale. La diversification des espèces

étudiées et l'examen de multiples combinaisons entre réponses et renforcements ont montré que toutes les réponses ne se conditionnent pas avec la même facilité et que tous les renforcements n'ont pas la même efficacité (BRELAND and BRELAND, 1961; JOHNSTON, 1981; DOMJAN and GALEF, 1983). La neutralité biologique de la réponse a été contestée. La prise de conscience de l'importance de ces contraintes biologiques (SELIGMAN and HAGER, 1972; HINDE and STEVENSON-HINDE, 1973; BOLLES, 1979) a provoqué une remise en question de la généralité des résultats obtenus avec des réponses "arbitraires", c'est-à-dire sans relation inconditionnelle avec le renforcement. Cette remise en question s'est répercutée dans le domaine du temps.

Deux tendances se sont dégagées dans les travaux ultérieurs. La première admet l'existence d'une pluralité de mécanismes de gestion du temps, éventuellement constitués d'éléments assemblés ad hoc (des "horloges sur mesure" en quelque sorte). Elle se base sur la diversité des adaptations au temps observées tant chez l'animal que chez le sujet humain.

La seconde tente de retrouver, sous la diversité des adaptations au temps, un principe unificateur commun aux espèces animales et humaine. La théorie du temps scalaire de GIBBON (1977), dont nous avons brièvement décrit les prérequis comportementaux, connaît actuellement la faveur de certains théoriciens du temps (CHURCH, ROBERTS). Cette orientation a inspiré plusieurs stratégies expérimentales. L'une d'entre elles a été mentionnée plus haut : la mise au point de procédures qui permettent la mise à nu du "pure timing", c'est-à-dire d'une régulation temporelle du comportement libre de toute interférence et en parfaite adéquation avec une capacité sous-jacente. L'intérêt d'une telle procédure est évident, mais il est sans doute prématuré ou même fallacieux de supposer que la capacité et le mécanisme de l'horloge interne qui seront mis à jour grâce à ce type de procédure seront identiques quelle que soit l'espèce étudiée. Un même comportement peut être sous-tendu par des mécanismes différents et l'illusion de cohérence peut provenir d'une scotomisation involontaire des variations observées lorsque l'analyse n'est pas limitée aux seuls pigeons et rats albinos. Le défi posé par des théories comme celle du temps scalaire doit être relevé par des tentatives systématiques de validation, conduites avec les procédures les plus ingénieuses, qui ne soient pas limitées aux seules espèces "de laboratoire" ou à des durées courtes et qui considèrent la diversité et la flexibilité des adaptations au temps comme un donné majeur qu'il faut analyser et réhabiliter face à un réductionnisme séduisant mais peut-être trop restrictif.

BIBLIOGRAPHIE

ASCHOFF, J., VON GOETZ, C. & HONMA, K. (1983). — Restricted feeding in rats : effects of varying feeding cycles. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **63**, 91-111.

BAROFSKY, I. (1969). — The effect of high ambient temperature on timing behavior in rats. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **12**, 59-72.

BELL, C.R. (1965). — Time estimation and increase in body temperature. *Journal of Experimental Psychology*, **70**, 232-234.

BELL, C.R. (1975). — Effects of lowered temperature on time estimation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **27**, 531-538.

- BITTERMAN, M.E. (1960). — Toward a comparative psychology of learning. *American Psychologist*, **15**, 704-712.
- BITTERMAN, M.E. (1965). — Phyletic differences in learning. *American psychologist*, **20**, 396-410.
- BLONDIN, C. (1974). — Conditionnement operant de lémuriers malgaches. Mémoire de Licence en Psychologie, Université de Liège, non publié.
- BOLLES, R.C. (1979). — Learning Theory. New York : Holt, Rinehart and Winston, second edition.
- BRELAND, K. & BRELAND, M. (1961). — The misbehavior of organisms. *American Psychologist*, **16**, 681-684.
- BROUETTE, B., CAMBIER, P., LAFONTAINE, C., SCHREIDEN, L., LEJEUNE, A. & LEJEUNE, H. (1985). DRL performance in Balb/C mice : a comparison with wood mice (*Apodemus sylvaticus* and *flavicollis*). *Behavioural Processes*, **10**, 160-161.
- CATANIA, A.C. (1970). — Reinforcement schedules and psychophysical judgement : a study of some temporal properties of behavior. In : W.N.Schoenfeld (Ed.), *The Theory of Reinforcement Schedules*, New York : Appleton Century Crofts, pp. 1-42.
- CHURCH, R.M. & MECK, W.H. (1988). — Biological basis of the remembered time of reinforcement. In : L. COMMONS, R.M. Church, J.R. Stellar & A.R. Wagner (Eds). — *Quantitative Analysis of Behavior, Volume VII : Biological Determinants of Reinforcement*, Hillsdale, N.J. : Lawrence Erlbaum Associates, pp.103-119.
- DELIEGE, M. (1975). — Le comportement de régulation temporelle en programme FI. Thèse de doctorat en Sciences Zoologiques, Université de Liège, non publié.
- DEWS, P.B. (1965). — The effect of multiple S^{Δ} periods on responding on a fixed interval schedule : III effects of changes in patterns of interruption, parameters and stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **8**, 427-435.
- DOMJAN, M. & GALEF, B.G. Jr. (1983). — Biological constraints on instrumental and classical conditioning: retrospects and prospects. *Animal Learning and Behavior*, **11**, 151-161.
- EDMONDS, S.C. & ADLER, N.T. (1977). — Food and light as entrainers of circadian running activity in the rat. *Physiology and Behavior*, **18**, 915-919.
- ELSMORE, T.F. & HURSH, S.R. (1982). — Circadian rhythms in operant behavior of animals under laboratory conditions. In : F.M. Brown & R.C. Graeber (Eds), *Rhythmic Aspects of Behavior*, Hillsdale, N.J. : Lawrence Erlbaum Associates, pp. 273-310.
- FINGER, S., ALTEMUS, K.L., GREEN, L., WOLF, C., MILLER, J. & ALMLI, C.R. (1987). — Effects of medial frontal cortex lesions on DRL performance in rats. *Physiology and Behavior*, **41**, 387-389.
- FRANÇOIS, M. (1927). — Contribution à l'étude du sens du temps. La température interne comme facteur de variation de l'appréciation subjective des durées. *L'Année Psychologique*, **28**, 186-204.
- GIBBON, J. (1977). — Scalar expectancy and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, **84**, 279-325.
- GOTTLIEB, G. (1984). — Evolutionary trends and evolutionary origins : relevance to theory in comparative psychology. *Psychological Review*, **91**, 448-456.
- GOTTLIEB, G. (1985). — Anagenesis : theoretical basis for the ecological void in comparative psychology. In : T.D. Johnston & A.T. Pietrewicz (Eds), *Issues in the Ecological Study of Learning*. Hillsdale, N.J. : Erlbaum, pp. 59-72.

- GRAILET, J.M. (1983). — Régulation temporelle acquise chez un poisson cichlidé africain, *Sarotherodon niloticus* (L.). Mémoire de licence en Psychologie, Université de Liège, non publié.
- GROSSMAN, K.E. (1973). — Continuous, fixed-ratio and fixed interval reinforcement in honey bees. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **20**, 105-109.
- HARRISON, D. & ISAAC, W. (1984). — Disruption in habituation of stable fixed interval behavior in young and older monkeys. *Physiology and Behavior*, **32**, 341-344.
- HEMMES, N.K. (1975). — Pigeon's performance under differential reinforcement of low rate schedule depends upon the operant. *Learning and Motivation*, **6**, 344-357.
- HEMMES, N.K. & RUBINSKY, H.J. (1982). — Conditional acceleration and external disinhibition of operant lever pressing by prereward stimuli, neutral and reinforcing stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **38**, 157-168.
- HINDE, R.A. (1982). — Ethology : its Nature and Relation with other Sciences. Glasgow : Fontana Paperbacks.
- HINDE, R.A. & STEVENSON-HINDE, J. (Eds) (1973). — Constraints on Learning : limitations and predispositions. New York : Academic Press.
- HOAGLAND, (1935). — Pacemakers in relation to aspects of behavior. Experimental Biology Monographs, Macmillan.
- HOBBS, H.S. (1981). — Circadian rhythms and animal behavior research. *Animal Learning and Behavior*, **9**, 604-605.
- HODOS, W. & CAMPBELL, C.B. (1969). — *Scala Naturae* : why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review*, **76**, 337-350.
- INNIS, N.K. & VANDERWOLF, C.H. (1981). — Neural control of temporally organized behavior in rats : the suprachiasmatic nucleus. *Behaviour Analysis Letters*, **1**, 53-62.
- JARRARD, L.E. (1980). — Selective hippocampal lesions and behavior. *Physiological Psychology*, **8**, 198-206.
- JASSELETTE, P., LEJEUNE, H. & WEARDEN, J. (1989). — The perching response and the laws of animal timing. *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*, in press.
- JOHNSTON, T.D. (1981). — Contrasting approaches to a theory of learning. *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**, 125-173.
- KAPLAN, J. (1965). — Temporal discrimination in rats during continuous brain stimulation. *Psychonomic Science*, **2**, 255-256.
- KINTSCH, W. & WITTE, R.S. (1962). — Concurrent conditioning of a bar press and salivation response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **55**, 963-968.
- KLEINGINNA P.R. & CURRIE, J.A. (1979). — Effects of intermittent reinforcement in the Florida kingsnake (*Lampropeltis getulus floridae*). *Journal of Biological Psychology*, **21**, 14-16.
- LATIES, V.G., WEISS, B. & WEISS, A.B. (1969). — Further observation of "overt" mediating behavior and the discrimination of time. *Journal of the Experimental Analysis of behavior*, **12**, 43-57.
- LAURENT, E. (1983). — Régulation temporelle acquise chez une tortue d'eau douce : *Pseudemys scripta elegans* (Wied). Mémoire de licence en Zoologie, Université de Liège, non publié.

- LEJEUNE, H. (1976). — Une expérience de conditionnement opérant chez un prosimien : *Perodicticus potto Edwarsi*. *Psychologica Belgica*, **16**, 199-208.
- LEJEUNE, H. (1978). — Sur un paradoxe dans l'estimation du temps chez l'animal, *Revue Critique. L'Année Psychologique*, **78**, 163-181.
- LEJEUNE, H. (1989). — Memory for DRL : a comparison between weanling, adult and senescent subjects. *Physiology and Behavior*, **45**, 321-329.
- LEJEUNE, H. & JASSELETTE, P. (1985). — Fixed interval and fixed time treadle pressing in the pigeon : a comparison with FI and FT keypecking. *Behavioural Processes*, **11**, 131-152.
- LEJEUNE, H. & JASSELETTE, P. (1986). — Accurate DRL performance in the pigeon : a comparison between perching and treadle pressing. *Animal Learning and Behavior*, **14**, 205-211.
- LEJEUNE, H. & JASSELETTE, P., (1987). — DRL performance in the weanling rat : a comparison with adult subjects. *Physiology and Behavior*, **40**, 271-278.
- LEJEUNE, H., JASSELETTE, P., NAGY, J. & PERÉE, F. (1986). — Fixed Interval performance in the weanling rat : a comparison with adult and senile subjects. *Physiology and Behavior*, **38**, 337-343.
- LEJEUNE, H., RICHELLE, M. & MANTANUS, H. (1980). — Factors influencing temporal regulations. In : M. Richelle & H. Lejeune (Eds), *Time in Animal Behaviour*, Oxford; Pergamon Press, pp.108-142.
- LEJEUNE, H. & RICHELLE, M. (1982a). — Fixed Interval in the turtle dove : a comparison with pigeons and rats. *Behaviour Analysis Letters*, **2**, 87-95.
- LEJEUNE, H. & RICHELLE, M. (1982b). — Differential reinforcement of perching duration in the pigeon : a comparison with Differential-Reinforcement-of-Low rate keypecking. *Behaviour Analysis Letters*, **2**, 49-57.
- LORIG, T.S. & ISAAC, W. (1986). — EEG activity during fixed-and variable-interval responding. *Physiological Psychology*, **14**, 63-66.
- LOWE, C.F., BEASTY, A. & BENTALL, R.P. (1983). — The role of verbal behavior in human learning : infant performance on fixed-interval schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **39**, 157-164.
- MACAR, F. (1980). — *Le Temps : Perspectives Psychophysiologiques*. Bruxelles : Mardaga.
- MACAR, F. (1985). — Time psychophysics and related models. In : J. Michon and J. Jackson (Eds), *Time, Mind and Behavior*. Berlin : Springer Verlag, pp. 112-130.
- MACAR, F. & VITTON, N. (1979). — Contingent Negative Variation and accuracy of time estimation : a study on cats. *EEG and Clinical Neurophysiology*, **47**, 213-228.
- MCGOWN, W.P., SPENCER, W.B. & NEETZ, R. (1977). — An investigation of collateral wood chewing as a time-mediational device. *Psychological Reports*, **41**, 1063-1069.
- MECK, W.H. (1986). — Affinity for the dopamine D2 receptor predicts neuroleptic potency in decreasing the speed of an internal clock. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **25**, 1185-1189.
- MECK, W.H. & CHURCH, R.M. (1987). — Nutrients that modify the speed of internal clock and memory storage processes. *Behavioural Neuroscience*, **101**, 465-475.
- PAVLOV, I.P. (1927). — *Conditioned Reflexes*. Oxford University Press (second edition : New York : Dover publication 1960).

- PIÉRON, H. (1923). — Les problèmes psychophysiologiques de la perception du temps. *L'Année Psychologique*, **24**, 1-25.
- POUTHAS, V., MACAR, F., LEJEUNE, H., RICHELLE, M. & JACQUET, A.Y. (1986). L'ontogenèse des régulations temporelles acquises chez l'enfant et l'animal, *Revue Critique. L'Année Psychologique*, **86**, 103-121.
- RENSCH, B. (1947). — Neue Probleme der Abstammungslehre : die transspezifische Evolution. Stuttgart : Enke.
- RENSCH, B. (1959). — Evolution above the Species Level. New York : Columbia University Press.
- RICHELLE, M. (1968). — Notions modernes de rythme biologique et régulations temporelles acquises. *In* : J. de Ajuriaguerra (Ed.), *Cycles Biologiques et Psychiatrie*. Genève : Georg et Cie., Paris, Masson, pp. 233-255.
- RICHELLE, M. & LEJEUNE, H. (Eds) (1980). — Time in Animal Behaviour. Oxford : Pergamon Press.
- RICHELLE, M. & LEJEUNE, H. (1984). — Timing competence and timing performance : a cross-species approach. *In* : J. Gibbon & L. Allan, (Eds), *Timing and Time Perception*. Annals of the New York Academy of Sciences, volume 423, pp. 254-268.
- RICHELLE, M., LEJEUNE, H., PERIKEL, J.J. & FERY, P. (1985). — From biotemporality to nootemporality : towards an integrative and comparative view of time in behavior. *In* : J. Michon & J. Jackson (Eds), *Time, Mind and Behavior*. Berlin : Springer Verlag, pp. 75-99.
- ROBERTS, S. (1983). — Properties and function of an internal clock. *In* : R.L. Mellgren (Ed.), *Animal Cognition and Behavior*. Amsterdam : North Holland Press, pp. 345-397
- ROZIN, P. (1965). — Temperature independence of an arbitrary temporal discrimination in the goldfish. *Science*, **149**, 561-564.
- SCHNEIRLA, T.C. (1949). — Levels in the psychological capacities of animals. *In* : R.W. Sellars, J.V. McGill & M. Farber (Eds), *Philosophy for the Future : The Quest of Modern Materialisms*. New York : Mc Millan, pp. 243-286.
- SELIGMAN M.E.P. & HAGER, J.L. (1972). — Biological Boundaries of Learning. New York : Appleton Century Crofts.
- SINDEN, J.D., RAWLINS, J.N.P., GRAY, J.A. & JARRARD, L.E. (1986). — Selective cytotoxic lesions of the hippocampal formation and DRL performance in rats. *Behavioral Neuroscience*, **100**, 320- 329.
- SINGH, D. & WIKENS, D.D. (1968). — Disinhibition in instrumental conditioning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **66**, 557-559.
- SKINNER, B.F. (1938). — The Behavior of Organisms. New York : Appleton Century Crofts.
- STADDON, J.E.R. (1977). — Schedule-induced behavior, *In* : W.K. Honig & J.E.R. Staddon (Eds), *Handbook of Operant Behavior*. Englewood Cliffs, N.J. : Prentice Hall, pp.125-153.
- TERMAN, M. (1983). — Behavioral analysis and circadian rhythms. *In* M.D. Zeiler & P. Harzem (Eds), *Advances in Analysis of Behavior*, Vol. III. Chichester : Wiley, pp. 103-141.
- WILSON, M.P. & F.S. KELLER (1953). — On the selective reinforcement of spaced responding. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **46**, 190-193.
- YARCZOWER, M. (1984). — Behavior and evolutionary progress : anagenesis, grades, and evolutionary scales. *In* : G. Greenberg & E. Tobach (Eds), *Behavioral Evolution and Integrative Levels*, The T.C. Schneirla Conference Series. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates, pp. 105-119.