

*Horloge interne
et adaptations comportementales
chez l'animal*

MARC RICHELLE

Laboratoire de Psychologie expérimentale*
Université de Liège

SUMMARY

Though research on timing behaviour using operant conditioning has not led to a clear understanding of the internal mechanisms underlying time estimation, they have thrown some light on the complex variables which influence an animal's adjustment to duration. On the basis of recent and partly unpublished experimental results, the author discusses the role of schedules of reinforcement, of the nature of the response, of the synchronizing stimuli and of collateral behaviours. He suggests an interpretation in terms of active inhibitory mechanisms involving alternating phases of tension and discharge.

On est aujourd'hui, dans les disciplines les plus diverses où la chronobiologie a pénétré, à la recherche des « horloges internes », comme on était — et n'a cessé d'être — à la recherche de l'engramme. Et, comme pour ce dernier, l'objet que l'on poursuit s'esquive, de la manière la plus déconcertante, chaque fois que l'on se croyait près de le saisir. A la multiplication des descriptions raffinées de phénomènes périodiques s'oppose l'irritante et persistante ignorance des mécanismes qui en

* 32, boulevard de la Constitution, B 4000 Liège.

contrôlent la régularité. L'étude des adaptations comportementales à la durée chez l'animal — l'un des secteurs de la chronobiologie qui relève de la psychologie — n'échappe pas à cette situation. Elle nous a fourni, au cours des dix dernières années, une masse impressionnante de faits nouveaux. Elle a exploré dans toutes les directions les types de comportements classiquement utilisés comme révélateurs des régulations temporelles acquises — engendrés notamment par les programmes de conditionnement opérant dits à intervalle fixe (FI), à débit de réponse lent (DRL) et de discrimination de durée. Elle y a ajouté de nouvelles procédures expérimentales, tel le renforcement de durée de réponse, où l'appréciation du temps ne porte plus sur un intervalle séparant deux actes moteurs propres au sujet (comme dans le DRL), ni sur l'intervalle séparant deux événements externes (les renforcements dans le FI, par exemple), ni sur la durée d'une stimulation extérieure (comme dans les tâches de discrimination habituelles), mais sur la durée d'une conduite motrice prolongée (Platt *et al.*, 1973 ; Greenwood *et al.*, 1975).

Elle n'a pas jusqu'ici abouti à percer les mécanismes de l'horloge interne à l'œuvre dans les formes particulières d'adaptation au temps qu'elle envisage. Rien n'autorise d'ailleurs à penser que l'analyse comportementale puisse à elle seule y parvenir. Mais il importe qu'elle fournisse une description raffinée des performances de l'organisme dont le neurophysiologiste puisse rechercher les instruments d'exécution et de contrôle dans le système nerveux. A cet égard, les recherches accumulées à ce jour, loin de paraître décevantes, nous éclairent singulièrement sur la complexité de cet aspect de la vie de relation, complexité que le psychophysiologiste devra garder présente à l'esprit dans sa recherche d'un centre du temps, d'une propriété cruciale du tissu nerveux, ou même plus simplement de phénomènes physiologiques électivement témoins de l'adaptation temporelle.

CAPACITÉ DE L'HORLOGE INTERNE ET ADAPTATIONS COMPORTEMENTALES

Examinons quelques illustrations de cette complexité. Si nous postulons quelque mécanisme interne d'estimation de la

durée, sur la base de quels indices en définirons-nous la capacité ? A première vue, il suffirait de soumettre le sujet à une situation comportant des contraintes temporelles définies, d'enregistrer ses performances et de spécifier, à partir de là, les caractéristiques du chronomètre interne. En réalité, les choses apparaissent beaucoup moins simples. En effet, si chronomètre interne il y a, quiconque étudie le comportement ne l'appréhende jamais directement, mais seulement à travers des actions qu'il règle plus ou moins bien. Et ce « plus ou moins bien » semble dépendre d'une multiplicité de facteurs parmi lesquels figure en premier lieu ce que les skinnériens nomment dans leur jargon les contingences de renforcement, mais aussi la nature de la conduite utilisée, les propriétés des signaux associés, les caractéristiques spécifiques et individuelles, l'histoire des sujets, etc.

Rôle du programme de renforcement

Les différences de performances dans les régulations temporelles contrôlées par différents programmes de renforcement sont connues depuis longtemps. Le même individu (il s'agit de chats) qui ajuste son débit de réponse opérante dans un programme à intervalle fixe de 10 mn, de manière à présenter des pauses après chaque renforcement s'étendant sur 5 à 8 mn, se révélera incapable de maîtriser un DRL 60 s, qui requiert un espacement infiniment plus court pourtant des réponses motrices, et moins encore des contingences de renforcement de durée de réponse où la condition du renforcement est le maintien de la patte en appui sur le levier pendant 10 ou 15 s. Des observations accumulées dans notre laboratoire (voir Richelle, 1972) aussi bien que de nombreuses données de la littérature confirment les discordances entre les performances selon les programmes. On cite souvent, par exemple, l'incapacité des pigeons à s'ajuster à un programme DRL pour peu que le délai imposé dépasse 10 s, alors que leurs performances en FI n'ont rien à envier à celles du rat (qui s'adapte à des DRL de 30 à 60 s) et qu'ils sont aptes par ailleurs à discriminer des signaux visuels de durées différentes jusqu'à des valeurs absolues de 40 s au moins (Reynolds et Catania, 1962 ; Stubbs, 1968). Une discordance analogue se retrouve chez la souris (Maurissen, 1970). On est donc amené à s'interroger sur ce qui distingue

les programmes de renforcement employés et pourrait expliquer qu'ils reflètent si différemment les capacités de l'horloge interne. Certaines de ces comparaisons suggèrent l'intervention, dans toute situation de régulation temporelle, de mécanismes d'inhibition, entendus au sens pavlovien, c'est-à-dire comme processus actifs. Ceux-ci ne pourraient cependant se maintenir indéfiniment de façon ininterrompue : ils appelleraient des phases de compensation, selon une alternance tension-décharge, dont il reviendrait au psychophysiologiste de découvrir la raison d'être. Cette hypothèse, dont nous avons il y a dix ans rappelé l'intérêt (Richelle, 1968), dérive à la fois de Pavlov et de Janet. Longtemps ignorée par la plupart des spécialistes du conditionnement opérant qui ont cru, à la suite de Skinner, pouvoir se dispenser du concept d'inhibition, elle retrouve aujourd'hui place dans leurs travaux expérimentaux (Boakes et Halliday, 1972). Elle permet peut-être de rendre compte des différences paradoxales constatées entre performance dans le programme à intervalle fixe (FI) et dans le programme à débit lent (DRL) : si, dans le premier cas, le sujet produit spontanément des pauses entre réponses bien plus longues que celles qu'il est capable de produire dans le second, alors qu'elles y sont la condition de son renforcement, c'est peut-être que le programme FI ménage des phases de compensation (émission de réponses à rythme rapide après chaque pause spontanée; jusqu'au renforcement), que n'autorise pas le programme DRL.

Les différences dans les contingences de renforcement ne suffisent cependant pas à rendre compte des différences de performances. Le programme restant constant, celles-ci varieront si l'on change la réponse opérante ou encore les stimulus associés aux événements qui se succèdent dans des situations d'ajustement temporel.

Nature de la réponse

Ainsi, les difficultés rencontrées à conditionner les pigeons à espacer leurs réponses de délais dépassant une dizaine de secondes ne se retrouvent pas si l'on a recours à une autre réponse motrice que le classique coup de bec. Les observations souvent citées de Hemmes (1970), attestant une amélioration grâce à l'usage d'une réponse d'appui de la patte, ont été confirmées dans notre laboratoire par Mantanus et coll. (1976).

Elles ne sont nullement incompatibles avec l'hypothèse de mécanismes inhibiteurs ; elles conduisent au contraire à les envisager à un niveau plus fin, où soit prise en considération la nature de la réponse motrice dans ses rapports avec la situation globale dans laquelle elle s'insère. Le coup de bec du pigeon, impliqué dans les activités préparatoires aussi bien que consommatoires du comportement alimentaire, n'est pas une réponse arbitraire, neutre, lorsqu'il est utilisé à titre d'opérant dans des programmes à renforcement alimentaire, ainsi que l'on s'en est avisé à la lumière des travaux sur l'automodelage (*autoshaping*) et sur l'analyse topographique fine (notamment Brown et Jenkins, 1968 ; Jenkins et Moore, 1973 ; Smith *et al.*, 1972). Il se pourrait que sa liaison naturelle au renforcement, comme son rythme spécifique d'émission, ne la rende que très imparfaitement contrôlable par les mécanismes d'inhibition à l'œuvre dans les régulations temporelles, spécialement en programme DRL. Des caractéristiques du système neuromoteur installées au cours de la phylogenèse dicteraient ici leurs limites à l'action des mécanismes inhibiteurs réglant les adaptations acquises à la durée. Les potentialités de ces mécanismes seraient par conséquent impossibles à préciser autrement que par référence au système de réponse à travers lequel ils se manifestent.

Stimulus synchroniseurs

Les stimulus associés aux réponses et aux renforcements jouent également un rôle important dans l'expression de régulateur temporel enregistrée par le comportementaliste. Une démonstration originale en a été encore fournie récemment par Delière (1975). Elle s'est demandé quelle part tenaient, dans l'adaptation aux programmes à intervalle fixe, les signaux extéroceptifs qui accompagnent habituellement l'octroi du renforcement et mettent ainsi fin, sans qu'il soit besoin d'aucune estimation précise du temps, à la chaîne de réponses meublant la dernière fraction de l'intervalle. Dans les situations expérimentales les plus courantes, ces signaux sont essentiellement auditifs (bruit produit par le distributeur automatique de nourriture, par la chute de la ration dans la mangeoire), secondairement visuels (vue de la pastille arrivant dans la mangeoire), voire olfactifs. Que reste-t-il de la légendaire courbe

cumulative en festons lorsqu'on prive le sujet de ces indices ? Elle se dégrade spectaculairement : le débit de réponse global s'abaisse, la régulation temporelle se fait nettement moins bonne, et les « festons » — *scallops* — réguliers font place à des « escaliers » aux marches irrégulièrement disposées. Ces effets ne sont pas irréversibles. Il suffit de réinstaller les repères sonores associés pour voir réapparaître les comportements normaux. Ils ne sont pas non plus liés à l'apprentissage préalable dans les conditions habituelles avec présence des repères. En effet, le comportement des sujets d'emblée exposés au programme sans repère est comparable, bien que légèrement mieux adapté, à celui des sujets privés de repères après un apprentissage avec repère. L'absence de repère s'accompagne aussi de phénomènes d'extinction partielle, voire généralisée, proches de ceux que l'on a observés dans des FI et des DRL à délais longs chez le chat (Richelle, 1972).

Une série de vérifications ont permis à Deliège de mieux cerner le rôle joué par le repère extéroceptif associé au renforcement. S'il joue incontestablement un rôle de renforcement secondaire par son association au renforcement primaire, et un rôle d'activateur non spécifique de l'activité opérante, son rôle principal, dans le contexte du programme FI, semble bien être celui d'un repère périodique qui, en ponctuant chaque renforcement, allège en quelque sorte les mécanismes internes de repérage temporel. Lorsque ceux-ci sont livrés à eux-mêmes, dans les situations dépourvues de repères, et doivent par conséquent décider du moment où il convient de quitter le levier pour se rendre à la mangeoire, on assiste à des manifestations dans lesquelles il serait difficile de ne pas voir à l'œuvre un processus actif d'inhibition, s'il faut en croire les observations directes très fines par lesquelles Deliège a eu la sagesse de compléter ses enregistrements automatiques.

Ces résultats trouvent un écho dans d'autres recherches dont, réciproquement, ils éclairent certains aspects paradoxaux. Les spécialistes du conditionnement opérant ont, dans le cadre de travaux sur le renforcement secondaire notamment, souvent fait l'inverse de ce que Deliège a entrepris : ils ont supprimé le renforcement, tout en maintenant les signaux associés. Lorsque cette manœuvre est réalisée sur un programme FI en cours, elle entraîne une modification de l'activité opérante

dans le sens d'une augmentation transitoire du débit s'accompagnant d'une atteinte à la régulation temporelle. C'est l'effet d'omission du renforcement décrit par Staddon et Innis (1969). Cependant, si l'on adopte la procédure dite *programme de second ordre* — qui consiste à ne fournir au terme de chacun de n intervalles de FI qu'un signal extéroceptif, puis au terme de l'intervalle $n + 1$ le renforcement primaire —, on obtient une courbe cumulative où chaque intervalle présente les caractéristiques classiquement décrites pour les programmes FI ordinaires (De Lorge, 1967, 1969). Il n'est même pas indispensable que le stimulus employé soit ou ait été associé au renforcement primaire. Or, ces programmes de second ordre, qui ont été surtout étudiés dans la forme FI que nous venons de décrire, ne donnent pas lieu à des performances aussi adaptées si l'on utilise des composantes FR par exemple. Ceci indique que le comportement en second ordre FI n'est pas dû essentiellement à la fonction de renforcement secondaire du stimulus externe, mais bien plutôt à sa fonction de métronome. Parallèlement, quand Deliège, de son côté, supprime le signal sonore dans le programme FR, elle n'observe aucune détérioration de l'adaptation. On pourrait donc concevoir les repères associés au renforcement primaire du programme FI comme de véritables synchroniseurs qui viennent dispenser le sujet d'une estimation temporelle réelle, tout en lui permettant de donner l'illusion d'une remarquable périodicité. Mais, comme il en va lors de la suppression des synchroniseurs des cycles circadiens, les sujets les plus réguliers avec synchroniseur ne le restent pas nécessairement quand leur rythme endogène est livré à lui-même. Et l'on peut penser, avec Deliège, qu'à cet égard le programme FI traditionnel ne fournit pas une expression très valide des capacités des mécanismes de régulation temporelle comme tels.

CONDUITES COLLATÉRALES

Aux contingences de renforcement, à la nature de la réponse, aux stimulus associés, il faut encore ajouter, parmi les facteurs à prendre en considération dans l'analyse des régulations temporelles, les comportements non prévus ni requis dans l'expérience, mais que le sujet produit « spontanément ». Ces

tivité, dont les tours sont enregistrés automatiquement. Il a tenté d'induire des conduites collatérales de locomotion dans la roue en conditionnant quatre rats, préalablement à leur exposition au programme DRL, à tourner dans la roue pour être renforcés. Placés en programme DRL, trois d'entre eux continuent à user de la roue, mais non le quatrième. Par contre, de deux sujets contrôles chez qui les tours de roue n'ont jamais été renforcés, l'un use spontanément de la roue, l'autre non. Ceux qui en usent ne présentent pas des performances significativement meilleures que ceux qui n'en usent pas. De plus, les tours de roue sont exécutés non seulement entre la réponse en A et la réponse en B (ils peuvent alors jouer un rôle dans le repérage temporel) mais après les réponses en B, et dans une large proportion, lorsque celles-ci n'ont pas été renforcées parce que survenues trop tôt. Les conduites collatérales jouent sans doute dans ce cas leur rôle de décharge plutôt que leur rôle discriminatif.

Lincé a ensuite soumis ses sujets à une situation où la conduite collatérale définie est une condition supplémentaire du renforcement : pour qu'une réponse en B soit renforcée, il faut non seulement qu'elle suive la réponse en A dans les délais prescrits mais que, durant cet intervalle, l'animal ait effectué au moins un tour de roue (DRL + CCO, *conduites collatérales obligatoires*). Cette procédure produit des résultats fort différents selon les sujets, révélant la mise en œuvre antérieurement par chacun d'eux de stratégies différentes : tantôt aucun changement n'apparaît, ce qui laisse supposer que le sujet se comporte déjà, avant l'installation explicite de cette exigence par l'expérimentateur, comme si la conduite collatérale était obligatoire, qu'il avait développé une chaîne superstitieuse R en A → roue → R en B ; tantôt la performance est moins bonne sans que le taux d'activité dans la roue ait été modifié ; tantôt enfin, les sujets rencontrent les exigences du programme en produisant plus de conduites collatérales, mais sans aucun bénéfice pour leur ajustement temporel.

Si, inversement, les conduites collatérales sont éliminées par blocage de la roue (tout en maintenant l'accès libre), on observe une diminution générale des performances, mais les intervalles entre réponses A et B sont, dans l'ensemble, plus courts. Ceci laisse à penser, à nouveau, que l'activité loco-

trice dans la roue avait une fonction compensatrice. En effet, si elle avait servi essentiellement au repérage temporel, on eût dû s'attendre à une altération aussi bien en plus qu'en moins des intervalles inter-réponses.

Chez les sujets qui usent de la roue, il semble démontré que se constitue une chaîne de réponses incluant les appuis sur le levier et l'activité locomotrice. En effet, une procédure de renforcement indépendant du comportement des sujets n'entraîne chez eux ni l'extinction de l'activité roue ni celle des appuis opérants, alors que les sujets qui n'usent pas de la roue se montrent rapidement sensibles à cette modification de contingences et cessent de fournir des réponses leviers devenues inutiles.

Ces nouvelles données corroborent l'idée que l'on pouvait se faire des conduites collatérales à partir des nombreux résultats d'apparence parfois contradictoire déjà publiés dans la littérature. Elles n'apparaissent pas chez tous les sujets présentant par ailleurs de bonnes régulations temporelles. Elles s'installent chez certains sujets, ou dans certaines conditions, parfois selon le mode du renforcement superstitieux, ou comme simple activité de remplissage. Quelle qu'en soit l'origine, quand on les rencontre, il semble bien qu'elles jouent un rôle positif dans les régulations temporelles, primordialement comme activité compensatoire dans des mécanismes inhibiteurs — qui peuvent alors s'exercer avec une efficience accrue —, secondairement comme système de repérage discriminatif du temps écoulé. D'aucune façon, elles ne fournissent une explication univoque des remarquables régulations temporelles observées chez l'animal dans les situations de conditionnement. Elles n'offrent pas de substitut aux mystères de l'horloge interne, qui demeurent entièrement à élucider.

RÉSUMÉ

Les recherches sur les régulations temporelles acquises effectuées à l'aide des méthodes du conditionnement opérant, si elles n'ont pas permis de cerner les mécanismes internes de l'estimation temporelle, ont mis en lumière la complexité des variables qui affectent l'ajustement de l'animal au temps. Sur la base de données expérimentales récentes et en partie

inédites, l'auteur discute le rôle des programmes de renforcement, de la nature de la réponse, des stimulus synchroniseurs et des conduites collatérales et en propose une interprétation en termes de mécanismes actifs d'inhibition, impliquant une alternance tension-décharge.

BIBLIOGRAPHIE

- BOAKES (R. A.), HALLIDAY (M. S.) (eds). — *Inhibition and learning*, Londres, Academic Press, 1972.
- BROWN (P. L.), JENKINS (H. M.). — Auto-shaping in the pigeon's key peck, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1968, 11, 1-8.
- DELIÈGE (M.). — *Le comportement de régulation temporelle spontanée en programme à intervalle fixe*, thèse de doctorat ès sciences, inédit, Université de Liège, 1975.
- DE LORGE (J.). — Fixed interval behavior maintained by conditioned reinforcement, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1967, 10, 271-276.
- DE LORGE (J.). — The influence of pairing with primary reinforcement in second-order schedules, in D. P. HENDRY (ed.), *Conditioned reinforcement*, The Dorsey Press, Illinois, 1969.
- GLAZER (H.), SINGH (D.). — Role of collateral behavior in temporal discrimination performance and learning in rats, *Journal of Experimental Psychology*, 1971, 91, 78-84.
- GREENWOOD (P.), DAL PUPPO (A.), TONG (T.). — *Etude du DRL à deux leviers. Appui bref et appui prolongé chez le chat*, rapport de recherche inédit, Laboratoire de Psychologie expérimentale de l'Université de Liège, 1975.
- HEMMES (N. S.). — *DRL efficiency depends upon the operant*, Communication présentée au congrès de la Psychonomic Society, San Antonio, 1970.
- JENKINS (H. M.), MOORE (B. R.). — The form of the autoshaped response with food or water reinforcers, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1973, 20, 163-181.
- LINCÉ (R.). — *Activité collatérale et régulation temporelle en DRL*, thèse de licence, inédit, Laboratoire de Psychologie expérimentale, Université de Liège, 1976.
- LYDERSEN (T.), PERKINS (D.). — Effects of duration of DRL correlated stimuli on timing and collateral responses, *Psychonomic Sciences*, 1972, 29, 149-150.
- MANTANUS (H.), FAYT (C.), FERETTE (B.). — *Rôle de la nature de la réponse dans l'adaptation au programme DRL chez le pigeon*, rapport de recherche, inédit, Laboratoire de Psychologie expérimentale, Université de Liège, 1976.
- MAURISSEN (J.). — *Régulations temporelles acquises en programme FI et DRL chez la souris*, thèse de licence inédite, Laboratoire de Psychologie expérimentale, Université de Liège, 1970.

- PLATT (J. R.), KUCH (D. D.), BITGOOD (S. C.). — Rats lever-press durations as psychophysical judgments of time, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1973, 19, 239-250.
- REYNOLDS (G.), CATANIA (A. C.). — Temporal discrimination in the pigeon, *Science*, 1962, 135, 314-315.
- RICHARDSON (W. K.), LOUGHEAD (T. E.). — Behavior under large values of the differential reinforcement of low rate schedules, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1974, 21, 121-129.
- RICHELLE (M.). — Notions modernes de rythmes biologiques et régulations temporelles acquises, in J. de AJURIAGUERRA (éd.), *Cycles biologiques et psychiatrie*, Symposium Bel-Air 3, Paris, Masson, 1968.
- RICHELLE (M.). — Temporal regulation of behaviour and inhibition, in R. A. BOAKES et M. S. HALLIDAY (eds), *Inhibition and learning*, Londres, Academic Press, 1972, 229-250.
- SCHWARZ (B.), WILLIAMS (D. R.). — Discrete-trials spaced responding in the pigeon : the dependance of efficient performance on the availability of a stimulus for collateral pecking, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1971, 16, 155-160.
- SMITH (R. F.), GUSTAVSON (C. R.), GREGOR (G. L.). — Incompatibility between the pigeon's unconditioned response to shock and the conditioned key-peck response, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1972, 18, 147-153.
- STADDON (J. E. R.), INNIS (N. K.). — Reinforcement omission in fixed interval schedules, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1969, 12, 689-700.
- STUBBS (A.). — The discrimination of stimulus duration by pigeon, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1968, 11, 223-238.