

Cycle biologique & psychologie
De A. Janssens (A. Demer, 1968)

233

33

19789

68-010

Notions modernes de rythmes biologiques et régulations temporelles acquises

Marc RICHELLE

Lidze

68

Introduction

De l'étude des rythmes biologiques se dégagent quelques conclusions essentielles: des « horloges biologiques » fonctionnent dès les niveaux les plus élémentaires de la vie; elles semblent dotées, dès ces niveaux, d'une remarquable précision, que n'améliore guère l'évolution phylogénétique; plusieurs systèmes périodiques peuvent fonctionner au sein d'un même organisme d'une manière synchrone, ou indépendamment les uns des autres; il est vraisemblable que chez les organismes complexes des systèmes de contrôle intègrent et coordonnent dans une certaine mesure les systèmes périodiques plus primitifs, qui n'en dépendent pas, cependant, dans leur fonctionnement. La présence de systèmes périodiques précis chez les organismes les plus élémentaires, et leur association chez l'homme à de nombreuses formes pathologiques ont conduit certains auteurs, tel Richter (Richter, 1965), à supposer que l'évolution phylogénétique aboutirait à une libération progressive de ces rythmes, l'homme se caractérisant par le fait que « les composantes de son horloge interne se seraient peu à peu déphasées les unes par rapport aux autres ».

Si les rythmes biologiques correspondent à des phénomènes aussi généraux et fondamentaux, est-il permis de chercher à y rattacher les conduites psychologiques relatives au temps, spécialement celles qui ont été le plus abondamment étudiées au niveau humain, et qui font intervenir l'estimation, la mesure, la conceptualisation du temps?

En fait, il ne paraît pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de fonder autrement qu'à titre d'hypothèse une théorie générale du temps biologique qui relierait le temps psychologique aux périodicités élémentaires décrites par les biologistes. Une telle théorie supposerait, entre autres, que s'enrichissent nos informations concernant les régulations temporelles acquises.

Les rythmes biologiques largement étudiés jusqu'ici sont généralement des rythmes spontanés et/ou associés à des changements périodiques externes jouant un rôle important dans le milieu écologique naturel de l'organisme (alternance lumière-obscurité, température, rythmes saisonniers, cycles des marées, etc.). Ces recherches ne nous éclairent pas sur ce que serait la précision des horloges internes si l'organisme était appelé à s'adapter à des périodicités nouvelles, tout à fait arbitraires. De telles situations constitueraient des tests décisifs pour éprouver les limites de précision et de flexibilité d'utilisation des horloges internes.

Les recherches dans cette direction sont relativement rares, comparées à la masse de travaux sur les rythmes biologiques. Ceci est d'autant

plus étonnant qu'on dispose depuis longtemps de techniques adéquates pour les mener, dans les conditionnements de type I et de type II (conditionnements à la durée de Pavlov, conditionnements à composante temporelle de Skinner et de son école). Les techniques de conditionnement, qui ont permis d'aborder la psychophysique des modalités sensorielles extéroceptives chez l'animal, permettent d'aborder avec la même efficacité la psychophysique du temps. Il est curieux de constater que ce domaine est généralement ignoré des biologistes spécialistes des rythmes circadiens, tant pour ce qui est des méthodes que des résultats acquis ou virtuels. Pour ne prendre qu'un exemple, ni Pavlov ni Skinner ne sont cités dans la synthèse de Sollberger, par ailleurs remarquablement complète (Sollberger, 1965). Si cette lacune résulte d'un défaut de communication entre disciplines scientifiques, il n'est pas inutile que nous rappelions, en en commentant les possibilités, les principales méthodes d'analyse expérimentale des régulations temporelles développées par les psychophysiologistes de l'école pavlovienne, d'une part, et les psychologues expérimentaux de l'école de Skinner, d'autre part. Ce sera l'objet de la première partie de ce rapport. Si, par contre, cette lacune est délibérée, si elle traduit l'opinion que rien de commun ne relie les travaux sur les régulations temporelles acquises au vaste domaine d'étude des rythmes biologiques, nous tenterons de montrer qu'au contraire, une théorie générale du temps biologique se doit d'envisager l'hypothèse d'une continuité entre les formes les plus élémentaires de périodicités et les conduites temporelles les plus complexes, et qu'une telle hypothèse ne trouvera élucidation qu'à la lumière, entre autres, d'une étude systématique des régulations acquises. La seconde partie de l'exposé qui suit prendra par conséquent une tournure plus théorique, où la préoccupation centrale rejoindra sans doute la préoccupation constante d'un Piaget de relier les conduites supérieures de l'homme adulte à ce qui les précède, et les prépare, dans la phylogénèse et l'ontogénèse.

Enfin, dans une troisième partie, nous discuterons quelques-uns des thèmes de recherche des expérimentateurs actuels concernant plus ou moins directement les mécanismes intervenant dans les régulations temporelles acquises, ou, si l'on veut, les rouages de l'horloge interne dont les comportements observés ne représentent que les aiguilles, conformément à l'éternel et irritant défi que retrouvent à chaque pas ceux qui explorent le temps biologique.

* * *

I. LES MÉTHODES D'ÉTUDE DES RÉGULATIONS TEMPORELLES ACQUISES

Sans entrer dans la description détaillée de ces méthodes (voir, pour l'essentiel, Pavlov (1929), Skinner (1938), Ferster et Skinner (1957), Richelle (1967)), rappelons qu'on peut y distinguer les méthodes relevant du conditionnement de type I ou *pavlovien* et les méthodes relevant du conditionnement de type II ou *operant*.

Parmi les premières, on retiendra principalement :

1. Les réactions conditionnelles retardées ou différées, réactions survenant à la fin d'un stimulus conditionnel prolongé, à l'approche de la présentation du stimulus inconditionnel.
2. Les réactions conditionnelles de trace, survenant à la fin d'un intervalle « vide » séparant le stimulus conditionnel du stimulus inconditionnel.
3. Les réactions conditionnelles à la durée, apparaissant en l'absence de tout stimulus conditionnel extéroceptif lorsque le stimulus inconditionnel est présenté à intervalles constants.
4. Les réactions conditionnelles de discrimination entre rythmes différents.

Parmi les méthodes de conditionnement *operant*, nous trouvons quelques « programmes de renforcement » de base, susceptibles de fructueuses combinaisons, comme nous le verrons plus loin :

1. Le programme de renforcement à intervalle fixe (*Fixed Interval* ou FI) dans lequel une réponse de l'organisme n'est suivie du renforcement qu'après écoulement d'un délai déterminé, toujours le même, depuis le renforcement précédent. Dans l'intervalle qui précède le moment où le renforcement est disponible, le sujet peut émettre librement des réponses, qui ne sont sanctionnées ni dans un sens ni dans l'autre. Il se développe normalement dans cette situation une régulation temporelle spontanée, le sujet ne commençant à répondre qu'après une pause plus ou moins longue, et répondant à un rythme de plus en plus rapide au fur et à mesure que la fin de l'intervalle approche (voir Fig. 1).
2. Le programme de renforcement des débits de réponses lents (*Differential Reinforcement of Low Rates* ou DRL), dans lequel une réponse n'est renforcée que si un délai déterminé s'est écoulé depuis la réponse précédente. Les intervalles interréponses fournissent un indice de la régulation temporelle: ils tendent, chez un sujet bien conditionné, à

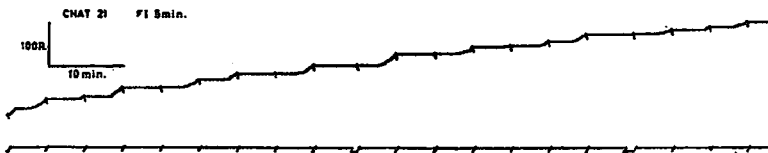


Fig. 1. — Régulation temporelle acquise dans un programme à intervalle fixe, avec délai de 5 minutes, chez un chat.

Abscisse: le temps (une heure au total); ordonnée: réponses cumulées. Une portion horizontale de la courbe cumulative correspond à une absence de réponse; la pente de la courbe est d'autant plus forte que le débit de réponses est rapide. On observe après chaque renforcement (déflexion oblique de la plume) une longue pause, interrompue en fin d'intervalle par la reprise du comportement conditionné. Trait inférieur: marqueur commandé par la minuterie réglant l'intervalle, s'abaissant lorsque le délai de 5 minutes est écoulé et revenant en position initiale dès qu'une réponse renforcée est émise.

se rapprocher du délai critique (voir Fig. 2 et 3). Une variante de ce programme y introduit une exigence supplémentaire: le délai critique écoulé, la réponse doit survenir dans un second délai déterminé — délai de disponibilité du renforcement — sans quoi elle ne sera pas renforcée. Il y a donc une limite inférieure et une limite supérieure aux intervalles interréponses renforcés. Ce programme permet de cerner avec plus de précision l'adaptation de l'organisme au temps.

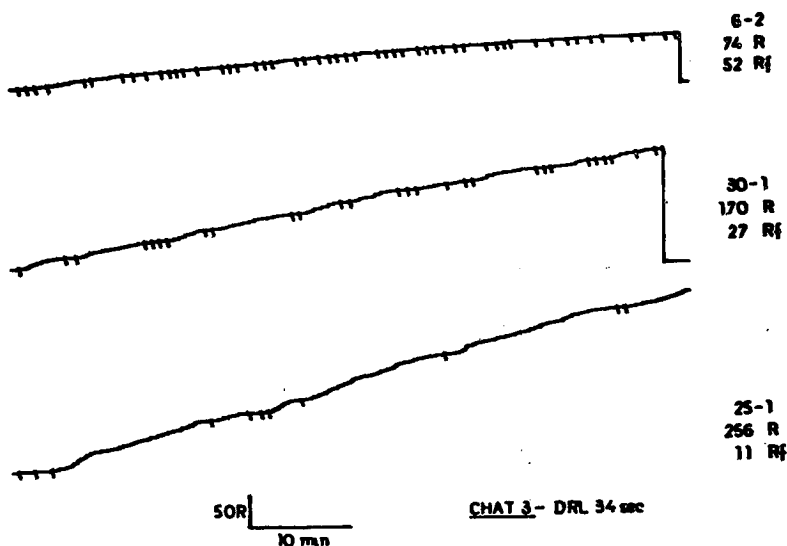


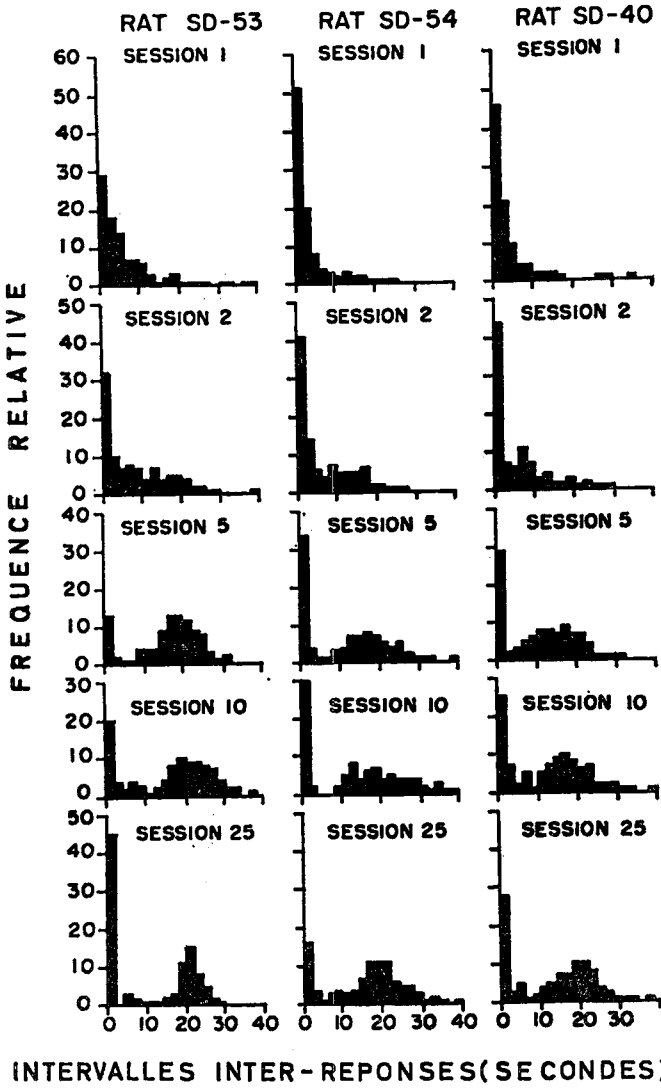
Fig. 2. — Régulation temporelle acquise dans un programme de renforcement des débits de réponses lents, avec délai de 34 secondes, chez un chat.

Abscisse: le temps; ordonnée: réponse cumulée; les déflexions de la plume indiquent les renforcements; ils ne suivent une réponse que si celle-ci survient 34 secondes au moins après la réponse précédente. De bas en haut: 3 courbes illustrant la progression de l'apprentissage, la première en début de conditionnement, la troisième montrant les performances maximums obtenues de cet animal, avec une proportion de 2 réponses renforcées sur 3.

3. Programmes de discrimination de la durée faisant intervenir des stimuli discriminatifs externes, positif et négatif, de durée différente.

On voit apparaître des régulations temporelles spontanées chez certains sujets dans des conditionnements d'évitement sans signal avertisseur (programme de Sidman). Leur analyse se complique en raison de facteurs émotionnels liés à tout comportement sous contrôle aversif, et nous ne les envisagerons pas ici.

On notera que, laissant de côté la subdivision selon la procédure de conditionnement employée, sans intérêt pour notre propos, les différentes situations expérimentales qui viennent d'être rappelées peuvent se répartir de deux manières. En premier lieu, on peut opposer celles dans lesquelles la distribution des réponses dans le temps est libre, et où la régulation temporelle, si elle se manifeste, est spontanée, et celles dans lesquelles la distribution des réponses dans le temps est la condition du



INTERVALLES INTER-REPOSSES (SECONDES)

Fig. 3. — Intervalles interrponses dans un programme de renforcement des débits de réponses lents, avec délai de 20 secondes. Evolution en cours de conditionnement chez trois rats. En abscisse: répartition des réponses par tranches successives de 2 secondes de 0 à 40 secondes; en ordonnée: la fréquence relative ou pourcentage du nombre total de réponses. On voit l'ajustement s'affiner en cours d'apprentissage, les réponses tendant à se masser autour de la valeur critique (d'après Sidman).

renforcement. A la première catégorie appartiennent notamment le conditionnement pavlovien à la durée et le programme à intervalle fixe de Skinner; à la seconde, le programme de renforcement de débits de réponses lents du conditionnement operant. Les situations de la première

catégorie se prêtent à l'étude des régulations temporelles spontanées, montrant comment l'horloge interne intervient pour ainsi dire d'elle-même pour réaliser une adaptation au milieu plus économique, mais nullement nécessaire à la survie. Si l'on admet qu'un comportement plus économique correspond à une adaptation favorable à l'organisme, d'autant plus probable que l'espèce sera différenciée, on fera l'hypothèse que ces régulations spontanées seront plus fréquentes, plus facilement obtenues, plus précises, chez les espèces supérieures. C'est ce que semblent indiquer, en effet, les travaux soviétiques sur les conditionnements à la durée (Dmitriev et Kochigina, 1959). On observera encore, à propos de ces situations, qu'elles se rapprochent à plusieurs égards des situations dans lesquelles les biologistes étudient les rythmes spontanés; elles en diffèrent pourtant sur un point essentiel: le caractère totalement arbitraire des périodicités auxquelles l'organisme est soumis; les délais sont définis par l'expérimentateur, qui trouve précisément là un moyen d'explorer les limites de l'adaptation spontanée au temps.

Les situations de la seconde catégorie sont particulièrement favorables à l'étude des limites de précision de l'horloge interne. Elles ajoutent donc aux précédentes quelque chose d'essentiel, qui fait aussi bien défaut à toutes les recherches sur les rythmes spontanés. Il est parfaitement possible que, dans la plupart des conditions naturelles, un organisme supérieur ne fasse pas montre d'un sens du temps plus affiné qu'un organisme inférieur. Mais cela ne signifie nullement qu'il ne dispose pas d'une horloge interne plus perfectionnée, prête à entrer en action si les circonstances l'exigent. Si le milieu naturel ne produit pas ces circonstances, il appartient à l'expérimentateur de les créer.

Une seconde manière de répartir ces méthodes, non moins significative que la précédente du point de vue théorique, consiste à opposer celles d'entre elles qui font intervenir un stimulus extéroceptif dont le sujet est amené à apprécier la durée — c'est le cas des discriminations entre deux rythmes différents d'un métronome, par exemple, chez les pavloviens, ou des discriminations entre durées de stimuli auditifs ou visuels en conditionnement operant — et celles dans lesquelles l'organisme doit réaliser sa régulation temporelle sans le secours d'aucun stimulus extéroceptif — c'est le cas du conditionnement à la durée de Pavlov, des programmes de renforcement FI et DRL de Skinner. La comparaison des performances limitées des mêmes sujets dans ces deux types de situations fournira des informations utiles quant au fonctionnement de l'horloge interne, selon qu'elle s'applique à l'analyse de données extérieures ou à la régulation de l'action du sujet. On sait que chez l'enfant et chez l'homme adulte ce facteur joue un rôle non négligeable (Piaget, 1966, Fraisse, 1965) qu'il serait intéressant de rechercher à travers la phylogénèse. Très peu de travaux ont été réalisés sur ce point. Des expériences actuellement en cours dans notre laboratoire visent à comparer les limites de l'ajustement au temps chez une même espèce — à commencer par le pigeon — dans deux situations types: dans la première, on étudie le seuil différentiel à la durée de deux stimuli sonores, la réponse motrice operante n'étant renforcée que si elle est émise après

un stimulus positif de n secondes; elle ne l'est jamais après un stimulus négatif plus court. Dans la seconde, le sujet déclenche, par une réponse sur une clef A, un délai au terme duquel une réponse sur une clef B sera renforcée; si la réponse survient en B avant la fin du délai, ou plus de n secondes après son terme, elle n'est pas renforcée. La technique est actuellement au point, mais il est trop tôt pour en fournir les résultats. Le problème avait retenu l'attention de quelques chercheurs américains qui avaient été frappés par la difficulté à obtenir, chez le pigeon, des réponses suffisamment espacées pour être fréquemment renforcées dans un programme DRL. Ainsi Reynolds (1964) maintint des pigeons pendant 119 séances quotidiennes sur un programme DRL 20 secondes sans que les intervalles interrponses s'ajustent avec quelque précision au délai exigé de 20 secondes, comme c'est le cas, assez rapidement, chez le rat, le chat ou le singe, pour ne citer que les espèces de mammifères les mieux étudiées. L'ajustement temporel ne s'améliore qu'à la faveur d'une situation d'extinction ou chez l'animal quasi rassasié. Il est difficile de parler, dans ces conditions, de développement d'une discrimination temporelle; celle-ci apparaît plutôt comme un sous-produit, accidentel, de circonstances particulières. Ceci signifie-t-il que le pigeon * n'est pas capable de discriminer le temps, ou seulement que son horloge interne n'arrive pas à contrôler efficacement l'« émission » d'intervalles temporels? Reynolds et Catania (1962) avaient montré que le pigeon est capable de discriminer entre des durées de présentation d'un stimulus visuel de 30 secondes (stimulus positif) et plus courtes (stimulus négatif). Les auteurs n'ont cependant pas poursuivi systématiquement la mesure d'un véritable seuil différentiel. Des résultats d'une autre expérience, Reynolds conclut que la difficulté du sujet à espacer ses réponses d'un certain délai n'indique nullement une difficulté de discrimination, et qu'inversement, une bonne discrimination n'entraîne nullement une capacité à régler l'espacement de ses propres conduites motrices sans support extéroceptif (Reynolds, 1966). Il resterait à voir dans quelle mesure une dissociation analogue se retrouve chez d'autres espèces, spécialement des espèces supérieures. On peut avancer l'hypothèse que, dans les régulations de l'action motrice pure, l'horloge interne n'en vient à exercer son contrôle qu'à la faveur de mécanismes inhibiteurs suffisamment développés. Dès lors, il faudrait s'attendre à voir ces formes de régulations s'affiner au cours de la phylogénèse et de l'ontogénèse.

Les discriminations de durées de stimuli extéroceptifs pourraient donner lieu à d'intéressants contrôles inspirés des hypothèses de Piaget sur le rôle du mouvement et de la vitesse dans l'appréciation du temps. Quelle différence de précision obtiendrait-on selon que le stimulus appartient à une modalité sensorielle où la dimension spatiale peut être négligée (audition), ou à une modalité sensorielle nécessairement spatialisée (vision, sens cutané), et à l'intérieur de celles-ci, selon que le stimulus se déplace ou demeure immobile?

* Il s'agit de pigeons Carneau, variété de basse-cour, chez laquelle on ne peut attendre les extraordinaires aptitudes à l'orientation des variétés sélectionnées de pigeons dits voyageurs.

Un grand nombre de problèmes, à côté de ceux qui viennent d'être évoqués, ont déjà été abordés à l'aide de ces techniques, mais n'ont jusqu'ici reçu qu'un début de solution. Nous nous bornerons à en signaler quelques-uns (pour plus de détails sur certains de ces points, voir Richelle, 1967):

1. Les ajustements au temps sont généralement lents à se réaliser — beaucoup plus lents que des ajustements à d'autres dimensions de l'univers physique — mais, s'ils sont maintenus de façon quelque peu prolongée, ils acquièrent, chez les espèces supérieures du moins, une remarquable stabilité, comme en témoigne notamment la restauration spontanée immédiate après des interruptions plus ou moins longues de l'expérience, déjà signalée par les auteurs pavloviens, et que nous avons décrite dans des situations de conditionnement opérant chez le chat (Dmitriev et Kochigina, 1959; Richelle, 1965, 1967).
2. La persistance d'un ajustement antérieurement acquis se marque encore lorsque l'on passe à un délai nouveau, plus long ou plus court. Le conditionnement antérieur entrave la transition. Cet effet se manifeste cependant d'autant moins que l'espèce est différenciée.
3. La précision de l'ajustement au temps chez l'animal dans ces situations n'a guère été envisagée quantitativement. Certaines expériences pavloviennes font état d'une précision de l'ordre de 4 %. En faisant varier le délai d'un programme à intervalle fixe de 2 à 5 minutes, nous avons pu montrer, chez le chat, que la précision est constante chez un sujet donné: si 80 % des réponses surviennent dans les dernières 30 secondes de l'intervalle de 2 minutes, on en trouvera la même proportion dans les dernières 75 secondes de l'intervalle de 5 minutes (Richelle, 1967). Des constatations analogues ont été faites pour le rat dans des programmes multiples DRL par Zimmerman et Schuster (1962) (voir Fig. 4).
4. Existe-t-il des délais optimums et des délais maximums dans les conditionnements au temps? C'est là une question fort intéressante lorsqu'on cherche à établir des rapprochements avec les rythmes spontanés, notamment les rythmes circadiens, et lorsqu'on s'interroge sur les rythmes biologiques élémentaires qui constituent les rouages de l'horloge interne à l'œuvre dans les régulations conditionnées. Rappelons que chez les chercheurs soviétiques (voir Filatova et Bykov, cités par Dmitriev et Kochigina, 1959), les rythmes circadiens sont considérés comme des conditionnements au temps élaborés au cours de la phylogénèse. Nous n'entrerons pas dans les problèmes génétiques que soulève ce point de vue. S'il en était ainsi, cependant, on comprendrait mal pourquoi les régulations temporelles, spontanées du moins, ne se réalisent pas avec n'importe quel délai de quelques secondes à plus ou moins 24 heures, en tout cas.

Les quelques résultats épars dont on dispose à ce sujet ne se laissent pas aisément synthétiser. A côté de certains points d'accord,

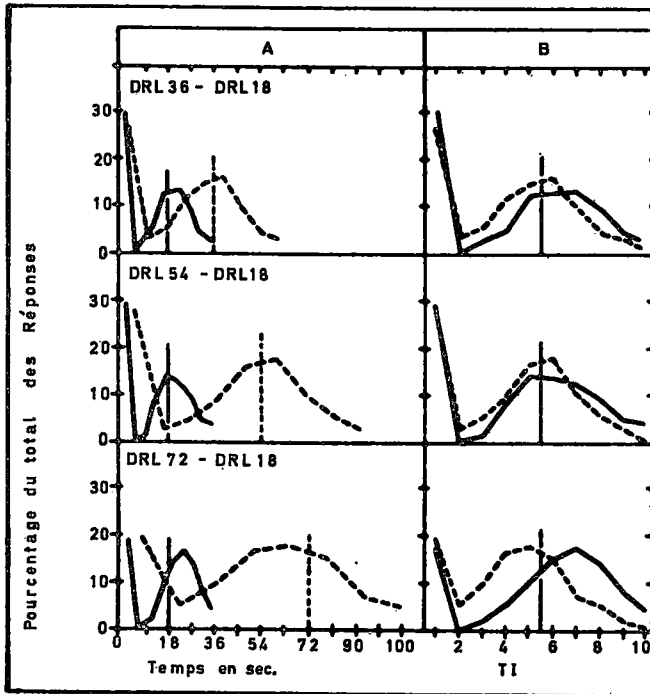


Fig. 4. — Régulations temporelles acquises chez un rat en programme multiple, comportant une alternance de deux programmes de renforcement de débits de réponses lents caractérisés l'un par un délai de 18 secondes, l'autre par un délai de 36, 54 ou 72 secondes.

En ordonnée: le pourcentage du nombre total de réponses; en abscisse: colonne A: les intervalles interréponses exprimés en secondes; colonne B: les intervalles interréponses exprimés en fraction de l'intervalle total (10 classes couvrant le double du délai critique, chaque classe correspondant à 3,6, 7,2 ou 14,4 secondes selon qu'il s'agit d'un DRL 18, 36 ou 72 secondes). On voit que, comme dans la figure 3, les réponses tendent à se masser autour de l'intervalle critique (colonne A), mais que la précision de la régulation temporelle est de même ordre quel que soit le délai, comme le montre la superposition des courbes de la colonne B (d'après Zimmerman et Schuster, 1962).

de nombreuses contradictions apparaissent dont l'explication est sans doute à chercher dans les différences de situations expérimentales (type de conditionnement, nature de la réponse, du renforcement, degré de motivation, etc.) et dans la durée des expériences, certains échecs n'étant dus, probablement, qu'à un abandon prématuré de la part de l'expérimentateur. Les expériences pavloviennes sur le chien situent le délai optimum pour cet animal entre 1 et 3 minutes, les délais inférieurs à une minute étant défavorables, de même que, dans une moindre mesure, les délais plus longs. Chez le chat, nous n'avons pas réussi à obtenir des régulations spontanées typiques pour des délais de 10 minutes chez la plupart de nos sujets; les réussites constituent l'exception. Ferster et Skinner n'ont obtenu que des performances instables et irrégulières chez le rat pour des délais de 10 minutes (programme à intervalle fixe) et chez le pigeon

pour des intervalles dépassant 8 minutes — à certaines exceptions près, qui confirment chez l'animal l'existence de sujets spécialement doués dans les ajustements au temps. Il est clair que le rythme circadien ne peut tenir lieu de base de temps dans des régulations qui ne dépassent pas la dizaine de minutes. Il faut supposer une base de temps courte qui, ou bien est sans rapport avec le rythme circadien, ou bien y joue un rôle mais avec une efficacité plus grande, pour des raisons qu'il faudrait expliquer.

5. Une autre question importante est celle de la possibilité pour l'organisme de maîtriser plusieurs périodicités simultanément. Il semble que, en ce qui concerne les rythmes spontanés, la simultanéité de rythmes indépendants les uns des autres ne fasse pas problème. Il n'en va pas nécessairement de même dans des formes d'adaptations qui font intervenir, à des degrés divers, des mécanismes de vigilance et, en tout état de cause, le système nerveux central dans ses fonctions associatives. A notre connaissance, peu d'études ont été réalisées dans cette direction. Les résultats de Ferster et Skinner (1957) indiquent que le pigeon est capable de s'adapter dans une même situation expérimentale à deux intervalles différents alternativement en vigueur pendant des périodes signalées par un stimulus discriminatif (programmes dits *multiplés*). Il échoue cependant si l'on introduit quatre intervalles différents. Des ajustements différentiels « en alternance », contrôlés par des stimuli discriminatifs externes, ont été obtenus chez le rat dans des programmes DRL par Zimmerman et Schuster (1962) avec des délais de 18 et 36 secondes, et même de 18 et 22,5 secondes; chez le pigeon par Boakes (1967) avec des délais de l'ordre de 1 et 5 secondes. Mais il s'agit toujours d'alternance, le sujet n'ayant jamais à mesurer, si l'on ose dire, qu'un délai à la fois. Les tests décisifs consisteraient à lui demander de mesurer deux délais, ou plus, qui se chevaucheraient, sans être multiples l'un de l'autre. Les programmes dits *concurrents* dans le conditionnement opérant se prêtent parfaitement à cette exploration, qui reste entièrement à faire.
6. Les régulations temporelles acquises apparaissent à première vue comme des conduites fines, ne s'installant qu'à la faveur d'un entraînement relativement long. On pourrait s'attendre à ce qu'elles soient fragiles, et se détériorent facilement sous l'effet d'agents perturbateurs, tels que l'émotion, la fatigue, la faim, les substances médicamenteuses. Or, nous avons déjà vu que, chez les mammifères de laboratoire du moins, ces régulations font preuve d'une remarquable persistance (voir ci-dessus sous 1 et 2). Leur résistance aux perturbations émotionnelles a été mise en évidence par Migler et Brady (1964). Ces auteurs ont montré, chez le rat, qu'un signal avertisseur précédant un choc électrique inévitable (« peur conditionnée » d'Estes et Skinner), s'il entraîne une réduction considérable du nombre de réponses émises, n'affecte guère leur distribution finement réglée dans le temps.

Mechner et Guevrekian (1962), en utilisant une technique qui cerne avec beaucoup de rigueur la régulation temporelle — il s'agit de la situation à deux leviers réponses, déjà décrite ci-dessus, l'animal déclenchant le délai en actionnant le premier et devant actionner le second après la fin du délai pour être renforcé — n'ont obtenu aucune altération de l'espacement des deux réponses sous l'effet d'une privation prolongée; seule la pause entre la consommation du renforcement et la réponse sur le premier levier était raccourcie.

Les études psychopharmacologiques fournissent aussi certains faits montrant la solidité des régulations temporelles acquises. A titre d'exemple, dans un traitement chronique au chlordiazepoxide chez le rat, nous avons vu se rétablir progressivement la régulation temporelle spontanée engendrée par un programme à intervalle fixe, alors que le nombre de réponses, largement augmenté par la drogue, demeurait inchangé tout au long du traitement (Richelle et Djanguir, 1964).

Un énorme travail descriptif attend les chercheurs pour tirer des méthodes décrites ici la masse d'informations qu'elles sont en mesure de fournir, et qui permettra de préciser les quelques questions qui viennent d'être discutées à titre illustratif et de déboucher sur des hypothèses plus générales, telles que celles dans lesquelles nous allons, un peu prématurément peut-être, nous hasarder maintenant.

* * *

II. L'ÉTUDE COMPARÉE DES RÉGULATIONS TEMPORELLES ACQUISES COMME CHAÎNON NÉCESSAIRE ENTRE L'ÉTUDE DES RYTHMES BIOLOGIQUES ET LA PSYCHOLOGIE DU TEMPS

La généralité des phénomènes de conditionnement rend les méthodes qui viennent d'être rappelées particulièrement adéquates à une analyse comparée, encore presque entièrement à faire, des limites d'adaptabilité des horloges internes à travers l'échelle phylogénétique. Une telle analyse est indispensable si l'on veut fonder expérimentalement l'hypothèse d'une continuité entre les régulations temporelles les plus élémentaires et les élaborations les plus complexes au niveau humain. Deux points de vue s'opposent, en effet, concernant ces dernières. L'un — c'est celui que défend Piaget, avec des arguments fort convaincants dans les limites de l'ontogénèse — voit dans les opérations relatives au temps l'aboutissement de toute une évolution des conduites progressivement coordonnées en schèmes opératoires. Si Piaget ne s'est pas donné pour tâche de décrire l'épistémologie phylogénétique du temps, il est dans la logique même de sa théorie d'imaginer une telle description. L'autre point de vue — défendu par Fraisse notamment — voit dans les opérations relatives au temps l'application de structures cognitives au domaine du temps, et ne postule dès lors aucune continuité entre le temps biologique dans ses

formes les plus élémentaires et le temps psychologique tel que le conçoit, le découpe et le mesure l'intelligence humaine.

Nous laisserons à nos éminents collègues le soin de débattre cette opposition (pour une discussion récente du problème, enrichie de nouveaux arguments, voir Grize *et al.*, 1966). Des arguments décisifs, pensons-nous, seront fournis par l'étude phylogénétique comparée des régulations acquises. Supposons un instant que cette étude soit déjà bien avancée, et qu'elle mette en évidence un parallélisme étroit entre les régulations acquises et les rythmes abondamment décrits par les biologistes: les premières n'apparaîtraient en somme que comme des sous-produits artificiels des seconds, et les espèces supérieures n'y accuseraient aucun progrès. Dans cette hypothèse, régulations acquises et rythmes biologiques spécifiques obéiraient à des mécanismes communs, primitifs, et ni les uns ni les autres ne seraient l'occasion d'une différenciation capable d'expliquer l'émergence des régulations plus complexes décrites au niveau cognitif dans l'espèce humaine.

Par contre, il se pourrait que les régulations acquises se révèlent, sinon plus précises, du moins plus « plastiques » chez les espèces supérieures. Ceci supposerait des mécanismes différents de ceux qui régissent les rythmes biologiques généraux (dans le sens de « commun à toutes les espèces »), ou des mécanismes supplémentaires, et autoriserait l'hypothèse d'une continuité entre des formes de plus en plus nuancées et complexes du « sens du temps », aboutissant éventuellement aux régulations cognitives les plus poussées, telles que les décrit Piaget par exemple. Il ne s'agit pas, bien entendu, de retrouver chez les espèces infra-humaines une opérativité qui suppose les conduites symboliques et le langage, mais de rechercher si le temps fait, comme l'espace, l'objet de coordinations de plus en plus élaborées — témoignant d'un processus d'intégration croissante — et d'ajustements plus souples — témoignant d'échanges de plus en plus riches avec l'environnement. Dans cette perspective, la ou les horloges internes apparaîtraient, au cours de la phylogénèse, comme des mécanismes de moins en moins contraignants, comme le suppose Richter, mais, point essentiel à ajouter, de plus en plus disponibles pour des adaptations nouvelles.

Les faits établis jusqu'ici ne suffisent pas à trancher entre ces deux possibilités. Notre hypothèse de travail nous orienterait plutôt vers la seconde. La première nous semble en effet avoir été privilégiée par la simple raison que les régulations temporelles à travers le règne animal ont été interprétées à la lumière des seuls travaux sur les rythmes biologiques spontanés. Or, ces derniers ne permettent pas de nous faire une opinion sur les variations de précision et de flexibilité fonctionnelle de l'horloge interne à travers la phylogénèse. Comme nous le signalions dans la première partie, le peu d'informations dont nous disposons dans ce domaine indiquent déjà que les régulations temporelles se conditionnent plus rapidement et plus solidement chez le chien ou le singe que chez la tortue. Dans les programmes de renforcement de débits de réponses lents, l'espacement des réponses, condition du renforcement, se réalise beaucoup plus rapidement et plus exactement chez des espèces supé-

rieures comme le singe ou le chat que chez la souris ou le pigeon (voir Reynolds, 1966; travaux en cours dans notre laboratoire). L'étude des transitions d'un délai à un autre, plus long ou plus court, est particulièrement significative: Bolotina (1952, citée par Dmitriev et Kochigina, 1959) notait une plus grande aptitude à s'adapter à de nouveaux délais chez le singe que chez le chien ou des espèces situées plus bas dans la phylogénie.

Lorsqu'on veut comparer les espèces sous l'angle de leur *conditionnabilité* à la durée, et dégager de cette comparaison une conclusion théorique aux questions que nous envisageons ici, il ne suffit pas de montrer qu'elles sont ou ne sont pas conditionnables — elles le sont probablement toutes. Il importe de porter son attention, aux divers échelons de la phylogénèse, à l'aide des instruments de travail dont nous disposons, sur les délais optimum et maximum, les seuils différentiels, la rapidité de conditionnement, d'extinction et de reconditionnement, la facilité de transition à de nouveaux délais, la qualité des régulations de l'action propre (par opposition aux régulations liées à l'estimation de la durée de stimuli externes), autant de problèmes dont la solution expérimentale a été esquissée dans la première partie.

* * *

III. LES MÉCANISMES DE L'HORLOGE INTERNE: QUELQUES HYPOTHÈSES ET COURANTS DE RECHERCHE DANS L'ÉTUDE DES RÉGULATIONS ACQUISES

1. L'hypothèse des « comportements de remplissage » (*mediating behavior*)

Si nous commençons par cette explication des mécanismes des régulations temporelles acquises, c'est parce qu'elle est la plus spécifiquement d'origine psychologique. Plusieurs expérimentateurs, de tendance nettement behavioriste, ont proposé, devant la difficulté de déceler les rouages de l'horloge interne, de tourner le problème de la façon suivante: l'organisme parviendrait à repérer les durées en remplissant les intervalles à estimer, ou à reproduire, par une succession de conduites; dès lors, il n'y aurait plus à proprement parler de mesure du temps, mais exécution d'une chaîne d'actes exigeant une certaine durée, le dernier de ces actes servant de stimulus discriminatif pour la réponse enregistrée par l'expérimentateur. Celui-ci n'interpréterait le comportement comme une régulation temporelle qu'à la faveur de son parti pris de porter électivement son attention sur le dernier membre de la chaîne et d'ignorer la séquence d'actes qui le précèdent.

Cette hypothèse n'est pas purement théorique. Elle est née d'observations minutieuses de sujets soumis à des conditionnements temporels. Parmi les mieux contrôlés, citons celles de Laties *et al.* (1965) sur un rat dont les réponses sur le levier dans un programme DRL étaient systéma-

quement précédées d'un mordillement de la queue, faisant indubitablement partie d'une chaîne puisque, dans une procédure d'extinction, il disparaissait avec la réponse enregistrée; celle de Bruner et Revusky (1961) sur sujets humains; celle de Hodos *et al.* chez deux singes en programme DRL, dont l'un présentait pendant les intervalles interrponses des mouvements rythmés de la tête, enregistrés sur électromyogramme, l'autre des mouvements de léchage du tube de l'abreuvoir (Hodos *et al.*, 1962).

Ces observations appellent quelques commentaires. En premier lieu, il s'agit toujours de conduites de remplissage *directement observables*. Cette qualité leur confère un privilège peut-être immérité dans la perspective, à cet égard assez naïve, des behavioristes. Des événements internes, non directement observables, peuvent naturellement jouer un rôle plus important dans l'organisation nerveuse du sujet. Si de tels événements (*covert mediating behavior*) existent, il importerait de les mettre en évidence par des procédés appropriés (EMG notamment) dans tous les cas où les comportements manifestes (*overt mediating behavior*) n'existent pas. Or ces cas sont nombreux: très souvent, l'animal ne présente en cours d'intervalle aucune activité régulière, ou même reste à l'état de repos. On a même observé que les meilleures régulations temporelles se rencontraient chez les sujets qui demeurent les plus inactifs, qui semblent même sommeiller pendant les intervalles (voir Dmitriev et Kochigina, 1959). Si l'enregistrement en cours d'expérience révélait des variations significatives de l'activité musculaire, on pourrait y voir les indices d'une chaîne de conduites non manifestes. Mais dans le cas contraire, l'explication behavioriste perdrait toute généralité, à moins de postuler des conduites purement mentales, difficiles à démontrer chez l'animal.

En second lieu, les comportements de remplissage, au lieu de résoudre le problème, ne font en réalité que le reculer. En effet, ils sont eux-mêmes ou bien répétitifs et rythmés, ou bien marqués d'une certaine durée, et il reste à expliquer ce rythme ou cette durée. Il n'est pas exclu qu'ils jouent un rôle de balancier, mais les oscillations de ce dernier doivent bien être réglées quelque part.

En troisième lieu, le fait que l'on observe des comportements de remplissage — supposons même qu'on les observe toujours — ne suffit pas à leur conférer le rôle de médiateurs dans la mesure de la durée. Il faut encore montrer qu'en supprimant ou en bouleversant ces comportements de remplissage on affecte la discrimination temporelle. Or cette contre-épreuve n'est pas toujours concluante. Si le singe de Hodos cessait d'espacer régulièrement ses réponses lorsqu'on l'empêchait de lécher le biberon, Dews, dans une minutieuse recherche sur la suppression d'une partie des réponses en cours d'intervalle dans un programme à intervalle fixe, a obtenu des résultats négatifs: la discrimination temporelle reste inchangée (Dews, 1962).

Cette hypothèse présente certaines analogies avec l'hypothèse défendue par Fraisse, qui voit dans la perception du nombre de changements la base de l'estimation du temps. Mais, que les changements soient externes ou internes, observables ou non manifestes, ils ne peuvent servir de

base de temps que si l'organisme est à même d'en apprécier la fréquence — non le nombre brut, mais le nombre par unité de temps — et ceci suppose l'horloge interne au lieu de l'expliquer.

2. L'hypothèse des indices proprioceptifs

A défaut de comportements observables, ou de chaînes d'événements non manifestes, on peut imaginer que les régulations temporelles se fondent sur des afférences proprioceptives, un certain état de la musculature constituant le signal discriminatif. Les behavioristes ont également eu recours à cette explication, qui présente par rapport à la précédente le désavantage d'être purement hypothétique, mais aussi l'avantage de n'avoir pas encore été réfutée par les faits.

Cette conception n'est pas nouvelle. On la trouve déjà, formulée autrement, chez Pierre Janet, qui voyait dans l'*attente* (et c'est bien de cela qu'il s'agit, si l'on veut bien enlever au terme ce qu'il peut évoquer de subjectif, chez les animaux en conditionnement temporel de type operant) une *régulation active de l'action*, et liait le sentiment de durée à l'effort, c'est-à-dire à une modification du tonus en cours d'action motrice, ou en vue de l'action motrice. Cette hypothèse et, d'une manière plus grossière, la précédente, quand bien même elles ne rendraient pas adéquatement compte de tous les problèmes posés par les régulations temporelles, ont le mérite d'accentuer un point qui ne paraît pas encore suffisamment compris, à savoir qu'il n'y a pas, à proprement parler, de *sens du temps* comme le laisse entendre un usage terminologique malheureux. Il n'y a pas, autant qu'on puisse voir, de système sensoriel spécialisé dans la captation de la durée. Les comportements relatifs au temps se ramènent toujours à des *actions*, des *régulations* et *coordinations d'actions*, et plus les organismes sont différenciés, plus ces réglages temporels de l'action seraient efficaces. C'est ce qu'avait saisi Janet, préoccupé essentiellement de psychologie humaine, lorsqu'il analysait l'*attente en préparation, conservation et déchaînement* de l'action et évoquait la perspective évolutive: « Il a fallu des siècles pour que les êtres vivants sachent attendre » (Janet, 1928). Nous ne disions rien de neuf lorsque nous suggérons plus haut que l'action motrice, instrument des échanges avec le milieu, ne serait possible de réglages temporels fins que chez les espèces les plus différenciées. On trouverait chez Piaget une même accentuation des régulations et coordinations d'actions.

On soulèvera ici une objection importante: la présence des rythmes bien en deçà de la différenciation cellulaire, et bien avant que l'on puisse parler d'action motrice. Une explication par la proprioception ne saurait s'appliquer adéquatement à l'ensemble des régulations temporelles, déjà présentes chez les végétaux. Mais elle demeure digne d'examen chez les espèces animales, pour cette part des régulations temporelles que nous avons envisagées ici et dont la qualité pourrait bien se développer parallèlement à la différenciation du système neuro-moteur.

Malheureusement, à notre connaissance, peu de travaux psychophysologiques ont été menés pour étayer ou rejeter cette explication. La

voie d'approche toute tracée, mais techniquement non sans problèmes, consisterait à procéder à des enregistrements électromyographiques en cours de conditionnement temporel.

La psychopharmacologie propose une autre voie d'approche: l'étude comparative systématique des substances agissant à divers niveaux du système neuro-musculaire. On a pensé que certaines substances perturbaient les régulations temporelles en raison de leur action myorelaxante. Le fait ne se confirme pas avec tous les produits myorelaxants (Cook et Kelleher, 1961). Cependant, il se peut que l'image que l'on se fait actuellement du problème soit trop simple, et qu'il y ait lieu d'envisager non pas le système neuro-moteur et proprioceptif de façon globale, mais tels aspects particuliers, qui seraient peut-être critiques dans les régulations temporelles (comme le suggérait Paillard, on pourrait par exemple analyser les substances sous l'angle de leur action différentielle sur le système gamma statique et gamma dynamique) (Paillard, 1967).

3. La recherche d'un centre du temps dans le système nerveux central

Si les behavioristes font volontiers appel aux deux hypothèses précédentes, c'est sans doute parce qu'elles les dispensent de recourir à des contrôles purement centraux. On ne peut cependant s'empêcher de songer que les régulations temporelles acquises dépendent peut-être, après tout, du système nerveux central, lequel se suffirait parfaitement à lui-même dans cette fonction, sans que soit nécessaire le détour par des comportements manifestes ou par des indices proprioceptifs. Ici encore, l'explication ne s'appliquera pas de façon générale à tous les rythmes biologiques, bien antérieurs à l'apparition du SNC, mais éventuellement à ceux que l'on rencontre chez des êtres différenciés nerveusement ou, chez ces derniers, à certaines régulations temporelles, et plus spécialement les régulations acquises.

Les biologistes spécialistes des rythmes spontanés se sont préoccupés de ce problème dans leur sphère propre. On se souvient de l'expérience controversée de Harker sur la blatte (Harker, 1956), des tentatives de Richter pour dérégler les rythmes d'activité du rat par lésion, avec succès partiel au niveau hypothalamique (Richter, 1965), et des beaux travaux de Strumwasser démontrant la présence du rythme circadien dans le ganglion viscéral de l'Aplysie isolé (Strumwasser, 1965).

Du côté des psychophysiologistes, deux conceptions opposées sont ici en présence. L'une est celle de Pavlov et de son école, qui ne postule aucun site nerveux spécialisé dans la régulation à la durée, mais confère à l'ensemble des cellules nerveuses la propriété d'opérer les réglages temporels. « Les recherches sur les réflexes conditionnels à la durée chez diverses espèces confirment la conception de Pavlov quant au mécanisme de mesure du temps par le système nerveux et confirment que la capacité de mesurer le temps est inhérente aux cellules corticales de tous les analyseurs, et qu'il n'est pas nécessaire de postuler l'existence d'un centre cortical spécialisé, d'un « analyseur de temps » comme divers physiologistes l'ont suggéré. » (Dmitriev et Kochigina, 1959.)

Si nous laissons de côté le privilège que Pavlov accordait au cortex, l'idée que tout le système nerveux central est équipé pour analyser la durée ne peut être rejetée sans plus. Elle reste entièrement à démontrer. Adam a réussi à conditionner à la durée des cellules corticales dans la première zone sensorimotrice du chat (Adam, 1967), mais cette expérience est demeurée isolée. Les recherches neuro-chimiques, qui sont évoquées ailleurs dans ce Symposium, ouvrent sans doute de fécondes perspectives.

La seconde conception est celle qu'adoptent implicitement tous ceux qui tentent de mettre en relation des régulations temporelles acquises et tel ou tel site nerveux, par des expériences de lésion, de stimulation ou d'enregistrement. Aucune donnée décisive ne se dégage encore de ces expériences, d'ailleurs peu nombreuses. L'enregistrement simultané des données comportementales et des données électro-encéphalographiques aboutit généralement à des conclusions décevantes. L'EEG ne reflète pas avec les nuances voulues les différences observées au niveau du comportement. Il ne fournit actuellement qu'un instrument d'analyse beaucoup plus grossier que l'analyse comportementale. C'est à quoi aboutissent par exemple Ross *et al.* (1962) dans une recherche sur les corrélats EEG d'un comportement opérant en programme multiple chez le singe. Les animaux devaient, en périodes alternées de 15 minutes, éviter un choc électrique sur un programme d'évitement de Sidman, et s'ajuster à un programme DRL 21 secondes pour obtenir un renforcement positif. Des électrodes chroniques étaient placées dans huit structures sous-corticales en vue de l'enregistrement en cours de séance expérimentale. Aucun indice ne permit de distinguer dans l'EEG les deux composantes comportementales pourtant nettement différentes. Seul apparaît à l'EEG un état plus ou moins marqué de vigilance, commun aux deux types de comportements, par opposition à des périodes creuses servant de contrôle. L'injection de pentobarbital ou d'amphétamine entraîne une nette perturbation de la composante DRL mais n'affecte que légèrement l'évitement. Mais l'EEG est perturbé de façon indifférenciée dans les deux programmes de renforcement.

En utilisant la technique d'autostimulation intracérébrale, Brady et Conrad (1960) ont obtenu des raccourcissements de l'intervalle entre les réponses chez des singes lorsque l'électrode de stimulation était située dans le *globus pallidum*, mais non dans le *medial forebrain bundle*.

Des études lésionnelles, retenons l'impossibilité d'obtenir des régulations acquises spontanées (programme opérant à intervalle fixe) après lésion dans la *zona incerta* chez le rat, alors que la lésion des corps mammillaires n'entraîne aucune conséquence analogue (Ellen et Powell, 1963), et la détérioration des régulations « forcées » dans un programme DRL, chez la même espèce, après lésion du *septum* ou de l'*hippocampe* (Ellen *et al.*, 1964; Clark et Isaacson, 1965; Schmaltz et Isaacson, 1966 *a*).

L'interprétation de ces études lésionnelles est toujours extrêmement délicate. Ainsi, l'hippocampe, qui a particulièrement retenu l'attention récemment, joue un rôle certain dans le comportement en programme DRL et en programme FI chez le rat (Clark et Isaacson, 1966; Jarrard, 1965). Est-ce à dire qu'il constitue un centre du temps? Certes, son

ablation fonctionnelle affecte aussi bien l'acquisition d'une régulation que la rétention d'une régulation acquise avant l'opération, et ceci d'une manière qui ne peut être confondue avec un effet sur le degré général d'activité ni sur la motivation. Mais elle n'affecte pas l'acquisition si le sujet est d'emblée conditionné avec exigence de l'espacement des réponses, c'est-à-dire s'il ne passe pas par la phase initiale habituelle d'apprentissage de la réponse sans condition de temps, chaque réponse étant renforcée quel que soit le délai qui la sépare de la précédente. Un détail d'histoire expérimentale modifie donc radicalement les conséquences de la lésion sur la régulation temporelle. Il serait dès lors difficile de prêter à la structure en cause plus qu'un rôle intermédiaire dans le mécanisme d'inhibition de certaines catégories de réponses; on ne pourrait songer à lui attribuer un rôle crucial dans la mesure de la durée de cette inhibition. D'autre part, des lésions analogues n'aboutissent pas au même résultat chez le singe rhésus. Le délai utilisé chez le rat était de 20 secondes. La performance du singe n'est pas altérée pour des délais de 22,5 secondes. Il serait intéressant de voir si des délais plus courts seraient affectés chez le rat. Peut-être sommes-nous en présence d'une de ces différences d'espèces liées à l'évolution phylogénétique. Il se pourrait que, l'hippocampe détruit, des mécanismes inhibiteurs au service de l'horloge interne ne puissent agir efficacement au-delà d'un certain délai, inférieur, mais proportionnel au délai maîtrisé par un sujet normal. On voit sans plus comment orienter une recherche phylogénétique.

Un autre contrôle intéressant consisterait à tester des animaux hippocampectomisés dans des situations d'estimation de la durée de stimuli discriminatifs externes, sans qu'intervienne de problème d'espacement des réponses motrices. Ceci contribuerait à tirer au clair les questions qui viennent d'être évoquées, et du même coup permettrait d'aborder par le biais de la neuro-physiologie le problème de la dissociation entre discrimination de la durée et régulation d'une action motrice précise.

Tout ce qu'il est permis de conclure au stade actuel est que les deux conceptions en présence n'ont rien perdu de leur valeur heuristique, et qu'il convient d'accumuler les faits en partant de l'une ou de l'autre avant de décider si le système nerveux central possède un ou des centres du temps, ou s'il constitue une machine dont l'ensemble des éléments est capable d'une intégration temporelle.

4. L'hypothèse des rythmes viscéraux comme « base de temps » des régulations acquises

Cette hypothèse est l'une des plus anciennes, et Pavlov l'avait également retenue. Elle suppose que le SNC, intervenant dans les régulations acquises, irait chercher dans des périodicités physiologiques élémentaires son unité de mesure. Cette hypothèse est tentante, parce qu'elle renvoie en quelque sorte le problème des rouages de l'horloge interne utilisés dans les régulations acquises à un étage inférieur. C'est alors aux spécialistes

des rythmes biologiques fondamentaux à expliquer. Elle ne va pas sans complication, si l'on songe à la multiplicité des rythmes qui se déroulent à différents niveaux, les uns en phase, les autres désynchronisés. Lequel, ou lesquels de ces rythmes seraient utilisés comme base de temps par le SNC? et par quel mécanisme? Certes la difficulté du problème ne dispense pas de l'examiner.

Cette hypothèse avait été abandonnée par nombre de psychologues, notamment à la suite d'observations répétées sur des sujets, malades mentaux notamment, présentant des détériorations dans l'estimation de la durée, mais dépourvus de tout dysfonctionnement des rythmes viscéraux. Elle a été reprise récemment dans l'équipe de Paillard par Requin, qui a montré que, non seulement le temps de réaction, mais l'estimation d'intervalles courts chez l'homme variait en fonction du positionnement du signal dans la phase cardiaque. Cette découverte serait intéressante à vérifier chez l'animal en conditionnement. Elle ne prouve naturellement pas le rôle du rythme cardiaque comme base de temps: la relation mise en évidence pourrait aussi bien traduire une perturbation du réglage temporel par l'interférence du rythme cardiaque (Requin, 1965; Requin et Bonnet, 1968; Requin et Granjon, 1968; Coquery et Requin, 1967).

5. L'approche psychopharmacologique

Ayant tout au long de cet exposé implicitement prôné une coopération entre disciplines dans l'élucidation du problème du temps, nous nous devons de mentionner l'intérêt des travaux psychopharmacologiques dans l'analyse des régulations acquises. Il n'est pas moindre que dans l'étude des rythmes biologiques et de la psychopathologie du temps, où leur place a justifié plusieurs contributions à ce Symposium. Il ne peut être question, il y faudrait un second rapport, de faire l'inventaire ni même de résumer ce domaine. Plus encore que dans les cas précédents, son apport est fait de possibilités plutôt que de résultats acquis. Ce que l'on sait cependant fournit un incomparable outil: certaines substances affectent les comportements contrôlés temporellement. Parmi celles-là, on peut rechercher celles qui affectent électivement et exclusivement ces comportements, ou différenciellement certains d'entre eux. S'il s'en trouve, et que la neuro-pharmacologie soit en mesure de nous éclairer sur leur site et leur mode d'action, nous disposerons d'informations non moins précieuses que celles auxquelles peuvent aboutir les approches psychologiques, physiologiques ou biochimiques.

6. L'approche mathématique

L'usage de modèles mathématiques pour rendre compte du ou des systèmes en cause dans les rythmes biologiques se répand de plus en plus, avec les justifications et les promesses que nous a magistralement rappelées Wever. Une approche analogue pourrait utilement s'appliquer aux régulations acquises, avec le double résultat de nous fournir des descriptions infiniment plus précises et plus riches que par les moyens tra-

ditionnels employés par les psychologues de laboratoire, et de nous renseigner sur les analogies ou les différences entre les systèmes de régulation en jeu dans les rythmes biologiques d'une part, les régulations acquises de l'autre.

Nous nous bornerons à signaler quelques premières tentatives d'analyse statistique approfondie des données comportementales dans des conditionnements temporels. Citons les recherches de Weiss *et al.* (1966) sur les effets séquentiels dans des programmes DRL chez le singe, et celles de Bradley et Johnston sur le même comportement chez le rat (1967).

Conclusions

Dans ce continent encore bien mal connu auquel on pourrait comparer le temps biologique, nous avons tenté d'attirer l'attention sur une région encore quasiment inexplorée, faute d'explorateurs plutôt que de voies d'accès. Cette région, c'est du moins notre conviction, doit être très vaste, et sa description d'une signification décisive pour comprendre la structure d'ensemble du continent, et spécialement la transition des plaines déjà bien connues des rythmes généraux aux sommets de la psychologie humaine du temps, dont l'ascension par des faces différentes a livré maints détails, mais non encore une image cohérente.

Ce que nous savons de cette région est fragmentaire, et infiniment moins satisfaisant que ce que nous rapportent les biologistes sur les rythmes fondamentaux. Ce que nous en saurons est sans doute de nature à modifier quelque peu la place de ceux-ci dans une théorie générale du temps. S'il est vrai que l'on surestime ce sur quoi l'on porte son attention, et que nous portions plus volontiers notre regard sur ce que nous comprenons que sur nos ignorances, il faut craindre qu'à l'heure actuelle une conception synthétique du temps biologique soit faussée par la place excessive qu'y tiennent les descriptions des rythmes élémentaires, et la place trop restreinte, sinon nulle, qu'y trouvent les descriptions des régulations acquises. L'approche que nous avons discutée et défendue, qui vise, par-delà l'observation du déroulement naturel des périodicités, à pousser l'organisme jusqu'en ses performances limites, dans des conditions délibérément artificielles, devrait nous amener à nous libérer peu à peu, si les faits nous y invitent, de l'idée que tous les êtres vivants sont égaux face au temps. Peut-être en effet est-ce un sentiment métaphysique de cet ordre, plutôt que des certitudes scientifiques, qui nous pousse à voir dans l'algue ou l'abeille une capacité d'adaptation au temps non moindre que la nôtre. Il est de multiples aspects de cette adaptation — nous avons essayé d'en indiquer quelques-uns — sur lesquels nous pourrions nous différencier des organismes les plus simples au terme, éventuellement provisoire, d'une progression phylogénétique.

Résumé

L'étude des régulations temporelles acquises, infiniment moins poussée à l'heure actuelle que l'étude des rythmes biologiques fondamen-

taux, s'impose si l'on veut connaître les limites de précision et de flexibilité des horloges internes aux divers niveaux de la phylogénèse et, éventuellement, fonder une théorie générale du temps biologique.

Les méthodes d'étude des régulations temporelles acquises, développées par les spécialistes du conditionnement, sont décrites succinctement. Elles permettent des comparaisons d'une part entre régulations acquises « spontanées » et régulations « forcées », nécessaires à la survie de l'organisme, d'autre part entre régulation de l'action propre et régulation réalisée avec support d'un stimulus extéroceptif. Elles permettent d'aborder les problèmes de la rapidité, de la solidité, de la précision des ajustements temporels, de l'existence de délais optimum et maximum, de la possibilité de conditionnement temporel simultané et indépendant.

Si les rythmes biologiques fondamentaux paraissent d'une étonnante précision dès les niveaux les plus élémentaires du vivant, il ne s'ensuit pas que les régulations acquises obéissent à la même règle, et n'accusent pas, au contraire, une complexité et une flexibilité croissantes au cours de la phylogénèse. Il serait permis de trouver là les fondements d'une hypothèse reliant les coordinations les plus complexes relatives au temps au niveau du comportement humain et les rythmes biologiques élémentaires. L'intérêt théorique de l'étude des conditionnements au temps est discuté de ce point de vue.

Enfin, quelques hypothèses sont envisagées concernant les mécanismes sous-jacents des régulations acquises: conduites médiatrices observables, informations d'origine proprioceptive, propriété inhérente à l'ensemble du système nerveux central ou réglage au départ d'un site nerveux spécialisé, base de temps viscérale exploitée par le SNC. L'intérêt d'une combinaison des approches psychologique, neurophysiologique, psychopharmacologique et mathématique est souligné.

Bibliographie

- Adam, G.* : Interoception and Behavior, Akademiai Kiado, Budapest, 1967.
- Boakes, R. A.* : Response continuity and timing behavior, Symposium on Discrimination Learning, Sussex University, 1967 (Vol. II, 351-386).
- Bradley, R. J.* - *Johnston, V. S.* : Temporal discrimination in two operant conditioning schedules, Symposium on Discrimination Learning, University of Sussex, 1967 (Vol. II, 209-226).
- Brady, J. V.* - *Conrad, P. G.* : Some effects of brain stimulation on timing behavior, *J. expl. Anal. Behav.*, 1960, 3, 93-106.
- Bruner, A.* - *Revusky, S. H.* : Collateral behavior in humans, *J. expl. Anal. Behav.*, 1961, 4, 849-850.
- Burkett, E. E.* - *Bunnell, B. N.* : Septal lesions and the retention of DRL performance in the rat, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1966, 62, 468-471.
- Clark, C. V. H.* - *Isaacson, R. L.* : Effect of bilateral hippocampal ablation on DRL performance, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1965, 59, 137-140.
- Cook, L.* - *Kelleher, R. T.* : The interactions of drugs and behavior, in Rothlin, E., éd., *Neuropsychopharmacology*, 2, Elsevier, Amsterdam, 1961.

- Coquery, J. M. - Requin, J.*: Problèmes psychophysiologiques posés par la périodicité cardiaque, *Psychologica Belgica*, 1967, 7, 17-44.
- Dmitriev, A. S. - Kochigina, A. M.*: The importance of time as stimulus of conditioned reflex activity, *Psychol. Bull.*, 1959, 56, 106-132.
- Ellen, P. - Powell, E. W.*: Timing behavior after lesions of zona incerta and mammillary body, *Science*, 1963, 141, 828-830.
- Ellen, P. - Wilson, A. S. - Powell, E. W.*: Septal inhibition and timing behavior in the rat, *Exp. Neurol.*, 1964, 10, 120-132.
- Ferster, C. - Skinner, B. F.*: Schedules of reinforcement, Appleton-Century Crofts, New York, 1957.
- Fraisse, P.*: Psychologie du Temps, PUF, Paris, 1967 (2^e éd.).
- Grize, J. B. - Henry, K. - Meylan-Backs, M. - Orsini, F. - Piaget, J. - Van den Bogaert-Rombouts, N.*: L'Épistémologie du Temps, PUF, Paris, 1966.
- Harker, J. E.*: Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana*. *J. exp. Biol.*, 1956, 33, 224.
- Hodos, W. - Ross, G. S. - Brady, J. V.*: Complex response patterns during temporally spaced responding, *J. expl. Anal. Behav.*, 1962, 5, 473-479.
- Janet, P.*: L'Évolution de la mémoire et de la notion du temps, Chahène, Paris, 1928.
- Jarrard, L. E.*: Hippocampal ablation and operant behavior in the rat, *Psychon. Sci.*, 1965, 2, 115-116.
- Laties, V. G. - Weiss, B. - Clark, R. L. - Reynolds, M. D.*: Overt "mediating" behavior during temporally spaced responding, *J. expl. Anal. Behav.*, 1965, 8, 107-116.
- Mechner, F. - Guevrekian, L.*: Effects of deprivation upon counting and timing in rats, *J. expl. Anal. Behav.*, 1962, 4, 463-466.
- Migler, B. - Brady, J. V.*: Timing behavior and conditioned fear, *J. exp. Anal. Behav.*, 1964, 7, 247-251.
- Paillard, J.*: Communication personnelle.
- Pavlov, I. P.*: *Conditioned Reflexes*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1927.
- Piaget, J.*: Comparaison et opérations temporelles en relation avec la vitesse et la fréquence, in Grize *et al.*, L'Épistémologie du Temps, PUF, Paris, 1966, 67-106.
- Requin, J.*: Rôle de la périodicité cardiaque dans la latence d'une réponse motrice simple, *Psychol. Franç.*, 1965, 10, 155-163.
- Requin, J. - Bonnet, M.*: Quelques données expérimentales contradictoires sur la distribution de l'activité motrice spontanée dans le cycle cardiaque, *Cah. de Psychol.*, 1968 (sous presse).
- Requin, J. - Granjon, M.*: Données expérimentales préliminaires sur le rôle de la périodicité cardiaque dans l'appréciation de la durée d'un stimulus auditif, *Psychol. Franç.*, 1968 (sous presse).
- Reynolds, G. S.*: Temporally spaced responding by pigeons: development and effects of deprivation and extinction, *J. expl. Anal. Behav.*, 1964, 7, 415-421.
- Reynolds, G. S.*: Discrimination and emission of temporal intervals by pigeons, *J. expl. Anal. Behav.*, 1966, 9, 65-68.

- Reynolds, G. S. - Catania, A. C.* : Temporal discrimination in pigeons, *Science*, 1962, 135, 314-315.
- Richelle, M.* : Névroses expérimentales dans des conditionnements à renforcement positif. *Psychologica belgica*, 1965, 5, 40-50.
- Richelle, M.* : Contribution à l'analyse des régulations temporelles du comportement à l'aide des techniques du conditionnement operant, in Chauvin, R. et Medioni, J., éd. La distribution temporelle des activités animales et humaines, Masson, Paris, 1967, 155-165.
- Richelle, M. - Djahanguiri, B.* : Effet d'un traitement prolongé au chlor diazépoxide sur un conditionnement temporel chez le rat, *Psychopharmacologia*, 1964, 5, 106-114.
- Richter, C. P.* : Biological clocks in medicine and psychiatry, Thomas, Springfield, 1965.
- Ross, G. S. - Hodos, W. - Brady, J. V.* : Electroencephalographic correlates of temporally spaced responding and avoidance behavior, *J. expl. Anal. Behav.*, 1962, 5, 467-472.
- Schmaltz, L. W. - Isaacson, R. L.* : Retention of a DRL schedule by hippocampctomized and partially neodecorticate rats, *J. comp. physiol. Psychol.*, 1966, 62, 128-132.
- Schmaltz, L. W. - Isaacson, R. L.* : The effects of preliminary training conditions upon DRL 20 performance in the hippocampctomized rats, *Physiol. and Behav.*, 1966, 1, 175-182.
- Skinner, B. F.* : The Behavior of Organisms, Appleton Century Crofts, New York, 1938.
- Strumwasser, F.* : The demonstration and manipulation of a circadian rhythm in a simple neuron, in J. Aschoff, Ed. Proceedings of the Feldafing summer school, North-Holland, Amsterdam, 1965, 442-462.
- Weiss, B. - Laties, V. G. - Siegel, L. - Goldstein, D.* : A computer analysis of serial interactions in spaced responding, *J. expl. Anal. Behav.*, 1966, 9, 619-626.
- Zimmerman, J. - Schuster, G. R.* : Spaced responding in multiple DRL schedules, *J. expl. Anal. Behav.*, 1962, 5, 497-504.