

L'adaptation au temps chez l'animal

Helga Lejeune

Chercheur Qualifié F.N.R.S., Laboratoire de Psychologie Expérimentale
Université de Liège, Belgique

Dans leur milieu naturel, les animaux sont soumis aux fluctuations cycliques de l'alternance du jour et de la nuit. Leur adaptation 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 horloges biologiques exercent une fonction capitale pour la survie des organismes, en les préparant aux changements prévisibles du milieu. Les rythmes biologiques sont l'expression comportementale des horloges biologiques. Parmi les rythmes biologiques, le rythme circadien (dont la période est proche de 24 heures) est le plus connu (pour des synthèses, voir par exemple Binkley, 1990, ou Reinberg, 1974). L'activité générale ou la susceptibilité aux agents chimiques, par exemple, fluctuent selon un rythme circadien. Cependant, le rythme circadien n'est pas le seul type de rythme biologique. En effet, de nombreux paramètres physiologiques et comportementaux fluctuent selon une période différente de 24 heures. Parmi les rythmes ultradiens (période inférieure à 24 heures), mentionnons les processus biochimiques cellulaires. Le rythme lunaire de reproduction de certains organismes marins est un exemple de rythme infradien, de période supérieure à 24 heures. Les rythmes biologiques et le rythme circadien en particulier peuvent être influencés par des facteurs externes tels que la luminosité, la photopériode, la température ambiante. Cependant, ils ne dépendent pas de la périodicité des stimulations externes. En effet, il est bien connu que les rythmes biologiques apparaissent et persistent chez des organismes placés en conditions constantes, à l'abri des fluctuations périodiques du milieu. 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. Ainsi, on a constaté que le rythme veille-sommeil du nourrisson ne se structure qu'au terme de quelques semaines et que son apparition n'exige pas la périodicité du milieu ambiant (voir à ce propos la synthèse de Pouthas, 1990).

Les rythmes biologiques ne sont pas les seules adaptations au temps. Celles que nous discuterons ici 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 ne sont pas (ou ne semblent pas être) sous-tendues par des horloges biologiques innées et en se transmettent pas d'une génération à la suivante. 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 à partir des eukaryotes 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 stimuli externes. Nous utiliserons les termes *horloge interne* ou *timer* pour désigner les mécanismes qui sous-tendent les régulations temporelles acquises et la discrimination des durées, et *horloge biologique* pour désigner ceux qui sous-tendent les rythmes biologiques, sans préjuger de leur relations (nous reviendrons sur ce point).

1) COMMENT ÉTUDIER LA REGULATION ET LA DISCRIMINATION TEMPORELLE CHEZ L'ANIMAL?

a) *Les précurseurs*

Avant de décrire les adaptations aux durées arbitraires chez l'animal, il est intéressant de rappeler 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 à l'influence de la

dimension physique de la stimulation et des états psychologiques du sujet. Les chercheurs ont aussi analysé les rapports entre le temps objectif (celui des horloges) et subjectif, les échelles subjectives de durée, en relation avec la loi de Fechner selon laquelle la sensation varie comme le logarithme de la stimulation.

Les méthodes psychophysiques ont été recensées et classées par Allan (1979) selon deux axes: les échelles subjectives de durée et la discrimination temporelle. On peut aussi opérer d'autres classifications et distingues par exemple 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 la production et la reproduction de durées, le langage, encore indispensable pour la consigne, devenait superflu pour la réponse (par exemple un appui sur une presselle), ce qui ouvrait la voie à 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).

Il importe de rappeler que Pavlov avait, dès le début du siècle, décrit l'importance du paramètre temporels dans la modulation des réflexes conditionnés ou "réflexes psychiques". La formation du réflexe conditionné exige la contiguïté temporelle entre le stimulus neutre et le stimulus inconditionnel. Cependant, si après avoir établi ce réflexe, on introduit un délai de quelques secondes entre la fin du stimulus conditionnel et la présentation du stimulus inconditionnel, le réflexe conditionné 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 stimulus conditionnel est allongée. Enfin, si le seul stimulus inconditionnel est présenté à intervalle fixe, le réflexe se manifestera seulement vers la fin de cet intervalle, comme si le temps lui-même était devenu un stimulus conditionnel. Le réflexe conditionné peut donc être modulé par le temps (Pavlov, 1927). Les réflexes conditionnés décrits ci-dessus sont, dans la terminologie Pavlovienne, désignés sous les termes de réflexe de trace, retardé et au temps (Figure 1). Pavlov expliquait l'organisation temporelle de ces réflexes par l'intervention, en 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. La première moitié du siècle a aussi connu quelques tentatives d'étude du

temps avec des procédures instrumentales, ancêtres du conditionnement opérant. Ces travaux, réalisés pour la plupart avec des labyrinthes, ont produit des données difficiles à quantifier et peu fiables, qui reflètent mal les capacités de régulation temporelle des sujets (voir dans Richelle et Lejeune, 1980).

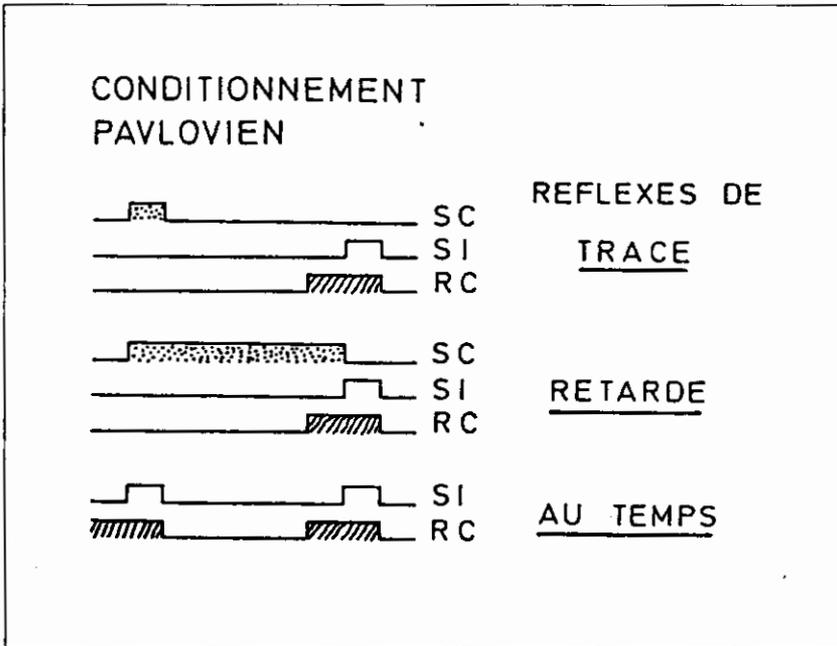


Figure 1: Représentation schématique des relations entre le stimulus conditionnel (SC), le stimulus inconditionnel, (SI) et le réflexe conditionné (RC) dans les conditionnements temporels Pavloviens, les réflexes de trace, retardé et au temps.

Pavlov a démontré que les réflexes de sécrétion glandulaire, de contraction d'un viscère ou de flexion d'un membre peuvent être modulés par le temps. Néanmoins, la mesure de ces réflexes exigeait une relative immobilisation de l'animal et manquait parfois de précision. La méthode opérante laisse l'animal libre de se mouvoir dans une enceinte expérimentale adaptée à sa taille et enregistre le comportement en termes de débit de réponses, c'est à dire de nombre de réponses par unité de temps. Elle a permis l'essor de l'étude des régulations temporelles acquises chez l'animal. 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 consé-

quences (le renforcement) sera modulable par le temps, comme la salivation du chien de Pavlov.

b) Les méthodes opérantes

Une classification des méthodes opérantes peut adopter un triple critère: selon que l'analyse porte sur l'évolution du débit des réponses dans le temps (comme dans le programme à intervalle fixe et ses variantes), sur des caractéristiques temporelles du comportement (ce sont les procédures de différenciation temporelle qui renforcent des intervalles interréponses, des durées de réponse ou encore des latences de réponse par rapport à un signal externe), ou encore sur la discrimination de la durée de stimuli externes. Les deux premières catégories permettent d'étudier la régulation temporelle du comportement. Les variables dépendantes dérivées de toutes ces procédures peuvent être désignées sous l'appellation d'"estimateurs temporels".

Dans le *programme à intervalle fixe* (Fixed Interval, FI), une réponse est renforcée si elle est émise après un intervalle de temps fixe écoulé depuis la réponse renforcée précédente. Les réponses émises 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. 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 en effet observé un parallélisme entre l'appui de la patte sur un levier et la salivation de chiens munis d'une fistule salivaire et soumis au programme FI. La fréquence des réponses et des gouttes de salive est une fonction croissante du temps écoulé depuis le renforcement précédent.

Le comportement typique du 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 (Figure 2A). Il suffit de quelques heures d'entraînement dans un programme FI de 60 secondes pour que ce pattern 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 interindividuelles 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

entrainé, la pause couvre 50 à 70% de la durée de l'intervalle fixe. Pour des intervalles supérieurs à queque 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: Dewis (1965) a par exemple décrit un pattern de réponse typique chez des pigeons soumis à un FI de 27.7 heures, très éloigné des durées les plus souvent utilisées (c'est à dire 1 à 5 minutes). La performance dans ce FI très long proche de 24 heures pose la question de la relation entre le timer et l'horloge biologique circadienne.

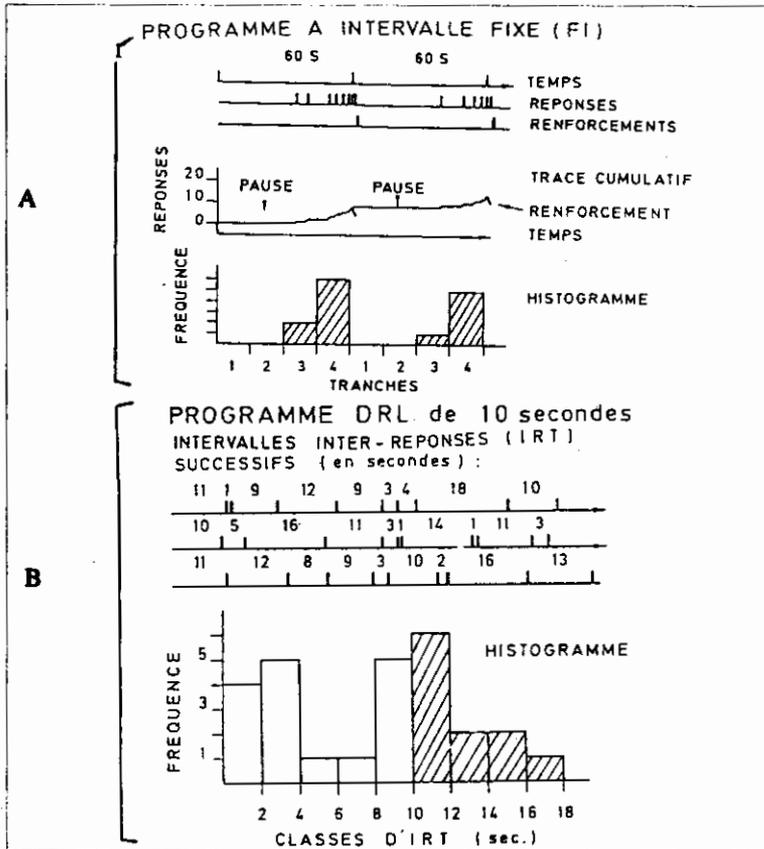


Figure 2: Représentation schématique du comportement dans les programmes FI de 60 secondes (A) et DRL de 10 secondes (B). En FI, de haut en bas, tracés des réponses linéaire, cumulatif et sous forme d'histogramme montrant le nombre de réponses émises par tranches successives de l'intervalle (dans ce cas, 4 tranches de 15 secondes). En DRL, de haut en bas, tracé linéaire des réponses avec indication de la durée (en secondes) de chaque intervalle inter-réponses (IRT) et histogramme où les IRT sont triés selon leur durée: la hauteur de chaque colonne est proportionnelle au nombre de IRT (fréquence, en ordonnée) par classe de durée (abscisse).

La pause post-renforcement n'est pas exigée dans le programme FI. Elle est un indice d'adaptation spontanée au temps. En revanche, l'espace-ment des réponses successives est la condition d'obtention du renforcement dans le *programme DRL*. 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 donc 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 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 le mode plus ou moins proche du critère de renforcement renseignera sur l'adaptation temporelle du sujet (Figure 2B). Les données obtenues dans les variantes du programme DRL qui renforcent les durées (Differential Reinforcement of Response Duration, DRRD) ou les latences de réponse peuvent subir la même traitement que les IRT.

Néanmoins, obtenir une appréciation fine de la sensibilité au temps requiert le calcul du coefficient de variation, c'est à dire du 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 sera la plus faible. En général, l'indice de tendance centrale des IRT est supérieur aux délais courts et inférieur aux délais plus longs, qui dépassent une dizaine de secondes. En dehors des différences interspécifiques (sur lesquelles nous reviendrons), toutes les espèces étudiées jusqu'à présent se sont heurtées à une limite: si on exige un espace-ment 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 augmentera. Cette rupture peut être observée à partir de quelque 20 secondes chez le pigeon lorsque la réponse est un coup de bec sur une clé, 100 secondes chez le rat albinos avec

l'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. En effet, 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.

Les données obtenues dans les procédures de type FI ou DRL ont permis de constater que la relation entre la tendance centrale des estimateurs temporels et la durée critère de renforcement peut être décrite par les fonctions linéaire et de puissance (Figure 3). Dans le premier cas, les données sont localisées sur une droite d'équation $m = bt + a$ (m = la tendance centrale des estimateurs, t = la durée cible imposée au sujet, b et a = la pente et l'intercept de la fonction linéaire). Dans le second cas, les données sont distribuées sur un tracé curvilinéaire d'équation $m = kt_n$ (K et n sont des constantes ajustées aux données). Etant donné que, dans la plupart des cas, k est proche de 1 et l'exposant n est inférieur à 1, la tendance centrale des estimateurs temporels deviendra progressivement inférieure à la durée cible lorsque cette dernière croît. En effet, une proportion de plus en plus faible de réponses seront renforcées. C'est ce qui se passe dans le programme DRL et ses variétés qui renforcent les durées ou les latences de réponse.

Si les animaux peuvent apprendre à organiser leur comportement en fonction du temps, ils discriminent aussi la durée de stimulus externes. Une *procédure de discrimination de durée* 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 en dessous de la lampe (Figure 4). 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 détaillerons pas ici) doit d'abord observer l'éclairage de la lampe (stimulus a duré 1 seconde, un coup de bec sur la clé gauche sera renforcé par l'accès pendant 3 secondes à un 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 sera puni par l'absence de renforcement. 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. L'apprentissage de l'oiseau sera prolongé jusqu'à ce que cette discrimination facile (entre 1 et 10 secondes) soit parfaitement maîtrisée.

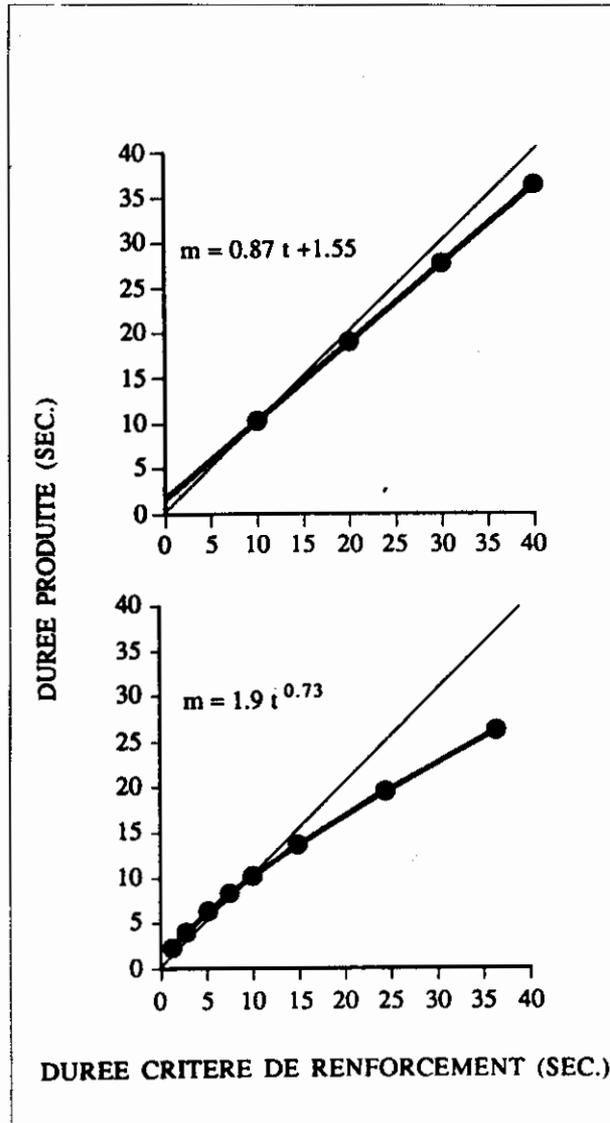


Figure 3: Illustration de la relation linéaire (haut) et de la relation de puissance (bas) entre la durée de l'estimateur temporel produit par le sujet (ordonnée) et la durée critère de renforcement (abscisse). La bissectrice en trait fin est le lieu où seraient localisées les données si l'estimateur produit était égal au critère de renforcement. Les équations correspondant aux tracés décrivent la performance de pigeons en programme DRL de 10 à 40 secondes avec une réponse de perchage (haut, d'après Jasselette et al., 1990) et la performance d'un pigeon en programme de renforcement de latence de réponse de 1.27 à 24.4 secondes (bas, d'après Catania, 1970).

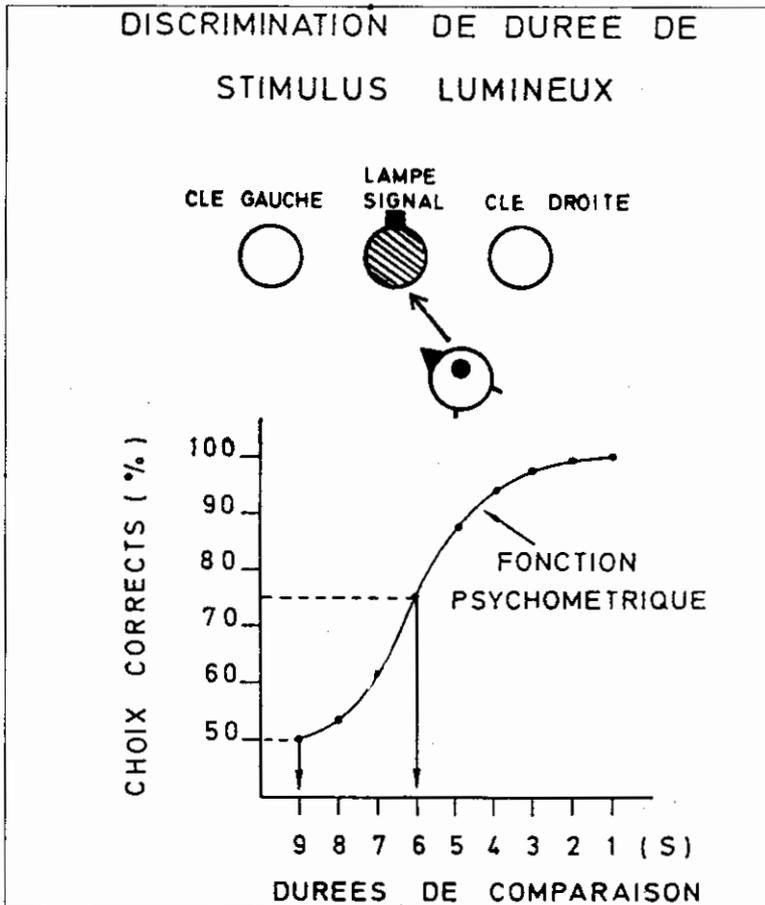


Figure 4: Dispositif utilisé pour la discrimination de la durée de stimulus visuels chez le pigeon. L'oiseau est renforcé s'il donne un coup de bec sur la clé droite (D) après un stimulus étalon de 10 secondes présenté au moyen de l'illumination de la lampe signal. Un coup de bec sur la clé gauche (G) sera renforcé après des stimulus de comparaison de 1 seconde. 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, ordonnée). Pour d'autres détails, se référer au texte.

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. La variable dépendante enregistrée ici sera la proportion de choix corrects (c'est à dire une réponse à gauche après un stimulus de comparaison et une réponse à droite après un stimulus étalon) pour chaque durée du stimulus. La re-

lation entre la durée du stimulus et la proportion de choix corrects constitue une courbe en forme de S (bas de la Figure 4), 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, dans l'exemple décrit ci-dessus, égal à la différence entre le point d'égalité subjective et la durée pour laquelle on a enregistré 75% de choix corrects. L'examen de la relation entre la durée du stimulus étalon et la valeur du seuil différentiel de durée montre que le rapport entre ces deux variables (la fraction de Weber) reste constant quelle que soit la durée de l'étalon. Ainsi, la discriminabilité du stimulus (ou la sensibilité du sujet) est proportionnelle à la durée étalon, en accord avec la loi de Weber: 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 et, dans les deux cas, la fraction de Weber sera égale à 30. La constance de cette fraction confirme à nouveau que le comportement des animaux est contrôlé par le temps relatif.

Les procédures psychophysiques (dont nous n'avons illustré qu'un exemple parmi d'autres) 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 déduit de la constance de la fraction de Weber une loi selon laquelle la sensation croît comme le logarithme de l'excitation. En d'autres termes, les échelons de l'échelle de durée du sujet correspondraient au logarithme de la durée objective des stimuli. Ces échelles de sensation peuvent être étudiées avec la procédure de bissection où le sujet doit désigner la durée située à égale "distance" de deux durées étalons (le "point de bissection). Si, par exemple, les durées étalons sont égales à 2 et 10 secondes, le point de bissection en accord avec la loi de Fechner sera égal à la moyenne géométrique des durées étalons (4.47 secondes, c'est à dire à la racine carrée du produit des étalons), plutôt qu'à leur moyenne arithmétique (6 secondes). Les données obtenues jusqu'à présent tendent à montrer que le rat effectuerait la bissection à la moyenne géométrique, contrairement au sujet humain, plus proche de la moyenne arithmétique. Ceci laisserait penser que l'animal se base sur une échelle de durée logarithmique. Cependant, le recours à une procédure différente chez cette même espèce fournit d'autres résultats (Gibbon et Church, 1981). La question des échelles de durées est donc plus complexe qu'il paraît à première vue. Les méthodes psychophysiques

ne fournissent pas de données homogènes. Des variations dans les résultats peuvent en effet 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. Par ailleurs, étant donné que le nombre d'espèces étudiées jusqu'à présent est très limité (rat, chat, pigeon, singe), toute généralisation des résultats est prématurée (une discussion plus détaillée et de nombreuses références peuvent être trouvées par exemple chez Allan, 1979, Fraisse, 1957, 1984; Macar, 1980 et 1985; Richelle et Lejeune, 1980; ou encore Stubbs, 1979).

2) L'ESPÈCE ET LA GESTION DU TEMPS

Toutes les espèces jouissent-elles de la même capacité d'adaptation au temps? Trois hypothèses peuvent être formulées, dans le cadre d'une psychologie comparée du temps (Richelle et Lejeune, 1980). L'hypothèse évolutionniste ou phylogénétique qui veut que la capacité de régulation ou de discrimination temporelle suive une tendance parallèle à la complexification du système nerveux central ou à l'accroissement des capacités d'apprentissage. Deuxièmement, l'hypothèse réductionniste qui postule l'unicité du timer à travers les espèces. Les différences observées ne seraient dès lors que des artéfacts dûs à l'utilisation du mécanisme dans un contexte particulier. Enfin, l'hypothèse éthologique suggère que les différences observées au niveau du comportement doivent être expliquées par rapport aux propriétés spécifiques du répertoire comportemental. Dans cette optique, la capacité d'adaptation au temps est soumise aux pressions sélectives du milieu, comme d'autres caractéristiques morphologiques ou fonctionnelles.

Les données dont nous disposons permettent-elles de départager ces hypothèses? 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 de ces mêmes espèces se dégrade dans le programme DRL lorsque le délai exigé dépasse quelques dizaines de secondes. Ce paradoxe FI-DRL révèle des différences intra-spécifiques dans l'adaptation aux programmes temporels. Des différences interspécifiques ont elles aussi été mises à jour. Les différentes espèces ne sont pas égales par rapport au même programme de renforcement.

Une tentative de classification des espèces selon la qualité de la régulation temporelle dans le programme FI 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 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 le pigeon (*Columba livia*) et la tourterelle (*Streptopelia risoria*) diffèrent plus que le pigeon et le rat albinos (Lejeune et Richelle, 1982a). De même, le prosimien *Haplemur griseus griseus* s'adapte beaucoup mieux au programme FI que *Perodicticus potto Edwardsi* 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 d'autre part (*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'élaborer une psychologie comparée du temps.

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 IRT trop courts. La réponse d'appui de la patte se plie mieux à l'exigence d'espacement, mais la performance manque de précision (Hemmes, 1975). La dispersion des IRT est importante. En revanche, 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 des irt est proche du dé-

lai 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. Le même constat peut être fait si l'on renforce des durées du perchage de 10 à 50 secondes (Jasselette, Lejeune et Wearden, 1990; Lejeune et Jasselette, 1986; Lejeune et Richelle, 1982 b). La différence très nette entre le coup de bec et le perchage reflète une *dissociation entre capacité et performance* (Figure 5). Chez le rat, la comparaison de diverses réponses (contact de la patte sur une barre fixe, appui sur le levier, léchage d'un tube ou encoche dressée) et de diverses propriétés temporelles des réponses (la durée, l'IRT ou encore la latence d'émission) révèle que les performances asymptotiques dépendent elles aussi du segment de comportement étudié et de la propriété temporelle sélectionnée (Kramer et Rodriguez, 1971; Platt, 1984). Ces dissociations attirent 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). Le léchage d'un tube par le rat est de même contraint par un pattern de léchage biologiquement déterminé (Mamedov, Hernandez-Mesa et Bures, 1987). Ces différences liées à la nature de l'opérant montrent aussi qu'il est hasardeux de vouloir inférer une capacité de régulation temporelle sur la base d'un échantillon de comportement limité.

Les dissociations observées dans le programme DRL et ses variantes ne se retrouvent pas en FI. La qualité de la régulation temporelle spontanée reste équivalente 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). Ces résultats confèrent au programme FI un statut particulier sur lequel nous reviendrons. Il semble dès lors impossible de généraliser les conclusions issues d'un type d'apprentissage à un autre.

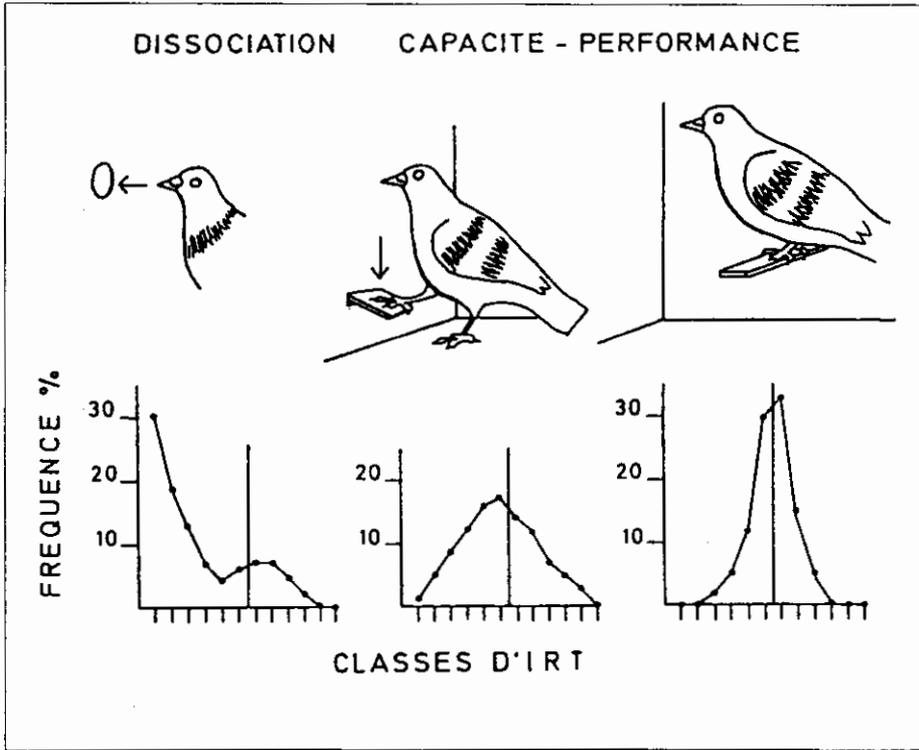


Figure 5: Polygones de fréquence (ordonnée) des intervalles inter réponses par classes de durée (abscisse) obtenus chez le pigeon dans un programme DRL, avec une réponse de coup de bec sur une clé (à gauche), d'appui de la patte sur un levier (milieu) et de perchage (à droite).

3) PSYCHOLOGIE COMPARÉE ET PSYCHOLOGIE DU TEMPS

Les données qui précèdent illustrent trois stratégies expérimentales: comparer des espèces différentes, des espèces proches et comparer des performances obtenues avec diverses réponses chez une espèce soumise à un programme de renforcement temporel. Il n'est pas sans intérêt de situer l'esprit de ces démarches par rapport à un débat qui anime la psychologie comparée et oppose essentiellement trois écoles. La première fonde la théorie de la psychologie comparée sur les différences 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 Hinde, 1982). La seconde s'intéresse à l'adaptation et trie les espèces selon leur mode de vie, leur habitat ou encore selon le pattern de comportement, indépendamment des relations phylogénétiques. Il s'agit là d'une approche essentiellement corrélative qui analyse le comportement comme réponse adaptative à la pression du milieu. La troisième position se réfère à la notion de niveau ou de grade anagénétique qui transcende lui aussi la classification phylétique. Un grade anagénétique se définit essentiellement sur la base de critères fonctionnels tels que 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 (Gottlieb, 1984, 1985; Rensch, 1959; Schneirla, 1949). 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 des grades anagénétiques est aussi légitime que celle basée sur la phylogenèse. Selon Gottlieb (1985), l'anagenèse est la pierre angulaire de la psychologie comparée de l'apprentissage. Cette opinion n'est pas partagée par Hodos et Campbell qui considèrent que l'anagenèse n'est pas la troisième voie de la psychologie comparée et critiquent, à juste titre, l'usage abusif de la notion de grade anagénétique si le but poursuivi est de décrire l'évolution des adaptations au temps en fonction de la position de l'espèce dans une lignée phylogénétique (Campbell et Hodos, 1991; Hodos et Campbell, 1969, 1990). Cependant, si le but est de mettre à l'épreuve les capacités, la flexibilité et les limites d'adaptations comportementale, la comparaison d'espèces qui ne sont pas strictement situées dans une même lignée évolutive est légitime et trouve sa place au sein d'une psychologie comparée fondée sur l'anagenèse. En définitive, la définition de grades est une manière de décrire l'adaptation de l'organisme à son milieu. L'anagenèse rejoint en cela l'étude de l'adaptation, telle qu'elle a été définie plus haut, et l'hypothèse éthologique dans l'étude comparative du temps.

Les démarches expérimentales que nous avons distinguées plus haut rencontrent celles prônées par Gottlieb (1984) pour l'examen expérimental de l'anagenèse et l'évaluation de la plasticité ou de la versatilité comportementale des espèces: premièrement, manipuler l'environnement écologique typique des espèces; deuxièmement, soumettre les espèces à des tâches atypiques; troisièmement, comparer des espèces proches et différentes (Bitterman, 1960, 1965, fait des suggestions méthodologiques similaires et/ou complémentaires). Une psychologie comparée fondée sur les grades anagénétiques suppose la connaissance des variables eco-éthologiques puisque leur manipulation expérimentale est recommandée. La con-

naissance 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 dans son milieu naturel. 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'adaptations en imposant des durées "arbitraires", différentes de celles rencontrées dans le milieu naturel.

En principe, une comparaison entre espèces n'est valable que si 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 Floridana* 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 sans doute illusoire. Il n'existe en effet aucun critère objectif qui permette une égalisation inter-spécifique de ces variables.

En résumé, la recension de la littérature révèle de nombreuses lacunes. Seule une trentaine 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 parcellaire 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.

4) A LA RECHERCHE DU TEMPS "PUR"

Parallèlement aux rare tentatives de comparaison d'espèces, un autre courant de recherche tente d'imposer des conclusions en accord avec l'hypothèse réductionniste. Ce courant tire ses arguments de trois démarches que nous allons brièvement illustrer. Premièrement, la mise au point de procédures permettant d'accéder "directement" au mécanisme du timer. Deuxièmement, la recherche d'échantillons de comportement non biaisés par des variables qui interfèrent avec l'expression du timer. Troisièmement, la mise au point de modèles formels mixtes qui combinent deux processus contrôlant l'émission des réponses, l'un temporel, l'autre non temporel.

Le niveau d'activité générale, la motivation alimentaire ou encore la nature de l'operant 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, en principe, de dissocier l'estimation du temps et le débit des réponses, c'est à dire d'appréhender une capacité de régulation temporelle "pure" non contenue par les fluctuations du débit de l'operant. Cette procédure sera ultérieurement adaptée et exploitée sous le nom de *peak procedure* (voir par exemple Church et Meck, 1988, ou Roberts, 1981). Elle 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 reparaît 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

le débit de réponses par tranches successives de l'intervalle fixe. Lorsque l'animal est habitué à cette procédure, une certaine proportion des essais (par exemple 20%) est modifiée 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 interessais au terme duquel un nouvel essai classique ou modifié sera présenté à l'animal.

Pendant les essais longs non renforcés, les débits de réponse 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 (Figure 6). 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 l'on réduit la probabilité de renforcement des essais de type FI, peak rate diminuera sans altérer le moment auquel le débit de réponses maximal sera observé. 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. 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. 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 du FI. 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 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.

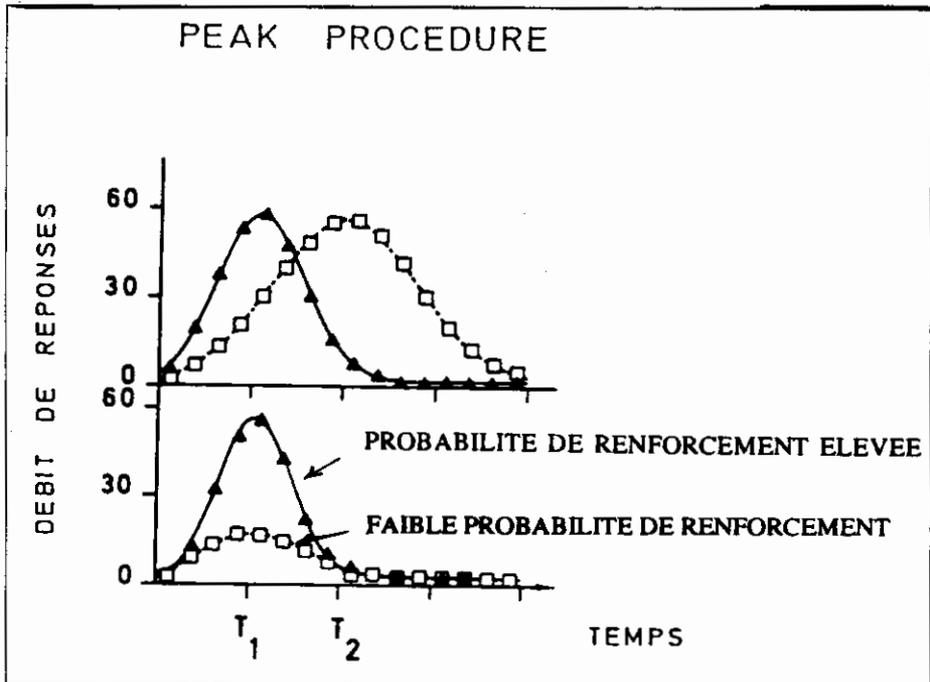


Figure 6: Représentation schématique des fonctions de débit de réponses (ordonnée) obtenues dans des peak procedures de durée T_1 et T_2 (abscisse). Ces fonctions permettent de distinguer le débit de réponses maximal (peak rate) et le moment où ce débit maximal est émis (peak time). La partie inférieure de la figure montre que le peak time est insensible à des modifications de la probabilité de renforcement des essais renforcés. Pour les autres détails, se référer au texte (d'après Roberts, 1981).

La double propriété mentionnée ci-dessus est rarement rencontrée lorsqu'on examine les distributions d'IRT dans le programme DRL. Elles sont souvent bimodales 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). Une réponse dérivée du perchage et adaptée à des petits rongeurs produit elle aussi des résultats prometteurs. Si l'on demande à la gerbille (*Meriones unguiculatus*) ou au mulot (*Apodemus sylvaticus*) de monter sur une petite plateforme (8 centimètres de côté) située à 1 centimètre du sol de la cage et d'y rester pendant une durée déterminée, les deux critères comportementaux requis par le temps scalai-

re sont satisfaits pour des durées de réponse de 5 à 10 ou 15 secondes. L'évolution des recherches révélera, à plus ou moins long terme, si la théorie scalaire est généralisable à d'autres espèces, réponses et critères de renforcement et si elle est un principe unificateur qui gouverne la régulation temporelle "pure" débarassée de l'influence de facteurs interférents. Si cette théorie devait se vérifier, toutes les espèces animales seraient dotées de timers fonctionnant de manière identique. 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".

La fluctuation du coefficient de variation des estimateurs temporels est, à première vue, incompatible avec la théorie du temps scalaire. Néanmoins, cette fluctuation peut être réconciliée avec la théorie à condition d'associer au processus scalaire hypothétique un processus qui gère l'émission de réponses qui ne sont pas contrôlées par le temps. Ce modèle complexe a été appliqué par Lejeune et Wearden (1991) à des données obtenues dans le programme FI. Les coefficients de variation calculés sur la base de la distribution des réponses dans l'intervalle chez le chat domestique (*Felis catus*), le rat (*Rattus norvegicus*), le mulot (*Apodemus sylvaticus*), le pigeon (*Columba livia*), un poisson cichlidé africain, le tilapia (*Sarotherodon niloticus* L) ou encore une tortue d'eau douce (*Pseudemys scripta elegans*) permettent trois constats (Figure 7). Premièrement, les coefficients restent stables chez certaines espèces ou pour une certaine marge de durées du FI. Deuxièmement, dans certains cas, la valeur du coefficient de variation tend à augmenter avec la durée de l'intervalle. Enfin, certaines espèces ont des coefficients de variation nettement plus élevés que ceux d'autres espèces en apparence plus sensibles au temps. Les espèces examinées peuvent en apparence être rangées par ordre décroissant sur une "échelle de sensibilité": chat, mulot, rat, pigeon, poisson et enfin tortue. Cette dernière espèce ne fait en effet preuve d'aucune régulation temporelle spontanée des réponses, même après de nombreuses séances de conditionnement. La performance du poisson, bien que médiocre elle aussi, révèle une sensibilité au temps: la fréquence des réponses augmente progressivement au travers de l'intervalle fixe. Ces tendances ont pu être simulées sur ordinateur grâce à un modèle complexe qui intègre un coefficient de variation constant au niveau du timer et des réponses générées au hasard. Ces simulations permettent de penser que l'horloge

interne sous-jacente peut fonctionner en conformité avec le modèle scalaire, même si le comportement manifeste contredit cette assertion. Le modèle complexe permet donc de rendre compte des différences interspécifiques et de l'augmentation du coefficient de variation lorsque la durée critère de renforcement croît. Néanmoins, cela ne signifie pas que le niveau de sensibilité du processus scalaire est identique chez toutes les espèces et que les différences observées dépendent exclusivement du second processus. Il est utile de conserver l'hypothèse selon laquelle la sensibilité du processus scalaire pourrait différer d'une espèce à l'autre. Il n'y a donc pas de contradiction entre le modèle complexe intègre aussi l'idée selon laquelle le comportement observé dans les tâches de régulation ou de discrimination temporelle n'est pas sous le contrôle exclusif du temps, mais peut dépendre d'autres aspects du contexte expérimental associés eux aussi au renforcement et donc inducteurs de réponses.

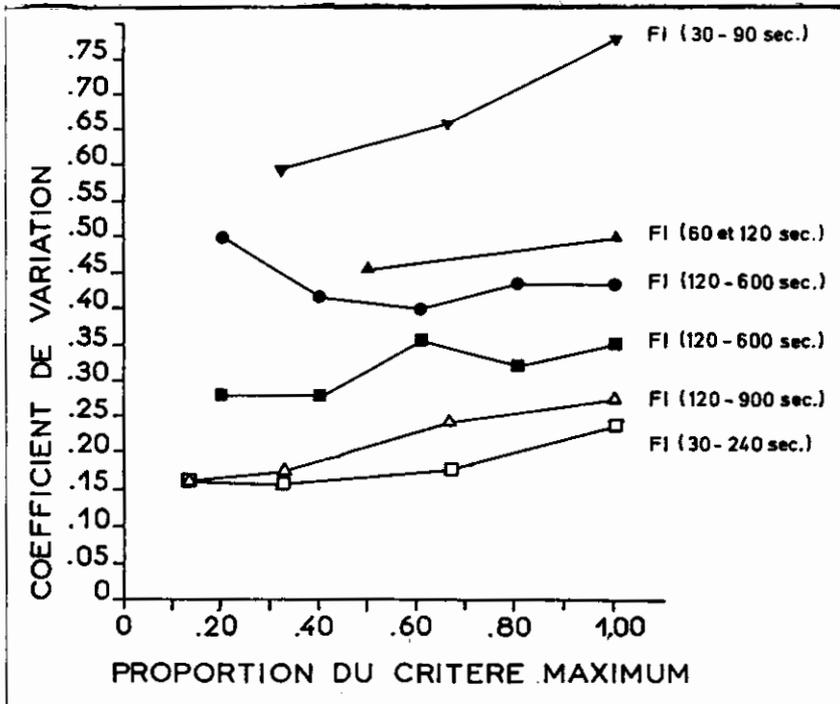


Figure 7: Evolution du coefficient de variation (ordonnée) de la performance chez diverses espèces en programme FI, la durée des intervalles fixes étant exprimées en proportion de la durée du FI maximum (abscisse). La marge des durées explorées est mentionnée à droite de chaque tracé. Les diverses espèces sont représentées par des symboles: ▼ tortue d'eau douce; ▲ poisson; ● pigeon; ■ rat; △ chat; □ mulot (d'après Lejeune et Wearden, 1990).

5) DE L'HORLOGE EXTERNE AU CERVEAU

Nous avons jusqu'à présent discuté les méthodes et les méthodes et les comportements qui traduisent le fonctionnement de l'hypothétique timer. Mais quelle est la nature de ce dernier? Est-il nécessaire de postuler un mécanisme interne à l'organisme et inaccessible à l'observation directe? Certaines hypothèses font l'économie d'un tel mécanisme et tentent d'expliquer l'expression comportementale de la mesure du temps sans recours à un chronomètre interne, quel qu'il soit. Nous les passerons brièvement en revue.

a) Les horloges externes

L'une des hypothèses repose sur l'utilisation d'indices temporels externes par l'animal (voir dans Macar, 1980 ou Richelle et Lejeune, 1980, pour un exposé détaillé). Si on place un chronomètre dans la cage d'un rat, d'un chat ou d'un pigeon 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 reitrées 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.

b) Les horloges comportementales

Les animaux exploitent aussi des horloges construites à partir de leur comportement non opérant. Ainsi, on a décrit un rat qui toilettait systématiquement sa queue pendant les intervalles interréponses dans le programme DRL (Laties, Weiss, Clark et Reynolds, 1965). 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 operant, 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, 1972; Richelle et Lejeune, 1980), soit des inhibiteurs de la réponse operante (Staddon, 1977) ou encore des distracteurs qui éloignent l'animal des stimulus inducteurs de la réponse operante (Mc Gown, Spencer et Neetz, 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 composent 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. L'hypothèse des conduites collatérales médiateurs de la durée a ultérieurement été intégrée dans un modèle hybride, la théorie comportementale du temps (Killeen et Fetterman, 1988) qui associe les conduites collatérales et un processus interne, une base de temps dont le débit est fonction du débit de renforcement obtenu par le sujet.

c) Les indices viscéraux et proprioceptifs

Horloges externes et conduites collatérales sont des adjuvants "périphériques" faciles à observer et manipuler. Selon d'autres hypothèses, les animaux pourraient aussi exploiter des bases de temps plus "subtiles", situées à l'intérieur de l'organisme: les indices viscéraux et proprioceptifs. Ainsi, les rythmes cardiaque ou respiratoire pourraient fournir des indices temporels contrôlant l'émission de la réponse operante. La tension musculaire induite par exemple par l'attente entre des réponses successives pourrait assumer la même fonction. Cette dernière hypothèse prédit aussi que la qualité de la performance dépendra de variables procédurales, telles que la type de réponse, l'amplitude, la vitesse ou la force du geste requis. Des relations ont pu être détectées par exemple entre certains paramètres de l'onde cardiaque, du rythme respiratoire et diverses performances à caracté-

tère temporel (Macar, 1980). Néanmoins, des travaux menés chez l'animal et aussi chez l'homme tendent à prouver que les indices viscéraux ou proprioceptifs ne sont pas des variables cruciales ou indispensables à la régulation temporelle du mouvement. Le lecteur intéressé pourra trouver une discussion plus détaillée et quelques données récentes chez Macar (1980), Macar et Grondin (1988), Macar et Vitton, (1988) ou encore Richelle et Lejeune (1980).

d) Les corrélats neuronaux du timer

En conclusion, le rôle des horloges externes, des conduites collatérales ou encore des indices viscéraux et proprioceptifs est limité. Leur manipulation ou leur suppression n'entraîne jamais une détérioration irréversible de la régulation temporelle du comportement. Ce constat oriente donc les recherches vers un mécanisme peut-être situé au niveau du système nerveux central. Des arguments en faveur de l'existence d'un timer interne proviennent aussi d'études qui ont montré que, chez l'homme, la durée d'un geste peut être programmée préalablement à son exécution (Vidal, Bonnet et Macar, 1991), et que les ressources attentionnelles de l'homme ou de l'animal sont partagées entre deux processeurs centraux, l'un concerné par l'estimation du temps (le timer), l'autre par le traitement des autres paramètres de la situation ou d'un stimulus (Casini, Macar et Grondin, 1992; Meck, 1984). La recherche du mécanisme central a d'abord privilégié la méthode lésionnelle et deux structures, le septum et l'hippocampe, qui font partie du système limbique. Leur lésion provoque une augmentation du débit des réponses en DRL et une raccourcissement de la pause post-renforcement en FI (voir par exemple dans Jarrad, 1980; Macar, 1980; Sinden, Rawlins, Gray et Jarrard, 1986). La stimulation de ces structures produit les mêmes effets (Kaplan, 1965). Néanmoins, l'interprétation de ces données est délicate. Plusieurs hypothèses ont été proposées: celle d'un déficit affectivo-motivationnel qui exacerberait la aim ou la soif des sujets, celle d'un déficit inhibiteur entraînant une hyperactivité se répercutant sur les réponses operantes 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 (voir Macar, 1980 et, pour des développements récents, Meck, 1988). 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 parfois 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, Altemus, Green, Wolf, Miller et Almli, 1987). Cependant, d'autres données obtenues chez la même espèce assignent au cortex frontal un rôle dans la mémoire pour la durée et les processus attentionnels impliqués dans l'estimation du temps (Olton, Wenck, Church et Meck, 1988).

L'hypothèse d'un "centre" du temps a été progressivement abandonnée en faveur d'une hypothèse selon laquelle l'information temporelle est traitée par des réseaux de neurones distribués au sein de diverses régions cérébrales. Des travaux ont donc été entrepris dans le but de détecter les corrélats neurophysiologiques, c'est à dire la dynamique du traitement de l'information temporelle. Certains chercheurs ont enregistré des indices électrophysiologiques. La variation contingente négative (Contingent Negative Variation, CNV) 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 CNV 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. D'autres données obtenues chez l'homme vont dans le même sens (Vidal, Bonnet et Macar, 1992). Même si la CNV 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. La plausibilité du traitement de l'information temporelle par des réseaux neuronaux a été explorée par des simulations sur ordinateur. Ainsi, Desmond et Moore (1991) ont imaginé un modèle inspiré du conditionnement pavlovien, où la durée critique est codée par une série de neurones qui s'activent en chaîne, comme dans l'hypothèse des conduites collatérales médiatrices de la durée. Un autre modèle suggère que la durée est codée par un ensemble d'oscillateurs neuronaux dont les potentiels d'action sont synchrones au début et à la fin du stimulus temporel (Miall, 1992).

e) Une horloge biochimique?

En fait, l'hypothèse d'une (de) base(s) de temps biologique avait 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 (c'est à dire un paramètre qui est source d'information sur l'écoulement du 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). Cependant, 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 aurantus*) sans altérer la régulation temporelle dans un programme FI de 60 secondes, ce qui tend à prouver que la régulation temporelle chez cette espèce poikilotherme ne dépend pas d'un pacemaker biochimique. L'hypothèse d'une relation entre une horloge biochimique et la température n'a pas été abandonnée pour autant (Shurtleff, Raslear et Simmons, 1990; Thomas, Ahlers et Shurtleff, 1991). Des recherches récentes suggèrent aussi que la base de temps biochimique peut être directement ou indirectement manipulée par certains neurotransmetteurs ou par l'ingestion de substances nutritives particulières (pour une synthèse, voir par exemple Church, 1989).

En conclusion, l'état actuel des connaissances ne permet pas de dire quelle est la nature du timer ou de savoir s'il en existe une ou plusieurs

horloges internes. Cependant, 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 patterns 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 répondent au même mode de fonctionnement et qu'elles sont dotées de la même capacité de traitement de l'information temporelle. Seul l'examen approfondi des performances obtenues dans des contextes expérimentaux variés permettra de départager les positions en présence.

f) Les modèles formels du timer

Plusieurs modèles formels d'horloges internes ont été proposés depuis les années soixante. Un des plus anciens suggère que l'estimation de la durée découle d'une accumulation d'impulsions périodiques, c'est à dire d'une base de temps interne à l'organisme (Treisman, 1963). Les modèles les plus récents, inspirés par celui de Treisman et par la théorie du traitement de l'information, décrivent un timer composé de trois niveaux: l'horloge, les fonctions de mémoire et le processus de décision (Figure 8, Church, 1984). L'horloge comprend une base de temps, c'est à dire une source d'impulsions qui transitent par un interrupteur vers un accumulateur destiné à les additionner le transit des impulsions par l'interrupteur dépendrait, entre autres, de facteurs attentionnels: si l'animal est distrait, le passage des impulsions sera temporairement suspendu et de ce fait, la durée estimée sera plus courte. De même, si le débit de la base de temps est accéléré, la durée "objective" d'un événement ou d'un stimulus sera surestimée par le sujet. Les fonctions de mémoire stockent la représentations de la

durée du dernier essai (mémoire de travail) ou des durées antérieurement associées au renforcement (mémoire de référence). Enfin, le comparateur compare la durée de l'essai le plus récent avec la représentation de la durée critique stockée en mémoire de référence. Il commandera l'émission de la réponse si la durée comptabilisée dans l'accumulateur ou transférée dans la mémoire de travail est similaire à celle stockée en mémoire de référence. Si la modèle de Church décrit la structure du timer, son fonctionnement est conforme à la théorie du temps scalaire (Gibbon, 1977) dont la signature comportementale a été illustrée plus haut, et qui transpose la loi de Weber à la régulation temporelle de l'action. Une version connexionniste de ce même modèle a été récemment proposée par Church et Broadbent (1990). Cette variante semble plus proche de l'architecture fonctionnelle du cerveau et résout en partie certains problèmes inhérents au stockage de la durée en mémoire à long terme. Néanmoins, elle est, comme son précurseur, en attente de validation.

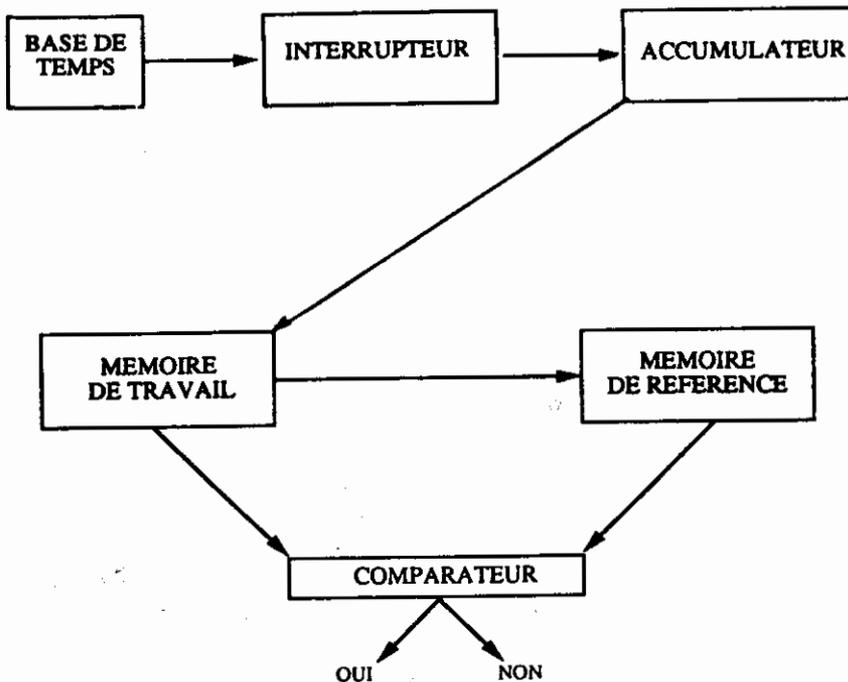


Figure 8: Représentation schématique de la structure du timer selon le modèle de traitement de l'information temporelle de Church (1984). Pour les détails, se référer au texte.

g) L'inhibition subordonnée au timer

La traduction comportementale de l'activité exige un processus esclave qui peut inhiber les comportements acquis (Richelle, 1972; Richelle et Lejeune, 1980). Comme nous l'avons mentionné plus haut, Pavlov a fait appel à l'interaction entre des mécanismes inhibiteur et excitateur 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, les tests de desinhibition ou d'inhibition externe apportent la preuve de cette interaction: si un stimulus interférent est présenté au sujet pendant la période où la réflexe est inhibé, il reparaît (il est désinhibé); si le stimulus interférent 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 résultants (Hemmes et Rubinsky, 1982; Singh et Wickens, 1968). La présence de l'inhibition comportementale est aussi révélée par les sousproduits du contrôle inhibiteur, dont l'inhibition généralisé en FI ou DRL: il arrive en effet qu'un animal cesse de répondre ou même s'endorme en cours de séance, sans que l'on puisse attribuer cet arrêt à la satiété ou au caractère aversif de la situation expérimentale. Néanmoins, l'inhibition somatomotrice reste un concept essentiellement descriptif dont les substrats physiologiques n'ont pas encore été découverts.

6) RÉGULATIONS TEMPORELLES ACQUISES ET RYTHMES BIOLOGIQUES

A partir des eukaryotes, les espèces animales sont toutes dotés d'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 les horloges biologiques et les horloges internes qui sous-tendent les adaptations aux durées arbitraires (Richelle, 1968; Richelle, Lejeune, Perikel et Fery, 1985). 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?

Plusieurs démarches peuvent être adoptées pour tenter de répondre à ces interrogations. La plus simple examine si le cycle nyctéméral influen-

ce l'estimation du temps. Certains travaux ont décrit des fluctuations rythmique sde la performance dans les programmes FI, DRL ou de discrimination des durées (Elsmore and Hursch, 1982; Evans, 1971; Meck, 1991; Richelle et al., 1985; Shurtleff et al., 1990; Terman, 1983). 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. L'analogie entre la distribution périodique du renforcement dans le programme FI et le 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. Cependant, 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 ne semble 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 la faisant choir silencieusement derrière un clapet opaque que le rat peut soulever), la régulation temporelle disparaît (Deliège, 1975).

Une autre démarche consiste à étudier la relation de phase entre le rythme circadien d'activité générale et l'activité qui anticipe un repas quotidien de durée limitée (Edmonds et Adler, 1977; Aschoff, Von Goetz et Honma, 1983). Chez des rats soumis à une alternance de 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité, l'activité générale 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 le donneurs de temps sont ensuite supprimés, l'horloge biologique du rat prendra le relais: l'alternance entre repos et activité subsistera, 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". Un accès limité à la nourriture, par exemple entre 10 et 12 heures, induira le développement d'une activité qui anticipera la présentation du repas (Figure 9). Cette activité se dissociera de l'activité générale qui continuera 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, d'une part, les rythmes biologiques (la fourchette d'entraînement limitée) et, d'autre part, les régulations temporelles acquises (ressemblance avec le comportement en programme FI et insensibilité à la lésion du noyau suprachiasmatique). D'autres travaux ont montré que l'amplitude du phénomène d'anticipation est fonction de sa relation avec la phase de l'activité générale en libre cours (terman, Gibbon, Fairhurst et Waring, 1984) et que le type de relation entre ces deux horloges circadiennes pourrait aussi dépendre de facteurs génétiques (Abe, Kida, Tsuji et Mano, 1989). En conclusion, les données disponibles jusqu'à présent révèlent la covariation entre les rythmes biologiques et l'estimation du temps. Elles ne permettent pas encore de déceler des relations plus précises. Néanmoins, certains modèles suggérant une articulation entre les horloges biologiques et le timer ont déjà été proposés (par exemple Raslear, Shurtleff et Simmons, 1988). Il faut aussi souligner que les oscillateurs biologiques dont les périodes sont extrêmement diversifiées pourraient être intégrées comme bases de temps au sein du timer.

7) L'ÂGE DES SUJETS ET L'ADAPTION AU TEMPUS

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 contradictoires et particulièrement intéressantes ont été obtenues avec le programme FI: selon Lowe et ses collaborateurs (Bentall, Lowe et Beasty, 1985; Lowe, Beasty et Bentalle, 1983), le comportement opérant du nourrisson (autour de 10 mois) ressemble à celui de l'animal adulte, alors que le comportement d'enfants plus âgés et de l'homme adulte en diffère. Néanmoins, Darcheville, Rivière et Wearden (1993) ont observé chez des nourrissons d'âge identique des patterns de comportement similaires à ceux de l'homme adulte (bas de la Figure 10). Cette divergence remet en question l'hypothèse selon laquelle la métamorphose du comportement du nourrisson et du jeu-

ne enfant en FI dépend de l'acquisition du langage, en particulier du développement de la capacité de l'autoinstruction et d'autodescription des contraintes temporelle inhérentes à la tâche (Bentall et al., 1985; Lowe et al., 1983). Elle questionne aussi l'assertion selon laquelle la performance de nourrisson en FI est enracinée dans des formes de comportement qu'il partage avec l'animal. La description de l'ontogenèse des régulations temporelle acquises chez l'animal devient dès lors un volet indispensable pour déterminer la spécificités du comportement humain.

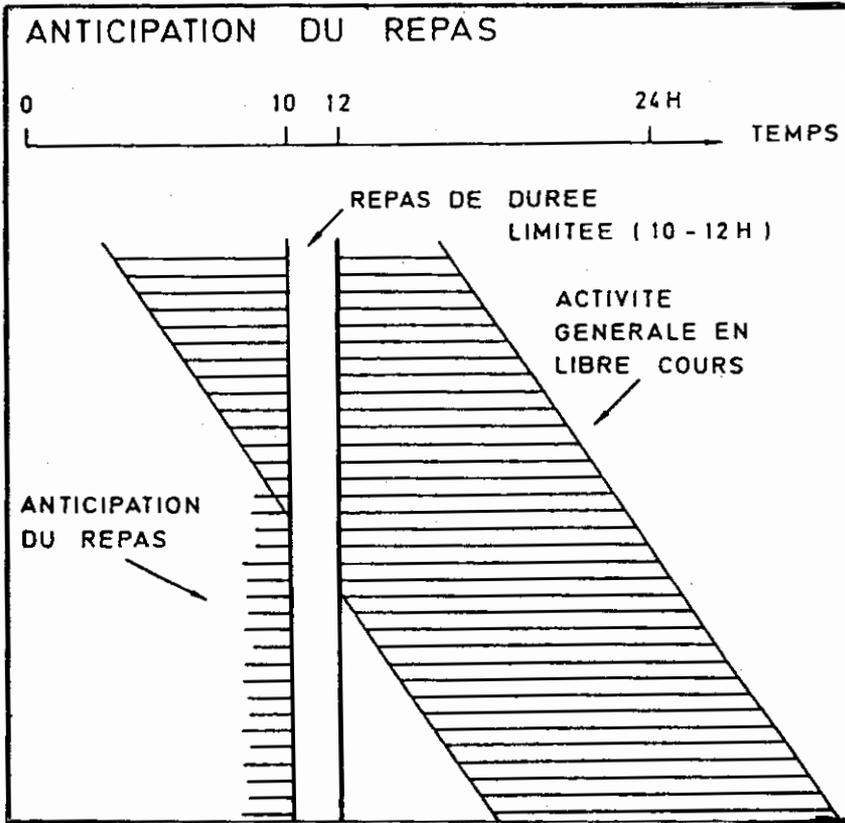


Figure 9: Tracé actométrique décrivant le phénomène d'anticipation du repas de durée limitée (présenté chaque jour entre 10 et 12 heures), chez un rat en conditions constantes (par exemple en obscurité permanente). L'activité de l'animal est représentée par les traits noirs horizontaux, au fil des jours successifs (ordonnée). On constate une dissociation entre l'activité générale qui dérive en libre cours avec une période légèrement supérieure à 24 heures (lignes horizontales entre les parellèles obliques), et l'activité qui précède la présentation non signalée de la nourriture (lignes horizontales situées à gauche des traits verticaux qui délimitent la durée d'accès à la nourriture).

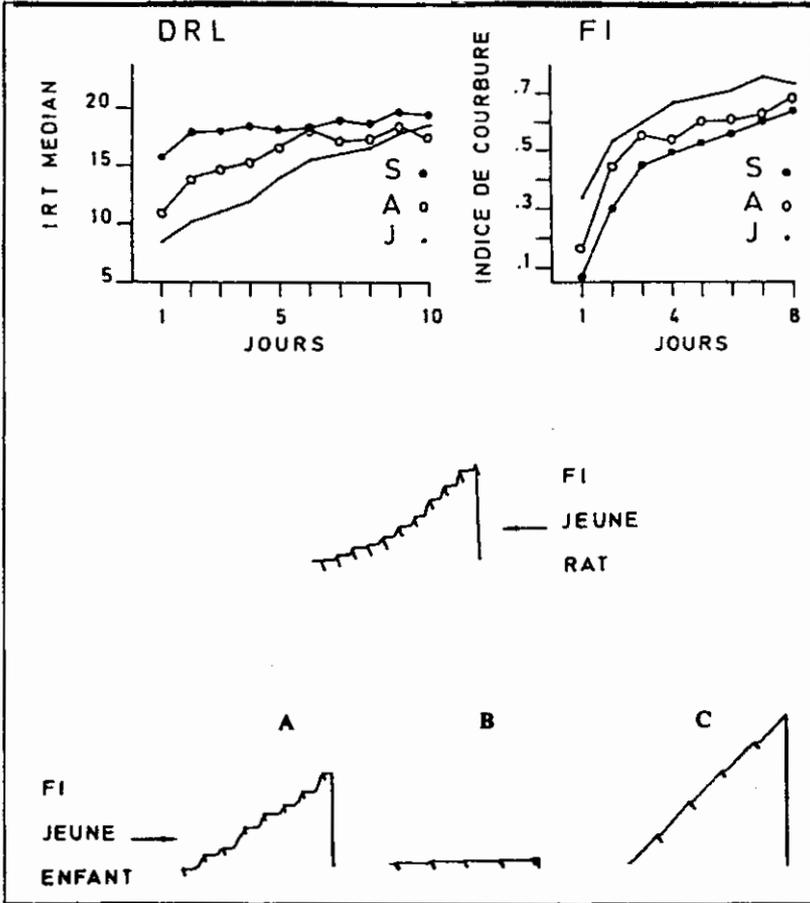


Figure 10: Haut: acquisition du comportement dans les programmes DRL (à gauche) et FI (à droite) chez des rats sènescents (S), adultes (A) et juvéniles (J). En ordonnée: indices de regulation temporelle (IRT median en DRL, indice de courbure en FI). En abscisse: jours d'entraînement successifs. Milieu: tracé cumulatif obtenu en FI chez un rat juvénile. Bas; tracés cumulatifs obtenus en FI chez le nourrisson âgé de 9 à 13 mois. A: données de Lowe et al. (1983) dont le pattern est similaire à celui du rat juvénile. B et C: données de Darceville et al. (1993). Ces patterns à débit faible (B) ou élevé (C) sont similaires à ceux de l'homme adulte.

Une première tentative systématique d'étude de la régulation temporelle en fonction de l'âge a été entreprise chez le rat albinos de souche Wistar. Trois âges ont été comparés lors de l'acquisition de 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) (ahut de la Figure 10). 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, 1992). 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. Dans le programme DRL, la qualité de l'ajustement est une fonction croissante 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 de 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.

Au terme d'une dizaine de jours d'apprentissage, les différences observées en début d'acquisition s'estompent, que ce soit en DRL. 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 temporelle 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 le contrôle d'un mécanisme inhibiteur efficace.

Ces quelques donnés 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. Néanmoins, la différence observée entre les rats âgés et juvéniles en FI s'estompe à la faveur de la prolongation de l'apprentissage. Ce constat rejoint des données obtenues en programme DRRD chez des sujets humains adultes (20 ans) et âgés (70-80 ans). Le déficit enregistré chez les sujets âgés en début de séance s'estompe à la fin de celle-ci (Lejeune et Pouthas, 1992). La capacité de régulation temporelle serait donc préservée chez l'homme et l'animal âgés, dans des apprentissages du type FI, DRL ou DRRD. Cependant, cette conclusion ne peut être généralisée à toutes les tâches où intervient la mesure du temps, parce que seules des tâches simples ont été explorées jusqu'à présent. En effet, dans le domaine spatial, les différences liées à l'âge des animaux augmentent avec la difficulté de l'épreuve (Soffié et Lejeune, 1993).

En attendant que la controverse concernant le comportement du nourrisson en FI soit arbitrée, on peut cependant relever quelques similitudes entre les régulations temporelles du jeune rat et du jeune enfant (Lejeune et Richelle, 1990). Le nourrisson et le jeune rat sont sensibles au programme FI, c'est à la distribution périodique du renforcement. En revanche, le jeune enfant et le jeune rat 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 et où l'enfant prend conscience de la nécessité d'attendre pour produire des durées précises (Pouthas, 1990). 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 peuvent utiliser des stratégies de médiation temporelle similaires.

En résumé, ces données développementales encore fragmentaires révèlent des divergences, mais aussi des convergences entre espèces. Chez l'enfant, l'évolution de la performance reflète l'interaction entre le contrôle par les contingences de renforcement et par des règles de réponse. La part respective prise par ces facteurs dépend de l'âge et du type de programme utilisé, c'est-à-dire du degré de contrainte temporelle spécifique à chacun d'entre eux. Chez l'homme adulte, les règles produites par les sujets coïncident en général avec les contingences DRL ou DRRD. Elles dif-

fèrent parfois des contingences du programme FI, dans la mesure où ce dernier tolère de nombreux patterns de comportement non verbal. Enfin, la quasi-absence de données concernant l'animal et l'homme âgés montre que l'étude des régulations temporelles dans une perspective "life span" ne fait que débiter.

8) 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 et Breland, 1961; Domjan et Galef, 1983; Johnston, 1981). La neutralité biologique de la réponse a été contestée. La prise de conscience de l'importance de ces contraintes biologiques (Bolles, 1979; Hinde et Stevenson-Hinde, 1973; Seligman et Hager, 1972) 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 et illustré les prérequis comportementaux, connaît actuellement la faveur de certains théoriciens du temps. Cette orientation a inspiré plusieurs stratégies expérimentales dont 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 telles procédures 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: premièrement, parce que le mécanisme du timer et la capacité ou sensibilité au temps ne sont pas nécessairement liés, et, deuxièmement, parce que le même comportement peut être sous-tendu par des mécanismes différents. L'illusion de cohérence peut provenir d'une scotomisation involontaire des variations observées lorsque l'analyse n'est pas limitée aux seul pigeon et rat albinos. Le défi posé par les modèles doit être relevé par des tentatives systématiques de validation, qui ne soient pas limitées aux seules espèces "de laboratoire" ou à des durées courtes, et qui traitent la diversité et la flexibilité des adaptations au temps comme un donné majeur qu'il ne faut pas négliger.

REFERENCES

- Abe, H., Kida, M., Tsuji, K., & Mano, T. (1988). Feeding cycles entrain circadian rhythms of locomotor activity in CS mice but not in C57BL/6J mice. *Physiology and Behavior*, *45*, 397-401.
- Allan, L. G. (1979). The perceptions of time. *Perception and Psychophysics*, *26*, 340-354.
- 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.
- Bentall, R. P., Lowe, C. F., & Beasty, A. (1985). The role of verbal behavior in human learning: II developmental differences. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *43*, 165-181.
- 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 lémurien 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.
- Campbell, C. B. G., & Hodos, W. (1991). The scala naturae revisited: evolutionary scales and anagenesis in comparative comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, *105*, 211-221.
- 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*. (pp. 1-42). New York: Appleton Century Crofts.

- Church, R. M. (1984). Properties of the internal clock. In J. Gibbon, & L. Allan (Eds.), *Timing and time perception* (pp. 566-582). New York: Annals of the New York Academy of Sciences, 423.
- Church, R. M. (1989). Theories of timing. In S. B. Klein, & R. R. Mowrer (Eds.), *Contemporary learning theories: Instrumental conditioning theory and the impact of biological constraints on learning* (pp. 41-71). Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- 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*. (pp. 103-119). Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Darcheville, J. C., Rivière, V., & Wearden, J. (1993). Fixed interval performance and self-control in infants. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* (in press).
- Deliège, M. (1975). *Le comportement de régulation temporelle en programme FI*. Thèse de doctorat en sciences Zoologiques, Université de Liège (unpublished).
- Desmond, J. E., & Moore, J. W. (1991). Single-unit activity during the classically conditioned rabbit nictitating membrane response. *Neuroscience Research*, 10, 260-279.
- 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* (pp. 273-310). Hillsdale: N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Evans, H. L. (1971). Rat's activity: influence of light-dark cycle, food presentation and deprivation. *Physiology and Behavior*, 7, 455-459.
- 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.
- Fraisse, P. (1957). *Psychologie du Temps*. Paris: Presses Universitaires de France.

- Fraisse, P. (1984). Perception and estimation of time. *Annual Review of Psychology*, 35, 1-36.
- 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, 183-204.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84, 279-325.
- Gibbon, J., & Church, R. M. (1981). Time left: linear versus logarithmic subjective time. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 87-108.
- 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, H. (1953). Pacemakers in relation to aspects of behavior. *Experimental Biology Monographs*, Macmillan.
- Hodos, W., & Campbell, C. B. (1969). *Scala Naturae: why there is no theory in comparative psychology*. *Psychological Review*, 76, 337-350.

- Hodos, W., & Campbell, C. B. (1990). Evolutionary scales and comparative studies in animal cognition. In R. P. Kesner, & D. S. Olton (Eds.). *Neurobiology of comparative cognition* (pp. 1-20). Hillsdale: Erlbaum.
- Innis, N. K., & Vanderwolf, C. H. (1981). Neural control of temporally organized behavior in rats: the suprachiasmatic nucleus. *Behaviour Analysis Letters*, 1, 53-62.
- Jarrad, L. E. (1980). Selective hippocampal lesions and behavior. *Physiological Psychology*, 8, 198-206.
- Jasselette, P., Lejeune, H., & Wearden, J. (1990). The perching response and the laws of animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 150-161.
- Kaplan, J. (1965). Temporal discrimination in rats during continuous brain stimulation. *Psychonomic Science*, 2, 255-256.
- Killeen, P. R. & Fetterman, J. G. (1988). A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, 95, 274-295.
- Kintsch, W., & Witte, R. S. (1962). Concurrent conditioning of a bar press and salivation response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 963-968.
- Kleingina P. R., & Currie, J. A. (1979). Effects of intermittent reinforcement in the Florida kingsnake (*Lampropeltis getulus floridana*). *Journal of Biological Psychology*, 21, 14-16.
- Kramer, T. J., & Rodriguez, M. (1971). The effect of different operants on spaced responding. *Psychonomic Science*, 25, 177-178.
- 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). *Regulation 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 operant 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. (1992). Response timing and development: Fixed Interval performance in precociously weaned rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Comparative and Physiological Psychology*, 44B, 101-122.
- 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 senile subjects. *Physiology and Behavior*, 38, 337-343.
- 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.
- Lejeune, H., & Richelle, M. (1990). Timing behavior and development: Comments on some human and animal data. *International Journal of Comparative Psychology*, 4, 111-135.
- Lejeune, H., Richelle, M., & Mantanus, H. (1980). Factors influencing temporal regulations. In M. Richelle & H. Lejeune (Eds.), *Time in animal behaviour* (pp. 108-142). Oxford: Pergamon Press.
- Lejeune, H., & Wearden, J. (1990). The comparative psychology of fixed interval performance: Some quantitative analysis. *Learning and Motivation*, 22, 84-111.
- Loring, 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 Psychophysiques*. Bruxelles: Mardaga.
- Macar, F. (1985). Time psychophysics and related models. In J. A. Michon, & J. L. Jackson (Eds.), *Time, mind and behavior* (pp. 112-130). Berlin: Springer Verlag.
- Macar, F., & Grondin, S. (1988). Temporal regulation as a function of muscular parameters in 5-year-old children. *Journal of Experimental Child Psychology*, 45, 159-174.
- Macar, F., & Vitton, N. (1979). Contingent Negative Variation and accuracy of time estimation: a study on cats. *EEG and Clinical Neurophysiology*, 47, 213-228.
- Macar, F., & Vitton, N. (1989). Effects of learning on production of duration in variable motor conditions. *Acta Psychologica*, 72, 247-261.

- Mamedov, Z., Hernandez-Mesa, N., & Bures, J. (1987). Inefficient licking during forced spout alternation in rats: Violation of the law of effect? *Psychology and Behavior*, *39*, 153-160.
- McGown, W. P., Spencer, W. B., & Nectz, 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. *Biochemistry and Behavior*, *25*, 1185-1189.
- Meck, W. H. (1991). Modality-specific circadian rhythmicities influence mechanisms of attention and memory for interval timing. *Learning and Motivation*, *22*, 153-179.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1987). Nutrients that modify the speed of internal clock and memory storage processes. *Behavioral Neuroscience*, *101*, 465-475.
- Miall, R. C. (1992). Oscillators, predictions and time. In F. Macar, V. Pouthas, & W. J. Friedman (Eds.), *Time, actions and cognition: Towards bridging the gap* (pp.215-227). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned Reflexes*. Oxford University Press (second edition: New York: Dover publication 1960).
- Piéron, H. (1923). Les problèmes psychophysologiques de la perception du temps. *L'Année Psychologique*, *24*, 1-25.
- Platt, J. R. (1984). Motivational and temporal factors in temporal differentiation: In J. Gibbon & L. Allan (Eds.), *Timing and time perception* (pp. 200-210). New York: Annals of the New York Academy of Sciences, 423.
- Pouthas, V. (1990). Temporal regulation of behavior in humans: A developmental approach. In D. Blackman, & H. Lejeune (Eds.), *Behaviour-analysis in theory and practice: Contributions and controversies* (pp. 33-51). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- 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.
- Raslear, T. G., Shurtleff, D., & Simmons, L. (1988). The effects of diisopropyl phosphorofluoridate (DFP) on time perception in rats. *Physiology and Behavior*, *43*, 805-813.
- 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 Ajuraguerra (Ed.), *Cycles biologiques et psychiatrie* (pp. 233-255). Genève: Georg et Cie., Paris: Masson.

- Richelle, M. (1972). Temporal regulation of behaviour and inhibition. In R. A. Boakes, & M. S. Halliday (Eds.), *Inhibition and learning* (pp. 229-251). London: Academic Press.
- 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*. (pp. 254-268). New York: Annals of the New York Academy of Sciences, 423.
- Richelle, M., Lejeune, H., Perikel, J. J., & Fery, P. (1985). From biotemporal to nootemporal: towards an integrative and comparative view of time in behavior. In J. Michon, & J. Jackson (Eds.), *Time, mind and behavior* (pp.75-99). Berlin: Springer Verlag.
- Roberts, S. (1981). Isolation of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 7, 242-268.
- Roberts, S. (1983). Properties and function of an internal clock. In R. L. Mellgren (Ed.) *Animal cognition and behavior* (pp. 345-397). Amsterdam: North Holland Press.
- 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* (pp. 243-286). New York: Mc Millan.
- 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.
- Soffié, M., & Lejeune, H. (1993). Approche des fonctions cognitives chez l'animal âgé: l'espace et le temps. In J. Montangero (Ed.), *Psychologie de la personne âgée: aspects neuropsychologiques, cognitifs et cliniques du vieillissement* (pp. 247-279). Paris: Press Universitaires de France.
- Staddon, J. E. R. (1977). Schedule-induced behavior, In W. K. Honig, & J. E. R. Staddon (Eds.), *Handbook of operant behavior* (pp.125-153). Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall.

- Stubbs, D. A. (1979). Temporal discrimination and psychophysics. In M. D. Zeiler, & P. Harzem (Eds.), *Advances in the analysis of behaviour: Vol I Reinforcement and the organization of behaviour* (pp. 342-369). Chichester: Wiley.
- Terman, M. (1983). Behavioral analysis and circadian rhythms. In M. D. Zeiler, & P. Harzem (Eds.) *Advances in the analysis of behavior, Vol. III* (pp. 103-141). Chichester: Wiley.
- Vidal, F., Bonnet, M., & Macar, F. (1991). Programming response duration in a precueing reaction time paradigm. *Journal of Motor Behavior*, 23, 226-234.
- Vidal, F., Bonnet, M., & Macar, F. (1992). Can duration be a relevant dimension of motor programs? In F. Macar, V. Pouthas, & W. J. Friedman (Eds.), *Time, action and cognition: Towards bridging the gap* (pp. 263-273). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Wilson, M. P., & Keller, F. S. (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* (pp. 105-119). Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.

RESUMEN

Este artículo presenta y discute la psicología del tiempo en la conducta animal, estudiada mediante procedimientos operantes. Una breve introducción define el campo analizado en relación a la cronobiología. La exposición sucinta de métodos es seguida por una síntesis de los datos obtenidos esencialmente bajo programas de IF, RDB y de reforzamiento diferencial de duración de respuesta. Mientras se abordan las diferencias interespecíficas, los desarrollos metodológicos (procedimiento de pico) permiten, en principio, acceder más fácilmente al mecanismo hipotético del contador de tiempo, a las hipótesis respecto de los sujetos en que funciona, a la naturaleza de la estructura de este mecanismo, a la relación entre las regulaciones temporales adquiridas y los ritmos biológicos, y finalmente a la relación entre la ejecución y la edad de los sujetos. La conclusión apoya el desarrollo de una psicología integrativa del tiempo, que considere las dimensiones comparativa y evolutiva de las adaptaciones al tiempo, y permite poner a prueba los modelos explicativos propuestos.

Palabras clave: animal, regulaciones temporales, contador de tiempo, comparación de especies, desarrollo, ritmos biológicos.

RÉSUMÉ

Ce texte présente et discute la psychologie du temps chez l'animal, telle qu'elle est étudiée avec les procédures opérantes. Une brève introduction définit le champ analysé par rapport à la chronobiologie. L'exposé succinct des méthodes est complété par une synthèse des données obtenues essentiellement avec les programmes FI, DRL et de production de durée. Les paragraphes suivants abordent les différences interspécifiques, des développements méthodologiques (peak procedure) permettant, en principe, d'accéder plus aisément au mécanisme hypothétique du timer, les hypothèses au sujet du fonctionnement, de la nature ou de la structure de ce mécanisme, la relation entre les régulations temporelles acquises et les rythmes biologiques et enfin la relation entre la performance et l'âge des sujets. La conclusion plaide en faveur du développement d'une psychologie du temps intégrative, qui tienne compte des dimensions comparative et développementales des adaptations au temps et permette une mise à l'épreuve des modèles explicatifs proposés.

Mots clés: animal, régulations temporelles, timer, comparaison d'espèces, développement, rythmes biologiques.

RIASSUNTO

Questo articolo presenta e discute la psicologia del tempo nella condotta animale, studiata tramite procedimenti operanti. Una breve introduzione definisce il campo analizzato in relazione con la cronobiologia. All'esposizione concisa di metodi segue una sintesi dei dati ottenuti principalmente tramite programmi di IF, RDB e di rinforzamento differenziale di durata delle risposte. Mentre si osservano le differenze interespecifiche, gli sviluppi metodologici (procedimento di punta) permettono, in genere, arrivare con più facilità al meccanismo ipotetico del contatore del tempo, alle ipotesi che toccano i soggetti sopra i quali funziona, alla natura della struttura di questo meccanismo, alla relazione tra le regolazioni temporali acquisite e i ritmi biologici, e alla fine, alla relazione fra l'esecuzione e l'età dei soggetti. La conclusione appoggia lo sviluppo di una psicologia integrativa del tempo, che considere le dimensioni comparativa ed evolutiva delle adattazioni al tempo, e permette di sommettere a prova i modelli esplicativi proposti.

Parole-chiave: animale, regolazioni temporali, contatore del tempo, comparazione di specie, sviluppi, ritmi biologici.

RESUMO

Este artigo apresenta e discute a psicología do tempo na conducta animal, estudada por meio de processos operantes. Uma breve introdução define o campo analisado em relação á cronobiología. A exposição relativa dos métodos é seguida de uma síntesis dos datos obtidos baixo programas de IF, RDB, e reforçamento diferencial de duração de resposta. Durante a abordagem das diferenças interespecíficas, os desarroios metodológicos (procedimento em pico), permitem em principio, chegar mais fácilmente ao mecanismo hipotético do contador do tempo, a estrutura deste mecanismo, a relação entre as regulações temporais obtidas e os ritmos biológicos. Finalmente, a relação entre a execução e a idade dos individuos.

A conclusão apoia o desarroio de uma psicología integrativa do tempo, que compreenda as dimenções comparativas e evolutivas das adaptações ao tempo, e que permita pôr a prova os modelos explicativos propostos.

Palavras clave: animal, regulações temporais, contador do tempo, comparação de especies, desenvolvimento, ritmos biológicos.

ABSTRACT

This paper discusses the temporal regulation of performance in animals subjected to operant schedules of reinforcement (mostly FI, DRL and DRRD). A few data from human temporal conditioning experiments will also be commented upon. A brief introduction defines temporal regulations of behavior with regard to chronobiology. It is followed by a brief description of pavlovian temporal conditioning, FI, DRL and duration discrimination procedures. The relationship between performance and the temporal schedule constraints is commented as well. The next paragraphs concerns 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, leading to data in agreement with scalar timing theory. A few other recent data congruent with the model are also discussed. The next paragraphs briefly review several hypothesis concerning the nature or structure of the mechanism(s) underlying response timing. Besides classical hypotheses such as those involving external temporal indices (external clock, media-

ting behavior), the paper also briefly mentions neuronal and biochemical correlates, as well as formal models based on information processing theory. After briefly commenting behavioral inhibition indispensable to the temporal regulation of behavior, the paper comments a few data bearing on the relationship between acquired response timing and chronobiology, especially the similarity and differences between meal anticipation in the restricted feeding paradigm and behavior in the FI schedule. The next paragraphs concern the developmental factors in the temporal regulation of behavior. The conclusion of the paper pleads for the development of an integrative theory of timing, taking into account comparative and developmental data too often neglected, in our view, by contemporary research mainly concerned by the development of formal models so far tested exclusively with pigeons, rats or humans. The generality of such speculations, some of them very seductive and extending Weber's law to response timing (the scalar timing theory), has to be investigated, using other species, age and duration ranges. The hypothesis of a precisely located central timer has been rejected since long, in favor of a view involving biochemical parameters and the flexibility of neural connexions within networks located in different areas of the brain. Such hypotheses, most of them still speculative and deriving from computer simulations, open a new and challenging path in the quest for the elusive internal clock mechanisms.

Key Words: animal, temporal regulations, response timing, species comparison development, biochemical parameters.