HAL
open science

Etude du conditionnement rétrograde dans une procédure de renforcement conditionné

Arthur Prevel

To cite this version:

Arthur Prevel. Etude du conditionnement rétrograde dans une procédure de renforcement conditionné. Psychologie. Université Charles de Gaulle - Lille III, 2017. Français. NNT : 2017LIL30040 . tel-01807640

HAL Id: tel-01807640

https://theses.hal.science/tel-01807640

Submitted on 5 Jun 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de Lille Nord de France, Campus de Lille 3
U.F.R. de Psychologie
Laboratoire SCALab

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE NORD DE FRANCE

Discipline: psychologie

Présentée et soutenue publiquement

par

Arthur Prével

Le vendredi 01 Décembre 2017

Étude du conditionnement rétrograde dans une procédure de renforcement conditionné

Composition du jury :

Vinca Rivière	Directeur,
Jean-Claude Darcheville	Directeur,
Victoria Diez Chamizo	Rapporteur,
Armando Machado	Rapporteur,
Ralph R. Miller	Examinateur,
Gonzalo P. Urcelay	Examinateur.

Et outre que ces divers mouvements du cerveau font avoir à notre âme divers sentiments, ils peuvent aussi faire sans elle que les esprits prennent leur cours vers certains muscles plutôt que vers d'autres, et ainsi qu'ils meuvent nos membres.

René Descartes – *Les Passions de l'Âme*

Sommaire

Résumé 9
Remerciements 11
1. Chapitre 1 15
Introduction 15
1.1. Anticipation, adaptation, et conditionnement Pavlovien 15
1.1.1. Introduction sur la notion d'anticipation 15
1.1.2. Anticipation et conditionnement Pavlovien 19
1.1.3. Summary of the section 1.1. 22
1.2. L'Hypothèse de l'Information et le conditionnement Pavlovien 24
1.2.1. Contiguïté temporelle et conditionnement Pavlovien 24
1.2.2. Critiques de l'Hypothèse de la Contiguïté : Une transition vers l'Hypothèse de l'Information 27
1.2.2.1. Egger et Miller (1962, 1963) 28
1.2.2.2. Rescorla (1966, 1967, 1968) 29
1.2.2.3. Kamin (1968, 1969) 31
1.2.3. L'Hypothèse de l'Information 33
1.2.4. Summary of the section 1.2. 37
1.3. Procédure de conditionnement rétrograde : Résultats et implications pour l'Hypothèse de l'Information 40
1.3.1. Introduction sur le conditionnement rétrograde 40
1.3.2. Inhibition conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde 42
1.3.3. Excitation conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde 45
1.3.4. Summary of the section 1.3. 47
1.4. Objectif des expériences 51
1.5. Summary of the section 1.4. 53
2. Chapitre 2 55
Conditionnement rétrograde excitateur dans une procédure de renforcement conditionné 55
2.1. Introduction 55
2.1.1. Présentation du concept de renforcement conditionné 55
2.1.2. Procédures communément utilisées dans l'étude du renforcement conditionné 56
2.1.3. Interprétations théoriques sur le renforcement conditionné 59

2.1.4. La procédure de conditionnement rétrograde et son application au renforcement conditionné 62
2.1.5. Summary of the section 2.1. 63
2.2. Experiment 1 68
2.2.1. Method 68
2.2.1.1. Subjects 68
2.2.1.2. Apparatus 68
2.2.1.3. Procedure 69
2.2.1.4. Results 74
2.2.2 Discussion 76
2.3. Experiment 2 78
2.3.1. Method 78
2.3.1.1. Subjects 78
2.3.1.2. Apparatus 79
2.3.1.3. Procedure 79
2.3.1.4. Results 84
2.3.2. Discussion 85
2.4 Discussion générale 86
2.5 Summary of the section 2.4. 89
Appendix A 91
Appendix B 92
3. Chapitre 3 93
Conditionnement rétrograde de second-ordre dans une procédure de renforcement conditionné 93
3.1. Introduction 93
3.1.1. SOP et l'approche Bio-Comportementale 93
3.1.2. L'Hypothèse du Codage Temporel 97
3.1.3. La procédure de conditionnement rétrograde de second-ordre : une proposition pour la distinction entre les modèles 100
3.1.4. Summary of the section 3.1. 102
3.2. Method 105
3.2.1. Participants 105
3.2.2. Apparatus 105
3.2.3. Procedure 105

3.2.3.1. Phase 1 – Concurrent schedule with appetitive USs. 107
3.2.3.2. Phase 2 – First-order conditioning 108
3.2.3.3. Phase 3 – Test 1 (test of first-order conditioning) 110
3.2.3.4. Phase 4 – Second-order conditioning 111
3.2.3.5. Phase 5 – Concurrent schedules with second-order CS as a test of second-order conditioning 111
3.2.4. Results 112
3.3. Discussion 114
3.4. Summary of the section 3.3. 118
Appendix A 121
4. Chapitre 4 125
Conclusion 125
4.1. Rappel des objectifs et apports des expériences réalisées 125
4.2. Limites et perspectives de recherche sur le conditionnement rétrograde 129
4.3. Autres perspectives de recherche 131
4.4. Summary of the chapter 4 132
Bibliographie 137

Résumé

Chez l'espèce humaine comme pour de nombreuses autres espèces animales, lorsque des stimuli environnementaux précèdent de façon régulière la présentation d'événements importants pour un individu, ces stimuli vont acquérir sous certaines conditions la capacité à évoquer des comportements dits d'anticipation. Cette capacité est considérée par de nombreux auteurs comme ayant une haute valeur adaptative, favorisant le contact avec des événements appétitifs et permettant l'évitement d'événements aversifs. Ces dernières décennies, des chercheurs ont initié un rapprochement entre le phénomène d'anticipation et le conditionnement Pavlovien. Ce rapprochement repose à la fois sur une similarité dans les caractéristiques des événements mis en jeux mais surtout sur de nombreux effets et phénomènes semblables, amenant ces auteurs à considérer que les comportements dits d'anticipation, d'une façon générale, reposeraient sur le processus Pavlovien. Le conditionnement Pavlovien offre une littérature extrêmement riche dont l'une des principales questions de recherche concerne le problème des conditions à l'apparition du processus. Parmi les hypothèses existantes, l'Hypothèse de l'Information est sans aucun doute l'une des plus importantes par son influence. Selon cette hypothèse, un apprentissage associatif Pavlovien n'aura lieu que lorsqu'un événement important sera présenté de façon inattendu à un sujet, et l'apprentissage, ou les associations apprises, ne porteront que sur des stimuli prédictifs de l'événement important (i.e. permettant son anticipation). A travers deux expériences appliquant une procédure de conditionnement rétrograde à une procédure de renforcement conditionné, nous avons cherché à tester les propositions faites par cette hypothèse. Nos résultats vont directement à l'encontre de ces propositions et vont au contraire dans le sens de deux autres propositions théoriques faites sur le conditionnement Pavlovien, illustrées par le modèle SOP et l'Hypothèse du Codage Temporel. Ces deux propositions sont testées au sein d'une troisième et dernière expérience, dont les implications pour ces modèles comme pour la conceptualisation du conditionnement Pavlovien et de l'anticipation de façon générale sont discutées.

Mots Clés : Adaptation ; Anticipation ; Apprentissage Associatif ; Conditionnement Pavlovien ; Conditionnement Rétrograde ; Humains ; Renforcement Conditionné.

Remerciements

Mes premiers remerciements seront bien évidemment adressés à Jean-Claude Darcheville et Vinca Rivière, Professeurs à l'Université de Lille et co-directeurs de cette thèse. Je vous remercie tout d'abord pour la confiance que vous avez su m'accorder durant ces quatre années, m'ayant permis de mener ce projet de recherche un peu selon mes envies, quitte à lui donner une orientation et des objectifs différents de ceux formulés lors des premières semaines, voire des premiers mois. Je tiens aussi et surtout à vous remercier pour toutes les réflexions auxquelles vous m'avez amené, qu'elles aient été intellectuelles ou éthiques, et sans lesquelles je ne serais clairement pas le même aujourd'hui.

Mes remerciements seront ensuite adressés aux Professeurs Victoria Diez Chamizo et Armando Machado, qui ont accepté avec gentillesse d'être membres du jury lors de la soutenance de cette thèse et d'être les premiers à évaluer le présent manuscrit. Mes remerciements les plus sincères sont également adressés au Professeur Ralph R. Miller et au *Lecturer* Gonzalo P. Urcelay, acceptant tous deux d'être examinateurs de cette thèse, mais surtout pour la collaboration que nous avons entamée depuis plusieurs mois à présent, et sans laquelle l'expérience présentée dans le chapitre 3 n'aurait certainement jamais eu lieu. Je vous remercie enfin pour toutes les discussions, scientifiques ou non, que nous avons pu avoir, et plus généralement pour toute votre bienveillance.

Il me serait ensuite impossible de ne pas réserver dans ces remerciements une place particulière à Jérémie Jozefowiez. Ses remarques sur la méthodologie des expériences tout comme ses nombreux conseils de lecture ou ses réflexions sur l'apprentissage associatif ont été d'une grande importance dans l'élaboration de ce document, et je ne peux que le remercier pour le temps qu'il a su m'accorder pour répondre aux questions que je me posais, au fur et à mesure de mes lectures. Mes remerciements iront aussi à Laurent Madelain, notamment pour ses suggestions et remarques au cours des présentations de mes recherches, et qui m'ont permis de progresser tant sur le plan de la théorie que de l'expérimentation. Je remercie mes collègues du laboratoire SCALab, actuels et anciens, pour nos échanges et nos discussions touchant de prêt ou de loin à la recherche en psychologie, et pour les nombreux moments partagés.

Une pensée et des remerciements iront bien évidemment à mes amis, dont la pudeur m'obligera à ne pas citer les noms mais qui je l'espère se reconnaîtront, à la fois pour leur soutien sur ces quatre années mais surtout pour tout le reste. Enfin, je remercie ma famille et plus particulièrement mes parents. Je vous remercie pour m'avoir toujours soutenu, dans ce projet comme depuis le début de mes études, et de m'avoir ainsi permis de réaliser ce qui était un rêve il y a encore quelques années. J'espère que vous serez fier de cette thèse ; elle vous est dédiée.

Étude du conditionnement rétrograde dans une procédure de renforcement conditionné

1. Chapitre 1
Introduction

1.1. Anticipation, adaptation, et conditionnement Pavlovien

1.1.1. Introduction sur la notion d'anticipation

Lorsque des stimuli environnementaux accompagnent régulièrement la présentation d'événements importants pour un individu, ces stimuli après plusieurs associations peuvent développer la capacité à évoquer des comportements dits d'anticipation (Hollis, 1989). Une illustration simple de ce phénomène réside dans notre capacité à réagir plus rapidement à une cible visuelle présentée aléatoirement dans notre environnement, et ce lorsque la localisation de cette même cible est systématiquement précédée par un autre stimulus (Posner, 1980 ; Stormark et al., 1999). Il est aujourd'hui de plus en plus admis par la communauté scientifique que l'anticipation est un phénomène pouvant être observé pour un large panel de comportements mais aussi d'espèces animales, comprenant des espèces vertébrées mais également invertébrées. Ainsi, Carew et al. (1981) ont pu montrer chez l'*aplysia californica* comment le comportement défensif et réflexe de retrait du siphon pouvait être provoqué par un simple stimulus tactile, si ce stimulus était suivi de façon régulière par une stimulation électrique présentée à l'animal (stimulation provoquant à elle seule le comportement réflexe). Plus récemment, Domjan (2005) dans une revue de littérature abordant ce sujet rapporta comment des comportements d'anticipation pouvaient être mesurés pour des comportements aussi variés que les comportements alimentaires (Garcia et al., 1974), les comportements agonistiques (Hollis, 1984), les comportements sexuels (Domjan et al., 2004), les comportements maternels (Fuchs et al., 1987), les réponses émotionnelles (Öhman et Mineka, 2001), ou bien encore les comportements de fuite (Myers et al., 2005). Afin d'illustrer notre propos, nous allons brièvement nous intéresser à l'étude réalisée par Hollis (1984) sur les comportements agonistiques et celle réalisée par Myers et al. (2005) sur les comportements de

fuite. Ces études nous permettront à la fois de donner un peu plus de sens à la notion de comportements d'anticipations, mais également de souligner la possible valeur adaptative de ces comportements.

Les comportements agonistiques désignent des comportements le plus souvent agressifs, observés par exemple entre deux mâles rivaux d'une même espèce. Dans son étude de 1984, Hollis s'est intéressée au gourami bleu, une espèce de poisson dont l'une des particularités est d'être une espèce territoriale. Dans son habitat naturel, le gourami bleu mâle construit un nid dans lequel aura lieu la pondaison des œufs après le contact avec une femelle de la même espèce. Les œufs seront ensuite couvés par le mâle jusqu'à leur éclosion. Dans ce contexte, le nid et plus généralement le territoire ont une place importante pour le mâle gourami bleu en raison de leur implication directe dans le processus de reproduction, et la défense de ce même territoire est alors essentielle pour les individus. Ainsi, les mâles gouramis bleus sont connus pour leurs comportements agressifs (manifestés par des morsures ou des coups de queue) lorsqu'un mâle rival tente de s'introduire sur leur territoire : Le mâle sujet à l'invasion du territoire charge vers le site d'intrusion, et si le rival ne montre pas des comportements de soumission ou de fuite, la situation se transforme alors en confrontation entre les deux rivaux. L'expérience menée par Hollis avait pour but de tester si un événement (ici arbitraire) précédent de façon systématique le contact avec un rival (i.e. des conditions pour qu'une anticipation ait lieu) pouvait conférer un avantage à un sujet gourami bleu dans sa confrontation avec un autre mâle non sujet à cette association.

Dans son expérience, deux groupes de mâles gouramis bleus étaient exposés à un stimulus lumineux d'une durée de 10 s et au contact avec un mâle rival placé dans un bocal. Les deux groupes se distinguaient par le fait que dans le groupe expérimental, le stimulus lumineux était directement suivi par la présentation du rival (i.e. une situation susceptible de développer une anticipation comportementale), tandis que dans le groupe contrôle les deux événements n'étaient pas directement appariés. Après une série d'essais, Hollis évalua dans une phase test l'effet de cet appariement entre le stimulus lumineux et le contact avec un rival sur les comportements des sujets soumis à ces associations. Pour ce faire, les sujets (à chaque fois un poisson de chaque groupe) étaient séparés par une plaque opaque et après un temps d'acclimatation furent exposés au stimulus lumineux pendant 10 s comme lors de la phase précédente. A la fin du stimulus, la plaque opaque était retirée et les deux mâles étaient confrontés l'un à l'autre pour la première fois. Il était à ce moment enregistré le nombre de comportements agressifs émis par les sujets, pour chacun des deux groupes. Hollis rapporta dans ses résultats comment le nombre des comportements agressifs étaient plus importants

pour les sujets du groupe expérimental que pour le groupe contrôle (e.g. environ 50 morsures en moyenne contre un peu plus de 20 morsures mesurées sur la session test), montrant comment un stimulus précédant le contact avec un mâle rival pouvait directement affecter les comportements agressifs du mâle gourami bleu, et donc supposément comment le phénomène d'anticipation pourrait directement intervenir dans sa capacité à défendre son territoire.

La seconde illustration du phénomène d'anticipation sur laquelle nous allons nous arrêter est l'exemple de l'évitement d'une stimulation aversive par un comportement de fuite. L'évitement peut être défini comme un comportement empêchant le contact avec un stimulus aversif (Catania, 1992 ; p. 364). Expérimentalement, l'évitement est souvent étudié dans des paradigmes dits d'*évitement signalé*, dans lesquels un stimulus neutre et arbitraire (e.g. un stimulus lumineux) précède la présentation d'un stimulus aversif (e.g. une brève stimulation électrique). Cette situation correspond parfaitement à la situation définie lors de comportements d'anticipations puisque nous avons un stimulus de l'environnement (i.e. le stimulus lumineux) suivi de façon répétée par un stimulus important pour un sujet (dans notre cas un stimulus nuisible). Les études sur l'évitement signalé montrent ainsi comment après un certain nombre d'appariements, et si les conditions environnementales le permettent, le stimulus initialement neutre acquière la capacité à provoquer une réaction chez le sujet (i.e. la réponse d'évitement) par sa simple présentation, le comportement d'évitement permettant au sujet, par définition, de ne pas être au contact avec l'événement aversif. Ainsi dans l'étude menée par Myers et al. (2005), des souris étaient placées dans une cage expérimentale composée de deux compartiments reliés par un couloir. Régulièrement, les souris étaient exposées à un stimulus lumineux d'une durée de 5 s dans un compartiment et suivi par un jet d'air comprimé (i.e. le stimulus aversif) lui aussi présenté dans ce même compartiment. Le compartiment dans lequel étaient présentés les stimuli alternait tout au long de l'expérience et les auteurs enregistrèrent les comportements des sujets au fur et à mesure des sessions expérimentales. Il observèrent ainsi qu'en début d'expérience les souris apprirent à échapper à la présentation du stimulus aversif en passant d'un compartiment à l'autre ; mais surtout, après un certain nombre d'essais elles commencèrent également à émettre ces comportements de passage d'un compartiment à l'autre non pas quand commençait à être présenté le jet d'air mais au moment où le stimulus lumineux était présenté, soit juste avant le stimulus aversif, leur permettant ainsi d'éviter le contact avec ce dernier. Dans leur étude, Myers et al. (2005) se sont également intéressés à l'effet de l'intensité du stimulus aversif et ont ainsi pu mettre en évidence que cette variable affectait la vitesse avec laquelle le stimulus lumineux prenait le

contrôle sur les comportements de l'animal, le nombre d'essais diminuant avec une intensité croissante du jet d'air.

Comme nous l'avons évoqué précédemment et en plus d'illustrer un peu plus la notion d'anticipation, l'intérêt de ces deux études réside dans le fait qu'elles suggèrent de façon presque évidente la valeur adaptative de ces comportements. Dans l'étude de Hollis (1984), la plus grande fréquence de comportements agressifs provoquée par le stimulus lumineux apparié au mâle rival augmentera (certainement) les chances d'un affrontement victorieux, tandis que la réponse de fuite à la présentation du stimulus lumineux dans l'étude de Myers et al. (2005) permettra au sujet de ne pas se trouver au contact du jet d'air comprimé. Ce rôle adaptatif a par ailleurs déjà été suggéré par plusieurs auteurs (e.g. Domjan, 2005 ; Hollis, 1997 ; ou plus récemment Jozefowiez, 2014), proposant de façon générale que ces anticipations permettraient soit de favoriser ou de maximiser le contact avec des événements appétitifs, soit au contraire de réduire ou d'éviter d'être au contact d'événements aversifs et nuisibles (Schultz et Dickinson, 2000), comme on le retrouve par exemple dans l'étude de Myers et al. (2005). Cette interprétation est d'autant plus évidente lorsque l'on s'intéresse à des situations comportementales où l'événement important intervient directement sur la survie d'un individu, comme par exemple dans l'aversion acquise à des aliments (Garcia et al., 1974) où un animal va apprendre parfois en un seul essai à éviter la consommation d'un aliment lorsque celui-ci est susceptible de le rendre malade.

En prenant en compte cette valeur supposément adaptative des comportements dits d'anticipation, et au vu de la généralisation de ce phénomène à travers les situations et les espèces comme le laisse entrevoir les quelques exemples cités plus haut, comprendre les mécanismes sous-jacent à son apparition ou son absence devrait être a priori d'une importance non négligeable pour une meilleure appréhension des comportements humains, comme des comportements animaux de façon plus générale. L'intérêt de cette compréhension paraît encore plus évident en considérant des études suggérant le rôle de ce processus associatif dans le développement de compétence développementales et sociales (e.g. le référencement social, voir Pelaez et al., 2012), mais également dans des troubles psychologiques tels que les troubles de l'anxiété (Beckers et al., 2013) ou encore la dépendance à des substances et le phénomène d'overdose (Siegel et Ramos, 2002), laissant deviner des aspects pratiques à une compréhension de l'anticipation.

Depuis quelques dizaines d'années, un nombre croissant de chercheurs proposent d'établir un lien entre le phénomène d'anticipation que nous venons de décrire et celui de conditionnement Pavlovien (voir à nouveau Domjan, 2005 ; Hollis, 1997 ; Jozefowiez, 2014 ;

Schultz et Dickinson, 2000 ; mais également Mackintosh, 1983 ou Shettleworth, 2010, chapitre 4). Le conditionnement Pavlovien offre une littérature extrêmement riche qui s'est depuis ses débuts intéressée à la question de la conceptualisation du phénomène, et ce en s'intéressant tant à la question des conditions pour que le processus ait lieu (i.e. quelles conditions faut il respecter pour qu'apparaisse le phénomène Pavlovien ?), qu'à la question des bases associatives sur lesquelles reposerait cette forme d'apprentissage, offrant donc potentiellement des réponses pour la compréhension du phénomène que nous venons de décrire. Dans la partie qui va suivre, nous allons nous intéresser brièvement aux éléments sur lesquels repose ce rapprochement.

1.1.2. Anticipation et conditionnement Pavlovien

Rapprocher l'anticipation au phénomène associatif Pavlovien n'est certainement pas évident de prime abord. En effet, dans sa version la plus simple, le conditionnement Pavlovien est défini comme une procédure d'appariement dans laquelle un stimulus neutre (SN) est présenté avec un stimulus inconditionné (SI) ayant la capacité de provoquer une réponse (réflexe) inconditionnée (RI), jusqu'à ce que l'événement neutre devienne un stimulus conditionné (SC) provoquant, par sa seule présentation, une réponse elle aussi conditionnée, ou RC (Catania, 1992, p. 393). En s'appuyant uniquement sur cette définition, on aura certainement quelques peines à faire un rapprochement direct entre la RC émise par le stimulus conditionné et un comportement d'anticipation, tout comme nous ne verrons pas forcément la valeur adaptative liée à la RC. Cependant, le lien n'est en réalité pas nouveau et Ivan Pavlov lui-même en 1927, dans son fameux ouvrage *Conditioned Refexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex*, discutait déjà de cette possibilité :

> Let us return now to the simplest reflex from which our investigation started. If food or some rejectable substance finds its way into the mouth, a secretion of saliva is produced. The purpose of this secretion is in the case of food to alter it chemically, in the case of a rejectable substance to dilute and wash it out of the mouth. This is an example of a reflex due to the physical and chemical properties of a substance when it comes into contact with the mucuous membrane of the mouth and tongue. But, in addition to this, a similar reflex secretion is evoked

> when these substances are placed at a distance from the dog and the receptor organs affected are only those of smell and sight (…). All these innumerable stimuli falling upon the several finely discriminating distance receptors lose their power for ever as soon as the hemispheres are taken from the animal, and those only which have a direct effect on mouth and tongue still retain their power. The great advantage to the organism of a capacity to react to the former stimuli is evident, for it is in virtue of their action that food finding its way into the mouth immediately encounters plenty of moistening saliva, and rejectable substances, of nocuous to the mucuous membrane, find a layer of protective saliva already in the mouth which rapidly dilutes and washes them out. Even greater is their importance when they evoke the motor component of the complex reflex of nutrition, i.e. when they act as stimuli to the reflex of seeking food. (Pavlov, 1927; pp. 13-14).

De ce court extrait, nous pouvons voir comment Pavlov théorisait déjà sur une possible nature adaptative du réflexe conditionné, en proposant que la réponse réflexe conditionnée, provoquée par un événement de l'environnement associé de façon systématique la présentation du SI, préparerait au contact avec ce même stimulus. Dans le cas des expériences menées par Pavlov et ses collaborateurs, la salivation provoquée avant l'arrivée de la viande dans la gueule de l'animal permettrait une meilleure altération de la nourriture et, par conséquent, un meilleur traitement digestif. En se rappelant de l'hypothèse selon laquelle les comportements d'anticipation favoriseraient, entre autre, le contact avec des événements appétitifs (cf. Schultz et Dickinson, 2000), cet extrait suggère comment le conditionnement de comportements réflexes pourrait a priori parfaitement s'inscrire dans le processus d'anticipation précédemment décrit.

Bien évidemment, cette interprétation donnée par Pavlov ne constitue pas en soi un argument suffisant pour le rapprochement entre les deux notions. En réalité, l'argument principal invoqué par ces auteurs repose essentiellement sur les nombreuses similitudes mises en évidence entre les variables contrôlant l'apparition du conditionnement Pavlovien (i.e. le fait qu'un stimulus prenne le contrôle sur un comportement réflexe) et celles intervenant dans les situations comportementales que nous qualifierions comme des comportements d'anticipation. En effet, à la suite des recherches pionnières menées par Pavlov et ses contemporains (1927), on assista à une étude systématique du conditionnement Pavlovien, notamment aux États-Unis avec le courant béhavioriste (Gormezano et Kehoe, 1981). Ces

études permirent de mettre en évidence un ensemble de variables communes au conditionnement de comportements réflexes (Escobar et Miller, 2004). Ainsi il put par exemple être mis en évidence que la durée de l'intervalle entre le SC et le SI (e.g. Smith et al., 1969), la corrélation entre ces mêmes stimuli (e.g. Rescorla, 1968), ou encore la saillance des stimuli mis en jeux (e.g. l'effet d'overshadowing, Pavlov, 1927), affectaient directement la capacité d'un stimulus initialement neutre à exercer un contrôle sur une RC. Aussi une étape cruciale dans l'extension du conditionnement Pavlovien au-delà du simple conditionnement de comportements réflexes intervint avec les mises en évidence expérimentales successives que ces mêmes variables affectaient n'importe quelles situations dans lesquelles un stimulus initialement neutre serait apparié à un événement important, incluant de ce fait les situations décrites dans la partie précédente (voir Shettleworth, 2010, chapitre 4 pour une revue récente sur le conditionnement Pavlovien). Notons par ailleurs que bon nombre des références citées dans la section précédente proviennent justement d'études réalisées selon une procédure Pavlovienne, où le stimulus environnemental fut considéré comme le SN, ou SC après appariement, et l'événement important comme un SI (voir Domjan, 2005).

Comme nous l'avons précédemment mentionné, la littérature Pavlovienne s'est depuis ses débuts intéressée à la question des variables influençant ce processus et plus exactement à la question des variables nécessaires voire suffisantes à son apparition (e.g. Gormezano et Kehoe, 1981 ; Pavlov, 1927). Elle s'est également intéressée à la conceptualisation du phénomène en élaborant des hypothèses sur les associations formées, ou plus généralement sur le contenu de l'apprentissage (Rescorla, 1988), ouvrant la voie à de nombreux modèles et théories (e.g. Domjan, 2010, chapitre 4). En admettant le rapprochement fait entre les situations décrites précédemment sous l'étiquette de comportements dits d'anticipations et le conditionnement Pavlovien, rapprochement appuyé par une série d'expériences, il apparaît alors que la littérature Pavlovienne pourrait certainement nous renseigner sur une compréhension du phénomène d'anticipation. Elle pourra nous renseigner à la fois sur les conditions pour que ce phénomène apparaisse, mais également sur la façon avec laquelle nous pourrions conceptualiser cette notion. Dans la partie qui va suivre, nous allons chercher à présenter l'une des principales hypothèses émises sur le conditionnement Pavlovien, et sur les supposées conditions au processus, à savoir l'Hypothèse de l'Information. Cette hypothèse, élaborée en réaction à l'Hypothèse de la Contiguïté comme nous le verrons ci-dessous, occupe toujours une place centrale malgré les années dans la littérature Pavlovienne. Cette hypothèse, inscrite dans une perspective prédictive de l'apprentissage associatif, fera l'objet des deux premières expériences présentées dans cette thèse.

1.1.3. Summary of the section 1.1.

In human and non-human animals, environmental stimuli that reliably accompany the presentation of significant events are able after repeated exposures of eliciting anticipatory behaviors (Hollis, 1989). This ability is assumed to be shared by all vertebrates but many invertebrates as well, an assumption supported by the experimental evidence showing that anticipatory behaviors have been reported to a wide range of species and behaviors. For example, evidence of anticipatory behaviors was found in aplysia (Carew et al., 1981). More recently, a review by Domjan (2005) reported how anticipatory behaviors were observed in significant behavioral situations such as poison-avoidance and taste aversion (e.g. Garcia et al., 1974), agonistic behaviors (e.g. Hollis, 1984), sexual behaviors (e.g. Domjan et al., 2004), maternal nursing (e.g. Fuchs et al., 1987), or fear-responses (e.g. Öhman and Mineka, 2001; and see also Myers et al., 2005 for evidence of anticipatory behaviors in avoidance behaviors), underlying the spread of anticipatory behaviors and their significance in animals. On this point, the adaptive value of anticipatory behaviors has been underlined by several authors (Domjan, 2005; Hollis, 1997; Schultz and Dickinson, 2000; or see also Jozefowiez, 2014), and it is commonly assumed that anticipatory behaviors take part in animal fitness by favoring the contact with appetitive events, or by reducing or avoiding the contact with aversive events.

Taking into account the wide range of situations concerned with anticipatory behaviors, as well as their significance in animal adaptation, it seems evident as a consequence that understanding the processes underlying anticipatory behaviors would be relevant for a better understanding on human and animal behaviors. This assumption is also supported by the evidence that anticipatory behaviors intervene in the development of social skills like human referencing (e.g. Pelaez et al., 2012), or in some human psychological disorders such as anxiety disorders (e.g. Beckers et al., 2013) or substance abuse (Siegel and Ramos, 2002), suggesting that the understanding of these processes would have direct implications for psychological disorders treatments. For few decades, learning scientists have suggested a link between the development of anticipatory behaviors and Pavlovian conditioning (e.g. Domjan, 2005; Hollis, 1997; Jozefowiez, 2014; Schultz et Dickinson, 2000; Shettleworth, 2010, chapter 4). Linking Pavlovian conditioning to the anticipatory process mentioned in the previous paragraph would probably seem surprising for an individual

unfamiliar with the recent advances in Pavlovian conditioning. Indeed, in its “simplest form”, Pavlovian conditioning is commonly defined as a stimulus – stimulus pairing procedure in which a neutral stimulus (NS) is presented with an unconditioned stimulus (US) eliciting an unconditioned response (UR), until the neutral stimulus becomes a conditioned stimulus (CS) that elicits the conditioned response, or CR (Catania, 1992, p. 393). From this definition, it is not clear, at least at first sight, how the CR observed in Pavlovian conditioning can be linked to the general notions of anticipatory behaviors and adaptation. However, underlying the adaptive value of the CR is not new in associative learning literature, and Pavlov himself in his classic textbook *Conditioned Reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex* (Pavlov, 1927; Lectures I and II) discussed this possibility (see the citation p 19).

This extract from Pavlov (1927) underlines a possible adaptive nature of Pavlovian conditioning like in anticipatory behaviors. The conditioned reflex, elicited by a CS (i.e. an environmental stimulus) paired with the presentation of a US (i.e. a significant event), would prepare the animal to the contact with the US. In Pavlov’s experiments, the salivary response elicited by the sight of the meat or by an arbitrary stimulus would prepare the animal to a better digestion of food. But probably the best argument in favor of a connection between anticipatory behaviors and Pavlovian conditioning resides in the evidence that the learning phenomena found in the conditioning of reflexives responses have been reported in most of the anticipatory behaviors previously mentioned (see Shettleworth, 2010, chapter 4 for a recent review on Pavlovian conditioning). Anticipatory behaviors and Pavlovian conditioning not only shared similarities in their paradigm (i.e. an environmental stimulus (CS) associated with a significant event (US)), but they also shared many of the same learning phenomena and effects (see for instance the discussion made by Jozefowiez, 2014). Consequently, the study of the process underlying Pavlovian conditioning seems relevant for the understanding of human and animal behaviors, and notably for the understanding of psychological disorders.

From its earliest days, Pavlovian conditioning studies have been concerned with the circumstances producing Pavlovian conditioning (i.e. the necessaries and sufficient conditions for Pavlovian conditioning) as well as with the content of learning (i.e. what is learned by the subject during a Pavlovian conditioning episode). Multiple hypotheses and theories have been elaborated, and assuming that the process underlying anticipatory behaviors is the same as the process underlying Pavlovian conditioning, these hypotheses would probably be interesting for the understanding of anticipatory behaviors. Among the different hypotheses formulated, the Information Hypothesis is probably one of the most important. The Information

Hypothesis is included in a predictive and functional perspective of associative learning (e.g. Schultz and Dickinson, 2000; Fanselow and Wassum, 2015), and is highly connected with the notion of anticipation. The aim of the next section will be to present the Information Hypothesis.

1.2. L'Hypothèse de l'Information et le conditionnement Pavlovien

1.2.1. Contiguïté temporelle et conditionnement Pavlovien

La première hypothèse formulée sur les conditions nécessaires et suffisantes au conditionnement Pavlovien et ayant largement influencée la littérature est très certainement l'hypothèse de la Contiguïté, ou Loi de la Contiguïté (Gormezano et Kehoe, 1981). Cette hypothèse propose qu'une connexion résultera de l'association (physique) entre deux événements à condition que ces deux mêmes événements partagent une proximité spatio-temporelle, soit qu'ils occupent une position proche dans l'espace mais surtout dans le temps. Cette proposition, largement développée par les travaux des Empiristes britanniques comme David Hume, a occupé une place centrale dans les premières conceptualisations faites sur le conditionnement Pavlovien, mais également opérant (e.g. Skinner, 1938, 1953), et continue aujourd'hui d'être une supposition importante dans de plus récents modèles associatifs (e.g. Donahoe et Palmer, 2004 ; Savastano et Miller, 1998). Pendant très longtemps, cette hypothèse est restée à l'état de proposition « philosophique », consistant plus en un énoncé général qu'une véritable proposition testée expérimentalement, au cœur d'une proposition associationniste du développement des idées. Mais avec le développement progressif de la physiologie, notamment sous l'initiative de physiologistes russes comme Vladimir Bektherev (voir à ce sujet Razran, 1965), et celui du conditionnement Pavlovien en tant que procédure permettant d'étudier de façon objective l'influence de stimuli environnementaux sur des comportements réflexes (Pavlov, 1927, Lectures I et II), certains auteurs, principalement américains (voir Hilgard, 1937), virent là l'occasion de tester directement l'Hypothèse de la Contiguïté :

> For an analysis of the mechanism of learning, on the other hand, the study of the conditioned salivary reflex is of greatest importance. The method of producing it is quite simple, consisting essentially of the simultaneous application of some indifferent stimulus, such as the sound of a bell, with one which excites a direct salivary reflex, such as a gustatory stimulus. The appearance of salivary secretion following the application of the originally indifferent stimulus forms an almost ideal example of an associational as contrasted with a trial-and-error method of learning (…). Conditions may be so arranged that only two stimuli, and presumably, one reaction are involved. In studies of the effects of the intensity of the stimuli and of the distribution of practice upon the rate of learning this simplification of the problem is of considerable importance, but its greatest usefulness should be for studies of the temporal relationship between the primary and associated stimulus necessary for the formation of the association. (Lashley, 1916, p. 460).

Ce court extrait nous montre ainsi comment la procédure Pavlovienne fut considérée à cette époque à la fois comme un moyen simple et pratique d'étudier l'apprentissage associatif, mais également comme un moyen de tester l'hypothèse selon laquelle la formation d'associations résulterait de la proximité temporelle (et physique) entre deux événements (ici le SC et le SI). Dans ce que l'on peut considérer comme sa première version, et ce que suggère l'extrait de l'article de Lashley (1916), la contiguïté temporelle était synonyme d'une simultanéité temporelle arrangée entre les événements, soit l'idée que des présentations simultanées du SC et du SI devraient conduire à la formation et au renforcement d'associations, mesurées par une réponse réflexe provoquée par la présentation du stimulus conditionné. Cette supposition s'appuyait sur les toutes premières démonstrations d'un effet négatif de l'allongement de l'intervalle SC – SI sur le développement d'un réflexe conditionné, mais cette proposition fut toutefois mis à mal part la découverte du phénomène de conditionnement par trace (Pavlov, 1927), dans lequel le SC et le SI sont séparés par un intervalle temporel et ne sont donc pas à proprement simultané dans le temps, ou encore par les résultats montrant que dans certaines préparations, comme dans le conditionnement de la réponse de fermeture de la paupière (e.g. Smith et al., 1969), un appariement simultané ne résulte pas en une réponse provoqué par le SC mais seulement lorsque le SC précède de quelques centaines de millisecondes le SI. Ces résultats amenèrent à une reconsidération de la notion de contiguïté comme formulée initialement par les premiers béhavioristes – dès lors synonyme de proximité temporelle

plutôt que de simultanéité – et des explications diverses furent avancées pour rendre compte de ces effets (voir à nouveau Gormezano et Kehoe, 1981). Cependant, la contiguïté entre le SC et le SI resta toutefois considérée comme une variable centrale au conditionnement Pavlovien comme aux processus associatifs de façon générale (e.g. Skinner, 1938), et ce en raison de la multitude de résultats montrant comment le conditionnement Pavlovien opérerait de façon optimale pour des intervalles SC – SI le plus souvent relativement courts (e.g. Moeller, 1954), comme il fut démontré comment la contiguïté temporelle entre une réponse opérante et un renforçateur affectait directement la valeur renforçatrice de ce même stimulus (Grice, 1948).

Comme nous le verrons dans la section suivante, l'Hypothèse de la Contiguïté a été progressivement remplacée à partir des années 1960/1970 (au moins dans la littérature Pavlovienne) par ce que l'on nommera l'Hypothèse de l'Information, se voulant donc être une alternative sur la proposition de conditions supposées être nécessaires et suffisantes au conditionnement. Cependant, il n'est possible de pleinement apprécier le changement conceptuel ayant opéré à cette époque qu'en précisant le cadre dans lequel s'inscrivait l'Hypothèse de la Contiguïté lors de son élaboration. Ainsi durant la première moitié du 20ème siècle, et probablement influencé par des protocoles expérimentaux qui consistaient pour la plus part en une réponse cible discrète (e.g. une fermeture de la paupière, un appui sur un levier), émise en présence d'un stimulus là aussi discret (e.g. un stimulus sonore ou visuel ; voir Dinsmoor, 1983), l'apprentissage était considéré comme la formation et le renforcement de liens associatifs entre le contexte sensoriel présent au moment de la réponse (e.g. le SC) et cette même réponse (e.g. Hull, 1943 ; Spence, 1950 ; Thorndike, 1898), que l'on résumera sous l'étiquette de théories S – R (i.e. Stimulus – Réponse). Dans cette perspective, et appliqué au conditionnement Pavlovien, le stimulus initialement neutre et apparié au SI (e.g. un stimulus sonore suivi par un bref jet d'air présenté au niveau de l'oeil d'un animal) viendrait donc, par un lien associatif, directement contrôler la réalisation de la réponse réflexe ciblée (e.g. une fermeture de la paupière), offrant alors peu de place à l'idée d'une anticipation « mentale » et de comportements guidés par des conséquences futures, comme nous l'associerions intuitivement avec la notion d'anticipation. On pourra également préciser qu'à la même époque, le courant béhavioriste radicale (e.g. Skinner, 1953), accordant lui aussi une place centrale à la contiguïté temporelle, se distinguera de ces mêmes auteurs en n'émettant pas d'hypothèses sur la nature du lien associatif formé lors d'un conditionnement Pavlovien ou opérant, bien que comme il fut souligné par Dinsmoor (1995, p. 52) dans un article sur le contrôle par le stimulus, la définition donnée notamment par Skinner à

l'apprentissage par renforcement se trouve être assez proche des conceptions S – R, partageant entre autre avec elles l'idée de comportements non déterminés par les conséquences futures.

Dans la partie suivante, nous allons nous intéresser à une série de résultats obtenus au cours des années 1960 et souvent cités comme les principales critiques à l'égard de l'Hypothèse de la Contiguïté. Ces résultats constitueront également les fondements de ce qui deviendra par la suite l'Hypothèse de l'Information, hypothèse que nous présenterons en conclusion de cette sous-partie. Nous verrons comment ce changement dans les conditions jugées nécessaires et suffisantes au processus Pavlovien a opéré dans le cadre d'un changement théorique global autour du conditionnement Pavlovien et plus généralement de l'apprentissage associatif, avec l'élaboration d'une perspective fonctionnelle et prédictive du conditionnement redonnant place à une vision de l'anticipation dirigée par les conséquences futures.

1.2.2. Critiques de l'Hypothèse de la Contiguïté : Une transition vers l'Hypothèse de l'Information

Comme nous venons de le dire, les études sur lesquelles nous allons à présent nous intéresser ont toutes été réalisées au cours des années 1960, à une époque probablement propice à un changement conceptuel et durant laquelle commençait à être suggérée l'utilisation de termes relatifs à la notion d'information (e.g. Berlyne, 1957). Les résultats les plus souvent cités comme le point de départ de ce changement sont ceux obtenus par Egger et Miller (1962, 1963) sur l'effet de redondance, suivis quelques années plus tard par des résultats obtenus par Rescorla sur l'effet de la contingence entre le SC et le SI (Rescorla, 1966, 1967, 1968) et la mise en évidence du phénomène de Blocage par Kamin (1968, 1969). La présente sous-partie aura pour tâche à la fois de présenter brièvement les protocoles élaborés dans chacune de ces expériences, mais aussi de présenter en quoi ces différents résultats furent interprétés comme allant à l'encontre de l'Hypothèse de la Contiguïté. Ceci nous permettra alors de présenter les fondements de ce qui deviendra l'Hypothèse de l'Information et qui sera exposée dans la partie suivante.

1.2.2.1. Egger et Miller (1962, 1963)

Les études réalisées par Egger et Miller (1962, 1963) se distinguent de la plus part des études citées jusque ici par l'utilisation d'un stimulus composé lors de la phase de conditionnement (i.e. deux stimuli SC1 et SC2 se chevauchant dans le temps et suivis par le SI), mais aussi par l'évaluation de l'effet de l'appariement agencé entre les stimuli à travers une procédure de renforcement conditionné. Un renforçateur conditionné est communément défini comme un stimulus développant des propriétés renforçatrices en raison de la relation qu'il partage avec un renforçateur primaire (Catania, 1992 ; p. 367). Dans leur expérience de 1962, réalisée avec des rats, Egger et Miller ont organisé dans un premier groupe l'appariement entre deux stimuli (SC1 et SC2) et la présentation de nourriture (i.e. le renforçateur primaire), et où SC1 avait une durée de 2 s et SC2 une durée de 1 s (voir Figure 1.1). Les deux stimuli se terminaient donc au même moment mais l'apparition de SC1 précédait de 1 s celle de SC2. A la suite de la phase de conditionnement, les auteurs testèrent l'acquisition de propriétés renforçatrices par SC1 et SC2, en évaluant leur capacité à servir de renforçateur pour une réponse d'appui sur un levier. Egger et Miller rapportèrent que SC2 manifesta un moins grand effet en tant que renforçateur conditionné en comparaison à SC1, alors que celui-ci était temporellement plus proche du renforçateur primaire. Ce résultat fut interprété comme un problème pour l'Hypothèse de la Contiguïté, justement en raison de cette plus grande proximité temporelle entre SC2 et l'accès à la nourriture, en comparaison à la relation entre SC1 et ce même stimulus, proximité qui aurait alors dû conférer une plus grande valeur renforçatrice conditionnée à SC2. Contrastant avec l'Hypothèse de la Contiguïté, Egger et Miller émirent l'hypothèse selon laquelle SC1 et SC2 auraient tout deux partagés une relation prédictive avec l'accès à de la nourriture, leur conférant une possible valeur renforçatrice, mais l'absence d'information supplémentaire (i.e. redondance) de SC2 vis à vis SC1 aurait été à l'origine de la valeur renforçatrice réduite mesurée chez SC2. En accord avec leur hypothèse, Egger et Miller (1962) observèrent que lorsqu'ils introduisirent un appariement intermittent entre SC1 et la nourriture, conférant à SC1 une moins bonne valeur prédictive car n'étant plus systématiquement suivi par le renforçateur primaire, SC2 développait alors une plus grande valeur renforçatrice conditionnée par rapport à la première condition. Les auteurs répliquèrent ces résultats dans leur étude publiée en 1963, confortant ainsi leur interprétation.

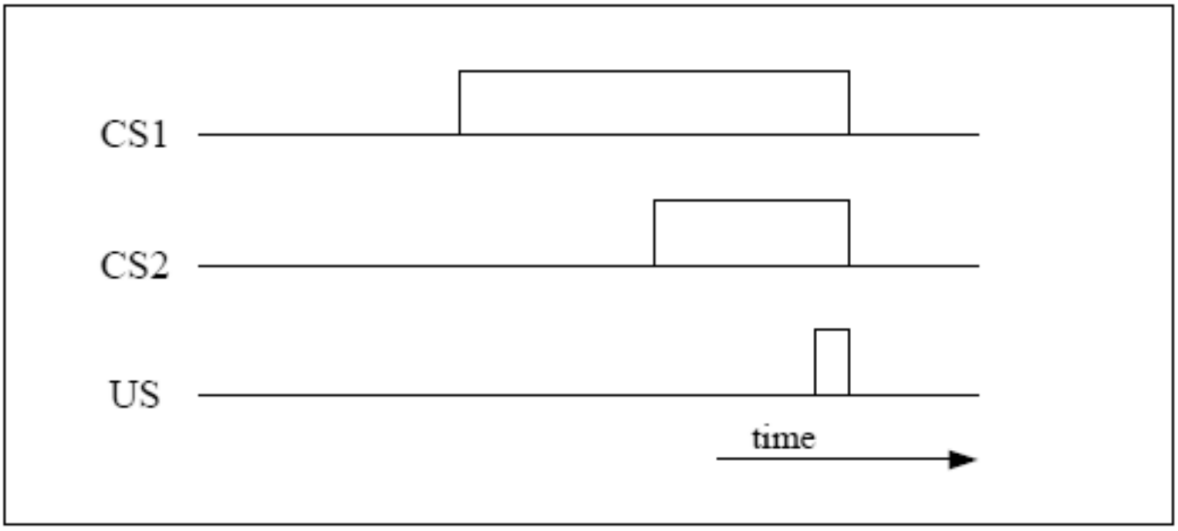


Figure 1.1: Summary of the pairing arranged in the experiment conducted by Egger & Miller (1962). CS1 and CS2 shared a similar offset but CS1 onset started before CS2. Food served as an appetitive US.

1.2.2.2. Rescorla (1966, 1967, 1968)

Bien que, comme nous le verrons par la suite, l'interprétation fournie par Egger et Miller sera au cœur de l'Hypothèse de l'Information, ce sont surtout les résultats de Rescorla (1966, 1967, 1968) et par la suite ceux de Kamin (1968, 1969) qui sont les plus souvent cités en référence. Les études réalisées par Rescorla ont porté sur l'effet de la contingence entre le SC et le SI sur la réponse conditionnée. L'objectif de Rescorla était de montrer à travers la manipulation de cette contingence que l'appariement contigu entre un SC et un SI ne serait pas la variable déterminante au processus Pavlovien, mais que ce processus serait plutôt déterminé par la relation prédictive entre ces deux stimuli, mesurée dans ces expériences par une contingence positive. La contingence SC – SI peut être définie comme la probabilité de présentation du SI en présence du SC (soit P(SI | SC)) soustraite par la probabilité de présentation du SI en l'absence du SC (soit P(SI |~SC), et résumée par la contingence C = P(SI | SC) - P(SI |~SC). L'objectif de Rescorla était donc d'étudié comment la RC provoquée par un SC était affectée par l'appariement SC – SI, symbolisé par P(SI | SC), mais également par le nombre de présentations du SI en l'absence du SC (symbolisé par P(SI |~SC). Notons que cette seconde variable avait déjà été exploitée de manière sommaire par Egger et Miller dans leur étude de 1963. Dans son article de 1968 (Expérience 2), Rescorla évalua l'effet de la contingence entre un stimulus sonore d'une durée de 2 min (i.e. le SC) et un bref choc

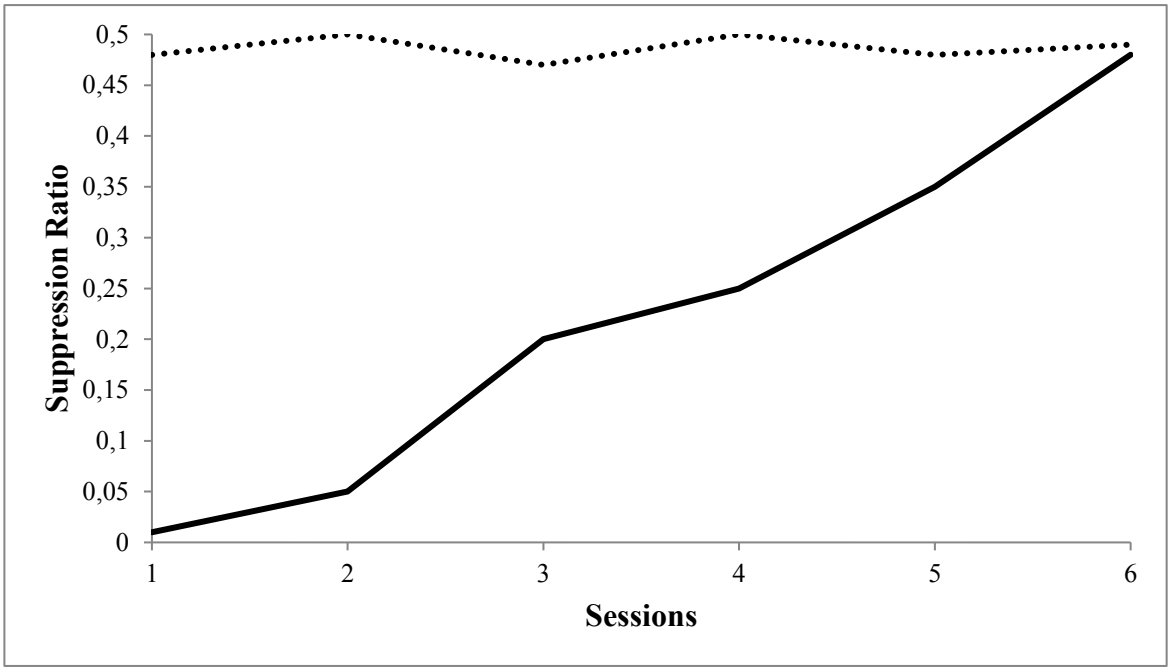


Figure 2: Representation of some of the results found by Rescorla (1968, experiment 2). The solid line represents the ratio suppression found when the CS – US contingency equaled 0.4. The dotted line represents the ratio suppression found when the CS – US contingency equaled 0.0 with P(SI | SC) = 0.4 and P(SI |~SC) = 0.4.

électrique (i.e. le SI) sur la capacité du SC à provoquer une réponse de peur conditionnée, avec un ratio de suppression servant de variable dépendante. Dans une première phase, les sujets étaient entraînés à appuyer sur un levier de réponse distribuant de la nourriture selon un programme à intervalle variable VI. A la suite de cet entraînement, les sujets étaient répartis en différents groupes variant par la contingence C entre le SC et le SI, et exposés à plusieurs sessions de conditionnement. A la suite de cette seconde phase, les sujets avaient de nouveau accès au levier distribuant de la nourriture et, après une période de ré-entraînement, étaient en plus exposés à des présentations successives du SC au cours de différentes sessions. Rescorla enregistra le taux de réponse en présence (A) et en l'absence (B) du SC, et établi un ratio de suppression égale à A / (A + B), pour lequel un ratio de 0.5 signifiait qu'il n'y avait pas eu de changement dans le taux de réponse que le SC soit présent ou absent, tandis qu'un ratio proche de 0.0 signifiait au contraire un taux de réponse inférieur en présence du SC plutôt qu'en son absence.

Rescorla démontra comment la RC se trouvait être affectée par la valeur de P(SI | SC), celle-ci étant d'autant plus importante que P(SI | SC) était proche de 1.00. Mais aussi, Rescorla démontra comment cette même RC était affectée par P(SI |~SC), avec une RC diminuant lorsque la valeur P(SI |~SC) augmentait (voir la Figure 2 ci-dessus). S'appuyant sur

ces résultats, Rescorla conclu que l'appariement contigu entre un SC et un SI n'était pas la variable déterminante pour que le processus Pavlovien ait lieu, mais plutôt, ce processus dépendrait de la relation prédictive agencée entre le SC et le SI, mesurée dans ces expériences par la contingence C. Les résultats obtenus à la même période par Kamin (1968, 1969) et sa mis en évidence du phénomène de blocage allaient compléter les suppositions faites par Rescorla, en suggérant la nécessité de la non-redondance du SC.

1.2.2.3. Kamin (1968, 1969)

La mise en évidence du phénomène de blocage s'inscrit dans les expériences réalisées sur les stimuli dits composés. Le premier principal effet mis en évidence sur les stimuli composés est certainement celui d'overshadowing (Pavlov, 1927). Dans la procédure mettant en évidence ce phénomène, un stimulus composé AB est apparié à un SI (i.e. AB → SI) avec un stimulus A plus saillant que le stimulus B. En phase test, les stimuli A et B sont présentés séparément au sujet et l'effet classiquement observé est une réponse conditionnée évoquée par A mais pas ou peu de réponse conditionnée évoquée par B (voir le tableau 1.1, ci-dessous). Le phénomène d'overshadowing fut perçu comme un premier questionnement autour de l'Hypothèse de la Contiguïté (Gormezano et Kehoe, 1981), en raison de la contiguïté temporelle existante entre B et le SI. Mais c'est sans aucun doute l'effet de blocage qui fut considéré comme le principal résultat en contradiction avec cette hypothèse.

Le tableau 1.1 ci-dessous résume le protocole employé dans un paradigme de blocage. Le phénomène fut originellement mis en évidence par Kamin (1968, 1969) avec des rats placés dans une procédure de peur conditionnée avec ratio de suppression, mais le phénomène fut répliqué à d'autres situations et notamment chez l'humain, comme par exemple dans une tâche de conditionnement de fermeture de la paupière (Martin et Levey, 1991) ou dans une tâche de jeu vidéo (Arcediano et al., 1997). Dans un groupe expérimental, un stimulus A est tout d'abord apparié à un SI jusqu'à ce que ce stimulus soit à même de provoquer une RC. Dans un second groupe, un second stimulus B est introduit dans la tâche de conditionnement et le stimulus composé AB est cette fois apparié au même SI. Dans une phase contrôle, le stimulus AB est également apparié au SI sans que le stimulus A n'ait été préalablement apparié. En phase test, les stimuli sont présentés séparément au sujet et on mesure la réponse conditionnée – par exemple mesurée par un ratio de suppression – provoquée par chacun des stimuli. En condition contrôle, les stimuli A et B parviennent à eux seul à provoquer une RC,

Table 1: Summary of the experimental design Overshadowing and Blocking experiments. In Overshadowing, the stimulus A is more salient than the stimulus B. CR in capital letters means that a strong conditioned response is elicited by the stimulus. CR in lowercase letters means that a weak conditioned response is elicited by the stimulus.

Overshadowing	Phase 1: Conditioning	Phase 2: Test	
Experimental Condition	AB → US	A → CR B → cr	
Control Condition	B → US	B → CR	
Blocking	Phase 1: Conditioning	Phase 2: Conditioning	Phase 3: Test
Experimental Condition	A → US	AB → US	A → CR B → no CR
Control Condition		AB → US	A → CR B → CR

mettant en évidence l'absence d'effet d'overshadowing. Le résultat principal est la démonstration que le stimulus A en condition expérimental provoque une RC, mais que le stimulus B ne provoque quant à lui qu'une RC réduite par rapport à A et par rapport à la condition contrôle, en dépit d'une proximité temporelle avec le SI.

Kamin (1969) et d'autres auteurs interprétèrent ces résultats comme rentrant en contradiction avec l'Hypothèse de la Contiguïté car ils montrent qu'un stimulus, bien qu'apparié de façon contiguë à un SI, ne parvient pas à prendre le contrôle sur une réponse conditionnée (dans son expérience une réponse d'immobilisation) s'il est présenté avec un second stimulus (ici A) préalablement apparié au SI. Kamin interpréta ces résultats en terme de surprise et de redondance, comme l'avait fait quelques années plus tôt Egger et Miller (1962, 1963), proposant qu'un SI doive être surprenant ou inattendu pour un sujet pour que le processus Pavlovien puisse avoir lieu entre un SC et un SI. Dans son expérience et plus généralement dans le paradigme de blocage, le SI n'étant pas surprenant en raison de son association préalable au stimulus A, le second stimulus B est alors redondant et aucun apprentissage n'aurait alors lieu. Cette interprétation, combinée à la prédictibilité du stimulus supposée par exemple par Rescorla (e.g. 1968), allait constituée les fondements de l'Hypothèse de l'Information.

1.2.3. L'Hypothèse de l'Information

A notre connaissance, il n'existe pas un ou plusieurs auteurs ayant explicitement proposés et définis une hypothèse appelée *Hypothèse de l'Information*, mais ce titre est celui que l'on peut parfois retrouver dans certains articles (e.g. Arcediano et al., 2003 ; Savastano et Miller, 1998) et l'Hypothèse de l'Information semble finalement plus consister en une considération générale tirée des résultats que nous avons cités et des interprétations qui en ont été faites, interprétations fréquemment citées dans des revues de littérature (e.g. Fanselow et Wassum, 2016 ; Rescorla, 1988 ; Schultz et Dickinson, 2000) ou des chapitres d'ouvrages sur le sujet (e.g. Domjan, 2009 ; Chapitre 4). Nous pouvons tout d'abord rappeler que l'Hypothèse de l'Information se propose d'être une alternative à l'Hypothèse de la Contiguïté et porte donc sur la question des conditions au processus Pavlovien. Comme nous l'avons vu précédemment, l'Hypothèse de la Contiguïté proposait que des appariements contiguës entre un SC et un SI seraient nécessaires et suffisant pour qu'ait lieu le phénomène Pavlovien. Mais les résultats d'Egger et Miller (1962, 1963), Rescorla (1966, 1967, 1968), et enfin Kamin (1969), à une période où des alternatives aux propositions S – R émergeaient et où on commençait à suggérer l'emploi de concepts relatifs à la notion d'information pour décrire les phénomènes associatifs (e.g. Berlyne, 1957), entraînèrent un abandon progressif de cette proposition et l'apparition, en parallèle, de l'Hypothèse de l'Information.

En premier lieu, les résultats obtenus par Rescorla (1966, 1967, 1968) sur l'effet de la contingence entre le SC et le SI amenèrent à considérer que ce ne serait non pas l'appariement entre ces deux stimuli qui serait décisif dans le processus associatif Pavlovien, mais plutôt la relation prédictive partagée par le SC avec le SI. La première condition à remplir serait donc que le SC puisse permettre d'anticiper la présentation du SI (prédictibilité mesurée par exemple par une contingence positive). Cette condition ne serait cependant pas la seule, comme en témoigne les résultats d'Egger et Miller (1962, 1963) et surtout l'effet de blocage rapporté par Kamin (1969), et en plus d'une relation prédictive partagée avec le SI, il serait nécessaire au SC d'être non redondant vis à vis de ce même stimulus. En d'autres termes, un SC partageant une relation prédictive avec avec un SI ne produirait pas la formation d'associations nouvelles (i.e. un apprentissage) si ce même SC se trouverait être présenté en même temps qu'un autre stimulus prédictif et déjà associé au SI.

Pour résumer, l'Hypothèse de l'Information émet l'hypothèse selon laquelle le processus associatif Pavlovien n'aurait lieu que dans la mesure où le SC partagerait (1) une

relation prédictive avec le SI, mais également (2) une relation non redondante. Ces suppositions prennent d'autant plus de sens, si l'on peut dire, lorsque celles-ci sont incluses dans la considération plus générale faite par certains auteurs d'une structure prédictive et causale de l'environnement (e.g. Schultz et Dickinson, 2000 ; mais voir également Tolman et Brunswik, 1935). Ce concept correspond à l'idée selon laquelle des événements importants pour un sujet, qu'ils soient inconditionnés comme conditionnés, vont partager des relations prédictives avec entre autres d'autres stimuli, qui en seront les signaux. Dans une lecture fonctionnelle et prédictive de l'apprentissage associatif, ces auteurs proposent que la capacité à détecter et à apprendre ces mêmes relations prédictives (i.e. le processus associatif Pavlovien) permettrait alors aux sujets d'anticiper la présentation future de ces mêmes événements importants, et par conséquent de favoriser le contact avec ces derniers lorsque ces mêmes événements seraient de nature appétitive (on peut ici repenser à l'interprétation faite par Pavlov sur le réflexe conditionné de salivation), ou au contraire de les éviter lorsqu'ils seraient de nature aversive (e.g. Garcia et al., 1974 sur l'aversion acquise à des aliments ou Myers et al., 2005 et le comportement de fuite). L'apprentissage associatif est donc vu comme un apprentissage essentiellement prédictif, son but étant de permettre au sujet d'anticiper son environnement favorisant ainsi son adaptation. Enfin en appliquant les conditions proposées par l'Hypothèse de l'Information, à nouveau, des associations ne se formeront (i.e. un apprentissage n'aura lieu) que lorsqu'un événement important sera inattendu pour un sujet (e.g. lorsqu'un événement est présenté pour la première fois), et ces associations ne porteront que sur des stimuli permettant une anticipation de cet événement, en raison de la relation prédictive qu'ils partagent (voir à nouveau Schultz et Dickinson, 2000 ou encore plus récemment Fanselow et Wassum, 2016). Cette considération se retrouve d'ailleurs formalisée dans la notion générale d'erreur de prédiction :

$$\lambda - \Sigma W \tag{1}$$

où λ représente la force associative relative au SI nécessaire pour une prédiction complète, et ΣW la somme des forces associatives de tous les signaux présents lors d'un essai (Schultz et Dickinson, 2000). La différence $\lambda - \Sigma W$ représente donc la proportion dans laquelle un SI est inattendu, ou surprenant pour reprendre la terminologie de Kamin (1969) pour un individu, et où une différence $\lambda - \Sigma W$ égale à 0 signifiant un SI correctement prédit par les stimuli (SC) présents. Cette formule se retrouve d'ailleurs au cœur de l'un des principaux modèles sur le conditionnement Pavlovien, à savoir le modèle de Rescorla et Wagner (1972). Selon ce

modèle, la valeur associative entre un SC et un SI s'actualiserait durant un essai selon la formule :

$$V(CS_i) = V(CS_i) + \alpha\ \beta\ [\lambda - \Sigma\ V(CS_i)] \qquad (2)$$

où $V(CS_i)$ est la valeur associative entre un SC et un SI, α est un paramètre relatif à la saillance du stimulus, β un paramètre de vitesse d'apprentissage, et λ et $\Sigma\ V(CS_i)$ sont les mêmes paramètres que ceux vus pour la formule (1). D'après cette formule, et en supposant que nous ne considérerions qu'un seul SC soit mis en jeu, la force associative $V(CS_i)$ augmentera à chaque essai, plus ou moins rapidement selon α et β, jusqu'à ce que $V(CS_i) = \lambda$, signifiant un SI parfaitement prédit par le SC avec lequel il est apparié. Aussi plus généralement, un apprentissage aura lieu tant que $\lambda - \Sigma\ V(CS_i) \neq 0$, ce qui se retrouve parfaitement dans l'explication donnée au phénomène de blocage. Dans la première phase, le stimulus A est associé de façon répété au SI jusqu'à provoquer à lui seul une RC. A la fin de la phase 1, nous avons donc $V(A) \approx \lambda$. Lorsque dans la phase 2 est ensuite réalisé l'appariement du stimulus composé AB avec le SI (i.e. AB → SI), selon la formule de Rescorla et Wagner, la force associative entre B et le SI évoluerait selon la formule $V(B) = V(B) + \alpha\ \beta\ [\lambda - \Sigma\ V(CS_i)]$, donc $V(B) = V(B) + \alpha\ \beta\ [\lambda - V(A) + V(B)]$. Mais comme nous avons vu qu'à la fin de la phase 1 $V(A) \approx \lambda$, nous avons donc $V(B) + \alpha\ \beta\ [\lambda - V(A) + V(B)] \approx 0$. Le stimulus B ne gagnerait donc aucune force associative avec le SI (i.e. aucune association ne serait formée), raison pour laquelle le stimulus B ne produirait pas ou peu de réponse en phase test.

Nous conclurons cette partie sur l'Hypothèse de l'Information en précisant le cadre associatif plus général dans lequel cette hypothèse s'inscrit, c'est à dire en précisant le type d'associations supposément apprises par un sujet lors d'un épisode associatif Pavlovien (i.e. le contenu de l'apprentissage). Comme nous l'avons déjà mentionné à plusieurs reprises, la première moitié du 20ème siècle fut dominée (au moins aux États-Unis) par une conception selon laquelle l'apprentissage (associatif) reposerait sur la formation d'associations de types S – R (e.g. Hull, 1943 ; Spence, 1950 ; Thorndike, 1898), excluant donc l'idée de comportements dirigés par des buts et l'inclusion de toute notions « cognitives » dans des comportements dits d'anticipation. Cette perspective rencontra à la même époque de vives critiques par le biais des travaux menés par Tolman (e.g. Tolman, 1948 ; Tolman et Brunswik, 1935). Selon l'auteur, les animaux, humains compris, au contact de leur environnement seraient en mesure de former des représentations de celui-ci (i.e. en référence au concept de

cartes cognitives), et notamment d'apprendre les liens de causalité ou prédictifs existant entre des événements, apprentissages sur lesquels il s'appuierait pour déterminer ses comportements. Par ce principe, Tolman réintroduisit ainsi la notion de comportements dirigés par des buts. Quelques années plus tard, Bolles (1972) dans la lignée de Tolman, proposa que l'apprentissage associatif ne consisterait pas en l'apprentissage d'associations de types S – R mais plutôt en des associations de type S – S, ou R – S, soit dans le premier cas en des associations entre les représentations du SC et du SI, et dans le second cas entre une réponse et une représentation du stimulus distribué en conséquence (par exemple un renforçateur) ; proposition qui trouva une justification dans l'effet de réévaluation du stimulus (voir à ce sujet la revue de littérature de Holland, 2005).

En d'autres termes, selon cette perspective prédictive de l'apprentissage associatif, dans une procédure de conditionnement Pavlovien et donc dans toute situation résultant en des comportements d'anticipation comme nous l'avons vu dans la section 1.1., on considérera que le sujet formera une association entre la représentation du stimulus environnemental, ou SC, et la représentation de l'événement important, ou SI. L'apprentissage associatif n'apparaîtra que dans la mesure où le SI se trouvait être inattendu pour le sujet, et portera sur le SC en raison de son caractère prédictif du SI. Enfin, toujours selon cette perspective, à état stable (i.e. lorsque $\lambda - \Sigma W \approx 0$), la présentation du SC provoquera l'activation de la représentation du SI et ainsi une anticipation, ou attente, sur la présentation de ce stimulus, causant la réponse d'anticipation comme un comportement de fuite (e.g. Myers et al., 2005), une fermeture de la paupière (e.g. Smith et al., 1969), une réponse d'immobilisation (e.g. Rescorla, 1968), ou encore la préparation à une confrontation avec un congénère (e.g. Hollis, 1984).

Bien qu'énoncée il y a à présent plusieurs dizaines d'années, l'Hypothèse de l'Information conserve une influence évidente sur les conceptions autour du conditionnement Pavlovien (e.g. Fanselow et Wassum, 2016 ; Shettleworth, 2010, chapitre 4). Dans la partie qui va suivre, nous allons tenter de fournir une présentation générale d'une procédure de conditionnement Pavlovien qui constituera l'un des points fondamentaux des recherches présentées dans cette thèse, à savoir la procédure de conditionnement rétrograde. Dans cette procédure, l'arrangement temporel entre le SC et le SI est cette fois inversé et le SC se retrouve alors présenté après le SI. L'intérêt de cette procédure est qu'elle permet de tester directement l'une des suppositions faites par l'Hypothèse de l'Information, à savoir celle de la nécessité d'une relation prédictive entre le SC et le SI pour le développement d'une excitation conditionnée (e.g. une RC provoquée par le SC). En effet, en étant présenté après le SI, il n'y

a alors aucune raison de supposer que le SC puisse permettre l'anticipation du SI et donc qu'il soit l'objet d'une association avec le SI. En réalisant une revue des données sur le conditionnement rétrograde, nous pourrons ainsi présenter quels ont été les objectifs de cette thèse.

1.2.4. Summary of the section 1.2.

The first well-known hypothesis made on the circumstances for Pavlovian conditioning is probably the Contiguity Hypothesis, or Law of Contiguity (Gormezano and Kehoe, 1981).The Law of Contiguity states that a connection will be formed from the (physical) association of two events if they occur in spatiotemporal proximity to one another. For long time, the Law of Contiguity has stood at a "philosophical" form, but with the development of Pavlovian conditioning (Pavlov, 1927), learning scientists seen in the Pavlovian conditioning procedure a way to test the Law of Contiguity (see the page 25 for a citation of Lashley, 1916). In its earliest forms and as we see in the citation of Lashley (1916), the Law of Contiguity was confounded with a "Law of simultaneity" and the assumption that the simultaneous pairing between the CS and the US is the necessary and sufficient condition for Pavlovian conditioning. However, with the evidence of trace conditioning (Pavlov, 1927) and that in some preparation a simultaneous pairing doesn't result in CR to the CS presentation (e.g. Smith et al., 1969), but with the many evidence of a negative effect of an increase CS – US interval on the CR (Moeller, 1954), the Law of Contiguity moves to a "Law of Proximity" with the general assumption that the circumstances for Pavlovian conditioning reside in a contiguous/proximate pairing between the CS and the US. For long time the Law of Contiguity was at the heart of associative learning models and continues to influence more recent models (e.g. Donahoe and Palmer, 2004; Savastano and Miller, 1998). At the time of its formulation, the Law of Contiguity was usually included in the general assumption that learning consists in the formation of habits, that is, the development and strengthening of associations between a response and the sensorial context in which the response is emitted (i.e. S – R bonds, e.g. Hull, 1943; Spence, 1950; Thorndike, 1898).The Law of Contiguity was also at the heart of the Radical Behaviorist framework (e.g. Skinner, 1953); this framework and the S – R theories having in common the assumption that behaviors are not guided by future consequences (i.e. no purposive behaviors), and anticipatory behaviors being not influenced by "cognitive" expectancies of future events.

However, in the 1960s were published a set of results interpreted as challenges to the Law of Contiguity, and that become the root of the Information Hypothesis previously mentioned. The transition from the Law of Contiguity to the Information Hypothesis occurred at a time in which some learning scientists (e.g. Berlyne, 1957) suggested the use of information-based notions to describe the principles governing associative learning. The first results interpreted as challenge to the assumption that the circumstances for Pavlovian conditioning reside in a contiguous CS – US pairing came from the studies conducted by Egger and Miller (1962, 1963) in a conditioned reinforcement preparation, and the effect of CS redundancy on the acquisition of conditioned reinforcing properties by the CS. Then, challenge came with a set of studies by Rescorla (1966, 1967, 1968) with the effect of the CS – US contingency (i.e. the probability of the US in presence of the CS minus the probability of the US in absence of the CS) and the evidence that the CR elicited by a CS is not only affected by the contiguous pairing between the CS and the US (i.e. P(US | CS)) but also by the presentations of the US without the CS (i.e. P(US |~CS)). And finally, with the blocking effect by Kamin (1968, 1969) and the evidence that the contiguous pairing of CS with a US does not necessarily result in CR if that CS is presented at the same time that a second CS previously paired with the US. Consequently, from the experiments of Rescorla (e.g. Rescorla, 1968) result the assumption that it is the *predictive relationship* between the CS and the US and not the sole CS – US contiguous pairing that matters for Pavlovian conditioning. But the predictive relationship is assumed to be not sufficient and the CS must also be a *non-redundant* stimulus (in reference of the blocking effect discovered by Kamin, 1969).

The assumption of a predictive and non-redundant relationship for Pavlovian conditioning is at the heart of the Information Hypothesis (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972). The Information Hypothesis consequently focuses on the conditions for Pavlovian conditioning and can be considered as an alternative to the Law of Contiguity. The assumption that learning only occur when a US (or a CS) is unexpected and is about predictive CS (Fanselow and Wassum, 2016) is coherent with a predictive interpretation of associative learning and the general idea of a predictive and causal structure of the environment (e.g. Schultz and Dickinson, 2000; Tolman and Brunswik, 1935). The idea refers to the fact that significant events such as food, social interactions, noxious events, etc., are potentially preceded and predicted by stimuli in the environment (i.e. cues), and the ability to learn the predictive relationship existing between a cue and a significant event (or between a response and a significant event in the case of operant conditioning) must confer to the animal an adaptive advantage, by facilitating the contact with appetitive events or by avoiding

the contact with aversive events (see again Schultz and Dickinson, 2000). Following this perspective, associative learning is consequently considered as consisting in "predictive learning": Learning that an event (e.g. a CS) predicts another significant event (e.g. a US), with the assumption that learning only occur when the US is unexpected. This assumption is formalized with the general notion of prediction-error (see the equation 1 above), in which λ is the strength of association with the US that is required to fully predict its occurrence, and ΣW is the summed strength of all signals present during a conditioning episode. But it is also at the heart of one of the most well-known associative models, the Rescorla and Wagner (1972) model (see the equation 2 above), in which $V(CS_i)$ is the associative strength between a CS and a US, α is a parameter relative to the CS salience, β a learning rate parameter, and λ and $\Sigma V(CS_i)$ are the parameters used in (1).

The Informational Hypothesis and the notion of predictive learning are generally associated with the assumption that learning, instead of being based on the development of habits or new S – R bonds, rather consists in the acquisition of new S – S associations (or R – S association in the case of operant conditioning), as it was suggested by Bolles (1972; but see also Fanselow and Wassum, 2016). This assumption is notably supported by the interpretation gave to the US reevaluation experiments (see Holland, 2005 for a review) and suggests that during a Pavlovian conditioning episode, the subjects form an association between a CS representation and a US representation. Following the development of this CS – US association, the CS presentation is assumed to activate the US representation, resulting in a "cognitive" expectancy of that stimulus and a response elicited by the CS. We consequently see how this assumption differs from the S – R theories or the Radical Behaviorist framework, by reintroducing the notion of purposive behaviors. According to a predictive view of associative learning, anticipatory-behaviors are guided by cognitive expectancies of the significant events predicted by the CS (i.e. the cue).

In the next section, we will review the results from different experiments in which were arranged a backward pairing between the CS and the US. In most of the experiments previously mentioned, the CS during a conditioning trial was presented *before* a US, arranging a forward CS → US relationship between the two stimuli. In backward conditioning, a US → CS pairing is arranged between the stimuli, the US being *followed* and not preceded by the CS. As we will see, the outcome of backward conditioning (i.e. the possibility for a backward CS to support excitatory conditioning) is relevant for our discussion on the circumstances for Pavlovian conditioning, and for the Information Hypothesis in particular, with its assumption of a predictive relationship as necessary for the

development of excitatory conditioning. This review on backward conditioning will gave us the possibility to introduce the rationale behind the experiments reported in chapters 2 and 3, on backward conditioning with human subjects.

1.3. Procédure de conditionnement rétrograde : Résultats et implications pour l'Hypothèse de l'Information

1.3.1. Introduction sur le conditionnement rétrograde

L'effet de la relation temporelle entre le SC et le SI sur les propriétés acquises par le SC est sans aucun doute l'une des variables les plus largement étudiées au sein du conditionnement Pavlovien. La relation communément agencée entre le SC et le SI est une relation dite *antérograde*, ou procédure de *conditionnement antérograde*, dans laquelle le SC précède la présentation du SI et le chevauche partiellement (conditionnement antérograde *différé*), ou dans laquelle le SC et le SI sont séparés par un intervalle de temps plus ou moins long (conditionnement antérograde par *trace*). Bon nombre d'études se sont donc intéressées à l'effet de l'intervalle existant entre le SC et le SI, comme par exemple l'étude publiée par Smith et al. (1969). Ces auteurs ont étudié l'effet de l'intervalle inter-stimuli entre un stimulus sonore (SC) et un jet d'air (SI) sur la capacité du SC à contrôler une réponse conditionnée de fermeture de la paupière nictitante chez le lapin. Ils ont pu ainsi démontrer que le niveau de réponse provoqué par le SC était maximal et avoisinait les 90 % pour un intervalle compris entre 200 et 400 ms, mais au-delà duquel la proportion de RC chutait. L'étude de Smith et al est également intéressante car elle fourni un ensemble de résultats sur deux autres formes de procédures de conditionnement, à savoir le conditionnement *simultané*, dans lequel le SC et le SI se chevauchent entièrement dans le temps, et une procédure de conditionnement *rétrograde* dans laquelle le SC, comme brièvement mentionné dans la partie précédente, succède cette fois au SI. De façon intéressante, Smith et al ont ainsi rapporté que lorsque que l'intervalle SC – SI était de 0.00 ms (conditionnement simultané) ou de -50 ms (conditionnement rétrograde), aucune RC n'était enregistrée à la présentation du SC, et ce en dépit de la forte contiguïté temporelle entre les stimuli. Ils suggèrent donc que les procédures de conditionnement simultanée, ou ce qui va nous intéresser ici, de conditionnement rétrograde, ne conduisent pas

à ce que le SC provoque une RC, et malgré une plus grande proximité temporelle avec le SI en comparaison de l'intervalle de 200 à 400 ms pour lequel la RC était optimale.

Mais les résultats obtenus par ces auteurs ne sont pas les premiers mettant en évidence un échec du contrôle du SC sur la réponse conditionnée lors d'un agencement de type rétrograde entre le SC et le SI. En effet, Pavlov (1927 ; p. 27) rapporta par exemple le cas d'une procédure de conditionnement rétrograde dans laquelle une solution acide (SI), présentée dans la gueule d'un chien et susceptible de provoquer une réponse de salivation, était suivie par la présentation d'un stimulus odorant (SC) avec un intervalle de 5 à 10 secondes séparant les stimuli. Dans cette expérience, 427 appariements de type SI → SC ne permirent pas au stimulus odorant de prendre le contrôle sur la réponse de salivation, alors qu'il suffisait d'agencer seulement 20 appariements lors d'un conditionnement antérograde pour que le SC contrôle cette même réponse. Dans une seconde expérience toujours rapportée par Pavlov (1927 ; p. 27), c'est cette fois le son d'une cloche électrique (SC) qui succéda 374 fois à la présentation de nourriture (SI). A nouveau, le SC ne parvint pas à exercer de contrôle sur la réponse de salivation alors que 5 appariements suffirent lors d'un conditionnement antérograde pour obtenir une RC. Ces résultats amenèrent Pavlov à la conclusion suivante :

> "It is not enough that there should be overlapping between the two stimuli; it is also and equally necessary that the conditioned stimulus should begin to operate before the unconditioned stimulus comes into action (…). We thus see that the first set of conditions required for the formation of a new conditioned reflex encompasses the time relation between the presentation of the unconditioned stimulus and the presentation of that agent which has to acquire the properties of a conditioned stimulus." (Pavlov, 1927; pp. 27-28).

A peu près la même période, d'autres études se sont également intéressées à l'effet d'un conditionnement rétrograde sur le processus Pavlovien, incluant d'autres espèces ou comportements cibles. Dans une revue de littérature publiée en 1932, Wenrick rapporta une série d'expériences qui conclurent elles aussi dans la majeure partie des cas à l'incapacité du SC dans un conditionnement de type rétrograde à provoquer une RC : "The greatest amount of congruence seems to be in a reference of to the inadequacy of backward conditioning; even though some report is possible, it is unstable and evanescent." (Wenrick, 1932 ; p. 553).
Ce que la conclusion de Wenrick suggère néanmoins, c'est que sous certaines conditions une RC peut être observée lors d'un conditionnement de type rétrograde. Un exemple est l'étude

conduite quelques années plus tard par Spooner et Kellogg (1947) chez des sujets humains. Dans une tâche de conditionnement d'une réponse de retrait du doigt à la présentation d'un bref choc électrique (SI), les auteurs s'intéressèrent à la proportion de RC provoquée lors d'un conditionnement rétrograde. En accord avec les conclusions de Wenrick (1932), Spooner et Kellogg observèrent a faible niveau de RC lors des premiers appariements, niveau qui diminuait avec l'augmentation du nombre d'appariements SI → SC. Ces résultats bien évidemment contrastaient avec l'effet observé pour un conditionnement antérograde, où la fréquence de RC augmentait avec le nombre d'appariements SC → SI et ce jusqu'à une certaine valeur. En s'appuyant sur ces résultats, Spooner et Kellogg suggérèrent que les processus ayant lieu lors d'un conditionnement de type rétrograde et antérograde étaient peut être différents par nature, et que les réponses enregistrées pouvaient être en réalité non pas le fait d'un processus associatif mais plutôt d'un effet de pseudo-conditionnement. Cette hypothèse fut par la suite testée par Fitzwater (1952) dans une procédure sensiblement similaire à celle mise en place par Spooner et Kellogg (1947). Fitzwater compara la réponse enregistrée à un SC apparié de façon rétrograde à celle enregistrée pour un SC explicitement non apparié avec un SI. Il compara également cette dernière réponse à celle obtenue lors d'un conditionnement antérograde ou simultané, et observa uniquement une CR différente à celle provoquée par le SC non apparié dans le cas d'un conditionnement antérograde. A l'inverse, les résultats obtenus pour les groupes simultanés et rétrogrades ne conclurent pas à une différence significative avec le groupe non-apparié. Fitzwater, dans la lignée de Sponner et Kellogg (1947), proposa donc que les cas de réponses enregistrées lors de conditionnement rétrograde seraient en fait dus à un pseudo-conditionnement. La question qui se posa ensuite fut de savoir si aucune association ne pouvait être formée lors d'un conditionnement rétrograde, ou autrement dit si aucun apprentissage ne pouvait avoir lieu. Dans la sous-partie suivante, nous allons voir comment des recherches ont conclu à ce que le conditionnement rétrograde résulterait en un processus d'inhibition conditionnée.

1.3.2. Inhibition conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde

Dans des ouvrages récents sur l'apprentissage associatif et le conditionnement Pavlovien, l'inhibition conditionnée est communément définie comme un cas ou le SC prédirait non pas la présence du SI mais son absence (Domjan, 2010 ; p. 89). De premières évidences

d'inhibition conditionnées peuvent être trouvées, une fois de plus, dans l'ouvrage référence de Pavlov (1927 ; Lecture V). Dans l'un des protocoles cités par l'auteur, un premier stimulus SC1+ (le son d'un métronome) était apparié avec de la nourriture jusqu'à ce qu'un réflexe de salivation soit provoqué par SC1+. Ces essais étaient alternés avec des essais où la présentation de SC1+ était couplée à celle d'un second stimulus SC-, formant le stimulus composé SC1+/SC-, en présence duquel le SI n'était jamais présenté. Cette procédure résulta en l'absence d'une réponse conditionnée à la présentation du stimulus composé SC1+/SC-. A la suite de cet entraînement, un troisième stimulus SC2+ (un stimulus tactile) était apparié avec le SI jusqu'à ce que SC2+ provoque à son tour une RC. Le test final consista en la présentation du stimulus composé SC2+/SC- pour lequel Pavlov rapporta une absence de RC mesurée au stimulus composé, et conclu à l'acquisition de propriétés inhibitrices de la RC par SC-.

A la suite des premières recherches sur le conditionnement rétrograde concluant en une absence de RC enregistrée à la présentation du SC, mais également à la suite des suggestions faites par Rescorla (1967) quant au fait qu'un stimulus corrélé avec l'absence d'un SI devrait développer des propriétés inhibitrices, des auteurs ont cherché à savoir si une inhibition conditionnée pourrait résulter d'une procédure de conditionnement rétrograde, le SC étant suivi dans cette procédure par l'*absence* du SI, et non sa présentation. A notre connaissance, c'est l'étude menée par Moscovitch et Lolordo (1968) qui constitua la première démonstration du développement d'une inhibition conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde. Dans leur expérience, consistant en une procédure d'évitement de Sidman, des chiens étaient placés dans une cage expérimentale divisée en deux compartiments séparés par une barrière. Un bref choc électrique servant de SI aversif était alternativement présenté entre les deux compartiments. Dans un premier temps, les sujets apprirent à passer alternativement d'un compartiment à un autre afin d'éviter la présentation du choc électrique. A la suite de cette première phase d'entraînement, les sujets avaient cette fois un accès limité à un seul des deux compartiments et furent exposés à des sessions successives de conditionnement durant lesquelles un stimulus sonore d'une durée de 5 s (SC) était apparié avec le choc électrique (SI). Dans un groupe rétrograde, le SC était présenté 1 s après la fin du SI, tandis que dans un groupe contrôle le SC et le SI étaient cette fois non appariés. Durant la phase test de l'expérience, les sujets avaient de nouveau la possibilité de passer d'un compartiment à un autre et le SC, pour les deux groupes, était présenté de manière indépendante aux comportements des sujets. Moscovitch et Lolordo (1968) enregistrèrent la fréquence de passage entre les deux compartiments avant, pendant, et après la présentation du

SC. Les auteurs rapportèrent que le taux de réponse ne variait pas dans le groupe contrôle (non-apparié), pendant ou après le SC en comparaison à la fréquence de réponse avant sa présentation. Par contre, ce même taux de réponse diminua durant et après la présentation du SC au sein du groupe rétrograde, suggérant que les sujets cessaient de passer d'un compartiment à l'autre en présence du SC et dans les secondes qui suivirent.

Dans une seconde expérience, les auteurs conservèrent la relation rétrograde entre le SI et le SC mais manipulèrent la durée de l'intervalle inter essais. Dans un groupe rétrograde (B1), un intervalle moyen de 2.5 min était manipulé avec une durée minimum de 2 min entre deux essais. Dans un groupe rétrograde aléatoire (B1R), un intervalle moyen de 2.5 min était également utilisé mais un processus aléatoire permettait le fait que le SC puisse être suivi par un nouvel essai, et donc le SI, avec un intervalle compris entre 0.00 s et 15 min. Moscovitch et Lolordo enregistrèrent uniquement dans le groupe B1 une diminution de la fréquence de réponse. Ces résultats amenèrent les auteurs à conclure que le conditionnement rétrograde pouvait résulter en une inhibition conditionnée (voir expérience 1 et expérience 2, condition B), et que cette valeur inhibitrice dépendrait de la capacité du SC rétrograde à prédire l'absence du SI : « The fear inhibiting CS obtained with the Pavlovian backward-conditioning procedure can be attributed to the forward safety-signal properties of the CS. The CS inhibits fear because it signifies that shock will not occur for a while." (p. 677).

D'autres démonstrations du développement d'une inhibition conditionnée à la suite d'un conditionnement rétrograde se trouvèrent par la suite dans les résultats de Siegel et Domjan (1971, 1974). A la différence de Moscovitch et Lolordo (1968), Siegel et Domjan utilisèrent un test de retard à l'acquisition dans une expérience de suppression conditionnée chez le rat (expérience 1) ou dans un conditionnement de la paupière nictitante chez le lapin (expérience 2). Dans l'expérience 1, les auteurs réalisèrent tout d'abord l'entraînement des sujets à une réponse d'appui sur un levier pour l'obtention de nourriture, suivi dans un second temps par une phase de pré-conditionnement. Dans cette seconde phase, les sujets furent séparés dans différents groupes et exposés à un SC sonore de 2 min (Groupe SC), à un choc électrique d'une durée de 0.5 s (Groupe SI), à l'appariement rétrograde des deux stimuli (Groupe Rétrograde), aux deux stimuli mais non appariés (Groupe non apparié), et finalement dans un dernier groupe à aucun des deux stimuli (Groupe Neutre). Après la session de pré-conditionnement, les sujets avaient à nouveau accès au levier distribuant de la nourriture et étaient exposés à une procédure de suppression conditionnée durant laquelle le SC sonore de 2 min était suivi par le SI aversif (i.e. conditionnement antérograde). Siegel et Domjan rapportèrent comment le SC dans le groupe Rétrograde passa le test pour le retard à

l'acquisition, avec l'acquisition la plus rapide dans le groupe Neutre, puis une suppression acquise moins rapidement dans les groupes SC, SI, et Non-apparié, et l'absence de suppression pour le groupe Rétrograde. Siegel et Domjan répliquèrent ces résultats dans une seconde expérience dans laquelle ils étudièrent le conditionnement de la réponse de fermeture de la paupière chez le lapin (Siegel et Domjan, 1971 ; Expérience 2). Enfin, dans un article publié peu de temps après, Siegel et Domjan (1974) rapportèrent dans une expérience à la procédure sensiblement similaire comment l'inhibition conditionnée observée à un SC ayant été exposé à un conditionnement rétrograde évoluait avec le nombre d'appariements SI → SC, cette inhibition augmentant avec le nombre d'essais réalisés.

D'autres résultats vinrent confirmer l'inhibition conditionnée rencontrer dans une procédure de conditionnement rétrograde (e.g. Sanderson et al., 2014). Ces résultats, combinés aux résultats préliminaires sur le conditionnement rétrograde comme ceux de Spooner et Kellogg (1947) ou de Fitzwater (1952), sont parfaitement cohérent avec l'Hypothèse de l'Information. En effet, rappelons que cette dernière stipule que l'apprentissage en situation Pavlovienne, consistant en des associations de la forme S – S, n'aurait lieu que pour des stimuli prédictifs et non redondant du SI. Le fait que le SC dans un conditionnement rétrograde ne prenne pas de contrôle sur la RC est en cohérence avec cette hypothèse puisque le SC est alors uniquement prédictif de l'absence du stimulus. Cependant, nous allons voir dans la sous-partie suivante comment des résultats publiés quelques années après les études de Moscovitch et Lolordo (1968) et Siegel et Domjan (1971, 1974) ont fait la démonstration qu'un SC en condition rétrograde pouvait exercer un contrôle sur la RC, avec l'introduction systématique de condition contrôle au pseudo-conditionnement. Ces travaux, comme nous le verrons, viennent directement questionner l'Hypothèse de l'Information et guideront les recherches présentées dans cette thèse.

1.3.3. Excitation conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde

Nous l'avons mentionné précédemment dans cette partie sur le conditionnement rétrograde, parmi les premières études sur le sujet certaines ont enregistré une RC à la présentation d'un SC rétrograde, mais l'absence de conditions contrôles et des études comme celle de Fitzwater (1952) ont amené à la conclusion que ces RC enregistrées étaient probablement le fait d'un processus de pseudo-conditionnement plutôt que d'un processus

associatif. Mais à la suite des démonstrations d'inhibition conditionnée obtenues par Moscovitch et Lolordo (1968) ou Siegel et Domjan (1971, 1974), de premiers résultats (e.g. Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986), entre autre résumés dans une revue de littérature par Spetch et al. (1981), sont parvenus à obtenir un contrôle d'un SC rétrograde sur la RC avec suffisamment de conditions contrôles pour exclure, a priori, un pseudo-conditionnement. Dans leur revue de littérature, Spetch et al proposèrent 4 critères à remplir pour la démonstration d'une excitation conditionnée avec un SC rétrograde : (1) Un véritable conditionnement rétrograde doit être agencé entre le SC et le SI, sans chevauchement entre les stimuli, (2) La réponse enregistrée doit être le résultat d'un processus associatif et au moins une condition contrôle doit systématiquement être ajoutée pour exclure la possibilité d'un pseudo-conditionnement, (3) L'appariement mis en place doit exclure la possibilité d'un conditionnement antérograde entre le SC présenté à l'essai n et le SI présenté à l'essai n + 1, enfin (4) l'effet comportemental enregistré doit être qualitativement similaire à celui observé lors d'un conditionnement de type antérograde. A titre d'exemple, dans l'étude menée par Mahoney et Ayres (1976) les auteurs se sont intéressés à la capacité de SC sonores appariés selon des conditionnements antérograde, simultané, ou rétrograde, à provoquer une réponse conditionnée de peur, et ce après avoir été apparié avec la présentation d'un choc électrique (SI). Après un entraînement des sujets sur une réponse de consommation d'eau, les sujets étaient divisés en 6 groupes et chacun furent exposés à un SC sonore de 4 s et à un choc électrique lui aussi d'une durée de 4 s. Dans deux groupes antérogrades, le SC sonore était présenté respectivement 8 s ou 4 s avant le début du SI. Dans un groupe simultané, SC et SI étaient présentés au même moment. Dans deux groupes rétrogrades, le SC était présenté soit 4 s ou 8 s après la fin du SI. Enfin dans un groupe contrôle les stimuli étaient présentés aux sujets mais non directement appariés.

L'effet de chacun de ces traitements sur la réponse de consommation fut évalué durant deux sessions tests. Après avoir complété 100 réponses (une réponse correspondant au fait de lécher le tube par lequel l'eau était distribuée), le SC était présenté au sujet et les auteurs enregistrèrent le temps pris pour compléter 10 nouvelles réponses. Cette durée servait de mesure dépendante et était comparée au temps pris de la 90ème à la 100ème réponse, juste avant que ne soit présenté le SC. Aussi même si la suppression conditionnée mesurée était plus importante pour le groupe simultané, et surtout pour les groupes antérogrades, Mahoney et Ayres rapportèrent une suppression conditionnée significativement plus importante dans les groupes rétrogrades que pour le groupe contrôle, suggérant que la suppression conditionnée

enregistrée ne fut pas la conséquence d'un processus de pseudo-conditionnement. Quelques années plus tard, ces résultats furent répliqués par Burkhardt (1980) qui montra comment l'effet suppressif d'un SC rétrograde était proportionnel à l'intensité du SI avec lequel il était apparié, en mettant en évidence que le temps pris pour compléter 10 réponses en présence d'un SC rétrograde comme dans la procédure de Mahoney et Ayres (1976) augmentait avec l'amplitude d'un bref choc électrique avec lequel était apparié le SC. D'autres études (e.g. Ayres et al., 1987; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986) réussirent elles aussi à mettre en évidence des effets d'excitation conditionnée avec un SC rétrograde, suggérant une certaine consistance du phénomène.

1.3.4. Summary of the section 1.3.

In Pavlovian conditioning, the effect of the temporal relationship arranged between the CS and the US on conditioned responding is probably one of the most studied variables. As we previously mentioned, the common temporal relationship arranged is the forward relationship, or *forward conditioning*, in which the CS precedes the US. The effect of the duration of the CS – US interval was extensively studied in the literature. For example, the study conducted by Smith et al. (1969) assessed the effect of the CS – US interval on the conditioning of the nictitating membrane response in rabbits. A tone stimulus served as a CS and a hair puff presented on the eye of the subjects served as US. Smith et al. (1969) reported how the level of CR elicited by the CS reach an optimal level for a temporal interval comprised between 200 and 400 ms, beyond which the level of CR decreased, and offering another demonstration of a temporal gradient. But the study of Smith et al. (1969) is also interesting because it assessed the effect of a *simultaneous* and a *backward* conditioning procedure on the level of CR. In simultaneous conditioning, CS and US onset occur at the same time and the CS and US offset commonly occur as well at the same time. In backward conditioning the CS onset occurs after the US offset, arranging a US → CS temporal relationship. In the Smith et al. experiment, the authors test the effect of a 0 ms simultaneous conditioning and of a -50 ms backward conditioning. Contrasting with the level of CR reported when the temporal CS → US interval was between 200 and 400 ms, the authors reported no CR elicited by the CS in the simultaneous and backward conditioning conditions, suggesting that a forward relationship is necessary for Pavlovian conditioning.

The result of Smith et al. (1969) was not the first evidence that a conditioned response is not elicited by a backward CS, and early reports go back to the pioneer's experiments conducted by Pavlov and his colleagues. Exactly, Pavlov (1927, p. 27) reported the case of a backward conditioning preparation in which an acid solution (US) presented to a dog was followed by an odor of vanillin (CS) with a 5 or 10 s interval between the stimuli. Pavlov reported how the backward CS in this experiment was not able to eliciting a conditioned salivary response, even after 427 US → CS pairings. In another example, Pavlov reported the case of another backward conditioning treatment in which the sound of an electric bell (CS) followed the presentation of food (US) with a total of 374 pairings. Again, no conditioned responding was measured to the backward CS and interestingly, Pavlov underlined how these results contrast with the respectively 20 and 5 combinations of a forward CS → US pairing necessaries for the establishment of a conditioned response. In addition with the reports of backward conditioning treatments in salivary preparations, backward conditioning has been studied for a broader range of preparations and species. For instance, Wenrick (1932) in a review on Pavlovian conditioning reported the cases of backward conditioning studies in humans, dogs, or rats, and following the results reported by Pavlov (1927; p. 27), most of these experiments concluded on the inability of the backward CS of eliciting a conditioned response, making the author conclude that: "The greatest amount of congruence seems to be in a reference of to the inadequacy of backward conditioning; even though some report is possible, it is unstable and evanescent." (p. 553).

The conclusion made by Wenrick (1932) on backward conditioning is interesting because it however suggests that some reports of CR elicited by a backward CS exist. An example is the study conducted few years later with human subjects by Spooner and Kellogg (1947). In a finger withdraw task in which a brief electric shock served as an aversive US, Spooner & Kellogg reported a weak level of conditioned response with a backward CS. But consistent with the conclusion of Wenrick (1932), a reduction in the level of conditioned response was found with an increase number of US → CS pairings. These results contrasted with the tendency observed with forward conditioning, in which the level of conditioned response increase with the number of CS → US pairings, supporting the "unstable and evanescent" nature of responding in backward conditioning. Based on their results, Spooner and Kellogg suggested that the process underlying forward and backward conditioning could be different in nature, and the conditioned response reported in their experiment and in previous experiments could be the result of a pseudo-conditioning process. This conclusion was supported for instance by the study conducted few years later by Fitzwater (1952) that

shown in a similar paradigm that the response elicited by a backward CS was not significantly different from the response elicited by an explicitly unpaired CS.

Following the demonstrations of the absence of conditioned response to a backward CS (e.g. Spooner and Kellogg, 1947), and the suggestion made by Rescorla (1967) that a CS correlated with the absence of a US should develop inhibitory properties, learning scientists asked if the backward conditioning procedure could result in the development of conditioned inhibition. To the best of our knowledge, the first evidence of conditioned inhibition in a backward conditioning procedure was made by Moscovitch and Lolordo (1968), based on a conditioned modification of Sidman avoidance behaviors with dogs. In the experiment, dogs were put in an experimental box divided in two compartments, and separated by a barrier. The subjects learned to avoid a brief electric shock (US) alternatively presented to the grid floor of one compartment by jumping from one compartment to the other. After the training of the avoidance response, dogs were exposed in a second phase to Pavlovian conditioning sessions in which a 5 s tone (CS) was paired with the aversive US. During these sessions, dogs had a limited access to only one compartment of the experimental box. In a backward conditioning group, the CS was presented 1 s after the US termination, while in a random group the CS and the US were unpaired. Finally during test session, dogs were free to jump from one compartment to the other and CS, for the two groups, were presented independently of subjects behaviors. Moscovitch and Lolordo (1968) recorded the jumps rate made by the subjects before, during, and after the CS. The authors found that the rate of jumping in the random group did not change during or after CS presentation, in comparison with the rate of jumping measured before the CS. However, the jumps rate strongly diminished during and after CS presentation in the backward group. In other words, it is as if the subjects “stopped” to jump from one compartment to the other for a short period of time when the CS was presented in the backward group (i.e. when the CS predicted the absence of the US), but not in the random group. In a second experiment, the authors kept a backward relationship between the US and the CS but manipulated the duration of the inter-trial interval (ITI). In a backward group (B1), a mean ITI of 2.5 min was used with at least 2 min separating two trials. In a backward random group (B1R), a mean ITI of 2.5 min was also used but with a random process resulting in a CS followed by the US with a 0 s to 15 min ITI. Moscovitch and Lolordo only reported a reduction in the rate of jumping for the B1 group and not for the B1R group. Moscovitch and Lolordo suggested that backward conditioning results in conditioned inhibition and the inhibition is the result of a CS that predicts the absence of the US: “The fear inhibiting CS obtained with the Pavlovian backward-conditioning procedure

can be attributed to the forward safety-signal properties of the CS. The CS inhibits fear because it signifies that shock will not occur for a while." (p. 677).

Following the study of Moscovitch and Lolordo (1968), other experiments found evidence of conditioned inhibition in a backward conditioning preparation (e.g. Siegel and Domjan, 1971, 1974) and it is now commonly accepted that conditioned inhibition is an outcome of backward US → CS temporal arrangement (e.g. Sanderson et al., 2014). The evidence of conditioned inhibition as well as the absence of CR reported with a backward CS is coherent with the assumptions made by the Information Hypothesis presented in the previous section. As a reminder, the Information Hypothesis states that a predictive and non-redundant relationship is necessary and sufficient for excitatory conditioning (measured for instance by a CR elicited by the CS). The CS sharing no predictive relationship with the US during backward conditioning, an absence of CR is consequently expected and supported by the results presented above. However, several studies following the demonstrations of conditioned inhibition made by Moscovitch and Lolordo (1968) or by Siegel and Domjan (1971, 1974) reported cases of conditioned excitation with backward CSs, contrasting with the conclusion on the inability of a backward CS to support excitatory conditioning. These experiments (e.g. Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986) differed from the earlier evidence of excitatory backward conditioning by the use of control conditions to rule-out the possibility for pseudo-conditioning. Some of these studies were summarized in a review by Spetch et al. (1981), in which the authors proposed four criteria for the demonstration of conditioned excitation with a backward CS: (1) The use of a backward pairing with no US – CS overlap, (2) The behavioral effect observed must be the result of an associative process and a control group should be included to rule-out the possibility for pseudo-conditioning, (3) The pairing arranged must prevent the possibility for a forward trace conditioning between the CS presented at a trial and the US presented at the following trial, and finally (4) The behavioral effect resulting from the backward pairing must be qualitatively similar to the effect resulting from a forward pairing.

For example, in the study conducted by Mahoney & Ayres (1976), the authors investigated the ability for a forward, simultaneous, and backward tone CS of eliciting a fear-conditioned response after one pairing with an electric shock (US). After training the rats on a drinking response, the subjects were divided in six groups and all of them were exposed to a 4 s tone CS and a 4 s electric shock (US). In the two forward groups, the CS onset was presented 8 s or 4 s before the US onset. In the simultaneous group, CS and US were

presented at the same time. In the two backward groups, the CS was presented respectively 4 s or 8 s after the onset of the US. Finally in the control group, the two stimuli were presented to the subjects but unpaired. The effect of each of these conditioning treatments on the licking response was assessed during two test sessions. After completing 100 licking response, the CS was presented to the subjects and the authors recorded the time took by the subjects to complete 10 new licks. This duration served as the dependent measure and was compared to the time took to complete the licks from the 90th lick to the 100th (i.e. the moment where the CS was delivered). Even if the conditioned suppression measured in the forward and simultaneous conditions were larger than the conditioned suppression reported in the backward conditions, the time took by the subjects of the backward groups to complete 10 licking response during CS presentation was significantly longer than the time took by the subjects in the control group, suggesting that the conditioned suppression observed do not result from a pseudo-conditioning process. Few years later, these results were replicated in a study conducted by Burkhardt (1980) where the author found that the conditioned suppression resulting from the presentation of a backward CS increases with the intensity of the aversive US. Following studies (e.g. Spetch et al., 1982) including control conditions reported evidence of conditioned excitation with a backward CS, suggesting the consistency of the phenomena.

1.4. Objectif des expériences

Le fait qu'un SC apparié de façon rétrograde à un SI puisse, au moins sous certaines conditions, provoquer une RC est significatif pour notre discussion sur les hypothèses élaborées sur le conditionnement Pavlovien, et plus exactement pour l'Hypothèse de l'Information. Plusieurs auteurs ont déjà souligné comment ces résultats représentaient un challenge pour cette Hypothèse (voir par exemple Savastano et Miller, 1998 ; ou la discussion de Spetch et al., 1981). En effet, le SC ne partageant pas de relation prédictive avec le SI lors de l'appariement et ne permettant donc pas son anticipation, il ne devrait alors être à même de provoquer de RC. Nous devons cependant souligner que les réponses enregistrées dans ces expériences furent le plus souvent d'une magnitude moindre par rapport aux réponses observées dans des conditions d'appariement antérograde semblables, empêchant certainement une prise en compte réelle autour du conditionnement rétrograde en tant que phénomène associatif. La question que nous pouvons toutefois nous poser est de savoir si la

faible RC mesurée à un RC rétrograde (exception faite de Burkhardt, 1980, par exemple), est dû à une incapacité en soi du processus de conditionnement rétrograde à supporter des effets excitateurs plus importants, ou serait-ce plutôt dû tout simplement aux conditions dans lesquelles sont testées le SC rétrograde ? Car en effet, comme l'ont déjà souligné des auteurs comme Savastano et Miller (1998) ou Arcediano et Miller (2002), à notre connaissance, à l'exception d'études réalisées par l'équipe de Ralph Miller sur le conditionnement rétrograde de second-ordre (Barnet et Miller, 1996 ; ou Cole et Miller, 1999) ou sur le pré-conditionnement sensoriel rétrograde (e.g. Arcediano et al., 2003), et d'une étude réalisée par Urushihara (2004) dans une procédure de renforcement conditionnée chez le rat, le conditionnement rétrograde a été majoritairement étudié à travers une procédure de conditionnement de premier-ordre, dans laquelle est donc testée la capacité d'un SC rétrograde à provoquer une RC (i.e. une relation de type SC → RC).

L'un des objectifs de cette thèse était donc d'élaborer une procédure nouvelle pour étudier le conditionnement rétrograde. Aussi en suivant l'application faite par Urushihara (2004), nous avons réalisé au cours de cette thèse une série de trois expériences dans lesquelles nous avons étendu l'étude du conditionnement rétrograde au paradigme de renforcement conditionné avec des sujets humains. En d'autres termes, nous avons cherché à savoir si un stimulus apparié de façon rétrograde à un renforçateur primaire pouvait lui même servir de renforçateur (conditionné), et en dépit de l'absence d'une relation prédictive avec le renforçateur au moment de l'appariement. Habituellement dans ce genre de préparation, comme nous le verrons plus en détail dans le chapitre suivant, c'est une relation de type antérograde qui est agencée entre le renforçateur conditionné et le renforçateur primaire. En s'appuyant sur l'Hypothèse de l'Information et en considérant la supposition commune d'un processus commun entre le conditionnement Pavlovien et l'acquisition de propriétés renforçatrices par un SC associé à un renforçateur primaire (ou SI appétitif), de l'appariement rétrograde d'un SC avec un renforçateur primaire ne devrait donc pas résulter l'acquisition de propriétés renforçatrice, ce stimulus ne permettant pas une anticipation du renforçateur. Aussi cette extension du conditionnement rétrograde au domaine du renforcement conditionné sera intéressante puisque bon nombre des conceptualisations faites autour de ce concept supposent, comme nous le verrons dans la partie suivante, l'existence d'une relation antérograde entre le SC et le renforçateur primaire. Par conséquent, évaluer la capacité d'un SC rétrograde à servir de renforçateur nous a permis à la fois d'étendre l'étude du conditionnement rétrograde et peut être de comprendre un peu plus les conditions dans lesquelles un SC rétrograde peut observer une excitation conditionnée, mais nous a permis également de tester une série

d'hypothèses associatives sur les conditions pour qu'un stimulus environnemental serve de renforçateur ou provoque une réponse (d'anticipation) chez un sujet.

1.5. Summary of the section 1.4.

The evidence of excitatory conditioning measured with a backward CS represents a challenge for the Information Hypothesis (Arcediano and Miller, 2002; Savastano and Miller, 1998; Spetch et al., 1981). Its assumption on a predictive relationship as necessary for the development of conditioned excitation does not allow the possibility for excitatory backward conditioning: the animal being not able to anticipate the US based on the CS, there is consequently no reason to expect the development of conditioned excitation in backward conditioning.

However, we should recognize that, with few exceptions (e.g. Burkhardt, 1980), the size of the conditioned response elicited by a backward CS is commonly weaker than the CR elicited by a forward CS (e.g. Mahoney and Ayres, 1976). The question is to know if the weaker behavioral effect commonly recorded is due to an intrinsic inability of backward conditioning to produce a strong conditioned excitation, or is it due to the preparations used to study backward conditioning? To the best of our knowledge, with the exception of studies conducted by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999) in second-order conditioning preparations, studies conducted in sensory pre-conditioning preparations (e.g. Arcediano et al., 2003), and a study conducted by Urushihara (2004) in a conditioned reinforcement preparation with rats, all of the demonstrations of excitatory backward conditioning (and in which a weak conditioned excitation is reported) were found in first-order Pavlovian conditioning preparations. In other words, the development of excitatory conditioning with a backward CS was tested in an experimental situation in which the evidence of excitatory conditioning is measured from the ability of the backward CS of eliciting a conditioned response (i.e. CS → CR relationship).

The experiments presented in this thesis are in line with the study of Urushihara (2004), and extended the study of backward conditioning to a conditioned reinforcement preparation. In conditioned reinforcement, a CS is paired to a primary reinforcer and acquires the ability to function as a reinforcer (Williams, 1994). Usually in conditioned reinforcement experiments, a forward CS → US relationship is arranged between the conditioned and the primary reinforcers. Interestingly, it is commonly assumed that the process underlying

conditioned reinforcement is the same as the process governing Pavlovian conditioning (see again Williams, 1994; or Shahan & Cunningham, 2015), and well-known hypotheses on conditioned reinforcement (i.e. the Signal Hypothesis, the Delay Reduction Theory) shared with the Information Hypothesis the assumption that the CS (here, the conditioned reinforcer) functions as a reinforcer because of its predictive and forward relationship with the primary reinforcer. Consequently, assessing the ability of a backward CS to function as a conditioned reinforcer could be interesting in: (1) extending the study of backward conditioning to a preparation where the CS is the consequence of a behavior and not its eliciting stimulus, and (2), assessing the assumptions notably made by the Information Hypothesis on the circumstances for Pavlovian conditioning. In the following chapter, we will present two experiments carried-out with human subjects. We will firstly give an introduction on conditioned reinforcement and present the methods commonly used in the study of that process, and present the main hypotheses on conditioned reinforcement. The implications of our results on Pavlovian and conditioned reinforcement models will be discussed.

2. Chapitre 2
Conditionnement rétrograde excitateur dans une procédure de renforcement conditionné

2.1. Introduction

2.1.1. Présentation du concept de renforcement conditionné

Un renforçateur conditionné est communément défini comme un stimulus neutre qui acquière la capacité de fonctionner comme un renforçateur en raison de la relation qu'il partage avec un renforçateur primaire (Williams, 1994). Le concept, associé rapidement au conditionnement Pavlovien et notamment au principe de conditionnement de second-ordre (e.g. Skinner, 1938, p. 81-82), a été mis en évidence dès les premières études réalisées par les béhavioristes sur le conditionnement opérant. Il est devenu avec le temps un concept essentiel dans l'extension des principes de conditionnement opérant hors des laboratoires (Skinner, 1953), et dans la réalisation d'interventions comportementales (Hall et al., 1968; Jones et al., 2000; Northup et al., 1995). Cependant, il reste également le sujet de nombreuses polémiques conceptuelles (voir par exemple les revues de Dinsmoor, 1983 ; Fantino, 1977 ; Williams, 1994; ou plus récemment Shahan, 2010 et Shahan et Cunningham, 2015), étendant les problématiques du processus associatif Pavlovien à la littérature opérante.

Les deux premières démonstrations les plus citées sur le concept de renforcement conditionné sont probablement les études réalisées par Bugelski (1938) dans une procédure de résistance à l'extinction, ainsi que l'expérience de Skinner (1938 ; p. 82) et la procédure d'acquisition d'une nouvelle réponse. Dans l'expérience réalisée par Bugelski, des rats furent séparés en deux groupes et entraînés à appuyer sur un levier distribuant de la nourriture, avec le son du distributeur précédant systématiquement la présentation de nourriture. Dans une second phase, une procédure d'extinction opérante fut appliquée mais pour le groupe

expérimental l'appui sur le levier continuait de distribuer le son associé à la présentation de nourriture, tandis que dans le groupe contrôle ni la nourriture ni le son n'étaient présentés. Bugelski enregistra le nombre de réponses émises par les sujets durant cette phase d'extinction, et rapporta une résistance à l'extinction plus longue dans le groupe dans lequel était maintenue la présentation du son associé à la distribution de nourriture, suggérant l'acquisition de propriétés renforçatrices par le SC. Néanmoins, la démonstration souvent considérée comme la plus représentative d'un effet de renforcement conditionné est certainement celle rapportée par Skinner (1938) dans son ouvrage *The behavior of organism* (p. 82). Dans son expérience, 4 rats étaient exposés à 60 présentations du son du distributeur de nourriture suivi par la nourriture elle-même. La conséquence de ces appariements fut que les rats, à la présentation du son (SC), se dirigeaient alors vers le distributeur. Skinner évalua ensuite si ce même SC était capable de servir de renforçateur pour une réponse opérante jamais entraînée chez les rats. Pour ce faire, il introduisit un levier sur lequel l'appui entraînait la présentation du son mais sans la nourriture. Bien que l'on puisse regretter l'absence d'une condition contrôle tel qu'un groupe non-apparié, Skinner enregistra des réponses d'appuis émises par les rats durant les 10 à 30 premières minutes de la session expérimentale, jusqu'à ce que l'extinction Pavlovienne ait lieu, suggérant là encore l'acquisition de propriétés renforçatrices par le stimulus.

D'autres expériences à la même époque étudièrent l'effet de renforcement de conditionné (e.g. Cowles, 1937). A la suite de ces premières expériences, les protocoles étudiant le renforcement conditionné se multiplièrent et avec ces protocoles apparurent également les premières véritables discussions théoriques autour du concept, tournant principalement autour des conditions pour qu'un stimulus devienne un renforçateur conditionné et ce que signifiait être un renforçateur. Dans la sous-partie qui va suivre, nous allons nous intéresser brièvement aux différentes procédures élaborées dans l'étude du renforcement conditionné, puis nous présenterons par la suite les principales théories développées sur ce concept.

2.1.2. Procédures communément utilisées dans l'étude du renforcement conditionné

En introduction, nous pouvons tout d'abord dire que les procédures mises en place dans l'étude du renforcement conditionné peuvent être divisées en deux catégories (Williams,

1994). La première catégorie concerne les procédures dans lesquelles le renforçateur conditionné est isolé du renforçateur primaire durant la session test, et ce après que le sujet ait été exposé à une série d'appariements entre ces deux stimuli. Les procédures que l'on retrouve dans cette catégorie sont bien évidemment la procédure de résistance à l'extinction (Bugelski, 1938 ; voir aussi Urushihara, 2004) et la procédure d'acquisition d'une nouvelle réponse (Skinner, 1938 ; voir aussi Bertz et Woods, 2013 ou Sosa et al., 2011). Dans la procédure de résistance à l'extinction, les sujets sont entraînés comme nous l'avons vu précédemment sur une réponse opérante renforcée par un renforçateur primaire, et où un SC accompagne la présentation de ce même renforçateur. La phase d'apprentissage réalisée, les sujets sont ensuite séparés selon différents groupes et exposés à une phase d'extinction, variant dans ses conditions de réalisation. Classiquement, dans un groupe expérimental est maintenu la présentation du SC à la suite de la réponse opérante tandis que ni le SI ni le SC ne sont présentés dans un groupe contrôle. Les résultats de ces expériences montrent que le maintien de la présentation du SC permet d'accroître la résistance à l'extinction sur la réponse opérante, mesurée par un nombre de réponses plus important dans le temps. Enfin, dans la procédure d'acquisition d'une nouvelle réponse, les sujets sont tout d'abord exposés à une série d'appariements entre un SC et un renforçateur primaire. L'acquisition de propriétés renforçatrices par le SC est évaluée en introduisant la possibilité pour le sujet d'accéder à la présentation du SC, en l'absence du renforçateur primaire, et ce grâce à une réponse opérante (e.g. appui sur un levier de réponse) encore jamais entraînée chez les sujets. Le résultat classiquement observé est alors une augmentation de la fréquence d'émission de la réponse jusqu'à ce que l'extinction Pavlovienne fasse effet, ceci se traduisant par un arrêt de l'émission de la réponse opérante.

Comme nous pouvons aisément l'imaginer, l'inconvénient de ces deux formes de procédures est l'extinction Pavlovienne pouvant apparaître plus ou moins rapidement en raison de l'arrêt des appariements entre le renforçateur conditionné et le renforçateur primaire, limitant alors la durée des sessions tests. Ce problème est résolu dans la seconde catégorie de procédures développées dans l'étude du renforcement conditionné puisque l'appariement entre le SC et le SI est cette fois maintenu tout au long de l'expérience. Par exemple dans un programme en chaîne (Kelleher et Gollub, 1962), les sujets grâce à une clé de réponse complètent dans un premier temps un lien initial dans lequel est actif un programme de renforcement (e.g. un programme à intervalle variable, ou VI). Compléter le programme de renforcement est suivi par la présentation d'un stimulus (e.g. un changement de couleur de la clé de réponse) associé au passage par les sujets dans un second programme de renforcement

(e.g. un second programme VI), dont l'achèvement est communément suivi par la présentation du renforçateur primaire (e.g. de la nourriture). Cette distribution est suivie par un retour du sujet en lien initial, reproduisant alors le même procédé. Aussi dans les expériences menées sur les programmes en chaîne, il est communément considéré que le pattern de réponse observé en lien initial ou dans tout autre lien suivi par un SC est, au moins en partie, affecté par les propriétés renforçatrices du SC présenté à l'achèvement du programme de renforcement. D'autres procédures en plus du programme en chaîne ont été élaborées, comme les programmes en chaîne concurrents (Fantino, 1977 ; Kelleher et Gollub, 1962), la réponse d'observation (Dinsmoor, 1983 ; Shahan et Podlesnik, 2005, 2008), ou encore la procédure d'économie de jetons (Hackenberg, 2009). Cependant, toutes ces procédures ont pour principal inconvénient de ne permettre que difficilement de séparer l'effet du renforçateur primaire de celui du renforçateur conditionné. A titre d'exemple, dans une procédure de programmes en chaîne concurrents, l'allocation de réponses entre les deux clés du lien initial est largement influencée par la fréquence relative de présentations du renforçateur primaire (Autor, 1960). De plus, il semble difficile de pouvoir agencer dans ces procédures un conditionnement rétrograde et de tester l'acquisition de propriétés renforçatrices. C'est la raison pour laquelle les procédures utilisées dans les expériences 1 et 2 présentées dans ce chapitre, tout comme l'expérience 3 dans le chapitre suivant, seront inspirées des procédures élaborées dans la première catégorie, isolant l'effet du renforçateur conditionné. Enfin pour terminer cette section, nous pouvons noter que la plus part des expériences sur le renforcement conditionnée ont été réalisées chez le rat ou chez le pigeon. Cependant, l'efficacité du processus de renforcement conditionné a été également démontrée chez des sujets humains, notamment dans des situations dites appliquées. Ainsi, des effets de renforcement conditionné ont pu être mis en évidence chez des sujets avec des troubles psychologiques (Levin et Sterner, 1966), chez des enfants (Myers et Myers, 1962), et de nombreux articles ont rapporté l'effet de l'attention distribuée par un adulte sur l'augmentation de comportements appropriés (Hall et al., 1968; Jones et al., 2000; Northup et al., 1995). Les programmes en chaîne et programmes en chaîne concurrents ont déjà été étudiés chez le sujet humain (Leung, 1989, 1993 ; Long, 1963), tout comme la réponse d'observation (Fantino et Silberberg, 2010). Enfin, l'économie de jetons est certainement l'une des procédures les plus largement appliquées dans le cas de troubles du comportement chez le sujet humain (e.g. Kazdin, 1977).

2.1.3. Interprétations théoriques sur le renforcement conditionné

Nous allons à présent nous intéresser brièvement aux différentes hypothèses formulées sur le renforcement conditionné. Ces hypothèses portent essentiellement sur les conditions à respecter pour qu'un stimulus acquière la capacité de servir de renforçateur, mais également sur le processus sous-jacent à la notion de renforcement. Comme nous le verrons, une similitude évidente existe entre les hypothèses élaborées sur le renforcement conditionné et celles élaborées sur le conditionnement Pavlovien, pouvant certainement s'expliquer par le fait qu'un parallèle est régulièrement suggéré entre le processus Pavlovien et le processus de renforcement conditionné. A titre d'exemple, nous pouvons lire dans une revue de littérature sur le sujet : « The current consensus is that conditioned reinforcers acquire value in their own right because of Pavlovian conditioning. That is, a stimulus paired with a Pavlovian reinforcer acquires not only the ability to elicit the responses appropriate to the Pavlovian reinforcer but its reinforcing value as well » (Williams, 1994).

La première principale hypothèse sur le renforcement conditionné est l'hypothèse dite de l'Appariement, plus généralement inscrite dans l'Hypothèse du Renforçateur Conditionné (e.g. Dinsmoor, 1983 ; Hull, 1943, Chapitre 7 ; Skinner, 1953, p. 76). L'Hypothèse de l'Appariement stipule au même titre que l'Hypothèse de la Contiguïté que l'appariement répété et contiguë entre un stimulus neutre et un renforçateur primaire, comme par exemple dans l'expérience réalisée par Skinner (1938) sur l'acquisition d'une nouvelle réponse, serait nécessaire et suffisant pour que ce même stimulus neutre (devenant SC) acquière la capacité à servir de renforçateur. Aussi tout comme l'Hypothèse de la Contiguïté s'appuie sur les résultats faisant la démonstration d'un gradient temporel (i.e. un intervalle SC – SI relativement court au-delà duquel la capacité du SC à provoquer une RC diminue), l'Hypothèse de l'Appariement s'appuie sur les démonstrations d'un effet négatif de l'allongement de l'intervalle entre le SC et le renforçateur primaire sur la capacité du SC à servir de renforçateur conditionné (Kelleher et Gollub, 1962). Par exemple, Jenkins (1950 ; mais voir aussi Bersh, 1951), dans une procédure d'acquisition d'une nouvelle réponse chez des rats, a pu montrer comment l'intervalle temporel entre un stimulus sonore et la présentation de nourriture aux sujets affectait directement la capacité de ce même stimulus sonore a ensuite servir de renforçateur conditionné. L'auteur rapporta comment la valeur renforçatrice du stimulus sonore, mesuré par un nombre de réponses d'appuis sur un levier ayant pour conséquence la présentation de ce stimulus, diminuait avec l'augmentation de la

durée de l'intervalle. Pour finir, il nous faut préciser que l'Hypothèse du Renforçateur Conditionné dans laquelle s'inscrit l'Hypothèse de l'Appariement, stipule que l'action du renforçateur conditionné consistera en la sélection et au renforcement des liens associatifs entre la réponse ayant permis la présentation du renforçateur (R) et le contexte sensoriel (S) dans lequel la réponse a été émise (Dinsmoor, 1983). Ainsi, qu'il s'agisse de l'approche dite a-théorique des béhavioristes radicaux (e.g. Skinner, 1953) ou de l'approche dite S – R (e.g. Hull, 1943), ces deux propositions qui s'unissent dans l'Hypothèse du Renforçateur Conditionné ne font donc intervenir aucune notion de comportements guidés par des conséquences futures, et où le renforçateur conditionné jouerait le rôle d'un événement prédictif ; l'un des points centraux distinguant cette hypothèse de la prochaine sur laquelle nous allons nous arrêter, à savoir l'Hypothèse du Signal. Notons enfin que l'Hypothèse du Renforçateur Conditionné, bien que largement moins citée aujourd'hui, se retrouve par exemple dans les travaux menés par Donahoe et Palmer (2004) ou encore Donahoe (2014) et leur approche Bio-Comportementale, sur laquelle nous allons revenir dans le chapitre 3.

Comme nous venons de le dire, nous allons à présent nous intéresser à une seconde hypothèse sur le renforçateur conditionné qui est l'hypothèse dite du Signal (Bolles, 1975 ; Davison et Baum, 2006 ; Longstreth, 1972, 1983 ; Schuster, 1969 ; ou voir Shahan, 2010). De façon générale, nous pouvons dire que cette hypothèse a été élaborée en réaction à l'Hypothèse du Renforçateur Conditionné et se trouve être le reflet d'une critique plus générale de la conception en terme de renforcement et de comportements non-guidés par des conséquences futures comme ce fut suggéré par exemple par Hull (1943) ou Skinner (1953). Au contraire, l'Hypothèse du Signal s'inscrit plutôt dans une vision de l'apprentissage comme celle proposée par Tolman (e.g. Tolman et Brunswik, 1935), dans laquelle le sujet formerait des représentations de son environnement et, exposés à des stimuli ou situations de choix par exemple, développerait des attentes sur les événements futures (attentes guidant ses choix comportementaux). D'ailleurs, c'est l'un de ses tenants (i.e. Bolles, 1975), héritier de Tolman, qui élabora une des premières formalisations de l'apprentissage associatif en terme d'acquisitions d'associations de type stimulus – stimulus ou réponse – stimulus (voir Bolles, 1972). Partant de ces considérations, l'Hypothèse du Signal propose de façon générale que le renforçateur conditionné tiendrait son effet sur une réponse opérante du fait de sa capacité de stimulus prédictif du renforçateur primaire. Ce serait donc parce que le renforçateur conditionné partagerait une relation prédictive avec le renforçateur primaire et créerait une attente sur la présentation de ce dernier que le SC serait en mesure de servir de renforçateur. Cette position, comme nous pouvons le voir, est assez similaire à l'Hypothèse de

l'Information et à la perspective prédictive présentée dans le chapitre 1. D'ailleurs, les travaux menés par Egger et Miller (1962, 1963) et qui rappelons-le furent réalisés dans un paradigme de renforcement conditionné, sont également cités comme étant en faveur d'une interprétation du renforcement conditionné basée sur l'Hypothèse du Signal, tout comme le caractère prédictif et non-redondant d'un SC est vu selon certains auteurs comme les conditions au développement de propriétés renforçatrices (e.g. Shahan et Cunningham, 2015).

Pour finir, les deux derniers modèles auxquels nous allons nous intéresser dans cette brève revue sur le renforcement conditionné partagent avec l'Hypothèse du Signal l'idée que le renforçateur conditionné tiendrait sa valeur renforçatrice en raison de sa relation antérograde et prédictive avec le renforçateur primaire. La différence principale réside peut être plus dans l'introduction d'une formalisation mathématique définissant l'évolution de propriétés renforçatrices par le stimulus. Le premier modèle auquel nous allons nous intéresser est la Théorie de la Réduction du Délai, ou DRT (Fantino, 2008; Fantino et al., 1993; Preston et Fantino, 1991). Cette théorie a été originellement développée et largement étudiée dans des procédures de programmes en chaîne concurrent, afin d'expliquer les choix réalisés par les sujets face aux liens initiaux. Aussi même si différentes formes de la DRT ont été proposées, son idée principale est que la capacité d'un stimulus à servir de renforçateur ne pas va seulement dépendre de l'intervalle qui le sépare du renforçateur primaire comme pouvait le supposer l'Hypothèse de l'Appariement, mais plutôt de la réduction avant la présentation du renforçateur primaire signalée par ce même stimulus. Ainsi dans sa forme la plus simple, la TRD peut être définie par :

$$V = f\,[(T - t_A) / T] \qquad (3)$$

Où V représente la valeur renforçatrice du SC, T est la durée moyenne avant la présentation du renforçateur primaire, et t_A est la durée moyenne avant l'accès au renforçateur primaire signalé par le stimulus A. Cette formalisation signifie donc que plus un SC est corrélé avec une réduction de temps avant la distribution d'un renforçateur primaire, plus grande sera sa valeur renforçatrice ; un parallèle pouvant par ailleurs être fait avec le fameux ratio C / T obtenu dans des procédures de conditionnement Pavlovien (Gibbon et Balsam, 1981). En accord avec cette hypothèse, Fantino (1969) mis par exemple en évidence que dans un programme en chaîne concurrent IV90 IV 30 vs. IV30 IV90, dans lequel le taux de renforcement primaire était donc a priori équivalent, les sujets allouaient plus de réponse sur le premier programme par rapport au second alors que temps moyen T avant la distribution du

renforçateur primaire était le même sur les deux alternatives (i.e. 120 s). Ce que signifie également cette formalisation, c'est que pour deux stimuli associés à un renforçateur primaire avec un même intervalle SC – SI, c'est le stimulus signalant une plus grande réduction relative du temps avant la présentation du renforçateur qui devrait développer de plus grandes propriétés renforçatrices. Cette idée se retrouve d'ailleurs aujourd'hui dans un nouveau modèle informationnel du renforçateur conditionné (e.g. Shahan et Cunningham, 2015). Dans cette perspective, à la frontière entre la formalisation proposée par la DRT et l'Hypothèse du Signal évoquée précédemment, le modèle Informationnel considère que les effets de renforçateur observés pour un SC vont dépendre de l'information temporelle que fourni ce stimulus à propos du renforçateur primaire. Cette information temporelle fournie par le renforçateur conditionné et dont dépendra sa valeur est formalisée par :

$$H_{com} = \log_2 C / t \qquad (4)$$

Avec *Hcom* correspondant à l'information (temporelle) communiquée par le SC à propos du renforçateur primaire, C équivalant à l'intervalle moyen entre deux présentations du renforçateur primaire, et t équivalant à l'intervalle moyen entre le SC et le SI. A nouveau, nous voyons ici comment est considérée une durée relative et non absolu au SI dans la détermination de la valeur renforçatrice du SC.

2.1.4. La procédure de conditionnement rétrograde et son application au renforcement conditionné

Dans les parties qui vont suivre, nous allons présenter deux expériences réalisées dans un paradigme de renforcement conditionné chez le sujet humain. Ces expériences ont été élaborées dans le but d'étendre l'étude du conditionnement rétrograde. Comme nous l'avons précédemment mentionné, la grande majorité des démonstrations d'un conditionnement rétrograde excitateur proviennent d'expériences dans lesquelles il fut testé la capacité d'un SC rétrograde à provoquer une réponse conditionnée (Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986), avec des RC enregistrées généralement bien plus faible en magnitude que celles enregistrées pour un conditionnement antérograde. En utilisant ce paradigme de renforcement conditionné, et en partant de la considération partagé par la grande majorité des auteurs d'une similarité de

processus entre le conditionnement Pavlovien et le renforcement conditionné, c'est une autre mesure de l'excitation conditionnée que nous avons voulu utiliser. Nous avons donc cherché à savoir si un stimulus apparié de façon rétrograde avec un renforçateur primaire pouvait développer la capacité de servir de renforçateur. A notre connaissance, seule l'étude d'Urushihara (2004) a pour le moment étudié une préparation de ce genre chez le rat, et est parvenu à faire la démonstration que le stimulus pouvait servir de renforçateur conditionné, avec toutefois des effets à nouveau assez modestes.

Les résultats de ces expériences auront, au moins dans une certaine mesure, des implications directes tant pour l'Hypothèse de l'Information (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) que pour l'Hypothèse du Signal (Bolles, 1975 ; Davison et Baum, 2006 ; Longstreth, 1971 ; Schuster, 1969). En effet, ces deux hypothèses supposent qu'un SC développera des propriétés excitatrices (i.e. provoquera une RC ou servira de renforçateur) dans la mesure où il partagera une relation prédictive avec un SI (ici, un renforçateur primaire). En appliquant une procédure de conditionnement rétrograde et en présentant donc le SC après le renforçateur primaire (i.e. SI appétitif → SC), aucune association excitatrice ne devrait alors se former entre ces stimuli et le SC ne devrait pouvoir acquérir de propriétés renforçatrices. La mise en évidence d'effets de renforcement viendrait donc directement à l'encontre de ces hypothèses (Arcediano et Miller, 2002 ; Savastano et Miller, 1998). De plus, grâce à l'introduction de conditions contrôles supplémentaires, nous pourrons également directement tester les formalisations proposées par la Théorie de la Réduction du Délai (Fantino, 2008; Fantino, Preston, & Dunn, 1993; Preston & Fantino, 1991) ainsi que le modèle Informationnel proposé par Shahan et Cunningham (2015).

2.1.5. Summary of the section 2.1.

A conditioned reinforcer is commonly defined as an initially neutral stimulus that acquires the capacity to serve as an effective reinforcer because of its relationship with a primary reinforcer (Williams, 1994). Conditioned reinforcement is an old concept in the study of animal and human learning, and first evidence go back to the earlier studies conducted on operant conditioning. A comparison was made by learning scientists with Pavlovian conditioning and with the notion of second-order conditioning (e.g. Skinner, 1938, p. 81-82), and the concept was rapidly seen as relevant for the extension of operant conditioning and reinforcement principles outside the laboratories (e.g. Skinner, 1953), notably in the treatment

of problem behaviors (e.g. Hall et al., 1968; Jones et al., 2000; Northup et al., 1995). But conditioned reinforcement is also the subject of many debates (see for instance Dinsmoor, 1983; Fantino, 1977; Williams, 1994; or more recently Shahan, 2010 and Shahan and Cunningham, 2015), and discussions mainly focus on the necessary and sufficient conditions for conditioned reinforcement and on the "nature" of the reinforcing process (i.e. the content of learning), extending the Pavlovian conditioning issues discussed in the chapter 1 to operant conditioning. In this introduction, we will try to present an overview of the procedures designed in the study of conditioned reinforcement, as well as the main hypotheses elaborated.

The procedures elaborated in the study of conditioned reinforcement can be broadly divided in two categories (Williams, 1994). In the first category, the conditioned reinforcer is isolated from the primary reinforcer after the initial pairings and presented contingent on a behavior. A well-known example is the new-response procedure initially proposed by Skinner (1938, p. 82). In his experiment, four rats were exposed to 60 trials in which the sound of a pellet dispenser (CS) was followed by the presentation of food (US). At the end of the 60 trials, subjects moved towards the pellet dispenser when the CS was presented, suggesting the development of anticipatory behavior. Skinner assessed the ability of the sound to serve as an effective reinforcer by introducing a lever on which the subjects were never trained, and pressing the lever was followed by the sound of the pellet dispenser but without the primary reinforcer. Skinner found that pressing responses were emitted during the first 10 to 30 min of the test session, until the Pavlovian extinction occurred, and assumed that the responses resulted from the acquisition of reinforcing value by the CS (for other evidence of conditioned reinforcement with the new-response procedure and with control conditions, see Bertz and Woods, 2013; Sosa et al., 2011). Finally, another example is the resistance to extinction procedure (Bugelski, 1938; Urushihara, 2004). In resistance to extinction procedure, subjects are firstly trained on an operant response (e.g. pressing a lever) delivering a CS (e.g. the sound of a pellet dispenser) followed by a primary reinforcer (e.g. food). The test for conditioned reinforcement in then conducted in a second phase in which the operant response trained in phase 1 is extinguished but the subjects continue to receive the CS on responding (e.g. pressing the lever is followed by the sound of the pellet dispenser but is no longer followed by food). The effect classically observed is more responding during the extinction period in comparison with a control group in which responding was followed nor by the CS, nor by the US.

The main problem encountered with the new-response procedure and the resistance to extinction procedure is the Pavlovian extinction that occur during testing with the cessation of the CS – US pairing. In the second category of procedures designed for the study of conditioned reinforcement, the conditioned stimulus is also made contingent on an operant response but the pairings with the primary reinforcer are maintained to avoid Pavlovian extinction. A well-known example is the chain-schedule (Kelleher and Gollub, 1962). In a typical chain-schedule, an initial-link on which is run a reinforcement schedule (e.g. a variable interval VI schedule) produces the transition to a terminal-link with a new reinforcement schedule (e.g. a VI schedule). Initial and terminal links schedules are respectively signaled by a stimulus, and completion of the terminal-link schedule is followed by the delivery of a primary reinforcer (e.g. food). Responding in the initial link is commonly assumed to be affected, at least in part, by the conditioned reinforcing effect of the stimulus associated with the transition to the terminal-link schedule. Other well-known procedures are the concurrent-chains schedule (e.g. Fantino, 1977), observing response procedure (Dinsmoor, 1983; Shahan and Podlesnik, 2005, 2008), or the token economy procedure (Hackenberg, 2009). Unfortunately, despite the great advantage caused by the absence of Pavlovian extinction, it is difficult to isolate the effect of the conditioned reinforcer from the effect of the primary reinforcer. For example, it is known that responding in the initial-links of a concurrent-chains schedule is affected and sometimes matched the rate of primary reinforcement (Autor, 1969). This is the reason why we decided to use the first category of procedure in order to test the effect of backward conditioning on the development of conditioned reinforcement. Finally, we can say that most of the experiments on conditioned reinforcement have been conducted in rats and pigeons. But evidence of conditioned reinforcement has been also found with human subjects. For instance, evidence of conditioned reinforcement in a free operant situation was found with psychiatric patients (Levin & Sterner, 1966) and with children (Myers & Myers, 1962), and some experiments reported the effect of human attention in the increase of appropriate behaviors (Hall, Lund & Jackson, 1968; Jones, Drew, & Weber, 2000; Northup, Broussard, Jones, & Herring, 1995). Concurrent chains schedule and observing responses were also studied using video-games (Fantino and Silberberg, 2010; Leung, 1989, 1993), and token economy has been used in the treatment of several human problem behaviors (e.g. Kazdin, 1977).

We previously mentioned that the concept of conditioned reinforcement has been frequently discussed in the literature (Dinsmoor, 1983; Fantino, 1977; Shahan, 2010; Shahan and Cunningham, 2015; Williams, 1994). The discussions focus on the conditions for

conditioned reinforcement, and on the associative process underlying conditioned reinforcement (i.e. the content of learning). The first well-known hypothesis has been the Pairing Hypothesis, a hypothesis includes in the Conditioned Reinforcement Hypothesis (e.g. Hull, 1943, Chapitre 7; Skinner, 1953, p. 76). Highly similar with the Law of Contiguity mentioned in chapter 1, the Pairing Hypothesis states that a CS will acquire the capacity to serve as an effective (conditioned) reinforcer if a repeated and contiguous pairing is arranged with a primary reinforcer. Support for the Pairing Hypothesis are the evidence that how long is the temporal interval separating the conditioned and the primary stimuli affects the ability of the CS to serve as a conditioned reinforcer (Kelleher and Gollub, 1962). For instance, Jenkins (1950; but see also Bersh, 1951), in a new-response procedure with rats, found that the temporal interval separating a sound stimulus (CS) and the presentation of food (US) affected the CS ability to serve as an effective reinforcer, with less responding reported when the CS – US interval was increased. Moreover, the assumption made on the temporal proximity as the condition for conditioned reinforcement was included in the general assumption that conditioned reinforcement is based on a strengthening mechanism. Exactly, whether it is the radical behaviorist approach (e.g. Skinner, 1953) or the S – R approach (e.g. Hull, 1943), they assume that the conditioned reinforcer presentation selects and strengthen the associative bonds between the operant behavior causing the conditioned reinforcer, and the context in which the response was emitted (Dinsmoor, 1983). And just like the Law of Contiguity has been criticized in Pavlovian conditioning studies, the Pairing Hypothesis and the strengthening mechanism of the Conditioned Reinforcement Hypothesis have been rapidly called into question. Today, the Conditioned Reinforcement Hypothesis can be found in the Bio-Behavioral approach developed by Donahoe and Palmer (2004) or Donahoe (2014), on which we will come back in the chapter 3.

A well-known alternative to the Conditioned Reinforcement Hypothesis is the Signal Hypothesis (Bolles, 1975; Davison and Baum, 2006; Longstreth, 1971, 1983; Schuster, 1969; and see Shahan, 2010 for a review). Contrasting with the strengthening mechanism assumes by the Conditioned Reinforcement Hypothesis, the Signal Hypothesis is highly connected with the notion of purposive behaviors suggested by Tolman (i.e. behaviors guided by futures consequences; e.g. Tolman and Brunswik, 1935), and its assumption that subjects develop expectancies based on predictive relationships learned from the environment, and notably from “signal – relevant events” associations. This connection between the Signal Hypothesis and the notion of purposive behavior is evident for instance in the proposition made by Bolles (1972) that associative learning consists in the formation of Stimulus – Stimulus or Response

– Stimulus associations in place of the S – R mechanism, and its assumption that the conditioned reinforcer functions as a signal of the primary reinforcer (Bolles, 1975). The authors seem to have been more concern with the definition of what is a conditioned reinforcer than the conditions for conditioned reinforcement. However, the Signal Hypothesis seems to share with the Informational Hypothesis concerning Pavlovian conditioning that the CS will serve as a conditioned reinforcer because it is a reliable predictor of the primary reinforcer (see Shahan and Cunningham, 2015).

Finally, a third well-known hypothesis on conditioned reinforcement is the Delay Reduction Theory, or DRT (Fantino, 2008; Fantino, Preston, & Dunn, 1993; Preston & Fantino, 1991). DRT was originally developed to account for the relative rate of responding in the initial-links of concurrent-chains schedule of reinforcement, and the effect of the stimuli signaling the transition from initial to terminal links on response allocation. As we previously mentioned, works on concurrent-chains schedules suggested that the relative rate was function of the relative rate of primary reinforcement (Autor, 1960). But Fantino (1969) in a concurrent-chains schedule experiment with pigeons found the preference for a VI 90 s VI 30 s schedule over a VI 30 s VI 90 s schedule, a result that cannot be interpreted only on the relative rate of primary reinforcement. Although multiple forms of the DRT have been developed, the main idea is that the effectiveness of a stimulus as a conditioned reinforcer may be predicted by its reduction in the length of time to primary reinforcement, measured from the onset of the conditioned reinforcer (see equation 3 above). Where V represents the reinforcing value of the stimulus A, T is the average time to primary reinforcement, and t_A is the average time to primary reinforcement signaled by the onset of the stimulus A. The DRT consequently suggests that the value of a conditioned reinforcer not only depends on the length of the interval from the primary reinforcer (i.e. the CS → US temporal interval), but depends as well on the overall time between primary reinforcer presentations. This assumption is currently shared by the recent Information-Based model proposed by Shahan and Cunningham (2015). The model is summarized by the equation 4 above, where *Hcom* represents the information communicated by the CS, C is the average time between US presentations, and t is the average CS → US interval. Generally, the Information-Based model proposed by Shahan and Cunningham (2015) assumes that the conditioned reinforcing value of a stimulus is determined by the temporal information the stimulus provides about the primary reinforcer presentation.

The experiment 1 presented below assessed the ability of a backward CS to serve as an effective conditioned reinforcer in human subjects. Instead of being presented as an

antecedent CS and testing its ability to elicit a CR (Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney and Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait and Saladin, 1986), the backward CS was delivered in consequence of an operant response. To the best of our knowledge, at this time, only one experiment by Urushihara (2004) tested the ability of a backward CS to serve as a conditioned reinforcer. The experiment was conducted with rats in a resistance to extinction procedure and concluded on conditioned reinforcement effects supported by a backward CS, but with relatively weak effects. Experiment 1 was designed to replicate and extend the study of Urushihara (2004) to a conditioned reinforcement preparation with human subjects. More generally, the aim of the present experiment was to propose a new preparation for the study of backward conditioning, and to test the assumptions made by the Informational Hypothesis (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) or the Signal Hypothesis (Bolles, 1975; Davison and Baum, 2006; Longstreth, 1971, 1983; Schuster, 1969; Shahan, 2010) on the predictive relationship as necessary for excitatory conditioning. Moreover, with the adding of control conditions, the experiment 1 tested the assumptions made by the DRT (Fantino, 2008; Fantino, Preston, & Dunn, 1993; Preston & Fantino, 1991), as well as the Information-Based model of Shahan and Cunningham (2015).

2.2. Experiment 1

2.2.1. Method

2.2.1.1. Subjects

Fifty human subjects (38 females and 12 males) were invited to participate in the experiment. They were 18 to 44 years old. Most of them were students at the University of Lille, and their informed consent was obtained before the experiment began. Ten participants were randomly assigned to each condition (5 conditions).

2.2.1.2. Apparatus

The experiment was conducted in an experimental room at the SCA-Lab laboratory and run on a PC using Windows 2000 operating system. The experiment was programmed on

Matlab using the Psychophysics Toolbox extension. Subjects were seated on a chair at around 60 cm from the monitor. The US was reduction in the time taken to complete the experiment (Darcheville, Prével, & Rivière; unpublished results): the experiment began with the computer screen displaying a timer on which was written "180.00" (time in minutes). The timer was placed in the top right-hand corner of the computer monitor and started counting down when the experiment begun. The timer was shown throughout the experiment. Subjects were instructed that the experiment finished when timer value was "0.00" and their purpose was to earn time, reducing the timer and leading them to finish the experiment faster. Primary consequences were signaled by a message shown on the screen, and changes in the timer were implemented instantaneously. NSs (S+ and S-) were two colored disks (yellow and blue) with a diameter of 4 cm. Colors were counterbalanced across subjects. USs and CSs were shown above the central key (see Figure 2.1 for an illustration). Three squares with sides of 3 cm were used as response keys. Response keys were grey when they were inactive, and green when active. Two of the three keys were used as concurrent responses keys (during phases 1 and 3). A third response key was displayed above the two others, at the center of the screen (during phase 2). Throughout the experiment, the background of the interface was black.

2.2.1.3. Procedure

Instructions were written on paper and given to the participants after having obtained their informed consent. It was explained that their goal was to reduce a timer displayed on the computer screen by earning time. They were shown how to use the computer mouse to click on the squares shown on the screen (responses keys) to earn time. It was specified that they had to make choices using the concurrent response keys, or just click on the central key during the other phase. Ratio values running on the response keys were specified. A schematic representation of the interface was given before participants began the experiment (see Appendix A for the instructions).

Table 2.1 summarizes the experimental design of experiment 1. For all 50 participants, the experiment was composed of three phases. The first phase served to test the reinforcing value of time reduction by using a concurrent ratio schedule with one (side) key leading to time reduction and the other not. The second phase consisted of the pairing between NSs and USs. During this phase, participants were assigned to one of five groups (three experimental and two control groups). Finally, the third phase was a test phase that consisted of a

Table 2.1: Summary of the experimental design used in the Experiment 1. In phase 1 was conducted the concurrent schedule with US and No US. In phase 2, participants were assigned to one condition and exposed to one of the five conditioning treatments. In phase 3 was conducted the concurrent schedule with S+ and S-.

TABLE 2.1
Summary of the Procedure

Conditions	Phase 1: Concurrent FR with US	Phase 2: Conditioning	Phase 3: Concurrent FR with CS
Backward B1	(10) US vs No US	(10) US → S+ (10) No US → S-	(10) S+ vs S-
Backward B2	(10) US vs No US	(10) US → S+ (10) No US → S-	(10) S+ vs S-
Backward B3	(10) US vs No US	(10) S- / US → S+	(10) S+ vs S-
Forward	(10) US vs No US	(10) S+ → US (10) S- → No US	(10) S+ vs S-
Neutral	(10) US vs No US	S+ S-	(10) S+ vs S-

Note. The designations US vs No US or S+ vs S- correspond to the different choices presented to the participants, and (10) corresponds to the number of trials for which a choice was presented to the participants, or corresponds to the number of trials for which a pairing was conducted.

concurrent ratio schedule similar to the one used in phase 1, except that S+ and S- were delivered instead of the USs. Phase 3 was designed to assess the acquisition of reinforcing value by S+.

2.2.1.3.1. Phase 1 – Concurrent ratio schedule with time reduction as US

Phase 1 (illustrated in Figure 2.1, panel A) consisted of a concurrent fixed-ratio 12 schedule (FR12). Twelve clicks on one key led to a gain of 3 min (i.e. -3.00) and 12 clicks on the other key led to no gain (i.e. -0.00). The allocation of consequences was randomly

determined when phase 1 started and remained fixed throughout this phase (i.e. a response key led to the same consequence throughout the entire phase). A choice began with an inter-trial interval (ITI) of 3 s during which the concurrent response keys were grey. After the ITI, the two keys became active, lighting up in green, and the completion of the FR12 on one of the two keys led to the corresponding consequence (gain of 3 min or no gain). The consequence consisted of a message shown for 2 s signaling the primary stimulus delivered (-3.00 or -0.00), and, when the primary stimulus was -3.00, the change in timer appeared at message onset. The delay between the ratio completion and US was 0.1 s. After a total of 10 US were delivered (i.e. 10 ratio completions), phase 1 finished. The number of response made on each key by the participant was recorded. During this and the following two phases, the cursor position was not reset after each click or US presentation.

2.2.1.3.2. Phase 2 – Conditioning

NS and US pairings were conducted in phase 2 under five different conditions (B1, B2, B3, F, and N). Figure 2.2 summarizes all the trials (continuous and partial reinforcement) for all the pairing conditions. Blocks represent a pairing trial (e.g. US-S+ pairing), and the color indicates the stimuli paired and the pairing condition. Hatched blocks represent trials where the CSs were delivered alone (see below for details).

In B1 condition (for Backward 1), US-S+ and noUS-S- backward pairings were presented in separate blocks (see Panel A of Figure 2.2). Pairings were conducted by using an operant contingency summarized in Figure 2.1, panel B. For US-S+ pairings, the pairing started with an inter-trial interval (ITI) of 15 s followed by activation of the central key. On this key, completion of an FR 12 schedule led to US presentation followed by S+. The time interval between last ratio response and US and between US and S+ was 0.1 s. The US was presented for 2s and the S+ for 0.5. The pairing was the same for noUS-S- except that these stimuli were presented instead of US and S+. The B1 condition was a “unit” condition because the sequences of US-S+ pairings alternated with the sequences of noUS-S- pairings. In the B1 condition, the experiment could start with either US-S+ pairings or noUS-S- pairings, but critically either of these was given in blocks. Also note that (in this and other conditions) the deterministic schedule used early during Continuous Reinforcement was progressively faded into Partial Reinforcement, and hence the blocks were interspersed with S+ or S- alone trials. This was done to reduce generalization decrement and extinction during phase three of testing.

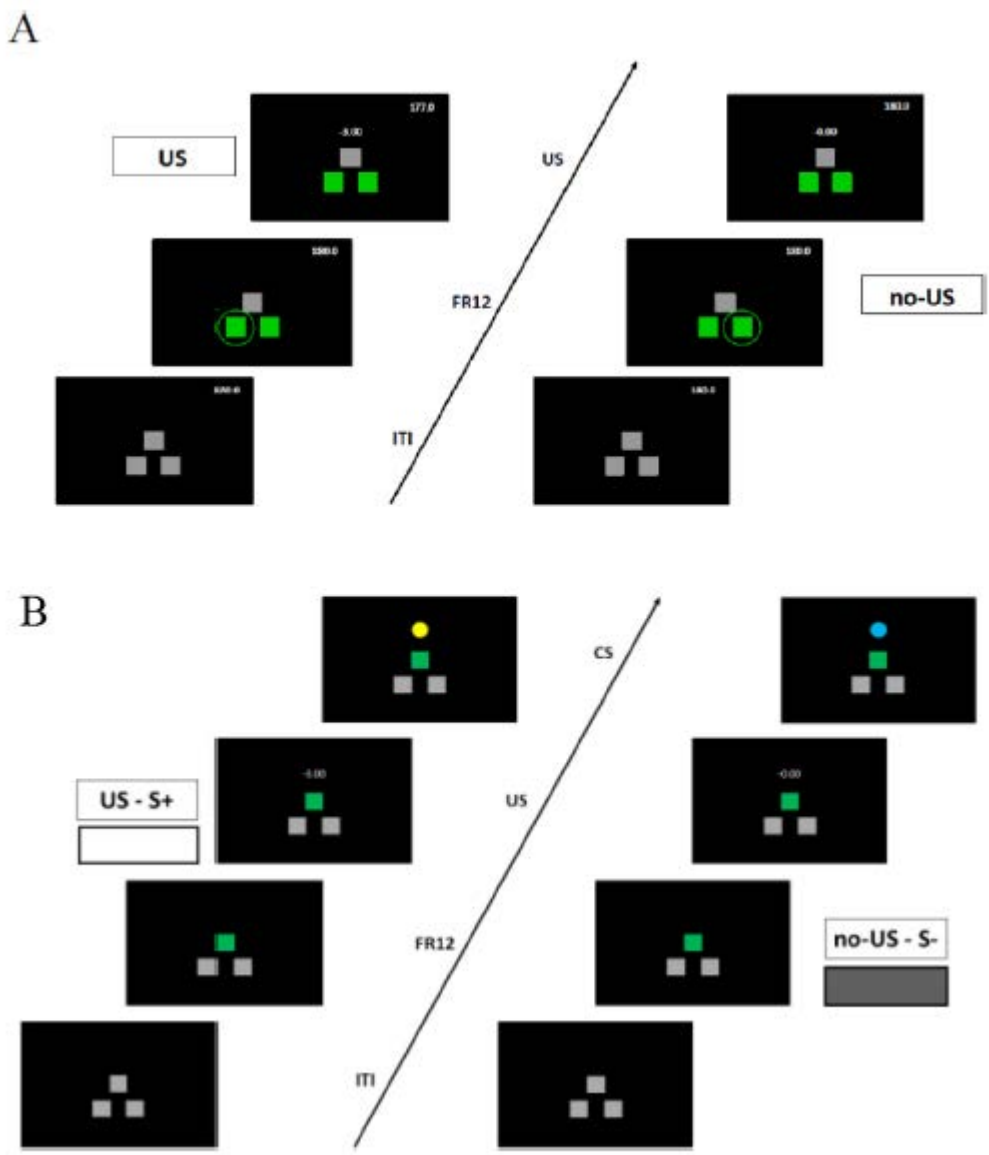


Figure 2.1: Schematic representation of the concurrent ratio schedule with time reduction as the US (Panel A), and of the US-S+ and noUS-S- pairings used in the B1 and B2 conditions (Panel B).

The B2 condition was similar to the B1 condition except that the order of pairings changed, as illustrated in Figure 2.2 panel B. B2 was an "alternated" condition where the blocks (US-S+ and noUS-S-) alternated after each new pairing. While in B1 S+ was followed most of the time by a new US-S+ pairing and S- by a new noUS-S- pairing, in B2 S+ was followed (after the ITI) by noUS and S- by the US. There are two reasons for using this alternating procedure. First, the development of S+ reinforcing value in B1 could be explained by the Information Hypothesis or the Signal Hypothesis for instance by S+ signaling the US presented at the end of the next block (i.e. trace conditioning). Consequently,

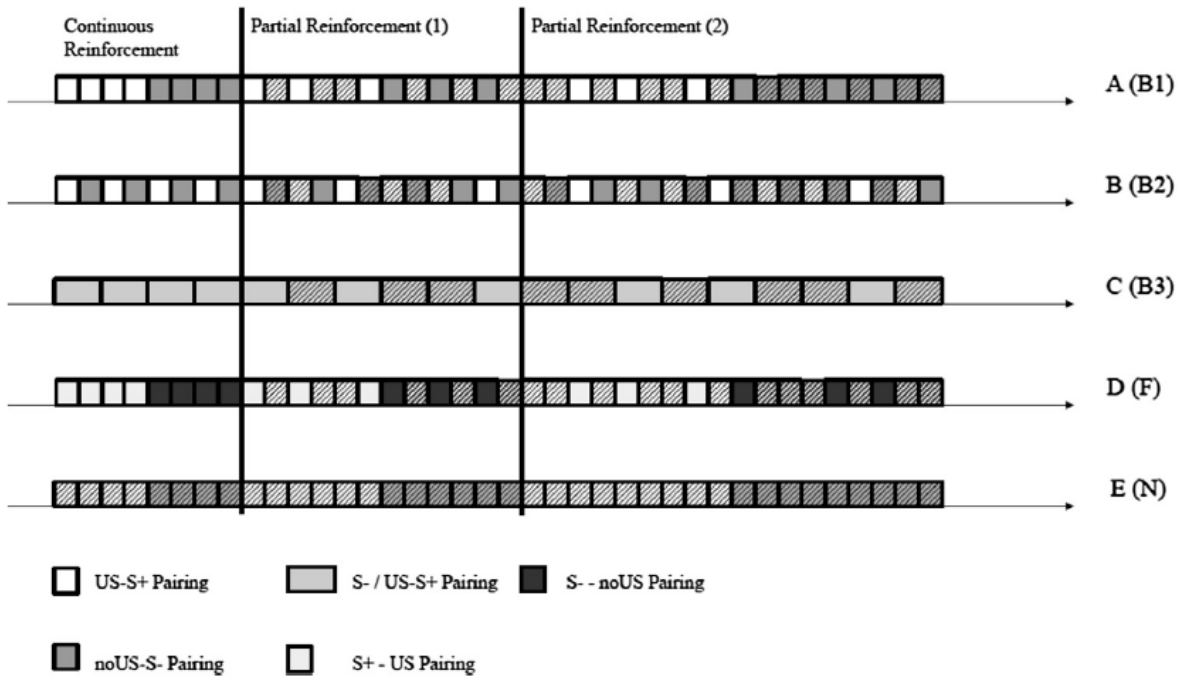


Figure 2.2: Schematic representation of the sequences designed for the CS and the US pairings, for each condition. Blocks represent pairing trials and hatched blocks represent trials where a CS was presented alone.

in B2 S+ would signal noUS and thus should not develop a reinforcing value if the interpretation based on trace conditioning is correct. Secondly, Delay Reduction Theory and the Information-Based model assume that the more a CS signals delay reduction in US presentation, the more it will develop a reinforcing value. In B2, S- being closer (in the forward direction) to the next US, so S- should develop a greater reinforcing value over S+. Again, in B2 continuous reinforcement was administered early on, and this progressively turned into a partial reinforcement schedule with interspersed presentations of S+ or S- alone.

In the B3 condition (Figure 2.2 panel C), noUS was no longer presented and S+ and S- were both correlated with the US. Pairings in B3 started with an ITI of 20 s. During the ITI, S- was presented after 7 s of the ITI had elapsed (≈ 1/3 of the ITI). The ITI was then followed by central response key activation where a FR12 schedule was in force. Ratio completion led to the US followed by S+ as in B1 and B2. Again, this pairing was designed to test the same hypotheses as in B2. Indeed, by introducing S- during the ITI without noUS, the two CSs should become equally correlated with the US. Moreover, if a trace conditioning interpretation is used to explain a conditioned reinforcing effect of S+ in B1, because S- is closer (in forward direction) to the US than S+, according to the Informational Hypothesis, the Signal Hypothesis, Delay Reduction Theory, or the Information-Based model, it should

develop greater reinforcing value over S+ as in B2. Finally, the F and N conditions were similar to B1 except that in the F condition S+-US and S- -noUS pairings were designed (forward pairings condition), and in N condition there was neither US nor noUS presentation (neutral condition).

At the end of phase 2, US and S+ (as well as noUS and S-) were paired ten times except in condition B3, where S+ and S- were paired ten times with the US. Again, note that partial reinforcement was introduced to reduce the Pavlovian extinction effect in phase 3, and CSs were delivered nine times alone in B1, B2, B3, and F conditions. Figure 2.2 summarizes the continuous and partial reinforcement. Thus, Phase 2 was divided into three periods (continuous reinforcement followed by two partial reinforcement periods). In the continuous reinforcement period, four pairings were designed between the US and S+ and between S- and noUS. In the first partial reinforcement period (partial reinforcement 1), the stimuli were paired three times and the CSs were presented alone three times. The order in pairings and CS alone trials was randomized. Finally, in the second partial reinforcement period (partial reinforcement 2), the stimuli were paired three times and the CSs were presented six times alone.

2.2.1.3.3. Phase 3 – Concurrent ratio schedule with S+ and S-

Phase 3 consisted of a concurrent FR12 schedule, with one key leading to S+ and the other to S-. The USs were not delivered in phase 3, and the keys were always reversed compared to phase 1, so the key leading to -3.00 in phase 1 led to S- in phase 3. Contingencies were similar to those designed in phase 1, except that CSs were the consequences instead of US and no-US. Delay between the last response in the FR12 and the CS was 0.1 s and the CS was presented for 0.5 s as in phase 2. Phase 3 ended after 10 consequences. The number of responses on the response keys leading to S+ and S- was recorded.

2.2.1.4. Results

In phase 1, higher responding was expected on the response key followed by time reduction of -3.00 (US) in comparison with the response key delivering no time reduction, or -0.00 (no US). Results are summarized in Figure 2.3, which depicts the average number of

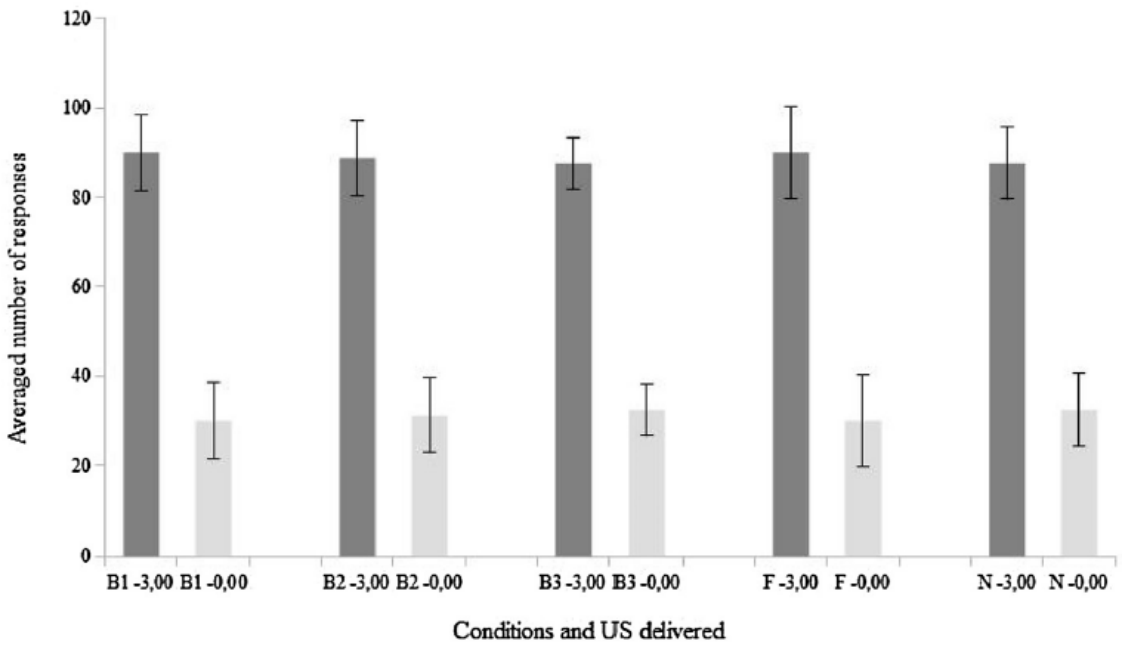


Figure 2.3: Results observed during phase 1 of training show the average number of responses and standard deviation, for each condition, on the response key leading to -3.00 or -0.00.

responses and standard deviation for each condition on the response key delivering -3.00 (dark grey) or -0.00 (light grey). A 5 (conditions) x 2 (keys) mixed analysis of variance (ANOVA) revealed no effect of conditions, F (4,45) = 0.00, $p < .05$, a significant effect of keys, F(1,45) = 600, $p < .05$, and no interaction, F (4,45) = 0.20, $p < .05$. This pattern of results suggests that time reduction was able to selectively reinforce the key that led to it, and that there were no groups differences, as expected.

During phase 3, response keys delivered S+ and S- without the primary reinforcer. Again, we measured the number of responses on the two keys for each condition. The results are summarized in Figure 2.4, which depicts the average number of responses and standard deviation for each condition on the response key delivering S+ (dark grey) or S- (light grey). A 5 (conditions) x 2 (keys) mixed analysis of variance (ANOVA) revealed no effect of conditions, F (4,45) = 1.00, $p < .05$, a significant effect of keys, F(1,45) = 168.65, $p < .05$, and a significant interaction, F (4,45) = 20.49, $p < .05$. Simple effects analyses show a significant effect of keys in groups B1, (F(1,9) = 97.68, $p < .05$), B2, (F(1,9) = 135, $p < .05$), B3, (F(1,9) = 49.85, $p < .05$), and F, F(1,9) = 121.26, $p < .05$), but not in N, (F(1,9) = 1.95, $p > .05$). Moreover, an analysis conducted on S+ for groups B1, B2, B3, and F show no significant difference between the conditions (F(3,36) = 1.3, $p > .05$). In conclusion, conditioned

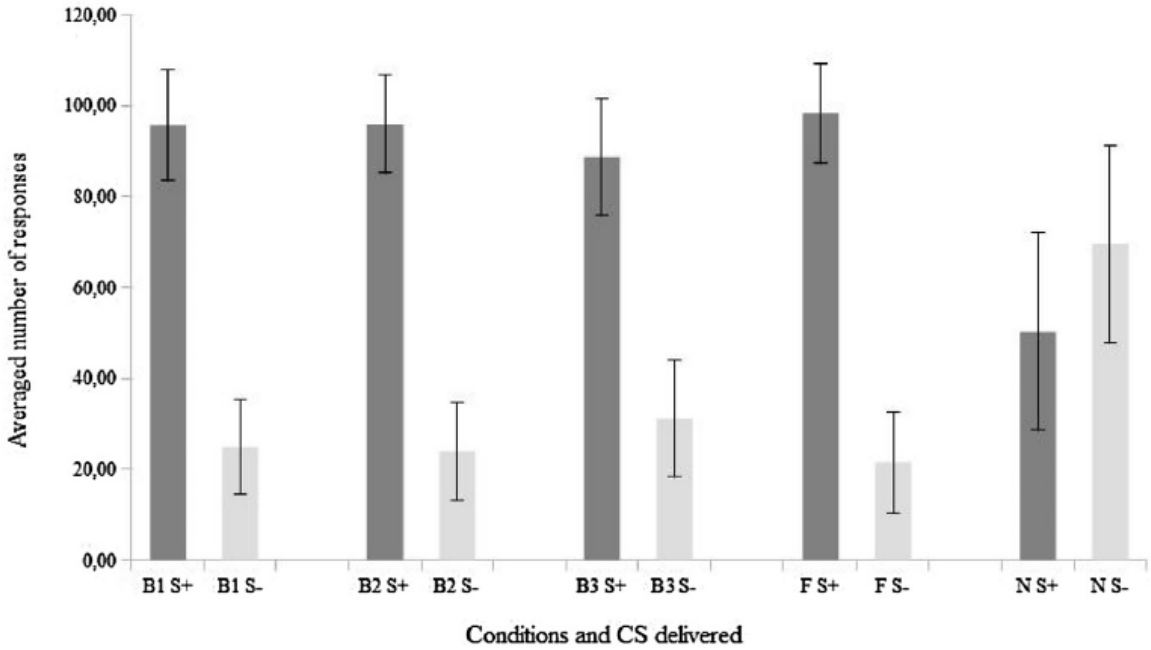


Figure 2.4: Results observed during phase 3 show the average number of responses and standard deviation, for each condition, on the response key leading to S+ or S-.

reinforcement effects were demonstrated in both backward and forward conditions, but not in the neutral condition, and no differences were observed between the backward groups and the forward group.

2.2.2 Discussion

Earlier studies on backward conditioning concluded on the inability of a backward conditioning preparation to result in conditioned excitation (Wenrick, 1932). Some evidence of excitatory backward conditioning were reported but interpreted as the result of a pseudo-conditioning process (Fitzwater, 1952), and the studies conducted by Moscovitch and Lolordo (1968) and later by Siegel and Domjan (1971, 1974) concluded that backward conditioning result in the development of conditioned inhibition. As a consequence, the process underlying backward conditioning was seen as different from the process underlying forward conditioning: while the subject is assumed to learn that the CS predicts the US presentation during forward conditioning episodes, the subjects are assumed to learn that the CS predicts the *absence* of the US during backward conditioning (see Moscovitch and Lolordo, 1968). But the growing body of evidence showing that a backward CS can elicit a conditioned response with effects significantly different from control conditions (i.e. in order to prevent

pseudo-conditioning) forced to reconsider this assumption (Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney and Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait and Saladin, 1986). However, most of these evidence were found in first-order conditioning preparations, in which the ability of a backward CS to elicit a CR was assessed, and the magnitude of the CR recorded was in general weaker than the CR observed with a forward CS (e.g. see the results of Mahoney and Ayres, 1976). Contrasting with these experiments, the present experiment assessed the ability of a backward CS to serve as an effective conditioned reinforcer for an operant behavior in human subjects. Instead of being presented as an antecedent CS eliciting or not a CR, the backward CS was delivered in consequence of an operant behavior. This experiment extended a previous study by Urushihara (2004) on backward conditioning in a conditioned reinforcement preparation with rats.

As we previously mentioned in the introduction, a wide range of procedures have been designed in the study of conditioned reinforcement. From the new-response procedure developed by Skinner (1938) to the concurrent-chain schedules or the observing-response procedure (e.g. Fantino, 1977), the procedures could be broadly divided in two categories that distinguishes by maintaining or not the pairing between the conditioned and the primary reinforcer (Williams, 1994). In the present experiment, we decided to present during the test session the CSs alone (i.e. Phase 3), in order to measure their proper reinforcing effect. After training on the concurrent FR12 schedule in Phase 1, and the conditioning session in Phase 2 in which the participants were exposed to the S+ and S- with different pairings arrangements, conditioned reinforcement was assessed during Phase 3 in a concurrent FR12 schedule delivering S+ and S-. Evidence for conditioned reinforcement was observed in B1 condition, with a larger number of responses allocated on the response key delivering S+. However, with series of US-S+ pairings trials followed by series of noUS-S- pairings trials, one might argue that S+ developed conditioned reinforcement properties because of trace conditioning between S+ presented at trial n and the primary reinforcer presented at trial n+1. This interpretation was tested in conditions B2 and B3. Indeed, in condition B2, S+ was followed after the ITI by noUS, and, in condition B3, S+ and S- were correlated with the US but S- was closer (in forward direction) than S+ to the US. Results found in B2 and B3 conditions show a strong preference for the response key producing S+, a result challenging for the trace conditioning interpretation of the results found in B1. In contrast, the results found in all the three backward conditioning conditions support the assumption that a backward CS could serve as an effective conditioned reinforcer. Finally, we should underline that no significant differences were found between backward conditions (B1, B2, and B3) and the forward (F)

condition, unlike most of the data on backward conditioning showing a weaker effect of that pairing procedure in comparison with a forward conditioning procedure (e.g. Mahoney and Ayres, 1976).

The next experiment is a replication of the Experiment 1. In Experiment 1, only one stimulus served as a primary reinforcer (i.e. the reduction in the length of the experiment by 3.00 minutes). In Experiment 2, three different stimuli served as primary reinforcers, the three stimuli varying in primary reinforcement amount. Many studies have shown that primary reinforcement amount strongly influence behaviors in choice situations, with subjects consistently choosing the option with the larger reward when the two choices are equal in terms of delay and probability of reinforcement (e.g. Green and Myerson, 2004; Mazur, 1987; Myerson and Green, 1995). Moreover, it is known that (forward) conditioned reinforcers show a similar preference (Green et al., 2013). Experiment 2 tried to extend this effect to backward conditioned reinforcers. To the best of our knowledge, only one study by Burkhardt (1980) manipulated the intensity of an aversive US in a backward conditioning preparation. In a fear conditioning experiment, Burkhardt demonstrated how the ability of a backward CS to elicit a fear-conditioned response (measured by the time taken by the subjects to complete 10 licking responses) increases with the intensity of a brief electric shock serving as an aversive US. Exactly, he reported how an electric shock of 0.5 mA resulted in 2.9 seconds to complete 10 licking responses, but a 2.0 mA resulted in 84.5 seconds to complete the same 10 licking responses, showing that backward conditioning is a pairing procedure also sensitive to the US magnitude. The aim of the present experiment was to extend these results to our conditioned reinforcement preparation. We tested if the participants shown a preference for backward CSs associated with a larger primary reinforcement amounts.

2.3. Experiment 2

2.3.1. Method

2.3.1.1. Subjects

Thirty undergraduate students at the University of Lille (22 females and 8 males) were invited to participate in this study. They were 18 to 40 years old. The participation gave

credits for a course requirement and their informed consent was obtained before the experiment began. Ten participants were randomly assigned to the three conditions.

2.3.1.2. Apparatus

The experiment was carried-out on a PC using Windows 2000 operating system and programmed on Matlab using the Psychophysics Toolbox extension. The PC was located in a darkened, quiet, small room, and subjects were seated on a chair such that their eyes were around 60 cm from the center of the monitor. Like in the experiment 1, reduction in the time taken to complete the experiment served as a primary reinforcer: Throughout the experiment, a timer on the top right corner of the screen informed the participants on the remaining time to finish the experiment. The experiment started with duration of 180.00 min and the participants were instructed that the experiment finished when the timer signaled 0.00 min. Again, subjects had to earn time, reducing the value signaled by the timer and leading them to finish the experiment faster. The primary reinforcer (i.e. US) consisted in a number presented at the center of the screen (font size: 40; font color: white) during 2 s. At US onset, updating of the timer occurred automatically with a reduction in time equal to the number presented. Three primary reinforcers amounts were manipulated in this experiment: -4.00 (US1), -1.00 (US2), and -0.20 (US3). The secondary reinforcers (CS) were three (CS1, CS2, CS3) 4 cm diameter colored disks (blue, yellow, and green, counterbalanced across participants), presented during 0.5 s at the center of the screen. Throughout the experiment, the background was black. Three squares with sides of 3 cm were used as response keys (see Figure 2.5 below). Response keys were grey when they were inactive, and green when active. Like in experiment 1, left and right side responses keys were used for the choices phases (phase 1 and phase 3) and central response key was used for the conditioning phase (phase 2). A response consisted in clicking on a square after pointing with the computer mouse.

2.3.1.3. Procedure

Instructions were written on paper and given to the participants after having obtained their informed consent (see Appendix B). It was explained that their goal was to reduce a timer displayed on the computer screen by earning time. They were shown how to use the computer mouse to click on squares shown on the screen (responses keys) to earn time. It was

Table 2.2: Summary of the experimental design used in the Experiment 2. In phase 1 was conducted the concurrent schedule with US, and the assessment of the preference for larger primary reinforcer amounts. In phase 2, participants were assigned to one condition and exposed to one of the three conditioning treatments (backward, forward, and neutral). In phase 3 was conducted the concurrent schedule with CS and the assessment of the preference for CS paired with larger primary reinforcers.

TABLE 2.2
Summary of the Procedure

Conditions	Phase 1: Concurrent FR with US	Phase 2: Conditioning	Phase 3: Concurrent FR with CS
Backward			
	(3) US1 vs US2	(10) US1 → CS1	(3) CS1 vs CS2
	(3) US1 vs US3	(10) US2 → CS2	(3) CS1 vs CS3
	(3) US2 vs US3	(10) US3 → CS3	(3) CS2 vs CS3
Forward			
	(3) US1 vs US2	(10) CS1 → US1	(3) CS1 vs CS2
	(3) US1 vs US3	(10) CS2 → US2	(3) CS1 vs CS3
	(3) US2 vs US3	(10) CS3 → US3	(3) CS2 vs CS3
Neutral			
	(3) US1 vs US2	CS1	(3) CS1 vs CS2
	(3) US1 vs US3	CS2	(3) CS1 vs CS3
	(3) US2 vs US3	CS3	(3) CS2 vs CS3

Note. The designations US vs US or CS vs CS correspond to the different choices presented to the participants, and (3) corresponds to the number of trials for which a choice (e.g. US1 vs US2) was presented to the participants. (10) corresponds to the number of trials for which a CS and US pairing (e.g. US1 → CS1) was conducted.

specified that they had to make choices using the concurrent response keys, or just click on the central key during the other phase. Ratio values running on the response keys were specified. A schematic representation of the interface was given before the participants began the experiment.

Table 2.2 (see above) summarizes the experimental design used in this study. The experiment was composed of three conditions (B, F, and N), divided in three phases. The first phase tested the reinforcing value of time reduction. This test was conducted in a concurrent FR schedule, and we expected that the subjects consistently allocated their responses on the response key delivering the larger primary reinforcer amount. The second phase consisted of the conditioning phase, in which participants were assigned to three different conditions with 10 subjects in each condition. Finally, test for conditioned reinforcement was conducted in the phase 3 and consisted in a new concurrent FR schedule similar to phase 1, except that the CSs were delivered in place of the USs. Phase 3 tested if participants allocate their choices on the response key delivering the CS associated with the larger primary reinforcer amount.

2.3.1.3.1. Phase 1 – Concurrent fixed-ratio schedule with US

Phase 1 consisted in nine trials of a concurrent fixed-ratio 6 schedule (FR6). US1, US2, and US3 were delivered. Phase 1 tested the reinforcing value of time reduction and tested if participants were sensitive to the different primary reinforcer amounts (i.e. do the participants allocate their response at any trials on the response key delivering the larger primary reinforcer amount). Finally, Phase 1 permitted to train the participants on the concurrent FR6 schedule. The different choices are summarized in Table 1 (column 1) and the contingencies were: After an inter-trial interval (ITI) of 4 s, left and right response keys lighted-up in green, meaning that they were active. A number (e.g. "- 4.00") signaled the US delivered on a key (see Figure 2.5, Top), and the US immediately followed the ratio completion (i.e. a total of six responses on a response key). Participants were exposed three times to the three different choices, the sequence in choices or the US delivered on a response key were counterbalanced across participants. During a trial, the program recorded the US delivered. If a participant selected the response key delivering the larger primary reinforcer amount, the program recorded his choice as a "correct choice". The proportion of correct choices served as the dependent variable.

2.3.1.3.2. Phase 2 – Conditioning

In Phase 2, participants were exposed to first-order conditioning. Participants were assigned to one of the three conditions, with 10 participants in each condition. In the backward pairing condition (B), US → CS backward pairings were arranged (i.e. US1 →

CS1, US2 → CS2, US3 → CS3). In the forward pairing condition (F), CS → US forward pairing were arranged. Finally in the neutral condition (N), CSs were delivered alone. Forward and neutral conditions served as control conditions. In backward and forward conditions, USs and CSs were paired ten times (e.g. in the backward condition were arranged ten US1 → CS1 pairings, ten US2 → CS2 pairings, and ten US3 → CS3 pairings), interspersed with nine presentations of the CSs alone. In the neutral condition, CSs were presented 19 times alone.

Figure 2.5 (Bottom) gives an illustration of a backward US1 → CS1 conditioning trial. The contingencies for the backward conditioning were: After an inter-trial interval of 15 s, the central key lighted-up in green, meaning that the key was active. A US (e.g. US1) immediately followed a FR6 ratio completion, and the US was immediately followed by its paired CS (e.g. CS1). Similar contingencies were applied to the forward conditioning condition except that the CSs were delivered before the USs. Again, similar contingencies were applied to the neutral condition except that the CSs were always delivered alone and followed by a 2 s interval during which the central key stayed lighted in green.

For the backward and forward conditioning conditions, phase 2 was dived in three sub-phases introducing progressively a partial-reinforcement. In the first sub-phase, a continuous reinforcement was arranged with four pairings between the USs and the CSs (e.g. in the backward conditioning condition was arranged four US1 → CS1 pairings, four US2 → CS2 pairings, and four US3 → CS3 pairings). This sub-phase was automatically followed by a second sub-phase in which partial-reinforcement was arranged, with three pairings between the USs and the CSs, interspersed with three presentations of the CSs alone. The second sub-phase was automatically followed by a third sub-phase with a new partial-reinforcement arranged, in which three pairings between the USs and the CSs, interspersed with three presentations of the CSs alone. Finally, to rule-out the possibility for trace conditioning in the backward conditioning condition between a CS presented at a trial n and its paired US presented at a trial n + 1, an alternated design similar to the B2 condition in Experiment 1 was arranged in all of the three conditions, with sequences counterbalanced across participants.

2.3.1.3.3. Phase 3 – Concurrent fixed-ratio schedule with CS

Phase 3 consisted in nine trials of a concurrent FR6 schedule. CS1, CS2, and CS3 were delivered. Phase 3 tested the acquisition of conditioned reinforcing value by the CS in the backward, forward, and neutral conditions, and tested if participants consistently allocated

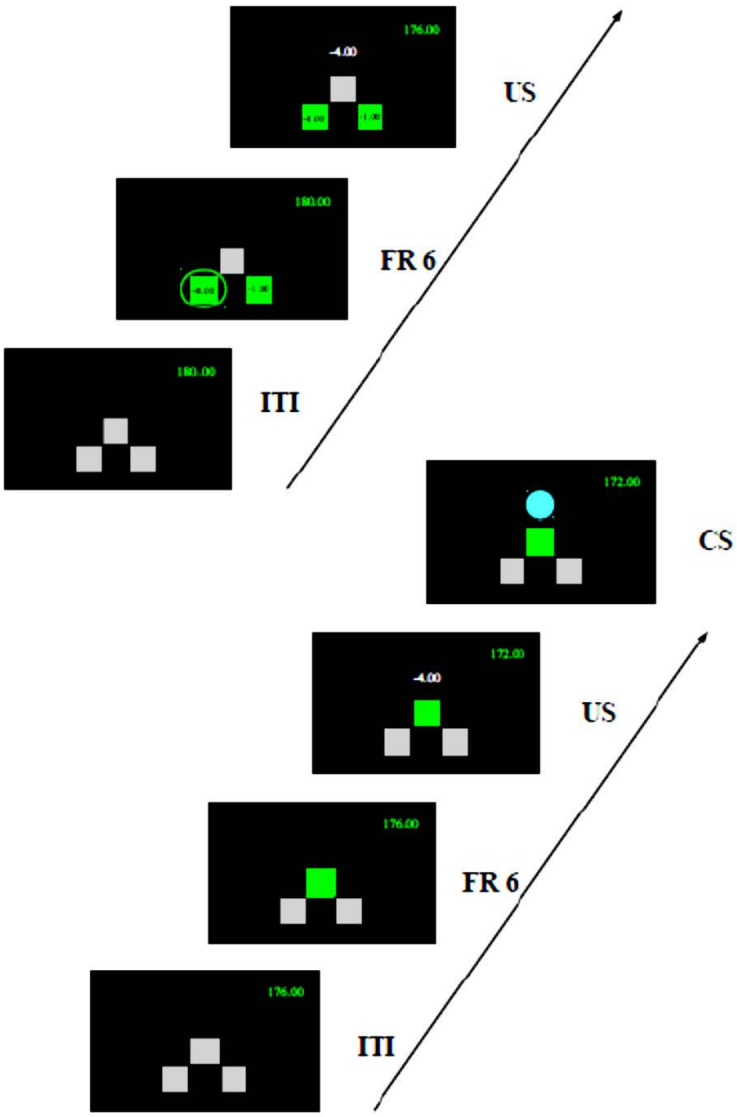


Figure 2.5. Summary of the concurrent FR schedule with US and of the pairing.

their responses at any trial on the response key delivering the CS associated with the larger primary reinforcer amount. The different choices are summarized in Table 2.1 (column 3) and the contingencies were: After an inter-trial interval of 4 s, left and right response keys lighted-up in green, meaning that they were active. The CS delivered on a key was signaled to the participants by a colored letter corresponding to the CS delivered[1], and the CS immediately followed the ratio completion. Again, participants were exposed to three times to the three different choices, the sequence in choices or the CS delivered on a response key were

[1] Participants were instructed on the correspondence between the letter and the CS delivered on a response key by a short message shown on the screen just before the phase 3.

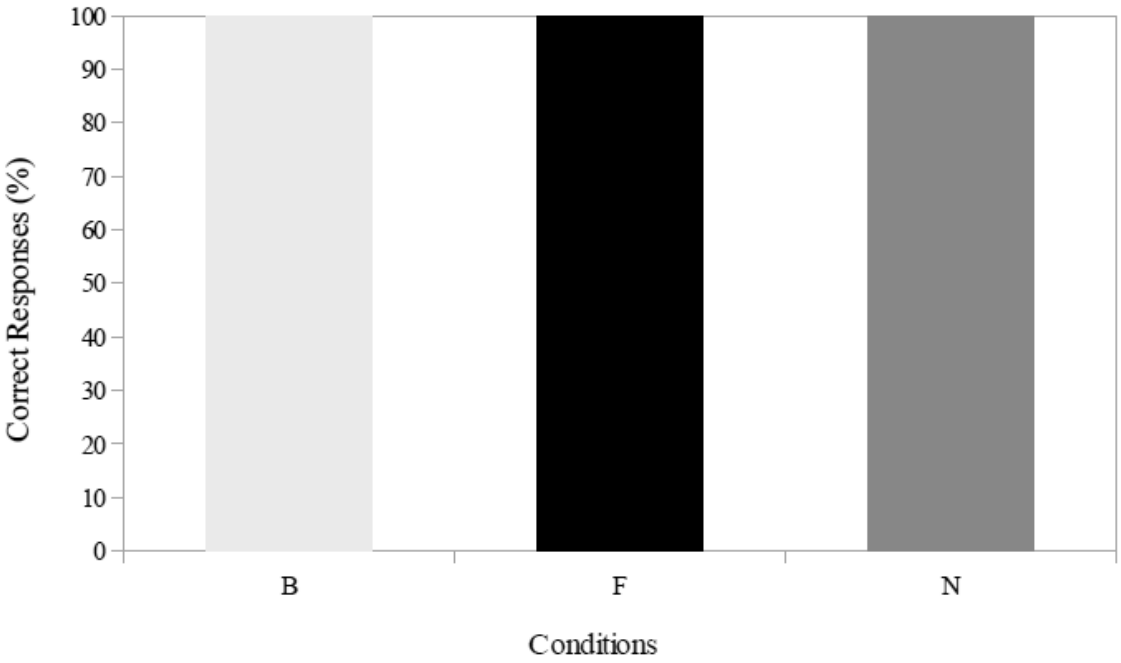


Figure 2.7: Mean percentage of correct responses with standard error reported by the participants during phase 1 for each the conditions (B, F, and N).

counterbalanced across participants. During a trial, the program recorded the CS delivered. If the participants selected the response key delivering the CS associated with a larger primary reinforcer amount, the program recorded his choice as a "correct choice". The proportion of correct choices served as the dependent variable.

2.3.1.4. Results

The figure 2.7 above summarizes the results found during phase 1, and represents the mean percentage of correct choices for each condition (B, F, and N). As a reminder, a correct choice consisted in selecting the response key delivering a larger amount of the primary reinforcer during a trial. We expected that the participants chose at any concurrent FR6 trials the response key delivering the US associated with a larger amount of reduction in the length of the experiment (i.e. US1 > US2 > US3). The results observed in phase 1 confirmed this expectation with a mean percentage of correct choices of 100% within the three conditions. From these results, we can conclude that the US (i.e. reduction in the length of the experiment) was able to serve as a primary reinforcer in our experiment.

The results found in phase 3 are summarized in the figure 2.8, and again the figure represents the mean percentage of correct choices with standard error for each condition (B,

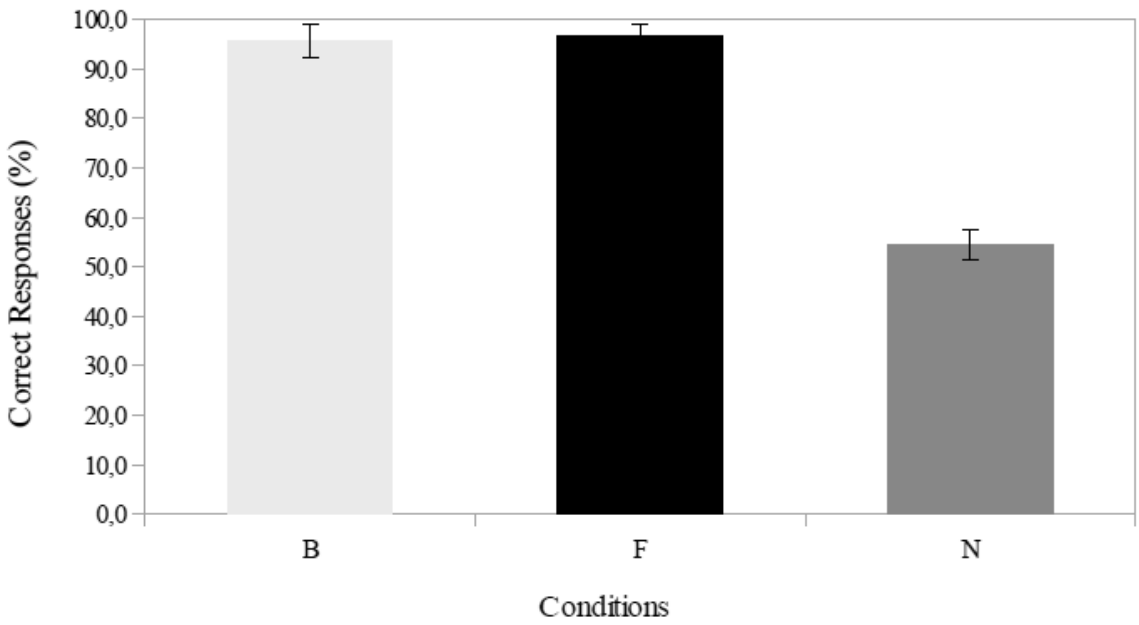


Figure 2.8: Mean percentage of correct responses with standard error reported by the participants during phase 3 across the conditions (B, F, and N).

F, and N). As a reminder, we defined a correct choice as selecting during a trial the response key delivering a CS associated with a larger reduction in the length of the experiment (i.e. CS1 > CS2 > CS3). The results found show a large percentage of correct choices in B and F conditions, but not in the N condition. An analysis of variance (ANOVA) revealed a significant effect of conditions ($F(2,27) = 65.27$, $p < .05$), but an analysis of variance conducted on the B and F conditions show no significant effect of these conditions ($F(1,18) = 0.07$, $p < .05$). In conclusion, conditioned reinforcement effects were demonstrated in both backward and forward conditions, but not in the neutral condition, and no differences were observed between the backward groups and the forward group.

2.3.2. Discussion

When subjects are exposed to a choice task with two responses keys that only differ in the primary reinforcer amount delivered, it is known that subjects will allocate their choices on the response key delivering the larger primary reinforcer amount (e.g. Mazur, 1987). This effect is found with primary reinforcers but with (forward) conditioned reinforcers as well (e.g. Green et al., 2013). In the present experiment, and in order to extend the results found in experiment 1, we tested if participants show a preference for backward CSs associated with

larger primary reinforcer amount over backward CS associated with smaller amount. To the best of our knowledge, only one experiment conducted by Burkhardt (1980) in a backward conditioning procedure manipulated the intensity of an aversive US (i.e. a brief electric shock) and assessed the effect on the CR elicited by the backward CS. Burkhardt (1980) reported a CR positively correlated with the intensity of the aversive US, suggesting that the backward conditioning procedure is also sensitive to the US magnitude.

The experimental design used in experiment 2 was highly similar to the design used in experiment 1. In phase 1, participants were exposed to nine trials of a concurrent FR6 schedule, in which three different primary reinforcer amounts (US1, US2, and US3) were manipulated. Similar to experiment 1, reduction in the time taken to complete the experiment served as a primary reinforcer. The results found in phase 1 shown that participants allocated their response on the response key delivering the larger primary reinforcer amount, suggesting that the US was an effective reinforcer. Participants were then exposed to a conditioning treatment and were assigned to one of the three conditions: a backward conditioning condition, a forward conditioning condition, and a neutral condition. An alternated design similar to the B2 condition in experiment 1 was used in order to rule-out the possibility for forward trace conditioning. Finally, in phase 3 participants were exposed to nine trials of a concurrent FR6 schedule except that the CSs were delivered in place of the US. The results show that participants in the backward conditioning condition consistently chose the response keys delivering the CS associated with the larger primary reinforcer amount, and a similar effect was found in the forward conditioning condition. Finally, no consistent preference was found in the neutral condition. Consequently, the results found in the present experiment replicated the demonstration of excitatory backward conditioning in conditioned reinforcement preparation reported in the experiment 1 or in the experiment by Urushihara (2004). In addition, these results extend the demonstration made by Burkhardt (1980) on the effect of US magnitude on the excitatory properties of a backward CS.

2.4 Discussion générale

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1 ainsi que dans l'introduction du chapitre 2, les premières études sur le conditionnement rétrograde ont pour la plus part conclu à une incapacité du SC rétrograde à provoquer une RC, et donc à ce que le conditionnement rétrograde ne puisse supporter le processus de conditionnement Pavlovien (Pavlov, 1927, p.

27 ; Wenrick, 1932). Quelques résultats suggérèrent une capacité du SC rétrograde à provoquer une RC, mais l'absence de condition contrôle dans ses expériences et des études montrant une absence de différence significative avec un groupe non-apparié (e.g. Fitzwater, 1952) amenèrent à conclure à ce que les RC parfois observées en condition rétrograde ne seraient en fait dues qu'à un processus de pseudo-conditionnement. Par la suite, des études comme celles menées par Moscovitch et Lolordo (1968) ou Siegel et Domjan (1971, 1974) amenèrent à la conclusion qu'un processus d'inhibition conditionnée se développerait en cas de conditionnement rétrograde, en opposition à l'excitation conditionnée produite par le conditionnement antérograde. Une inhibition conditionnée supposée due à l'absence de relation prédictive entre le SC et le SI, mais surtout à une relation prédictive entre le SC et l'*absence* du SI (Moscovitch et Lolordo, 1968).

Ces considérations vinrent toutefois être contredites par un certain nombre de résultats mettant en évidence des effets d'excitation conditionnée avec un SC rétrograde, et ce en dépit de son absence de relation prédictive avec le SI (e.g. Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986). La particularité de ces études par rapport aux toutes premiers résultats suggérant la possibilité d'un conditionnement rétrograde excitateur fut l'utilisation systématique de conditions contrôles écartant, a priori, la possibilité d'un pseudo-conditionnement. Cependant, la plus part de ces études rapportèrent des effets relativement faibles par rapport à ceux observés en condition de conditionnement antérograde. Des auteurs (e.g. Savastano et Miller, 1998) suggérèrent toutefois que ces faibles effets pourraient être dus non pas à une incapacité en soi de la procédure de conditionnement rétrograde à produire des effets plus importants, mais plutôt à la mesure utilisée jusque là pour étudier cette même procédure, étant à quelques exceptions prêts (e.g. Urushihara, 2004) uniquement basée sur la capacité du SC rétrograde à produire une RC.

Dans les expériences 1 et 2 présentées dans ce chapitre, nous avons décidé d'appliquer la procédure de conditionnement rétrograde à un paradigme de renforcement conditionné chez des sujets humains, nous plaçant ainsi dans la lignée des expériences menées par Urushihara (2004). Nous avons donc testé si un SC rétrograde pouvait servir de renforçateur pour un comportement opérant, en dépit de son absence de relation prédictive avec le renforçateur primaire. Testés dans différentes situations de choix, les résultats obtenus dans les expériences 1 et 2 indiquent que les SC rétrogrades semblent avoir acquis des propriétés renforçatrices, manifestées par des réponses allouées sur la clé de réponse distribuant le SC rétrograde (expérience 1) ou sur les clés de réponse distribuant un SC associé avec une plus grande

quantité du renforçateur primaire (expérience 2). De plus, la discrimination qu'implique nos résultats suggèrent l'absence d'un processus de pseudo-conditionnement, et l'utilisation de séquences d'appariements particulières (e.g. conditions B2 et B3 dans l'expérience 1) exclu la possibilité d'un conditionnement antérograde par trace entre deux essais successifs. Ces résultats vont donc dans le sens des premières démonstrations d'un conditionnement rétrograde excitateur (e.g. Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986). Ils appuient également les suggestions quant au développement de nouvelles procédures pour étudier le conditionnement rétrograde, et ce notamment par l'absence de différence significative entre les résultats obtenus dans les conditions de conditionnement antérograde et rétrograde. En conclusion, ces résultats suggèrent que le paradigme de renforcement conditionné pourrait être intéressant dans l'étude et la compréhension du phénomène de conditionnement rétrograde excitateur.

Les résultats issus des expériences 1 et 2 présentent également des implications pour des modèles du conditionnement Pavlovien, comme par exemple pour l'Hypothèse dite de l'Information (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972). Pour rappel, cette hypothèse stipule qu'une relation prédictive et non redondante entre un SC et un SI serait nécessaire au processus Pavlovien. Et comme cela fut déjà souligné par d'autres auteurs comme Savastano et Miller (1998) ou Spetch et al. (1981), l'Hypothèse de l'Information s'accommode mal avec la démonstration d'un SC rétrograde excitateur car celui-ci ne partage pas de relation prédictive avec le SI, et ne devrait par conséquent pas manifester d'effets d'excitation conditionnée. Ces considérations peuvent également s'appliquer à l'Hypothèse dite du Signal (Bolles, 1975; Davison & Baum, 2006; Longstreth, 1971; Schuster, 1969), hypothèse quant à elle focalisée sur le renforcement conditionné, mais qui considère elle aussi que le SC dans un paradigme de renforcement conditionné développerait ces effets de renforçateur en raison de son caractère prédictif à propos du SI. A nouveau, la démonstration faite d'un SC rétrograde capable de montrer des effets de renforcement conditionné n'est pas a priori compatible avec cette hypothèse. Concernant toujours les hypothèses faites sur le renforcement conditionné, la Théorie de la Réduction du Délai (Fantino, 2008; Fantino, Preston, & Dunn, 1993; Preston & Fantino, 1991) ou le modèle basé sur l'information récemment proposé par Shahan et Cunningham (2015) se trouvent également mis en défaut par nos résultats. En effet, ces modèles considèrent tout deux l'intervalle relatif entre le SC et le renforçateur primaire (intervalle SC → SI) comme élément déterminant dans la valeur conditionné. Par conséquent, et selon cette hypothèse, c'est le stimulus S- dans l'expérience 1 et les conditions B2 et B3 qui auraient alors dû développer des propriétés renforçatrices

conditionnées et donc être préféré par rapport à S+. Le fait que nous ayons observé une préférence systématique pour S+ semble contredire la formalisation proposée par ces auteurs.

Les résultats présentés dans ce chapitre semblent donc rentrer en contradiction avec une série d'hypothèses faites sur le conditionnement Pavlovien ou le renforcement conditionné. La question que nous pouvons à présent nous poser consiste à savoir si d'autres propositions théoriques seraient en mesure de rendre compte de ces mêmes résultats, et quelles en seraient les fondements. De façon très simplifié, nous pouvons dire que deux catégories de modèles, unis par le fait de considérer la proximité temporelle comme déterminant dans le processus associatif, peuvent a priori rendre compte des résultats observés ici sur le conditionnement rétrograde. Dans la première catégorie de modèle peuvent être inclus des modèles associatifs comme le modèle SOP (Wagner, 1981) ou l'approche Bio-Comportementale développée par Donahoe et Palmer (2004 ; voir aussi Donahoe et Vegas, 2004). Dans la seconde catégorie, nous pouvons citer l'Hypothèse du Codage Temporel (Savastano et Miller, 1998), proposition elle aussi associative mais se distinguant par l'introduction de la notion d'intégration des relations temporelles entre les stimuli. Dans le chapitre qui suit, nous allons tout d'abord prendre le temps de décrire les principes généraux de ces modèles et tenter d'expliquer comment ces derniers peuvent rendre compte des résultats obtenus dans les expériences 1 et 2. A la suite de cette présentation, nous présenterons le paradigme que nous avons développé pour tenter de distinguer ces deux hypothèses, ou en tout cas dans leur formalisation actuelle. Cette présentation sera suivie par la description de la troisième et dernière expérience menée dans le cadre de cette thèse et d'une discussion sur les implications des résultats obtenus.

2.5 Summary of the section 2.4.

As we previously mentioned, early studies on backward conditioning concluded that the procedure doesn't result in the development of excitatory conditioning (Pavlov, 1927, p. 27; Wenrick, 1932). Few results reported conditioned responding, but the lack of control conditions and the other experiments showing that a CR elicited by a backward CS was not significantly different from the response elicited by an unpaired CS resulted in the assumption that the CR was due to a pseudo-conditioning process (Fitzwater, 1952). Few decades later, with the results of Moscovitch and Lolordo (1968) or Siegel and Domjan (1971, 1974), the development of conditioned inhibition was seen as the outcome of backward conditioning,

with the assumption that backward conditioning results in a CS that predicted the absence of the US. These conclusions were however challenged by a set of studies that reported evidence of excitatory backward conditioning, and including control conditions to rule-out the possibility for pseudo-conditioning (e.g. Ayres et al., 1987; Burkhardt, 1980; Heth, 1976; Mahoney & Ayres, 1976; Spetch et al., 1982; Tait & Saladin, 1986). However, the behavioral effects found in the backward conditioning conditions were commonly weaker than the effects found in forward conditioning, and learning scientists (e.g. Savastano and Miller, 1998) have suggested the necessity to develop new procedures for the study of backward conditioning. Alternative paradigms for the study of backward conditioning were found in second-order conditioning experiments (e.g. Barnet and Miller, 1996), sensory preconditioning experiments (e.g. Arcediano and Miller, 2003), or conditioned reinforcement preparation (Urushihara, 2004).

In experiments 1 and 2 and in line with the study of Urushihara (2004), we extended the study of backward conditioning to a conditioned reinforcement preparation with human subjects. We tested the ability of a backward CS to serve as a conditioned reinforcer despite the absence of a predictive relationship between the stimuli. Evidence of conditioned reinforcement effects were found in choice tasks, with participants allowing their responses on the response key delivering the backward CS (experiment 1) or on the response keys delivering a backward CS paired with a larger amount of primary reinforcement (experiment 2). Moreover, the discrimination included in these experiments rule-out the possibility for pseudo-conditioning, and the use of pairings arrangements like in B2 and B3 conditions of the experiment 1 prevent the possibility for a forward trace-conditioning interpretation. Consequently, the experiments 1 and 2 replicated and extended the demonstrations of excitatory backward conditioning. Moreover, with the absence of significant difference in the conditioned reinforcing effects found in the backward and forward conditions, the present results suggested the interest of the conditioned reinforcement preparation for the study of backward conditioning.

In addition with these methodological issues, the evidence of excitatory backward conditioning found in experiments 1 and 2 challenge the assumptions made by the Informational Hypothesis (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972). As a reminder, the Informational Hypothesis states that a predictive relationship between a CS and a US is necessary for the development of excitatory conditioning; an assumption in line with the general notion of predictive learning. The evidence of excitatory backward conditioning is a problem for the Informational Hypothesis because the subject is not able to

anticipate the US based on the CS presentation, and the development of conditioned excitation consequently is not expected (see again Savastano and Miller, 1998). Backward conditioned reinforcement is also challenging for the Signal Hypothesis of conditioned reinforcement (Bolles, 1975; Davison & Baum, 2006; Longstreth, 1971; Schuster, 1969), this hypothesis stating that the ability of a CS to serve as a conditioned reinforcer depends on the predictive relationship it shares with a primary reinforcer. Again, the temporal relationships arranged in these experiments and the evidence of conditioned reinforcement effects challenge this assumption. Finally, the results are also difficult to explain in terms of the Delay Reduction Theory (Fantino, 2008; Fantino, Preston, & Dunn, 1993; Preston & Fantino, 1991) as well as in terms of the Information-Based model of Shahan and Cunningham (2015). Both of them assume that the reinforcing value of a CS depends on the forward CS → US interval, relative to the interval separating two presentations of the US. The preference observed for S+ in conditions B2 and B3 of the experiment 1 is unexpected by the models because S- was closer than S+ from the US.

Contrasting with these models, the present results support two other categories of associative learning models that both seen in temporal proximity a relevant variable for the occurrence of Pavlovian conditioning. The first category concerns associative models as SOP (Wagner, 1981) or the Bio-Behavioral approach developed by Donahoe and Palmer (2004; but see also Donahoe and Vegas, 2004). The second category concerns for instance the Temporal Coding Hypothesis (e.g. Arcediano and Miller, 2002; Savastano and Miller, 1998), that include the general notion of temporal integration. In the next chapter, we will firstly present these hypotheses and try to present how these hypotheses can explain the results found in experiments 1 and 2. Following this presentation, we will present the paradigm we developed in order to test the assumptions made by these hypotheses, followed by the presentation of the third and last experiment conducted in this thesis.

Appendix A

Instructions gave to the participants in experiment 1 (*translated from French to English*).

"Thank you for your participation in this study on human behavior.

When the experiment will start, on the computer screen you will see a timer with the value: "180.00" (time in minute). The experiment will finish when the timer value will be "0.00". Your aim in this experiment will be to earn at several occasions a specific quantity of

time (-03.00) that will reduce the timer value. By reducing this value, the experiment will finish faster.

During the experiment, depending on your actions, you may earn time (-03.00) or not (-00.00). On the computer screen, 3 squares will be shown (see the illustration below). Squares could be active (green color) or inactive (grey color). When the two bottom squares are active, you will have to make a choice by clicking 12 times with the computer mouse on one of them. Otherwise, only the central square will be active.

At different moments, two disks of different colors could be shown. It is not requiring for you to click on that disks. Finally, when you earn time or not, a message is shown on the screen and change in the timer is implemented at the moment."

Appendix B

Instructions gave to the participants in experiment 2 (*translated from French to English*).

"Thank you for your participation in this study on human behavior.

When the experiment will start, on the computer screen you will see a timer with the value: "180.00" (time in minute). The experiment will finish when the timer value will be "0.00". Your aim in this experiment will be to earn at several occasions different quantities of time (-4.00; -1.00; -0.20) that will reduce the timer value. By reducing this value, the experiment will finish faster.

On the computer screen, 3 squares will be shown (see the illustration below). Squares could be active (green color) or inactive (grey color). When the two bottom squares are active, you will have to make a choice by clicking 6 times with the computer mouse on one of the two squares. Stimuli will be presented in consequence of your choices (e.g. a specific quantity of time), and the stimuli presented will be signaled on the squares (e.g. “-4.00”). Otherwise, only the central square will be active.

At different moments, three disks of different colors could be shown. It is not requiring for you to click on that disks. Finally, when you earn time a number corresponding to the quantity of time earned is shown on the screen and change in the timer is implemented at the moment."

3. Chapitre 3
Conditionnement rétrograde de second-ordre dans une procédure de renforcement conditionné

3.1. Introduction

3.1.1. SOP et l'approche Bio-Comportementale

Les modèles qui vont nous intéresser dans cette section sont le modèle SOP (Mazur et Wagner, 1982 ; Wagner, 1981) et l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004 ; Donahoe et Vegas, 2004). Ces deux approches se distinguent de l'Hypothèse de l'Information (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) et plus généralement de l'approche prédictive (e.g. Schultz and Dickinson, 2000) présentées dans le chapitre 1 par le fait que ces modèles ne considèrent pas qu'une relation prédictive entre le SC et le SI soit une condition nécessaire à l'excitation conditionnée, et suggèrent en retour qu'un conditionnement rétrograde excitateur serait possible sous certaines conditions. Dans un premier temps, nous allons prendre le temps de présenter le modèle SOP de Wagner. Cette présentation nous permettra d'expliquer comment ce modèle se propose de rendre compte de cas de conditionnement rétrograde excitateur, nous permettant ainsi de voir comment il peut s'appliquer aux résultats obtenus dans les expériences 1 et 2. Nous réaliserons ensuite une présentation similaire de l'approche Bio-Comportementale, approche dont l'explication du conditionnement rétrograde excitateur est assez semblable à celle proposée par SOP (voir à ce sujet Donahoe et Vegas, 2004).

SOP (Mazur et Wagner, 1982 ; Wagner, 1981) se caractérise tout d'abord par la façon avec laquelle vont être représentés les stimuli de l'environnement. Selon ce modèle, les stimuli de l'environnement sont représentés sous la forme de *nodes*, composés d'un nombre fini mais important d'éléments. Le node d'un SI sera donc considéré comme la représentation de ce même stimulus. Les nodes qui composent le système sont reliés entre eux par des liens

associatifs, liens qui sont susceptibles d'évoluer selon les expériences auxquelles sont confrontés les sujets. Ainsi à la présentation d'un stimulus (e.g. un SI), une activation du node correspondant à ce stimulus aura lieu qui sera à la fois susceptible de provoquer des modifications des liens associatifs le connectant à d'autres nodes (e.g. le node d'un SC), mais également dans certains cas de provoquer une réponse.

Selon SOP, les éléments d'un node peuvent connaître trois états distincts : Inactif I, Activité primaire A1, Activité primaire A2. A chaque instant, chaque élément se trouvera selon les conditions dans un état ou dans l'un des deux autres, et un node de façon générale se trouvera être dans une proportion *p* dans chacun des trois états (p_I, p_{A1}, p_{A2}). En l'absence d'une présentation du stimulus (du SI dans notre cas), ou en l'absence d'une activité récente, SOP considérera que chacun des éléments composant le node se trouveront dans l'état I. Mais à la présentation du stimulus, à chaque instant où le stimulus est présent, il y aura une probabilité P(1) que chacun des événements passent (individuellement) dans l'état d'activité primaire A1, et où la valeur de P(1) dépendra de l'intensité du stimulus. A la suite d'un passage dans l'état A1, un élément à chaque instant aura une probabilité P(d1) de passer à l'état A2, puis de passer de l'état A2 à l'état I avec une probabilité P(d2). Cette conceptualisation implique donc qu'à la fin de la présentation (physique) d'un stimulus, comme un SI, il est possible que le node lui correspondant soit encore, dans une certaine proportion *p*, dans l'état d'activité A1 ou A2. Pour finir, SOP suppose que la réponse correspondant à un SI dépendra de l'état d'activité du node correspondant au SI, et plus exactement dépendra à chaque instant de la proportion d'éléments dans les états d'activité A1 et A2.

A présent, il nous faut rapporter le principe sur lequel s'appuie SOP pour rendre compte de l'excitation conditionnée. Disons tout d'abord que l'effet excitateur observé à la présentation d'un SC repose selon SOP sur un lien du type SC → Node(SC) → Node(SI) → RC, selon lequel la présentation du SC viendrait activer le node lui correspondant (i.e. Node(SC)), venant à son tour activer le node du SI (i.e. Node(SI)), cette même activation ayant pour conséquence, par exemple, l'apparition d'une RC. Selon SOP, le node représentant un SC partage un fonctionnement similaire à celui représentant un SI. Cependant, il aura également la capacité à affecter directement le node représentant le SI, et ce en faisant passer les éléments du SI de l'état inactif à l'état d'activation primaire *A2* (et non A1 comme lors de la présentation physique du SI), et ce à chaque instant selon la probabilité P(2). La valeur de P(2) est considérée comme dépendant à la fois de la proportion d'éléments du SC dans les états d'activité A1 et A2 (en conséquence de la présentation du stimulus), mais également de

la force associative $V_{SC\text{-}SI}$ entre ces stimuli. En d'autres termes, on comprend que pour une force associative $V_{SC\text{-}SI}$ positive, la présentation du SC provoque le passage d'éléments du node lui correspondant dans les états A1 puis A2, rendant la probabilité P(2) positive et faisant donc passer des éléments du SI dans l'état A2. Le passage d'éléments du node du SI dans l'état A2 aura pour conséquence, en suivant notre exemple, de provoquer une RC.

Pour finir sur la présentation de SOP, il nous reste donc à présenter le principe selon lequel se développerait une force associative $V_{SC\text{-}SI}$ entre le node du SC et celui du SI. Selon SOP, une valeur associative $V_{SC\text{-}SI}$ se développera en fonction de la proportion d'éléments des nodes du SC et du SI co-activés dans l'état d'activité A1, modulé par un paramètre de vitesse d'apprentissage L^+. Ce principe, compris dans le principe d'activation des nodes, permet à la fois de rendre compte d'un gradient temporel, d'un conditionnement de type trace, mais également d'une excitation conditionnée observée lors d'un conditionnement rétrograde. En effet, à la présentation du SI, et selon la valeur du paramètre P(d1) déterminant la probabilité à chaque instant de passage d'un élément de l'état A1 à l'état A2, des éléments du node représentant le SI vont donc rester pendant un certain temps dans l'état d'activation A1 malgré l'absence physique du SI. Par conséquent, une présentation suffisamment contiguë du SC, et le passage d'éléments de son node dans l'état A1, peut permettre une co-activité dans l'état A1 d'éléments des nodes du SC et du SI, et par conséquent permettre le développement d'une force associative $V_{SC\text{-}SI}$ positive entre le SC et le SI. A l'opposé, une présentation pas suffisamment proche du SC de façon rétrograde ne permettrait pas cette co-activité des nodes du SI et du SC, et par conséquent devrait être observé une réduction, si ce n'est une absence, de RC à la présentation du SC lorsque l'intervalle SI – SC est allongé. En accord avec cette interprétation, Romaniuk et Williams (2000) ont ainsi montré comment l'effet suppressif d'un SC rétrograde dans un paradigme de suppression conditionnée diminuait lorsque l'intervalle entre le SI et le SC passait de 0 à 3 s. En appliquant ce principe aux résultats présentés dans les expériences 1, et en supposant que de l'activité du node du SI (i.e. le renforçateur primaire dans nos expérience) dépende également la capacité du SC à fonctionner comme renforçateur, on pourra supposer qu'avec la forte contiguïté temporelle arrangée entre le renforçateur primaire et le SC rétrograde (i.e. 100 ms), cette proximité temporelle aurait permis une co-activité d'éléments dans l'état A1, et par conséquence le développement d'une excitation conditionnée : le renforçateur conditionné pourrait, par son node, activité le node du renforçateur primaire et ainsi fonctionnerait comme renforçateur conditionné.

Pour finir sur cette section, nous allons à présent nous intéresser brièvement à l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004 ; Donahoe et Vegas, 2004). Nous

ne rentrerons pas dans les détails des modèles connectionistes issus de travaux de ces auteurs (e.g. Donahoe et al., 1993), mais nous contenterons comme nous l'avons fait avec le modèle SOP de présenter le principe de cette approche. Tout d'abord, nous pouvons dire que l'approche développée par Donahoe et ses collaborateurs se distingue de l'Hypothèse Informationnelle, tout comme SOP, par l'absence de la considération selon laquelle une relation prédictive entre le SC et le SI serait nécessaire à une excitation conditionnée. Elle se distingue également de façon plus générale de la vision d'un apprentissage associatif comme apprentissage prédictif (e.g. Schultz et Dickinson, 2000), et semble plutôt s'inscrire dans la tradition béhavioriste radicale (e.g. Skinner, 1953) ou S – R (e.g. Hull, 1943), en n'invoquant pas l'idée de comportements dirigés ou guidés par des conséquences futures. Ainsi selon son principe d'apprentissage associatif par renforcement, l'action du renforçateur primaire consistera selon ce modèle à sélectionner et à affermir (i.e. renforcer) au fur et à mesure des essais les liens associatifs existant entre la réponse émise et le contexte sensoriel dans lequel se trouvait émise la réponse. En conséquence de quoi, et que la réponse soit opérante ou réflexe, le contexte sensoriel grâce aux liens associatifs renforcés au fur et à mesure des essais sera alors capable de provoquer par sa présentation la réponse préalablement renforcée. Ce même contexte sensoriel ne sera toutefois pas uniquement capable de provoquer une réponse conditionnée, mais il sera également capable selon Donahoe et ses collaborateurs de venir sélectionner et renforcer d'autres liens associatifs, que cela concerne des réponses réflexes (i.e. conditionnement de second-ordre) ou des réponses opérantes (i.e. renforcement conditionné) ; cette capacité étant supposée reposer sur la capacité du SC, à travers des liens associatifs, à activer le système modulateur grâce auquel sont modifiés (par renforcement) les différents liens associatifs sensori-moteurs (voir Donahoe et Palmer, 2004, chapitre 4).

En partant de ce principe général, il nous faut savoir à présent quelles sont les conditions supposées par le modèle pour qu'ait lieu un conditionnement excitateur, conférant ainsi au SC la capacité d'entre autre renforcer de nouveaux liens environnement – comportement. De façon générale, il est proposé qu'une proximité temporelle entre le contexte sensoriel (i.e. le SC) et le stimulus inconditionné soit une condition nécessaire à ce processus, accompagnée par ce que les auteurs appellent une *divergence comportementale*. Plus exactement, Donahoe et Vegas (2004) proposent que la condition à une excitation conditionnée serait une relation contiguë antérograde ou simultanée entre le SC et la réponse provoquée par le SI, soit une relation du type SC → RI (i.e. réponse inconditionnée), et non plus antérograde entre le SC et le SI comme le stipule l'Hypothèse Informationnelle. A nouveau appliqué à la procédure utilisée dans les expériences 1 et 2, et sachant l'intervalle SI

→ SC de seulement 100 ms, on pourrait supposer un chevauchement entre l'effet provoquer par le renforçateur primaire (bien que non mesuré) et le SC, permettant alors à ce même SC d'acquérir, entre autre, la fonction de renforçateur conditionné.

Dans la sous-partie qui va suivre, nous allons à présent nous intéresser à la seconde catégorie de modèles susceptible de rendre compte des résultats obtenus dans les expériences 1 et 2, et que nous illustrerons à travers l'Hypothèse du Codage Temporel (e.g. Savastano et Miller, 1998).

3.1.2. L'Hypothèse du Codage Temporel

Pour introduire à présent l'Hypothèse du Codage Temporel (e.g. Savastano et Miller, 1998), nous pouvons commencer par dire que cette hypothèse s'est notamment développée sur le principe que l'absence de réponse conditionnée souvent observée dans une procédure de conditionnement rétrograde (e.g. les résultats de Smith et al., 1969) ne serait non pas dû à un problème d'apprentissage comme le stipule l'Hypothèse de l'Information (i.e. absence de formation d'une association SC – SI en raison de l'absence de relation prédictive entre les stimuli), mais serait plutôt dû en réalité aux paradigmes employés pour étudier cette même procédure, et plus exactement à l'utilisation quasi-systématique de procédures Pavlovienne classiques dans lesquelles sont évaluées la capacité d'un SC à provoquer une RC. En effet, tout comme le modèle SOP de Wagner (1981) ou l'approche développée par Donahoe et Palmer (2004), l'Hypothèse du Codage Temporel rejette l'idée qu'une relation prédictive serait nécessaire au processus associatif (dans son cas, à une association de type SC – SI). Cette hypothèse propose au contraire que la simple proximité temporelle entre deux stimuli serait nécessaire et suffisante à ce que se forme une association. Ainsi, dans une procédure de conditionnement rétrograde comme celles exposées dans les deux chapitres précédents, l'Hypothèse du Codage Temporel considérera qu'une association se formera entre le SC et le SI à la condition qu'existe une proximité temporelle entre ces mêmes stimuli.

Avec la proposition faite d'une proximité temporelle comme nécessaire et suffisante à la formation d'une association entre deux événements, il reste alors à l'Hypothèse du Codage Temporel à expliquer pourquoi aucune ou une faible réponse est communément observée dans une procédure de conditionnement rétrograde. En effet, une association formée entre le SC et le SI devrait a priori avoir pour conséquence que le SC soit en mesure de provoquer, par exemple, une RC. Pour rendre compte de cette absence de réponse, l'Hypothèse du Codage

Temporel invoque l'absence de relation prédictive entre le SC et le SI au moment de la phase test (et non au moment du conditionnement comme le propose l'Hypothèse de l'Information). Le caractère excitateur ou inhibiteur d'un stimulus ne dépendrait donc non pas directement de l'association formée avec un SI (comme on le retrouve par exemple dans le modèle de Rescorla et Wagner, 1972, proposant une force associative $V(SC_i)$ excitatrice *ou* inhibitrice), mais de la configuration temporelle dans laquelle il se trouverait au moment de la phase test et de son caractère prédictif ou non du SI. Ainsi, et selon cette hypothèse, un SC pourrait donc dans certaines situations manifestées des effets d'inhibition conditionnée et dans d'autres cas intervenir dans un processus d'excitation conditionnée. Le caractère prédictif ou non d'un stimulus reposerait sur la capacité supposée de sujets à apprendre, lors d'une association entre deux événements, la relation temporelle existant entre ces deux mêmes événements. En d'autres termes, lors par exemple d'un conditionnement rétrograde, il ne serait donc pas uniquement formé une association entre le SC et le SI mais il serait également appris par le sujet – sur une base associative – que le SC succède au SI. De plus, l'Hypothèse du Codage Temporel propose que de deux éléments jamais directement associés (e.g. SC2 et le SI lors d'un conditionnement de second-ordre) pourrait être déterminé la relation temporelle existant entre ces stimuli dans la mesure où il partagerait un événement commun (e.g. SC1 dans le cas du conditionnement de second-ordre).

En résumé, l'Hypothèse du Codage Temporel est une hypothèse associative reposant sur 4 suppositions qui sont : (1) La proximité entre deux événements est nécessaire et suffisante pour le développement d'une association entre ces mêmes événements (e.g. association de type SC – SI). (2) La relation temporelle existant entre deux événements serait apprise par les sujets et, (3) cette relation temporelle jouerait un rôle essentiel dans la réponse émise par les sujets à la présentation de l'événement. Enfin (4) les sujets seraient en mesure de combiner des associations entre elles, déterminant les relations temporelles existant entre deux événements jamais appariés (comme lors d'un conditionnement de second-ordre). Ces suppositions faites par l'Hypothèse du Codage Temporelle se sont vues appuyées par un ensemble de résultats principalement obtenus dans des paradigmes de conditionnement de second-ordre (e.g. Barnet et Miller, 1996) et de pré-conditionnement sensoriel (e.g. Arcediano et al., 2003). Aussi avant de présenter comment l'Hypothèse du Codage Temporel pourrait rendre compte des résultats présentés dans le chapitre 2, nous allons nous arrêter un instant sur des résultats obtenus dans un paradigme de conditionnement rétrograde de second-ordre. Nous faisons le choix de présenter ces résultats car la procédure élaborée en expérience 3 pour tenter de séparer les modèles associatifs présentés dans la section précédente et l'Hypothèse

du Codage Temporel s'est largement inspirée de cette même procédure de conditionnement rétrograde de second-ordre. Pour rappel, dans une procédure de conditionnement de second-ordre, un premier stimulus (SC1) est tout d'abord apparié à un SI de façon antérograde au cours d'une phase 1 (i.e. SC1 → SI). Cet appariement a pour conséquence l'émission d'une RC à la présentation de SC1. Au cours d'une seconde phase, un second stimulus (SC2) est apparié à SC1 là aussi de façon antérograde (i.e. SC2 → SC1) mais sans jamais être directement apparié au SI. La conséquence de ce second appariement est l'acquisition par SC2 de la capacité à provoquer une RC alors qu'il n'a jamais été directement apparié au SI. Dans une perspective informationnelle, la capacité de SC2 à provoquer une RC dépendrait du caractère prédictif de SC1 relativement au SI, et plus généralement de la formation d'une association de type SC2 → SC1 → SI (Rescorla, 1972).

Dans l'expérience menée par Barnet et Miller (1996), les sujets (des rats) étaient dans une première phase non pas exposés à des appariements antérogrades entre un SC et un SI (i.e. SC → SI) mais à des appariements rétrogrades (i.e. SI → SC). Un stimulus sonore (SC1) succédait ainsi à la présentation d'un bref choc électrique et cet appariement rétrograde eu pour conséquence le développement d'une inhibition conditionnée chez SC1. A la suite de cette démonstration du développement d'une inhibition conditionnée, Barnet et Miller arrangèrent un appariement antérograde entre un second stimulus (SC2) et SC1 (i.e. SC2 → SC1) et testèrent la capacité de SC2 à provoquer une réponse conditionnée (mesurée par une suppression conditionnée). Dans cette situation, et avec la démonstration de l'acquisition de propriétés inhibitrices par SC1, une interprétation en terme informationnelle s'attendrait à ce que SC2 ne soit pas en mesure de provoquer une RC en raison de son appariement avec un stimulus non prédictif du SI. Pour autant, Barnet et Miller rapportèrent une réponse conditionnée à la présentation de SC2. Ils interprétèrent ces résultats selon l'Hypothèse du Codage Temporel en supposant que le sujet aurait formé, grâce à la proximité temporelle en phases 1 et 2, d'abord une association de type SI → SC1 puis une association du type SC2 → SC1. Aussi grâce à la superposition temporelle entre SC2 et le SI (tout deux précédant SC1), SC2 serait alors devenu prédictif du SI et aurait donc été en mesure de provoquer une RC. Ces résultats furent répliqués quelques années plus tard par Cole et Miller (1999).

Pour terminer cette section présentant l'Hypothèse du Codage Temporel, nous allons à présent nous intéresser à la manière avec laquelle cette hypothèse peut rendre compte des résultats obtenus dans les expériences 1 et 2. Si l'on suit le principe numéro 1 de cette hypothèse, à savoir que la proximité temporelle entre deux stimuli serait suffisante à la formation d'une association, nous pouvons tout d'abord considérer qu'une association se

serait formée, par exemple pour l'expérience 1, en phase 2 entre le renforçateur et le SC rétrograde grâce à la forte proximité temporelle arrangée entre ces stimuli (i.e. un intervalle inter-stimulus de 100 ms). De plus, selon le second principe, les sujets pourraient avoir acquis la relation temporelle (rétrograde) existant entre ces mêmes stimuli. Par conséquent, pendant la phase test durant laquelle les sujets accédaient à la présentation du SC rétrograde après avoir complété le programme à ratio fixe FR12, les sujets auraient pu s'attendre, toujours selon cette hypothèse, à une présentation du renforçateur primaire *juste avant* la présentation du SC. Aussi étant donné que l'un des stimuli (S+) était associé à une réduction de la durée de l'expérience, et le second stimulus (S-) était quant à lui associé à une absence de réduction, il serait alors logique que les participants aient alloué leurs réponses sur la clé de réponse distribuant S+. La même interprétation peut ensuite être appliquée à l'expérience 2, où cette fois trois SC (SC1, SC2, SC3) étaient associés à trois quantités différentes (SI1, SI2, SI3) du renforçateur primaire.

3.1.3. La procédure de conditionnement rétrograde de second-ordre : une proposition pour la distinction entre les modèles

A travers les deux sous parties présentant respectivement les modèles SOP (Wagner, 1981) et l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004) d'un côté, et de l'autre l'Hypothèse du Codage Temporel (Savastano et Miller, 1998), nous avons pu voir comment ces deux catégories de modèles pouvaient rendre compte des résultats obtenus dans les expériences 1 et 2, mais sur la base de mécanismes relativement différents : Selon les modèles associationnistes de Wagner (1981) et Donahoe et Palmer (2004), en supposant que la proximité temporelle entre le SI et le SC ait permis au SC soit d'activer le « node » représentant le SI (selon SOP) soit d'activer un système modulateur (selon l'approche bio-comportementale), et donc à ce stimulus de servir de renforçateur. Ou selon l'Hypothèse du Codage Temporelle, la même proximité temporelle entre le SI et le SC aurait permis la formation d'une association entre ces stimuli et la présentation du SC dans une contingence opérante l'aurait alors rendu prédictif d'une présentation du SI avant ce même SC.

Le protocole élaboré et mis en place dans les expériences 1 et 2 ne nous permet cependant pas de distinguer ces deux interprétations. Ainsi, dans une troisième et dernière étude, nous avons cherché à apporter les modifications nécessaires à ce protocole de telle façon à ce que SOP ou l'approche bio-comportementale et l'Hypothèse du Codage Temporel

aient deux attentes différentes sur les résultats. La particularité de l'Hypothèse du Codage Temporel par rapport aux deux autres modèles est de considérer qu'un SC ne déclenchant pas de RC, voire manifestant des effets d'inhibition conditionnée, peut toutefois être le support à une excitation conditionnée s'il est introduit dans une relation prédictive comme par exemple lors d'un conditionnement de second-ordre. A l'inverse, SOP par exemple supposera quant à lui qu'un stimulus manifestant des effets d'inhibition conditionnée ou ne déclenchant pas de RC ne pourrait pas être le support à une excitation conditionnée. Le principe du protocole de conditionnement rétrograde de second-ordre développé par Barnet et Miller (1996) ou Cole et Miller (1999) nous semble donc intéressant à ce propos. En effet, en montrant qu'un stimulus rétrograde passant des tests à une inhibition conditionnée parvenait toutefois à servir de support à un conditionnement rétrograde de second-ordre, les résultats n'ont pas seulement représenté un challenge pour l'Hypothèse de l'Information mais également pour un modèle comme SOP. En effet, SOP suppose par exemple que le conditionnement de second-ordre repose sur une association du type SC2 → SC1 → SI (Wagner et Brandon, 1989), et en tout cas repose sur la valeur excitatrice de SC1. L'inhibition conditionnée observée au SC1 rétrograde dans les études de Barnet et Miller (1996) et Cole et Miller (1999) pose donc un problème à SOP, tout comme elle pose un problème au modèle de Donahoe et Palmer (2004) qui considère là aussi que le conditionnement de second-ordre dépend des propriétés excitatrices de SC1, manifestées par exemple dans sa capacité à provoquer une RC.

Dans la troisième et dernière expérience présentée dans ce manuscrit, nous avons donc cherché à étendre le protocole développé par Barnet et Miller (1996) et Cole et Miller (1999) à un paradigme de renforcement conditionné. Plus exactement, après la réalisation d'un conditionnement rétrograde de second-ordre dans lequel nous mettons en évidence que le SC rétrograde ne contrôle pas une réponse opérante, nous avons testé si un second stimulus SC2 apparié au stimulus rétrograde pouvait non pas provoquer la réponse opérante, mais plutôt servir de renforçateur conditionné dans une tâche de choix comme celle employée dans l'expérience 1. En introduisant une relation prédictive entre SC2 et le SI appétitif, l'Hypothèse du Codage Temporel s'attendra à ce que SC2 puisse servir de renforçateur conditionné. A l'inverse, avec une absence d'excitation conditionnée mesurée au SC1 rétrograde, SOP ou l'approche Bio-Comportementale devraient quant à eux s'attendre à ce que SC2 ne développe pas de propriétés renforçatrices. Aussi pour que les deux modèles puissent faire des prédictions comportementales différentes, nous avons ajouté (en plus des conditions contrôles nécessaires) un conditionnement antérograde classique pour lequel SOP et l'approche Bio-Comportementale devraient s'attendre à ce qu'il puisse résulter en

l'acquisition de propriétés renforçatrices par le second SC2 (i.e. SC2 antérograde). Ce SC2 issu d'un conditionnement antérograde sera mis en concurrence au SC2 issu du conditionnement rétrograde. Sachant enfin que l'Hypothèse du Codage Temporel s'attendra dans ces conditions à ce que les deux SC2 acquièrent des propriétés renforçatrices, le SI servant au SC2 rétrograde aura une valeur appétitive plus importante, ayant pour conséquence que l'Hypothèse du Codage Temporel prédira une préférence pour ce même SC2 rétrograde. A l'opposé, SOP et l'approche Bio-Comportementale s'attendront à ce que seul le SC2 antérograde acquière des propriétés renforçatrices, les sujets devraient alors allouer leurs réponses sur la clé distribuant ce stimulus.

3.1.4. Summary of the section 3.1.

Contrasting with the Information Hypothesis (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972), models based on temporal integration such as the Temporal Coding Hypothesis (Arcediano and Miller, 2002; Savastano and Miller, 1998) assume that conditioned excitation with a backward CS is possible under some circumstances. The Temporal Coding Hypothesis makes four assumptions concerning conditioning and performance: 1) temporal contiguity between two events is necessary and sufficient for the formation of associations, 2) the temporal relationship between the two events is learned as part of an association (i.e., cognitive temporal maps are formed), and 3) it plays a critical role in the topology of the response elicited when the CS is subsequently presented. Finally, 4) an animal has the ability of superimpose temporal maps when they share a common element, thereby creating a temporal relationship between elements that were never physically paired. As a result, the Temporal Coding Hypothesis distinguishes from the Information Hypothesis and traditional associative models by the assumption that associations can be learned from forward but also simultaneous and backward conditioning, as long as a good temporal proximity exists between the CS and the US. Moreover, the Temporal Coding Hypothesis assumes a distinction between what is learned by the subject and the expression of that learning, and assumes that the expression of a learned association depends on a predictive relationship arranged between the stimuli. Concerning backward conditioning, it results that a backward CS would support excitatory conditioning if a predictive relationship is arranged between the backward CS and the US. And applying these assumptions to the experiments 1 and 2, the participants presumably learned the US → CS relationship during the conditioning

phase based on the strong temporal contiguity (i.e., a 100-ms inter-stimulus interval) used in these experiments. Then, when the backward CS was delivered alone as a consequence of completing the FR schedule during the test phase, its presentation may have activated a representation of the US through the association learned during the conditioning treatment, making the participants expect the presentation of the US during the presses toward completing the FR 12 schedule and conferring to the backward conditioned reinforcer a predictive value.

In addition to the Temporal Coding Hypothesis, Wagner's (1981; see also Mazur and Wagner, 1982) SOP model proposes an alternative explanation to the development of excitatory backward conditioning without the use of temporal integration. SOP is a connectionist model in which CS and US are represented by nodes composed of a large but finite number of elements, and in which nodes are connected through associative links. Each element can be discretely in one state or another, and SOP assumes the existence of three different states: a state of inactivity (I), a state of primary activity (A1), and a state of secondary activity (A2). When a stimulus (e.g. a US) is presented, SOP assumes that for each moment the stimulus is presented there is a constant probability P(I) that any element of the node that is in the inactivity state I will transfer to the state of primary activity A1. Then, an element in the state A1 may "decay" to the state A2 according to the probability P(d1), and from the state A2 to the state I according to the probability P(d2). According to SOP, conditioned excitation is expected to occur when elements of two nodes representing the CS and the US are co-activated in a state of primary activity A1 in the subject's memory. Conditioned excitation means that the CS (through its memory node) can influence US node activity by transferring elements that are in the inactivity state I to the A2 state. Because the model assumes that at termination of the presentation of a US, elements of the US node may continue to reside in a A1 state for some time until they decays into a second A2 state (according to the parameter P(d1)), a strong temporal contiguity during backward US → CS conditioning should be able as a consequence to support an overlap of the CS and US nodes in the A1 state, and produces conditioned excitation to the CS despite the pairings being backward. However, according to SOP when the CS activation is in A1 and the US activation has decayed into A2, inhibitory conditioning is expected to occur. Consequently the prediction of excitatory conditioning depends largely on the decay rate parameter for the US node to go from A1 to A2. Slow decay should favor excitatory learning, whilst fast decay should lead to inhibitory learning. Again, applying this assumption to the experiments 1 and 2, the strong temporal contiguity between the US and the CS should have supported the co-

activation of their representative nodes in the A1 state, resulting in conditioned excitation and consequently the conditioned reinforcement effect observed.

Because the experimental design used in experiments 1 and 2 is unable to discriminate between the Temporal Coding Hypothesis and SOP accounts of the observed excitatory backward conditioning, the present study was intended to replicate and extend the results from these previous experiments, but using a design in which the two explanations would make different predictions. In addition, this study was aimed to conceptually replicate with humans in an instrumental (i.e., conditioned reinforcement) scenario the studies by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999) on backward second-order conditioning (SOC). Usually, in second-order conditioning, forward CS1 → US pairing is presented in phase 1 and followed by a forward CS2 → CS1 pairing in phase 2. A conditioned response (CR) is observed not only to CS1, as expected, but to CS2 as well, despite CS2 never been paired with the US. In the procedure developed by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999), the investigators arranged in phase 1 backward pairings between the US and the first-order CS (US → CS1 pairings). In their experiments, the backward CS1 passed summation and retardation test for conditioned inhibition, but also supported second-order excitatory conditioning of CS2 following CS2 → CS1 trials. This result is difficult to explain based on Wagner's (1981) SOP model, assuming that SOC is based on excitatory learning from CS1 (Wagner and Brandon, 1989).

The present study was designed to contrast predictions of SOP with those of the Temporal Coding Hypothesis concerning the mechanisms underlying excitatory higher-order conditioning following backward pairings. To achieve this, we embedded an extension of the Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999) procedure within an operant conditioned reinforcement preparation. The early phases of the experiment were concerned with 1) the demonstration of the appetitive value of the primary reinforcer (Phase 1) and the absence of CR to the backward first-order CS (i.e. CS1; Phases 2 and 3). The critical CS2 → CS1 pairings were delivered during Phase 4, and the final phase consisted of testing whether CS2 could serve as an effective conditioned reinforcer, despite the absence of conditioned excitation to CS1 in the critical condition. The experiment was conducted with human participants and we used a cover story in which 'points' served as the primary reinforcer.

3.2. Method

3.2.1. Participants

Twelve undergraduate students at the University of Lille Nord de France participated in this study. The participants given credit towards completing a course requirement, and an informed consent was read and signed by the participants.

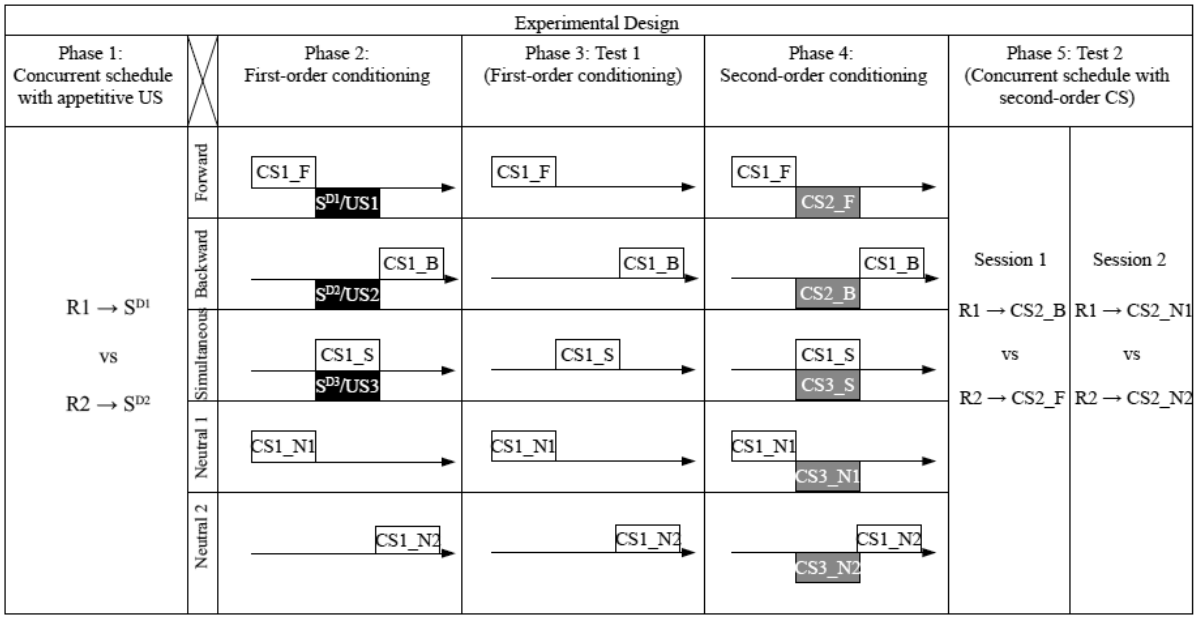
3.2.2. Apparatus

The experiment was run on a PC programmed with Matlab. The PC was located in a small, darkened, quiet room, and participants were seated on a chair such that their eyes were around 40 cm away from the center of the monitor (1600*900 px). Points served as the appetitive US, and participants were instructed that they had to earn 80 points to complete the task. By adding an extra criterion of having to achieve 80 points in order to complete the task, we expected to increase the potential of points to serve as effective reinforcers. Note that participants left the experiment when they completed the task, even if they failed to earn 80 points. The first-order CSs consisted of five 4 cm diameter colored circles (blue, green, red, yellow, and purple), and the second-order CSs were white, capital letters (A, B, C, D, and E) with a font size value of 80 based on Matlab programming language. The screen consisted of a black background with a points tally on the top right corner, and two 3.5*3.5 cm grey squares separated by an 11 cm space were used as response keys during phases 1 and 5. The two response keys were reinforced on a fixed-ratio twelve schedule of reinforcement (FR 12).

3.2.3. Procedure

Unlike the experiments 1 and 2, in this study we introduced an anticipatory response during the concurrent FR phases (phases 1 and 5) as well as during the conditioning phases (phases 2 and 4) and test phase (phase 3): Targets ("←"; "→"; and "SPACE"), were used as discriminative stimuli (S^D), and regularly presented on the center of the monitor. Arrows were 3.5 cm long, and the word SPACE was written with a font size value of 60 based on the Matlab programming language. In phases 1 to 5, during presentations of these targets,

Table 3.1. Summary of the experimental design. In phase 1 participants were trained on concurrent FR 12 schedules with R1 and R2 delivering US1 and US2, respectively. Phase 2 consisted of first-order conditioning with various conditioning arrangements (Forward, Backward, Simultaneous, Neutral 1, and Neutral 2). S^D/US indicates the S^D presented and the US earned for that S^D. Phase 3 provided a test for first-order conditioning. Phase 4 consisted of second-order conditioning. Phase 5 provided the test for second-order conditioning on the two concurrent FR 12 schedules with R1 and R2 delivering CS2_B and CS2_F, respectively, during one sub-phase, and CS2_N1 and CS2_N2 during the other sub-phase.



participants were required to press a key on the keyboard matching the target presented. Targets lasted 1200 ms, and a correct press (i.e., pressing the key matching the S^D) was immediately followed by a positive sound and points were added to the participant's tally. When participants made an incorrect press (i.e., pressing an incorrect key or pressing a key before or after a discriminative stimulus), this was directly followed by a negative sound and no change in points. US1 and US2 equaled 0.20 and 2 points, respectively. Left and right arrows (i.e. "←"; "→") were discriminative stimuli (S^{D1} and S^{D2}) assigned to US1 and US2 (counterbalanced across participants). The target "SPACE" (S^{D3}) was always assigned to US3. US3 resulted in the addition of 0.5 point. In addition with the temporal arrangement between the CSs and the S^Ds, magnitude of reinforcement was also manipulated in our experiment. The reason for magnitude of reinforcement manipulation resided in the possibility for two distinct predictions between the Temporal Coding Hypothesis and SOP during the test for the excitatory second-order conditioning in Phase 5. Strictly speaking, the test consisted of a concurrent FR12 schedule in which a backward second-order CS and a

forward second-order CS were delivered. The backward second-order CS was associated (through the first-order backward CS) with S^{D2}, and the forward second-order CS was associated (through the first-order forward CS) with S^{D1}. As a consequence, the backward second-order CS was associated to a larger magnitude of reinforcement (i.e. 2 points) than the forward second-order CS (i.e. 0.20 point). If responding were solely guided by "magnitude", then this should be reflected in responding during Phase 3 as well. Thus, a unique prediction by the Temporal Coding Hypothesis is that higher responses to the backward second-order CS should be observed despite lower responses to the backward first-order CS during Phase 3. In contrast, SOP would predict higher response to the forward second-order CS if an absence of responding is observed to the first-order backward CS (and responding to the first-order forward CS) because, to recall, SOP assumes that second-order conditioning results from a conditioned excitation observed to the first-order CS.

The experiment consisted of five phases is summarized in Table 3.1. presented above, and used a full within-subject design. First-order and second-order CSs presentations lasted 1200 ms. English language translation of the French instructions that were presented to the participants are provided in the appendix.

3.2.3.1. Phase 1 – Concurrent schedule with appetitive USs

Phase 1 consisted of training on concurrent FR 12 schedules of reinforcement with US1 (i.e., +0.2 point) and US2 (i.e., +2.0 points) as consequences (see Figure 3.1). Phase 1 served two purposes. First, it allowed participants to gain experience on the FR schedules; second, it provided independent evidence that participants were sensitive to the different values of the two USs. Left and right squares were used as response keys, and responses consisted in clicking on one of the squares after pointing with the computer mouse. The contingencies were: (1) After an intertrial interval of 4 s, (2) left and right response keys (i.e., squares) appeared simultaneously on the monitor. (3) The S^Ds appeared, that is, either the left arrow ("←") immediately followed ratio completion on the left response key and the right arrow (i.e., "→") immediately followed ratio completion on the right response key. Target presentations (i.e., left or right arrows) did not automatically lead to earned points; matching responses on the keyboard were necessary for participants to earn points. That is, after ratio completion, the target arrow (i.e., S^D) appeared on the screen and subjects were required to use the keyboard to 'collect' the points (i.e., US). (4) Pressing the left arrow key on the

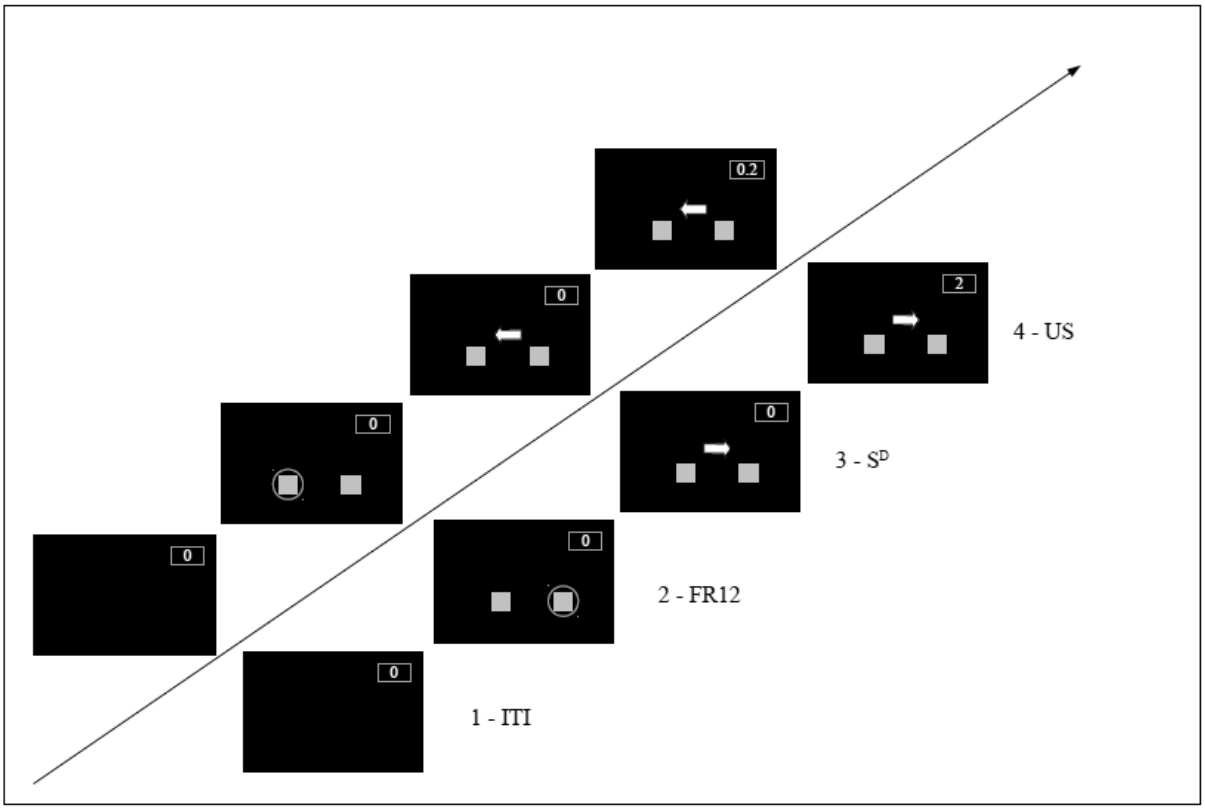


Figure 3.1. Concurrent FR12 schedule with US1 (i.e., +0.2 point) and US2 (i.e. +2.0 points) as US in phase 1.

keyboard during this discriminative stimulus S^{D1} presentation added 0.2 point (i.e., US1) to the counter, whereas pressing the right arrow key of the keyboard during that discriminative stimulus S^{D2} added 2.0 points (i.e., US2) to the counter. The discriminative stimuli (i.e., left or right arrows) leading to US1 and US2 were counterbalanced across participants. Note that to avoid participants constantly pressing the keys, an intertrial interval and the following trial were considered as a unit during which the program only recorded the first response emitted by the participant. Subsequent responses during a unit (i.e., pressing a key of the keyboard after the first press of a trial) had no consequences. As a result, a participant pressing one key (e.g., the left arrow key) during the ITI or during FR 12 completion precluded the participant's earning points during the presentation of an S^D. This constraint was applied throughout the experiment.

3.2.3.2. Phase 2 – First-order conditioning

First-order conditioning was conducted during phase 2. Forward pairings were conducted between CS1_F and S^{D1} (CS1_F → S^{D1}), backward pairings between CS1_B and

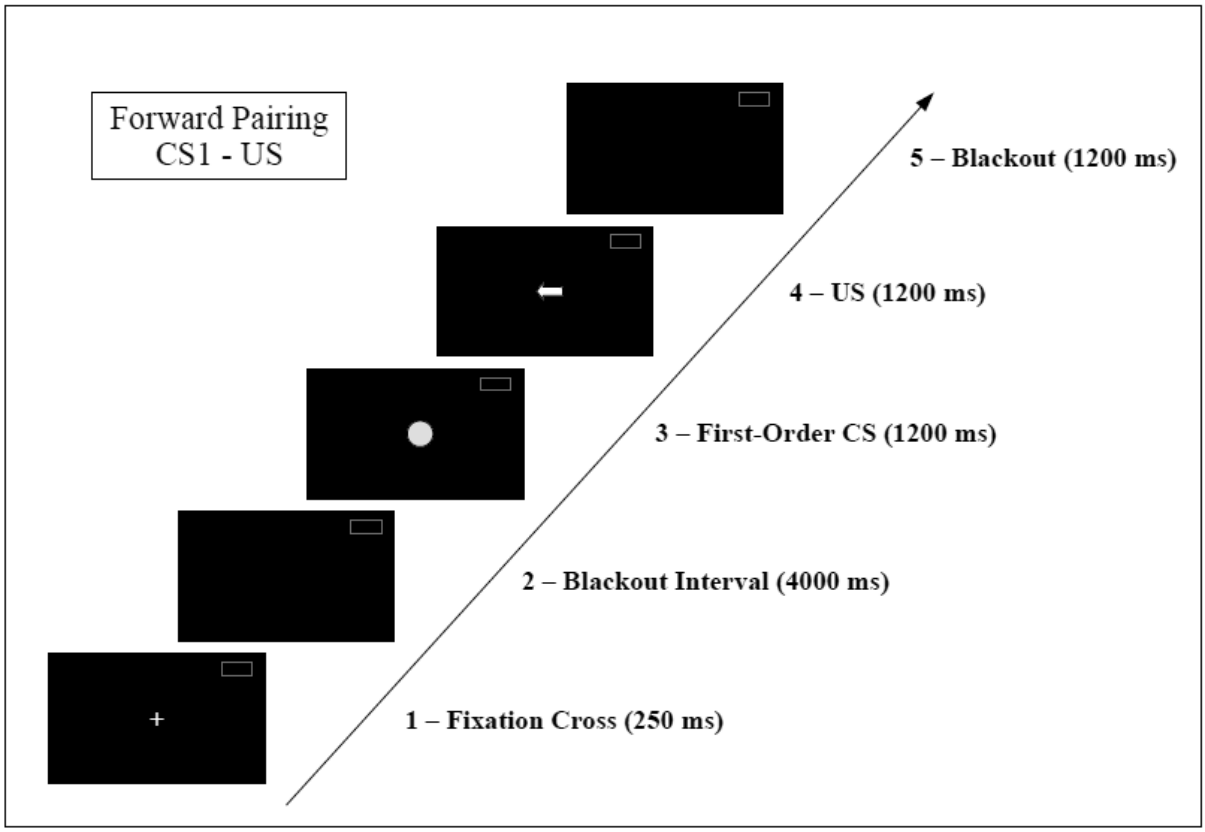


Figure 3.2. Illustration of a first-order conditioning trial conducted during phase 2.

S^{D2} (S^{D2} → CS1_B), simultaneous pairings between CS1_S and S^{D3} (CS1_S – S^{D3}), while CS1_N1 and CS1_N2 were presented alone. Simultaneous CS1_S – S^{D3} pairings were of no theoretical interest; they were intended to improve discrimination between the stimuli, and to train participants to press a key on the keyboard during a CS and not only during a US. CS1_N1 and CS1_N2 trials served as control conditions needed to assess first-order (and in phase 5 second-order) conditioning.

We divided phase 2 in three conditioning sub-phases. Each CS and US were presented four times per sub-phases, with a total of twelve presentations of each CS and US by the end of phase 2. Figure 3.2 summarizes a forward CS1_F → S^{D1} conditioning trial. A conditioning trial consisted of: (segment 1) A fixation cross with a 250-ms duration signaling a new trial, (segment 2) an interval of 4000 ms of a blackout screen, (segment 3) CS1_F presented during 1200 ms, and followed by (segment 4) S^{D1} for 1200 ms, and finally (segment 5) a blackout screen for 1200 ms. Trials were separated by a 2000-ms inter-trial interval. During backward S^{D2} → CS1_B pairings, a blackout screen replaced the CS presentation during segment 3, and CS1_B was presented during segment 5. CS1_S and S^{D3} were presented in segment 4 and no CS was presented in segments 3 and 5 during the simultaneous pairings trials. Finally,

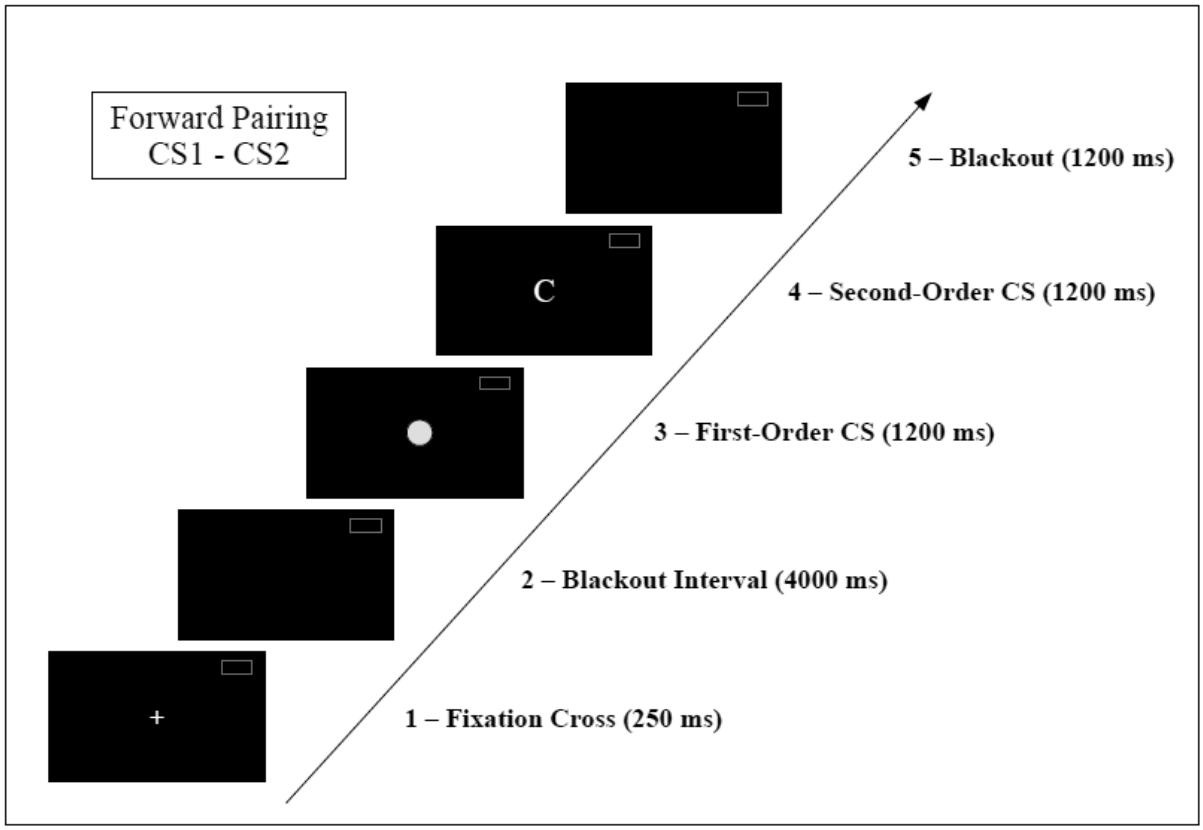


Figure 3.3. Illustration of a second-order backward conditioning trial conducted during phase 4.

CS1_N1 and CS1_N2 trials were equivalent to forward and backward conditioning trials except that no US was presented. The order of CSs presentations was randomized across participants except that a CS was never followed by the same stimulus on successive trials. The targets (i.e. S^D) were presented at the center of the screen, and the CSs were presented above the S^D with no overlap between the stimuli. Like in phase 1, participants during S^D presentations had to press keys of the keyboard in order to collect points (e.g., pressing the left arrow key of the keyboard during the left arrow discriminative stimulus presentation).

3.2.3.3. Phase 3 – Test 1 (test of first-order conditioning)

The procedure used to test first-order conditioning was similar to phase 2 except that no S^D was presented, nor were the sounds for correct or incorrect responses presented. The points earned by the participants were also hidden. To keep subjects' motivation constant, they were informed that the S^D's were hidden, but that they had to continue to earn points by guessing when the S^D were presented, based on the CS presentations. The program recorded the keys pressed by the participants during segments 3, 4, and 5 as well as during the 1200

milliseconds following a trial. The test phase ended with four presentations of each CS. We expected that the participants would press the key associated with S^{D1} after CS1_F, not press the key associated with S^{D2} during or after CS1_B. In addition, we expected participants to press the key associated with S^{D3} during CS1_S, and not to press any key during or after CS1_N1 or CS1_N2.

3.2.3.4. Phase 4 – Second-order conditioning

Second-order conditioning consisted of two segments similar to phase 3 with second-order CSs added. The second-order CS were presented in phase 4 (see Figure 3.3 above), consisting of CS1_F → CS2_F pairings, CS2_B → CS1_B pairings, CS1_S – CS2_S pairings, CS1_N1 → CS2_N1 pairings, and CS2_N2 → CS1_N2 pairings. The second-order conditioning was arranged to produce a hypothetical temporal overlap between CS2 and S^D representations for CS2_F and CS2_B. For each of the five pairings, CS1 and CS2 were paired eight times by the end of phase 4.

3.2.3.5. Phase 5 – Concurrent schedules with second-order CS as a test of second-order conditioning

A conditioned reinforcement test to assess the success of phase 4 was conducted in phase 5 and consisted of two sub-phases with second-order forward and backward CSs tested in one sub-phase and the second-order neutral CSs tested in the other sub-phase. The order of the two sub-phases was randomized across participants, and each of the two sub-phases consisted of concurrent FR 12 schedules of reinforcement with the second-order CSs. In contrast to phase 1, discriminative stimuli were not presented during phase 5, and consequently conditioned reinforcers (i.e., second-order stimuli) were presented alone. In one of the two sub-phases, CS2_F and CS2_B were delivered as a consequence of FR 12 completion on either of two keys. The contingency was similar to phase 1 and can be summarized as follows: After an inter-trial interval of 4 s, left and right response keys appeared in the monitor. CS2_F immediately followed ratio completion on one response key, and CS2_B immediately followed ratio completion on the other key. Keep in mind that forward CS1_F → S^{D1} pairings had been carried-out in phase 2 and followed by CS1_F → CS2_F pairings in phase 4, with a hypothetical temporal overlap between S^{D1} and CS2_F.

Moreover, a backward S^{D2} → CS1_B has been conducted in phase 2 as well as a CS2_B → CS1_B in phase 4, with a hypothetical temporal overlap between S^{D2} and CS2_B. Because S^{D1} was associated with a smaller magnitude of reinforcement than S^{D2} (US1 equaled 0.2 points and US2 2.0 points), evidence for second-order conditioning to CS2_B would be measured by more responses allocated to the response key delivering that stimulus. As before, the test sub-phase consisted of 10 trials and the number of responses on the two keys was recorded. In the other second test sub-phase, CS2_N1 and CS2_N2 were delivered as a consequence of ratio completion with a similar contingency (FR 12). This test served as a control condition, and no significant differences between the two keys were expected, because the stimuli were respectively paired with neutral first-order CS. However, note that some responses recorded on the two keys were expected because the sub-phase consisted of 10 forced choices, forcing the participants to complete one of the two FR 12 schedules during ten trials in order to complete the task. The absence of conditioned reinforcement effects from CS2_N1 and CS2_N2 was evidenced by the absence of differences between the responses made on the two keys.

3.2.4. Results

During phase 1, we measured how the participants allocated their responses across the concurrent FR 12 schedule, where responses on one response key delivered S^{D1} (associated with US1, i.e., + 0.2 points) and the on other delivered S^{D2} (associated with US2, i.e., + 2.0 points). Figure 3.4 summarizes the results by showing the mean number of responses measured on the two keys. The participants allocated more response on the key delivering S^{D2} (i.e. US2), and an analysis of variance (ANOVA) revealed a significant effect of the US delivered, $F(1,11) = 2209$, $p < .05$, $\omega^2 = 0.99$. This indicates that participants were sensitive to the different values of the USs.

During phase 3, we measured the responses that the participants emitted during the first-order CS presentations. The results are summarized in Figure 3.5 and show that participants emitted responses to CS1_F and CS1_S, reflecting their respective US values (i.e., US1 and US3), but the participants did not respond appreciably to CS1_B, despite it having being paired with the largest number of points (2.0). Neither did participants respond to CS1_N1 or CS1_N2, the two neutral stimuli (see Figure 6). An ANOVA conducted on the

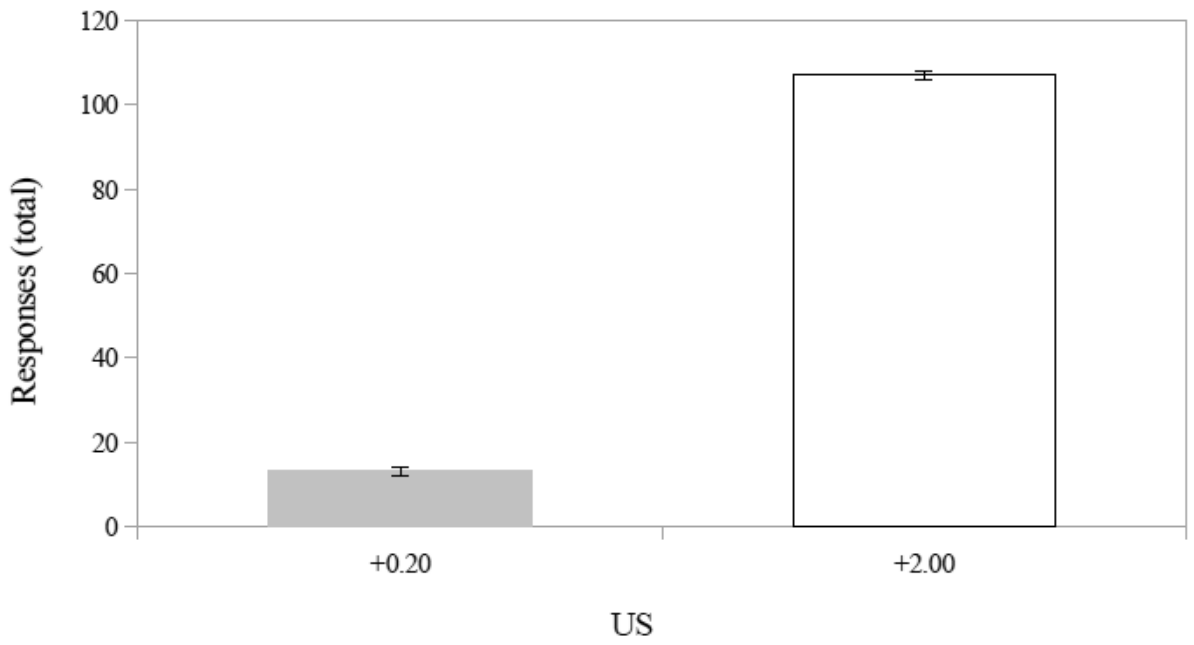


Figure 3.4. Mean number of responses and SEM on the keys delivering US1 (i.e., +0.2) and US2 (i.e., +2.0) during phase 1.

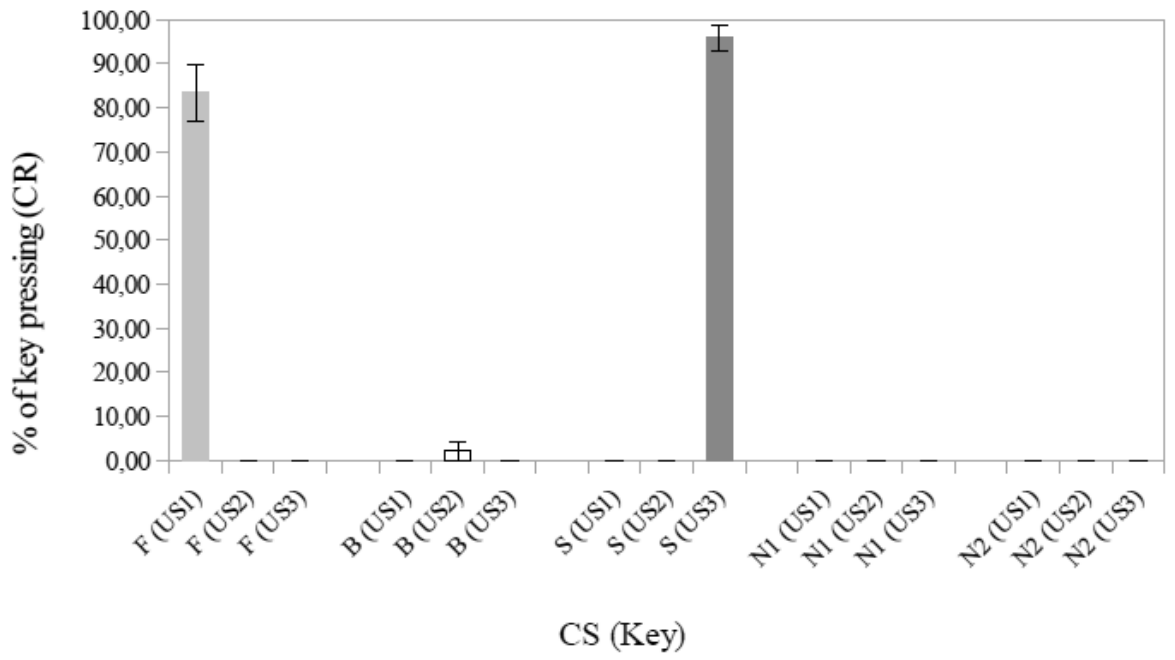


Figure 3.5. Mean percentage of CRs and SEM across keys associated with US1, US2, and US3, in the presence of the first-order CSs (i.e., F, B, S, N1, and N2) during phase 3.

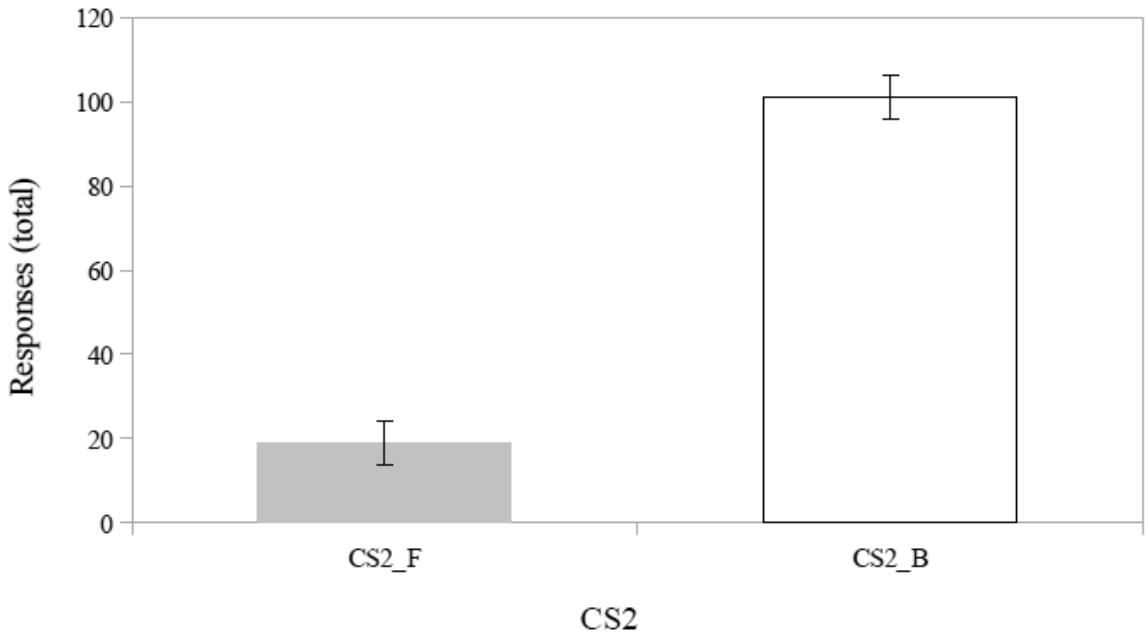


Figure 3.6. Mean number of responses and SEM on the key delivering CS2_F and CS2_B during phase 5.

CRs observed to CS1_F (US1), CS1_S (US3), and CS1_B (US2) revealed a difference across CSs, $F(2,22) = 187.63$, $p < .05$, $\omega^2 = 0.89$.

Figure 3.6 depicts how the participants allocated their responses across the concurrent FR 12 schedule during phase 5, in which CS2_F was delivered for responding on one response key and CS2_B was delivered for responding on the second response key. Specifically, Figure 6 summarizes the mean number of responses measured on the two keys. The participants allocated distinctly more responses on the key delivering CS2_B. This was supported by an ANOVA which revealed an effect of CS, $F(1, 11) = 61.84$, $p < .05$, $\omega^2 = 0.84$.

Finally, Figure 3.7 shows how the participants allocated their responses across the concurrent FR 12 schedule, in which one response key delivered CS2_N1 and the other delivered CS2_N2. No significant difference was detected between responding on the two keys, $F(1,11) = 0.28$, $p < .05$.

3.3. Discussion

Cette troisième expérience fut programmée dans le but de répliquer les expériences sur le conditionnement rétrograde de second-ordre élaborées par Barnet et Miller (1996) et Cole

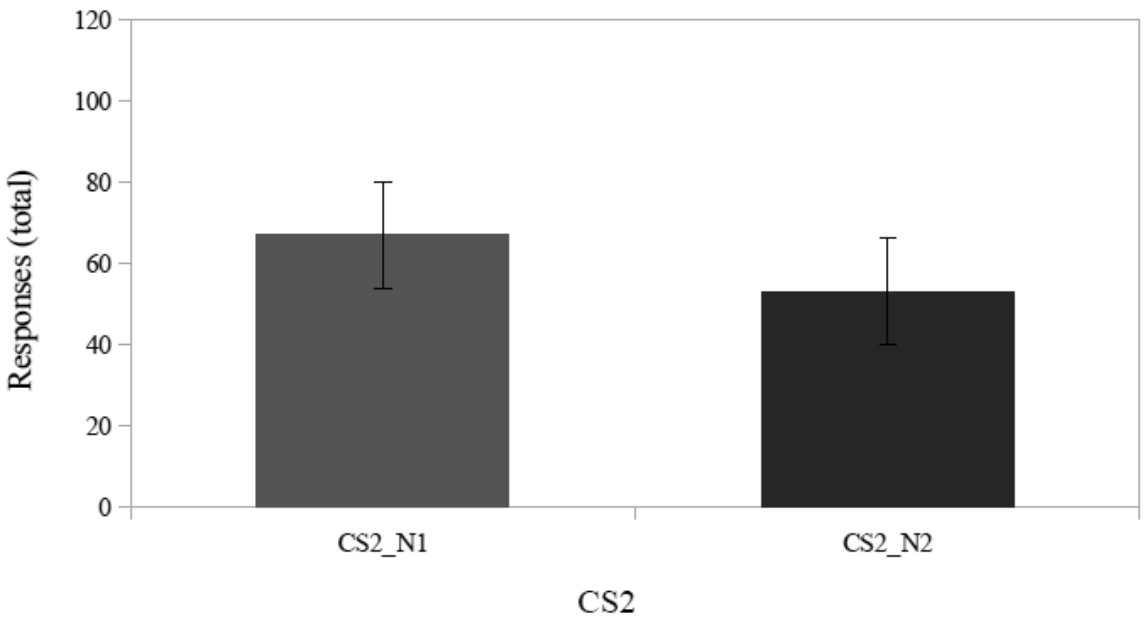


Figure 3.7 – Mean number of responses and SEM on the key delivering CS2_N1 and CS2_N2 during phase 5.

et Miller (1999), en les appliquant à une procédure de renforcement conditionné avec des participants humains. Cette expérience avait également pour objectif de répliquer les démonstrations faites dans les expériences 1 et 2 d'un effet de renforcement conditionné dans une procédure de conditionnement rétrograde. Ces résultats, rappelons-le, furent interprétés comme posant un problème pour l'Hypothèse de l'Information (Egger et Miller, 1962, 1963 ; Kamin, 1969 ; Rescorla, 1968, 1972) et au contraire comme allant dans le sens à la fois de l'Hypothèse du Codage Temporel (e.g. Savastano et Miller, 1998) ou encore de SOP (Wagner, 1981) et de l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004). A travers cette expérience, nous souhaitions tenter de départager ces différentes interprétations. La mise en évidence d'un effet de renforcement conditionné avec un SC de second-ordre, alors même qu'aucune réponse ne fut enregistrée à la présentation du SC de premier-ordre rétrograde, semble aller dans le sens de l'Hypothèse du Codage Temporel et semble également répliquer les résultats de Barnet et Miller (1996) et Cole et Miller (1999).

Dans l'expérience 3, des points servaient de renforçateurs primaires (SI). Trois différentes quantités (SI1, SI2, SI3) étaient régulièrement présentées aux participants, avec SI1 < SI2. Les SC de premier-ordre consistaient en des cercles de différentes couleurs et les SC de second-ordre en des lettres capitales. Dans la phase 1, les sujets devaient compléter dix essais sur un programme concurrent RF 12, où S^{D1} et S^{D2} étaient distribués en conséquence. Les participants allouèrent plus de réponses sur la clé de réponse distribuant S^{D2}, associé au

SI2, le stimulus associé à une plus grande valeur renforçatrice. Durant la phase 2, les sujets étaient exposés à trois sous-phases successives d'un conditionnement de premier-ordre avec les appariements antérogrades CS1_F → S^{D1}, les appariements rétrogrades S^{D2} → CS1_B, les appariements simultanés CS1_S → S^{D3}, ainsi qu'à des stimuli neutres CS1_N1 and CS1_N2, servant de conditions contrôles. En phase 3 fut testé le conditionnement de premier-ordre et les résultats indiquèrent des réponses enregistrées aux stimuli antérograde CS1_F et simultané CS1_S, mais pas de réponses aux trois autres stimuli, suggérant une sensibilité à l'arrangement temporel mais surtout une absence d'excitation conditionnée au SC1 rétrograde CS1_B. Durant une phase 4, les sujets étaient cette fois exposés à deux sous-phases d'un conditionnement de second-ordre, avec CS1_F → CS2_F, CS2_B → CS1_B, CS1_S → CS2_S, ainsi que CS1_N1 → CS2_N1 et CS2_N2 → CS1_N2. Pour finir, le test pour la mise en évidence d'un conditionnement de second-ordre fut réalisé dans une phase 5. Le test consista en deux sous-phases contrebalancées durant lesquelles les sujets étaient exposés à un programme concurrent FR 12 distribuant dans la première sous-phase CS2_F et CS2_B, et CS2_N1 et CS2_N2 dans la seconde sous-phase. Les résultats obtenus en phase 5 indiquent que les sujets ont alloué plus de réponses sur la clé de réponse distribuant CS2_B par rapport à CS2_F, et aucune différence significative ne fut observée entre les clés distribuant CS2_N1 et CS2_N2. Ces résultats suggèrent l'acquisition de propriétés renforçatrices par CS2_B dans cette tâche et confortent les suppositions faites par l'Hypothèse du Codage Temporel (e.g. Savastano et Miller, 1998).

En mettant en évidence un effet de conditionnement de second-ordre en phase 5 avec CS2_B, cette expérience réplique et étend les résultats obtenus par Barnet et Miller (1996) et Cole et Miller (1999) en montrant qu'un SC rétrograde de premier-ordre peut supporter un effet de conditionnement de second-ordre même lorsqu'est mis en évidence d'une inhibition conditionnée (dans ces expériences), ou lorsqu'aucune réponse n'est enregistrée à ce stimulus (cette expérience). De plus, cette expérience réplique les résultats obtenus dans les expériences 1 et 2 en montrant qu'un SC de second-ordre apparié avec un SC rétrograde ne partageant pas de relation prédictive avec le renforçateur primaire peut servir de renforçateur conditionné. Ces résultats posent donc un nouveau problème pour l'Hypothèse de l'Information (Egger et Miller, 1962, 1963 ; Kamin, 1969 ; Rescorla, 1968, 1972) mais également pour le modèle SOP de Wagner (1981). Pour rappel, SOP suppose que le conditionnement de second-ordre se base sur une valeur excitatrice de SC1, et plus exactement la réponse à SC2 est supposée être basée sur un lien du type SC2 → SC1 → SI (Wagner et Brandon, 1989). Cette interprétation peut donc difficilement s'accommoder à la

fois d'une absence de réponse à SC1 et la mise en évidence d'un effet de renforcement conditionné à SC2. La même critique peut être faite à propos de l'approche Bio-Comportementale qui supposera elle aussi que le conditionnement de second-ordre dépend d'une valeur excitatrice de SC1, mesurée (entre autre) par la réponse qu'il provoque par sa présentation.

En revanche, ces résultats sont prédits par les suppositions faites par l'Hypothèse du Codage Temporel (Arcediano et Miller, 2002 ; Savastano et Miller, 1998), et la notion générale d'intégration temporelle sur laquelle elle s'appuie. Selon cette hypothèse, les participants devraient avoir formés en phase 2 des associations entre les S^D et les stimuli de premier-ordre, ainsi qu'entre les stimuli de premier-ordre et ceux de second-ordre, et ce raison de la proximité temporelle agencée entre les stimuli. Mais aussi, selon cette hypothèse, les sujets devraient également avoir appris sur une base associative les relations temporelles existant entre ces événements. Les superpositions temporelles hypothétiques entre les S^D et les stimuli de second-ordre, par le biais du stimulus de premier-ordre, devrait avoir conféré une valeur prédictive au stimulus de second-ordre et surtout, une plus grande valeur renforçatrice à CS2_B, celui-ci étant prédictif d'un stimulus associé à une plus grande quantité du renforçateur primaire.

En raison de la différence importante entre SI1 et SI2, il serait a priori possible d'invoquer le fait que la préférence observée pour CS2_B en phase 5 serait simplement due à la plus grande quantité du renforçateur primaire associée à SI2, indépendamment de tous processus associatifs supposés par l'Hypothèse du Codage Temporel. Cependant, l'absence de réponse enregistrée au SC rétrograde de premier ordre rend difficile nous le rappelons une interprétation basée sur SOP ou l'Hypothèse de l'Information, compte tenu de leur définition actuelle et empêchant toute possibilité d'un effet de conditionnement de second-ordre en l'absence d'une excitation conditionnée à la présentation de SC1.

Le chapitre 4 aura pour but de conclure cette thèse en rappelant les objectifs et en résumant les réponses apportées par les expériences réalisées. Nous verrons ensuite un certain nombre de limites des présentes études, limitant par conséquent la portée des résultats et suggérant des expériences futures sur le conditionnement rétrograde appliqué à une procédure de renforcement conditionné. Enfin nous conclurons avec une ouverture sur l'Hypothèse du Codage Temporel et de possibles orientations d'expériences à venir.

3.4. Summary of the section 3.3.

The present experiment was designed to conceptually replicate the original backward SOC experiments with rats reported by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999), and extend them to an instrumental conditioned reinforcement preparation with human participants. Moreover, the present experiment attempted to replicate the demonstrations of conditioned reinforcement with a backward CS in experiments 1 and 2. Those results were interpreted as a challenge to the Information Hypothesis (Egger and Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) and as support for the Temporal Coding Hypothesis (Arcediano and Miller, 2002; Savastano and Miller, 1998) as well as SOP (Wagner, 1981) or the Bio-Behavioral approach (Donahoe and Palmer, 2004). This experiment extended the results from experiments 1 and 2, and contrasted the three latter models. The evidence of conditioned reinforcement with the second-order backward CS, even when no CR was observed to the first-order backward CS, replicates the original results from Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999), and supports the assumptions of the Temporal Coding Hypothesis.

In this experiment, points served as reinforcers (USs). Three different US magnitudes (US1, US2, and US3) were regularly delivered to the participants with US1 < US2, and CS1s consisted in circles of different colors and CS2s consisted of capital letters. In phase 1, participants had to complete ten trials on a concurrent FR 12 schedules with S^{D1} and S^{D2} as primary consequences. The participants allocated most of their responses on the response key delivering S^{D2}, associated with US2 which was the larger primary reinforcer, suggesting that participants were sensitive to the different magnitudes of the reinforcers. During phase 2, participants were exposed to three first-order conditioning sub-phases with forward CS1_F → S^{D1} pairings, backward S^{D2} → CS1_B pairings, simultaneous CS1_S → S^{D3} pairings, and also exposed to two unpaired stimuli CS1_N1 and CS1_N2, which served as controls. A test for first-order conditioning in phase 3 revealed high responding to CS1_F and CS1_S, but not to CS1_B, CS1_N1, or CS1_N2. Taken together with the results of Phase 1, these suggest that participants were not only sensitive to the magnitudes of the USs, but also to the temporal arrangement during training (forward vs backward). During phase 4, participants were exposed to two sub-phases of second-order conditioning with CS1_F → CS2_F pairings, CS2_B → CS1_B pairings, CS1_S → CS2_S pairings, as well as CS1_N1 → CS2_N1 and CS2_N2 → CS1_N2 pairings. A test for second-order conditioning was carried-out in phase

5. The test consisted in two counterbalanced sub-phases of ten trials on a concurrent FR 12 schedule of reinforcement with CS2_F and CS2_B as consequences in one sub-phase, and CS2_N1 and CS2_N2 as consequences in the second sub-phase. The participants allocated more responses to the response key delivering CS2_B (relative to CS2_F), but no significant difference was observed between CS2_N1 and CS2_N2, suggesting that CS2_B served as a conditioned reinforcer and that temporal integration during second-order conditioning process had occurred.

With the evidence of a second-order conditioning and temporal integration observed in phase 5, this experiment conceptually replicates and extends the results by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999) by showing that a backward first-order CS can support second-order conditioning even when conditioned inhibition (in their experiments) or no CR (in the present experiment) to the first-order CS is observed. The present data also extends the results from experiments 1 and 2 by showing that a second-order CS sharing a predictive relationship with a non-predictive first-order CS (i.e. CS1_B) can indeed function as a conditioned reinforcer. These results not only challenge to the Information Hypothesis (Egger and Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972), but also challenge Wagner's (1981) SOP model as well. As a reminder, SOP assumes that SOC is based on an excitatory value of CS1 (or at least the early portions of CS1; see Williams and Hurlburt, 2000), and strictly speaking, responding to CS2 is assumed to result from an excitatory CS2 → CS1 → US link (Wagner and Brandon, 1989). A contiguous pairing during first-order conditioning is assumed to permit a co-activation of the CS1 and US nodes in their A1 state and consequently excitatory conditioning for early portions of CS1, thereby providing the possibility for CS1 to provoke a transition of the US node to the A2 state and produce a CR. With the assumption that CSs in either A1 or A2 states can contribute to spread of activation (see Mazur and Wagner, 1982), the CS2 – CS1 pairings during second-order conditioning permits the establishment of a CS2 → CS1 → US excitatory link and, consequently, conveys to CS2 the potential of CS1 to elicit CR. However, it is less clear how SOP can handle at the same time the absence of CR to CS1 and excitatory responding to CS2. Even if one relaxes SOP's rules and allow "A2-A1" excitatory learning (see Holland, 1983), the presumed absence of US in an A2 state activation in response to a CS1 presentation (because of the absence of CR to the CS1_B) seems to prevent the possibility for a direct CS2 → US excitatory link or a CS2 → CS1 → US associative chain. Finally, note that the results also argue against the CS – UR account proposed by Donahoe and Vegas (2004), under the framework of the Bio-Behavioral approach (Donahoe and Palmer, 2004). The CS – UR account assumes that the relevant

variable in conditioned excitation is a contiguous forward or simultaneous pairing between the CS and the UR elicit by the US. This assumption consequently suggest that excitatory backward conditioning is possible in some circumstances if the CS is presented before or overlap the response elicited by the US. And concerning second-order conditioning, the Bio-Behavioral approach assumes that second-order conditioning results from the conditioned excitation acquired by CS1 (see Donahoe and Palmer, 2004, chapter 4). The conditioned reinforcing effect measured to CS2_B is consequently challenging to this hypothesis, because of the absence of responding measured to CS1_B.

Finally, this new evidence of second-order instrumental conditioning supported by a backward CS is supported by the predictions made by the Temporal Coding Hypothesis (Arcediano and Miller, 2002; Savastano and Miller, 1998), and the general notion of temporal integration. During conditioning, the participants would have formed direct associations between the first-order CSs and USs including their temporal relationship during phase 2, between the first-order CSs and second-order CSs including their temporal relationship during phase 4. The hypothetical temporal overlap between second-order CSs and USs representations, mediated by the first-order CSs, enabled by the encoded temporal relationship, presumably conveyed to the second-order CSs a predictive relationship regarding the USs as well as a conditioned reinforcing value in phase 5. The larger amount of points associated to US2 would then convey to CS2_B its larger appetitive value (measured by the preference observed during phase 5). Note that these results are consistent with recent considerations of Thrailkill and Shahan (2014) on the application of temporal integration to conditioned reinforcement preparations.

Because of the large difference observed between US1 and US2 in terms of their respective magnitudes (0.2 point and 2.0, respectively), one may argue that the preference observed for CS2_B could be the result of the difference in US amount. Even if we agree that more studies are need to understand the role played by US magnitude combined with the temporal arrangement between stimuli, the evidence of no CR observed to CS1_B but high level of CR to CS1_F and CS1_S show that participants discriminated the different arrangement of pairings, and based on the assumptions of the Information Hypothesis (Egger and Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) or Wagner's SOP (Wagner, 1981; Wagner and Brandon, 1989), the model would expect that CS1_B to be unable to support SOC based on the absence of a CR to that CS. In contrast, the present results were predicted by the Temporal Coding Hypothesis. The contiguous first-order and second-order pairings seemingly led to a CS2 → CS1 → US associative chain in which the temporal

relationships between the stimuli were encoded, and the simultaneous hypothetical relationship between CS2_B and US2 conferring unto CS2_B its excitatory value and its potential to function as an effective conditioned reinforcer.

In the next chapter, we will summarize the conclusions from the experiments we conducted and reported in this thesis. The implications for Pavlovian conditioning and anticipatory behaviors will be discussed, as well as the limitations of these experiments. Finally, future experiments on backward conditioning and for the study of the Temporal Coding Hypothesis will be suggested.

Appendix A

General instructions presented to the participants before beginning the experiment

"For this experiment, your objective will consist of collecting points by responding to targets presented on the computer screen. The experiment will end when you will reach a score of 80 points, so the time that you will spend in this experiment will depend on your performance in responding to the targets.. Targets consist of an arrow oriented toward the left, an arrow oriented toward the right, and the word "SPACE". Responding consists of pressing the key of the keyboard corresponding to the target presented. For instance, if the word "SPACE" is presented on the screen, you will have to press the space bar on the keyboard to collect points. Note that targets are presented for 1200 ms and you can collect points only if you press a correct key while a target is presented. One of the two arrows will be associated with 2.0 points earned when the other will be associated with 0.2 points earned. The word "SPACE" will always be associated with 0.5 points earned. Your score will be shown on the top-right corner of the screen. Correct responses are accompanied by a positive sound and incorrect responses by a negative sound. Finally, the experiment is divided into several phases, and you can choose to stop the experiment at any moment if you wish."

Instructions presented to the participants before phase 1

"For the first phase of the experiment, you will have to make choices between two buttons presented on the left and right sides of the screen. A choice consists in clicking twelve times with the help of the computer mouse on one of the two buttons, and it will be automatically followed by one of the two arrows. For instance, after twelve clicks on the left side button, the arrow oriented on the right might be presented for 1200 ms. The same target

is indicative of a specific button throughout the phase. As a reminder, one of the two targets is associated with 2.0 points, while the other is associated with 0.2 point. Your score will be shown on the top-right corner of the screen, and points earned will automatically be added to your score. Finally, note that the program only records your first key press on each trial, so pay attention and only press a key when a target is presented on the screen."

Instructions presented to the participants before phase 2

"For the second phase, targets are now automatically presented during a series of trials divided in three sub-phases. During this phase, it is unnecessary for you to click on any buttons with the computer mouse. A trial will start with a brief fixation cross presented on the screen. The fixation cross will then be followed by one of the three targets after a short interval, but note that sometimes no targets will be presented during a trial. Again, you will have to respond to the targets by pressing a key of the keyboard corresponding to the target presented. Note that the targets will be accompanied by circles of different colors and you will have to pay attention to these stimuli because they are relevant for the following phases of the experiment. Again, the program will record only the first key press that you will make during a trial."

Instructions presented to the participants before phase 3

"Phase 3 is similar to phase 2 except that you will no longer see when the targets are presented nor the score you have reached. Moreover, the sounds signaling a correct or an incorrect response will no longer be delivered. Consequently, in order to collect points, you will be required to guess when the targets appear based on the circles presented during the trials. Note that it is possible that you cannot perfectly anticipate a target during a trial, and we ask you to respond only when you think that a target should be presented."

Instructions presented to the participants before phase 4

"Phase 4 is divided in two sub-phases. This phase is similar to phase 3 except that letters stimuli will accompany the presentation of the circles during trials. Like in phase 3, you are to guess when the targets should be presented in order to collect points, based on the stimuli appearing on the screen. Again, the score you have reached will no longer be shown and the sounds signaling a correct or an incorrect response will not delivered."

Instructions presented to the participants before phase 5

"Phase 5 is divided in two sub-phases of choices similar to phase 1, except that the letters stimuli presented during phase 4 will now be presented. In the first sub-phase, you will have to complete a series of choices with the help of the computer mouse in which two of the letters stimuli are presented. Like in phase 1, the same stimulus will always be paired with a button during the entire sub-phase, and like in phases 3 and 4, you are asked to guess when targets should be presented. The second sub-phase is exactly the same as the first one, except that two others letter stimuli will be presented."

4. Chapitre 4
Conclusion

4.1. Rappel des objectifs et apports des expériences réalisées

En introduction à cette thèse, nous nous sommes brièvement intéressés aux comportements dits d'anticipation. Ces comportements, comme nous l'avons vu, apparaissent lorsque des stimuli environnementaux sont associés de façon répétée à des événements importants pour un sujet (e.g. accès à de la nourriture, contacts sociaux, danger). Ces comportements semblent présents pour un large panel d'espèces animales et de situations comportementales (e.g. Domjan, 2005), et plusieurs auteurs ont souligné l'avantage adaptatif que conféraient ces comportements pour un sujet en permettant de favoriser l'accès à des événements appétitifs ou, au contraire, d'éviter le contact avec des événements aversifs (e.g. Schultz et Dickinson, 2000). En soulignant également comment ils semblaient intervenir dans le développement de compétences sociales (e.g. Pelaez et al., 2012) et être au cœur de troubles psychologiques, comme les troubles de l'anxiété (e.g. Beckers et al., 2013) ou les troubles de l'addiction (e.g. Siegel et Ramos, 2002), nous avons alors suggéré que la compréhension des conditions d'apparitions de ce phénomène tout comme sa conceptualisation pouvait représenter un intérêt à la fois pour une compréhension des comportements de sujets humains ou animaux, mais également un intérêt purement pratique.

Nous avons ensuite vu que plusieurs auteurs proposaient de réaliser un parallèle entre le conditionnement Pavlovien et les comportements dits d'anticipation (e.g. Domjan, 2005 ; Hollis, 1997 ; Jozefowiez, 2014). En plus d'une interprétation fonctionnelle et adaptative pouvant être donnée à la réponse conditionnée (voir Pavlov, 1927), ce parallèle repose essentiellement sur les nombreuses similitudes existantes entre les effets et phénomènes observés pour les comportements d'anticipation et le conditionnement Pavlovien. En d'autres termes, il est considéré que les variables faisant qu'un stimulus environnemental, par son association avec un événement important, exerce une influence sur les comportements d'anticipation, soient dans une large mesure les mêmes variables que celles faisant qu'un SC

exercera un contrôle sur une réponse conditionnée. Ce parallèle amenant des auteurs à voir dans le conditionnement Pavlovien le processus sur lequel reposerait cette capacité à apprendre et développer des comportements d'anticipation (e.g. Shettleworth, 2010, chapitre 4). Sur le conditionnement Pavlovien, nous avons ensuite évoqué comment il proposait une littérature particulièrement riche s'étant entre autre intéressée aux circonstances produisant son apparition (i.e. quelles conditions pour observer le phénomène Pavlovien ?) et à sa conceptualisation (i.e. qu'est ce qui est appris par un sujet lors d'un épisode associatif Pavlovien ?), correspondant exactement aux questions posées à propos des comportements dits d'anticipation. Nous concluions en suggérant que s'intéresser aux hypothèses formulées sur ces questions pouvait être alors pertinent pour une compréhension des comportements d'anticipation et des quelques situations évoquées.

Cet intérêt pour le conditionnement Pavlovien nous a amené à nous intéresser d'abord à l'Hypothèse de la Contiguïté (e.g. Gormezano et Kehoe, 1981), et surtout ensuite à l'Hypothèse de l'Information (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972). L'Hypothèse de l'Information stipule que l'apprentissage n'aura lieu que lorsqu'un événement important (inconditionné comme conditionné) sera présenté de façon inattendu, et l'apprentissage associatif ne portera que sur des stimuli environnementaux permettant l'anticipation de ce stimulus. Cette hypothèse s'inscrit dans une lecture fonctionnelle et prédictive de l'apprentissage associatif, selon laquelle des événements importants pour un sujet pourraient être précédés régulièrement (i.e. signalés) par des stimuli environnementaux, et la détection et l'apprentissage de ces liens conféreraient un avantage adaptatif aux sujets en permettant une anticipation des événements importants (e.g. Fanselow et Wassum, 2016). Notons enfin que cette anticipation reposerait sur un lien de type S – S (e.g. Bolles, 1972), le sujet étant supposé former une association entre les représentations du SC et du SI, ayant pour conséquence qu'à la présentation du SC, le sujet aurait une anticipation « cognitive » du SI, provoquant alors la réponse conditionnée. Appliquée aux comportements dits d'anticipation, la capacité de stimuli environnementaux à les susciter dépendrait de leur valeur prédictive à propos de l'événement important, lui-même inattendu lors des premiers essais, et les réponses d'anticipation reposeraient sur une anticipation cognitive de l'événement important provoquée par les stimuli environnementaux.

A la suite de cette présentation, nous nous sommes longuement intéressés au conditionnement rétrograde et aux différents résultats obtenus dans cette procédure de conditionnement Pavlovien. Les évidences d'excitation conditionnée dans une procédure de conditionnement rétrograde posent, comme nous l'avons vu, un sérieux problème à

l'Hypothèse de l'Information en raison de l'absence de relation prédictive entre le SC et le SI au moment du conditionnement (voir Savastano et Miller, 1998, ou Spetch et al., 1981). Cependant, nombre des évidences d'une excitation conditionnée reposent sur des effets relativement faibles observés avec le SC rétrograde (e.g. Mahoney et Ayres, 1976). Nous nous sommes alors interrogés, au même titre que Savastano et Miller (1998) par exemple, pour savoir si ce faible effet était dû à une incapacité du SC rétrograde à supporter des effets importants d'excitation conditionnée, ou le problème était plutôt une conséquence des procédures employées dans ces expériences, et dans lesquelles il fut testé la capacité d'un SC rétrograde à évoquer une RC. Pour tenter de répondre à cette question, nous avons choisi d'étendre l'étude du conditionnement rétrograde à une procédure de renforcement conditionné dans laquelle il fut évalué la capacité du SC à servir de renforçateur pour une réponse opérante, comme l'avait fait quelques années plus tôt Urushihara (2004).

Dans les expériences 1 et 2, nous avons donc cherché à savoir si un SC rétrograde pouvait acquérir des propriétés renforçatrices (expérience 1) et si les sujets manifestaient une préférence pour des SC rétrogrades associés à de plus grandes quantités du renforçateur primaire (expérience 2). Dans ces deux expériences, après avoir mis en évidence les propriétés renforçatrices des stimuli choisis comme renforçateurs primaires, les sujets furent séparés en différents groupes et les conditions rétrogrades étaient agencées de telle façon à éviter un conditionnement antérograde de type trace. L'acquisition de propriétés renforçatrices fut mise en évidence dans chacune des expériences à travers une tâche de choix, et les résultats obtenus indiquèrent des effets de renforcement conditionné pour les conditions antérogrades (i.e. un appariement SC → SI) mais également pour les conditions rétrogrades, à la différence des groupes neutres dans lesquels les SC n'étaient pas appariés aux renforçateurs primaires. De plus, contrairement à bon nombre d'expériences ayant mis en évidence des effets d'excitation conditionnée avec un SC rétrograde, aucune différence significative ne fut observée entre les conditions antérogrades et rétrogrades, suggérant un intérêt de la procédure de renforcement conditionné pour l'étude du conditionnement rétrograde.

Ces résultats comme nous l'avons vu sont également de nouveaux éléments allant à l'encontre des suppositions faites par l'Hypothèse de l'Information (Egger & Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972), et celle d'une relation prédictive entre le SC et le SI comme nécessaire à l'apprentissage (i.e. formation de nouvelles associations) et à l'apparition d'une excitation conditionnée. Les résultats obtenus dans ces expériences suggèrent plutôt que la proximité temporelle entre deux stimuli serait l'une des circonstances nécessaires au processus associatif Pavlovien, mais nous ne pouvons toutefois clairement

l'affirmer puisque cette variable n'a pas été directement testée dans nos expériences (i.e. absence de manipulation de l'intervalle SC – SI ou SI – SC dans ces expériences). Nous avons ensuite vu à travers la partie introductive du chapitre 3 comment le modèle SOP (Wagner, 1981) et l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004) d'un côté, et l'Hypothèse du Codage Temporel (Savastano et Miller, 1998) de l'autre, pouvaient rendre compte des résultats obtenus dans les expériences 1 et 2. Les deux catégories de modèles se distinguant en autres choses par le maintien selon l'Hypothèse du Codage Temporel de l'intervention d'une valeur prédictive du SC, la relation prédictive n'intervenant toutefois plus au moment de l'apprentissage comme le stipule l'Hypothèse de l'Information, mais seulement au moment où le sujet se trouve réexposé au SC. Appliqué à la procédure de renforcement conditionné avec un SC rétrograde, le SC restant un stimulus prédictif du renforçateur primaire en provoquant une attente, selon l'Hypothèse du Codage Temporel, d'une présentation du renforçateur primaire avant le SC, des effets de renforcement conditionné pouvaient alors être enregistrés chez le SC rétrograde. En appliquant les principes du modèle SOP de Wagner (1981) ou de l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004), ces modèles supposeraient quant à eux que les effets de renforcement conditionné enregistrés pour le SC rétrograde relèveraient plus d'une capacité du SC rétrograde à activer un « node » du renforçateur primaire selon SOP, ou à activer un système modulateur selon l'approche Bio-Comportementale, ceci étant rendu possible par la proximité temporelle agencée entre les stimuli.

Les procédures élaborées dans les expériences 1 et 2 ne pouvant distinguer entre les deux modèles, l'objectif de l'expérience 3 présentée dans le troisième chapitre était de pouvoir élaborer un protocole dans lequel ces modèles auraient des prédictions distinctes. Pour ce faire, nous nous sommes inspirés des expériences de Barnet et Miller (1996) et Cole et Miller (1999) sur le conditionnement rétrograde de second-ordre. Ces expériences mirent en évidence qu'un SC rétrograde passant des tests d'inhibition conditionnée pouvait être le support à un conditionnement de second-ordre lorsqu'était agencée une relation prédictive (hypothétique) entre SC2 et le SI, un résultat inattendu par la formalisation du modèle SOP comme par l'approche Bio-Comportementale, mais correspondant aux principes élaborés par l'Hypothèse du Codage Temporel. Les résultats de l'expérience 3 montrent quant à eux qu'un stimulus SC2 pouvait servir de renforçateur conditionné, alors même que le stimulus de premier-ordre SC1 avec lequel il fut associé ne manifestait pas d'effets d'excitation conditionnée. Ces résultats furent interprétés comme allant eux aussi à l'encontre de SOP ou

de l'approche Bio-Comportementale, et au contraire comme supportant l'Hypothèse du Codage Temporel.

Dans les deux dernières parties qui vont suivre, et en guise de conclusion à cette thèse, nous allons faire une brève revue de certaines limites que nous pouvons noter dans ces expériences et suggérerons de possibles expériences futures pour tenter d'y répondre. Enfin, en considérant les principes de l'Hypothèse du Codage Temporel (Savastano et Miller, 1998), nous verrons ce qu'ils impliquent par rapport aux comportements d'anticipations, mais surtout les différentes perspectives de recherches qui nous sont offertes.

4.2. Limites et perspectives de recherche sur le conditionnement rétrograde

Comme nous l'avons précédemment mentionné, la consistance des résultats obtenus sur ces trois expériences suggère un intérêt de la procédure de renforcement conditionné pour l'étude du conditionnement rétrograde. Cependant, nous pouvons souligner (au moins) deux limites évidentes de nos expériences. Tout d'abord, soulignons le faible nombre d'essais utilisés en phase test, avec seulement 10 essais (i.e. 10 choix) dans les expériences 1 et 3, et 9 dans l'expérience 2. Ces 10 essais ne représentent pas forcément un problème dans la comparaison des conditions rétrogrades aux conditions neutres, dans la mesure où une différence semble avoir été montrée dans chacune des expériences, mais peuvent toutefois représenter une limite dans l'absence de différence supposée dans les expériences 1 et 2 entre les conditions rétrogrades et antérogrades. En effet, comme nous l'avons mentionné plus haut, les effets observés en condition rétrograde sont communément inférieurs à ceux obtenus en condition antérograde (e.g. Mahoney and Ayres, 1976). Avec les seuls 10 et 9 essais employés respectivement dans les expériences 1 et 2, nous sommes donc en droit de nous demander si cette absence de différence est due à la configuration agencée par la procédure de renforcement conditionné, ou simplement au nombre d'essais en phase test qui, s'ils avaient été plus nombreux, auraient alors peut être produit une différence observable entre les conditions rétrogrades et antérogrades, et peut être un plus grand effet enregistré en condition antérograde. Des expériences futures devront donc inclure un plus grand nombre d'essais en phase test afin de voir si une différence s'observe selon les conditions d'appariements.

Un commentaire similaire peut être appliqué au nombre d'appariements employés dans chacune des phases de conditionnement, constituant la seconde limite de ces études.

Seuls 10 appariements furent arrangés dans les expériences 1 et 2, et 12 dans l'expérience 3. Or, il est démontré depuis de nombreuses années que ce même nombre d'appariement semble directement intervenir dans la capacité d'un SC rétrograde à supporter un effet d'excitation ou d'inhibition conditionnée, lorsque c'est sa capacité à provoquer une RC qui est testée. En effet, alors que dans la série d'expériences ayant mis en évidence d'un effet d'excitation conditionnée supporté par un SC rétrograde, le nombre d'appariements étaient généralement compris entre 1 et 10 (e.g. voir Spetch et al., 1981), le nombre d'appariements se trouve être bien plus important lorsque des effets d'inhibition conditionnée sont cette fois mis en évidence, avec par exemple 120 appariements dans l'étude de Moscovitch et Lolordo (1968). De plus, certaines expériences (e.g. Heth, 1976 ; Siegel et Domjan, 1974 ; ou voir encore Spooner et Kellogg, 1947) ont directement mis en évidence que pour une même préparation dans laquelle était agencée un conditionnement rétrograde, la capacité du SC rétrograde à produire un RC diminuait directement avec l'augmentation du nombre d'appariements agencés entre le SC rétrograde et le SI. Par conséquent, nous devrions observer si l'on en croit ces résultats un effet du SC rétrograde en tant que renforçateur conditionné diminuant avec un nombre plus important d'appariements avec le renforçateur primaire. Ce dernier point ne représente toutefois pas seulement un détail méthodologique, et se trouve en réalité avoir directement des implications pour les modèles étudiés dans les précédents chapitres, et plus exactement pour l'Hypothèse du Codage Temporel (e.g. Savastano et Miller, 1998). Rappelons-le, selon cette hypothèse les effets de renforcement conditionné observés dans les expériences 1 et 2 pourraient être dus à un caractère prédictif du SC rétrograde vis-à-vis du renforçateur primaire, en provoquant une attente sur sa présentation juste avant le renforçateur conditionné. Aussi étant donné que ce caractère prédictif ne devrait a priori pas changer, même avec un nombre d'appariements plus important, la relation temporelle entre les stimuli restant toujours la même, l'Hypothèse du Codage Temporel devrait s'attendre quant à elle à ce qu'un nombre plus important d'appariements entre le renforçateur primaire et le SC rétrograde n'affecte pas les capacités de ce même stimulus à servir de renforçateur conditionné, étant toujours (a priori) prédictif du renforçateur primaire. La manipulation du nombre d'appariements entre le SI et le SC rétrograde, adaptée à notre procédure de renforcement conditionné, serait donc un moyen supplémentaire de tester cette hypothèse.

4.3. Autres perspectives de recherche

Nous terminerons ce chapitre en discutant brièvement de l'Hypothèse du Codage Temporel (Arcediano et Miller, 2002 ; Savastano et Miller, 1998). Comme nous l'avons mentionné dans la partie 4.1., les résultats obtenus dans chacune de nos expériences laissent à penser que la relation prédictive entre un SC et un SI n'est pas une circonstance nécessaire au processus Pavlovien, et la simple proximité temporelle entre les stimuli pourrait finalement être la, ou l'une des circonstances nécessaires, comme le suggérait la Loi de la Contiguïté (Gormezano et Kehoe, 1981). Avec l'expérience 3, ce sont les suppositions faites par l'Hypothèse du Codage Temporel qui se sont trouvées être appuyées par les résultats obtenues, en comparaison du modèle SOP ou de l'approche Bio-Comportementale. Aussi en appliquant les principes de l'Hypothèse du Codage Temporel, une valeur prédictive du SC interviendrait au moment où serait présenté ce même stimulus, celui-ci manifestant des effets d'excitation conditionnée lorsqu'une valeur prédictive serait partagée avec le SI. Rapporté à notre introduction sur les comportements d'anticipation, cela signifierait que le sujet selon un principe basé sur l'Hypothèse du Codage Temporel formerait des associations entre les événements, ou stimuli, et par exemple entre un stimulus environnemental et un événement important, en raison de la proximité temporelle existante entre ces deux mêmes stimuli. Aussi des comportements d'anticipations seraient observés dans la mesure où le stimulus environnemental partagerait une relation prédictive avec l'événement important, et selon la configuration temporelle dans laquelle il serait présenté au sujet ; le caractère prédictif ou non d'un stimulus vis-à-vis d'un autre étant rendu possible par une capacité supposée du sujet à apprendre grâce à un principe associatif la relation temporelle existante entre les événements.

A notre connaissance, dans sa formulation actuelle, l'Hypothèse du Codage Temporel n'a pas encore fait de propositions sur les mécanismes et une formalisation mathématique sur (1) le principe associatif sur lequel reposerait l'association entre des événements, principe guidé par la proximité temporelle ; (2) sur le mécanisme grâce auquel les sujets seraient en mesure d'être sensible aux relations temporelle existantes entre ces événements ; (3) comment passe-t-on de ces apprentissages à une réponse émise par le sujet. En vue d'une compréhension des mécanismes sur lesquels reposeraient le conditionnement Pavlovien et les comportements d'anticipation, une réponse à ces questions semble essentielle. Toutes ces questions trouvent d'ailleurs un certain écho dans les questions posées depuis plusieurs décennies sur les modèles dits du « timing », modèles s'intéressant aux mécanismes grâce

auxquels des sujets parviendraient à répondre de façon adaptée à des régularités temporelles. De façon très générale, ces modèles se distinguent entre autres par le fait de reposer soit sur des principes associatifs soit sur des principes représentationnels (voir à ce sujet Jozefowiez et Machado, 2013 ou Clément et al., 2001). Il est par ailleurs intéressant de noter que dans sa formalisation actuelle, l'Hypothèse du Codage Temporel semble être à la frontière entre les deux catégories, supposant que les sujets seraient à même d'apprendre les relations et intervalles temporels entre les stimuli (i.e. comme le suppose les modèles représentationnels), mais cette capacité serait supposé dépendre de principes associatifs, l'Hypothèse du Codage Temporel se distinguant par cette occasion de modèles cognitifs et symboliques comme RET (Gallistel et Gibbon, 2000) ou la plus récente approche basée sur l'information (Ward et al., 2013), ces modèles rejetant catégoriquement l'idée selon laquelle le conditionnement, qu'il soit Pavlovien ou opérant, reposerait sur des associations apprises par les sujets ; l'Hypothèse du Codage Temporel étant, sur ce plan, alors plus proche du modèle SOP de Wagner (1981) ou de l'approche Bio-Comportementale (Donahoe et Palmer, 2004), ces derniers reposant sur des bases associatives. Discuter des différentes modélisations faites sur le timing ou de la différence entre les modèles associatifs et cognitifs va au-delà des objectifs de cette thèse, comme nous ne pouvons dire pour le moment dans quelle mesure les expériences que nous avons réalisées et présentées dans cette thèse pourraient inspirer de nouvelles recherches sur ces questions. Il nous semble néanmoins que ces questions devront être intégrées à de futures expérimentations, poursuivant à cette occasion le travail déjà initiés par nombre de scientifiques.

4.4. Summary of the chapter 4

In chapter 1, we introduced this dissertation by a brief discussion on the notion of anticipatory behaviors. We saw how anticipatory behaviors occur when environmental stimuli reliably accompany the presentation of significant events such as food, social interactions, a dangers, etc. (Hollis, 1997), and how this ability is observed for a wide range of species and behavioral situations (e.g. Domjan, 2005). Many authors have suggested an adaptive advantage conveys by anticipatory behaviors, by favoring the contact with appetitive events and by avoiding the contact with aversive events (e.g. Schultz and Dickinson, 2000), and we suggested how relevant would be the understanding of the processes that occur in anticipatory behavior, notably in the treatment of psychological disorders such as anxiety disorders (e.g.

Beckers et al., 2013) or addiction (e.g. Siegel and Ramos, 2002). Then, we saw how different authors have connected Pavlovian conditioning to the notion of anticipatory behaviors (e.g. Domjan, 2005; Hollis, 1997; Jozefowiez, 2014), and how it is suggested that Pavlovian conditioning is the process underlying anticipatory behaviors (e.g. Shettleworth, 2010, chapter 4). We concluded the introduction of the chapter 1 by saying that Pavlovian conditioning studies have been interested in the issues of the circumstances for Pavlovian conditioning and of the content of learning (Rescorla, 1988), and suggested that the study of the different models and hypotheses elaborated on Pavlovian conditioning could be interesting for the understanding of anticipatory and adaptive behaviors.

After a brief presentation of the Law of Contiguity (Gormezano and Kehoe, 1981), we presented the Information Hypothesis (Egger and Miller, 1962, 1963; Kamin, 1969; Rescorla, 1968, 1972) and its functional and predictive framework (Fanselow and Wassum, 2016; Schultz and Dickinson, 2000). The Information Hypothesis states that learning only occurs when a significant event is unexpected and is about predictive CS. This assumption makes sense when we consider a predictive structure of the environment (e.g. Tolman and Brunswik, 1935), that is, the idea that significant events are preceded and consistently predicted by environment events (i.e. cues), and the ability to learn the predictive relationship between the events would convey an adaptive advantage to the subject. We also mentioned that the Information Hypothesis and its predictive view of associative learning usually assume that Pavlovian conditioning consists in the formation of S – S links (e.g. Bolles, 1972), that is, links between the representation of the CS and the representation of the US. Applied to the general notion of anticipatory behaviors, the ability of environmental stimuli to elicit an anticipatory behavior would depend on their predictive relationship with a significant event and on an initial unexpected or surprising nature of the significant event, and anticipatory behaviors are assumed to depend on a “cognitive” expectation of the significant event. Following the presentation of the Information Hypothesis, we presented several results on backward conditioning. We underlined how the evidence of excitatory backward conditioning is inconsistent with the Information Hypothesis owing to the absence of predictive value of the backward CS. However, many evidence of excitatory backward conditioning shown a weaker excitatory effect of the backward CS in comparison with the behavioral effect measured with a forward CS (e.g. Mahoney and Ayres, 1976), but most of the experiments were also conducted in a first-order Pavlovian conditioning preparation, in which it was tested the ability of a backward CS to elicit a CR. We asked if backward conditioning could support a stronger conditioned excitation if another preparation is arranged. We decided to extend the

study of backward conditioning to conditioned reinforcement preparations, our studies being in line with a study conducted few years before by Urushihara (2004) with rats.

In experiments 1 and 2, we found that a backward CS can function as a conditioned reinforcer in a choice situation (experiment 1) and that subjects have a preference for backward CS associated with larger amount of a primary reinforcer (experiment 2). Contrasting with most of the experiments on backward conditioning, we found no significant difference between forward and backward conditions, and the conditioning arrangements used prevent the possibility for a trace conditioning interpretation of the results, suggesting the interest of the conditioned reinforcement preparation for the study of excitatory backward conditioning. Moreover, these results represent a new challenge for the Information Hypothesis and the assumption that a predictive relationship between the CS and the US is necessary for Pavlovian conditioning, and we saw how they can be interpreted in terms of Wagner's SOP (Wagner, 1981) and the Bio-Behavioral approach (Donahoe and Palmer, 2004), or in terms of the Temporal Coding Hypothesis (Savastano and Miller, 1998). The experiment 3 was then designed to contrast the assumptions made by these models, and consisted in an extension of the backward second-order conditioning procedures designed by Barnet and Miller (1996) and Cole and Miller (1999) to a conditioned reinforcement preparation. The evidence of excitatory backward second-order conditioning is unexpected by Wagner's SOP or by the Bio-Behavioral approach, and the evidence in experiment 3 that a second-order CS can function as a conditioned reinforcer despite the absence of CR to the first-order backward CS pose a new challenge to these models, and support in comparison the assumptions made by the Temporal Coding Hypothesis.

The results found in the three experiments presented in this dissertation suggest the interest of the conditioned reinforcement preparation for the study of excitatory backward conditioning. However, at least two limits can be mentioned. Firstly, the number of trials in test session is relatively low, with ten trials in experiments 1 and 3 and nine trials in experiment 2. The low number of trials may explain the non-significant difference observed between the forward and the backward conditions in experiments 1 and 2, and evidence of a larger conditioned reinforcement effect with the forward CS may have been observed with an increase number of trials during the test phases. Futures experiments will have to test this possibility by increasing the number of test trials. A second limit of these experiments is the low number of US → CS pairings arranged in the experiments, with ten pairings in experiments 1 and 2, and 12 pairings in experiment 3. For many years, it has been demonstrated that the number of backward pairings intervenes in the ability of a backward CS

to support conditioned excitation or conditioned inhibition. Indeed, evidence of excitatory backward conditioning was found with few US → CS pairings (see the review of Spetch et al., 1981), while conditioned inhibition was demonstrated with a large number of pairings (e.g. 120 pairings in the study of Moscovitch and Lolordo, 1969). Moreover, some experiments found evidence that the excitatory or inhibitory value of a backward CS directly evolves with the number of pairings (e.g. Heth, 1976; Siegel and Domjan, 1974; Spooner and Kellogg, 1947). Consequently, and according to these results, we should observe a decrease of the conditioned reinforcing effect of the backward CS with the number of US → CS pairings; but this decrease is unexpected by the Temporal Coding Hypothesis. Indeed, an interpretation of the results found in experiments 1 and 2 based on the assumptions made by the Temporal Coding Hypothesis assumes that the conditioned reinforcing effect of the backward CS results from its predictive value during the test phase (i.e. the subject expecting a primary reinforcer presentation just before the backward CS). But the temporal arrangement between the primary reinforcer and the backward CS being the same during the conditioning phase, the backward CS should conserve its predictive value during the test phase, even if the number of pairings is increase. Testing the effect of the number of US → CS pairing in a conditioned reinforcement preparation could be another test for the Temporal Coding Hypothesis.

Finally, we will conclude this chapter by a brief discussion on the Temporal Coding Hypothesis. The results found in our experiments suggest that the predictive relationship between a CS and a US is not necessary for Pavlovian conditioning, and the temporal proximity between the two stimuli could be the circumstance, or one of the circumstances, for the acquisition of new associations. In experiment 3, the assumptions made by the Temporal Coding Hypothesis have been supported by the evidence of conditioned reinforcement with a backward second-order CS, contrasting with Wagner' SOP (1981) or the Bio-Behavioral approach (Donahoe and Palmer, 2004). In Temporal Coding Hypothesis, the predictive value of the CS (regarding another event, like a US) intervenes in the ability of the CS to support conditioned excitation. In other words, the Temporal Coding Hypothesis contrasts with the Information Hypothesis by the assumption that the predictive value of a CS plays a role not during learning but during testing (e.g. the phase 3 in the experiments 1 and 2 presented in chapter 2). And if we applied the assumptions of the Temporal Coding Hypothesis to the general notion of anticipatory behaviors discussed in chapter 1, it would mean that the ability of an environmental stimulus to elicit an anticipatory behavior depends (1) on its contiguous pairing with a significant event, and then (2) on its predictive relationship with the significant

event; the predictive value of an environmental stimulus being determined by an ability of the subject to learn the temporal relationship between the stimuli.

To the best of our knowledge, for the moment the Temporal Coding Hypothesis has made no assumptions on the associative principles and mechanisms by which (1) an association is formed from the temporal proximity between two events; (2) a subject learns the temporal relationship between these events; and (3) the predictive value of an event is "transferred" into responding. The absence of detailed principles and mechanisms however does not reduce the interest of the Temporal Coding Hypothesis and of all of the experiments conducted under his framework (e.g. Arcediano et al., 2003; Barnet and Miller, 1996; Cole and Miller, 1999), and we only suggest here that a detailed description and testing of these principles and mechanisms would be interesting, and probably essential, for a improve understanding of the behavioral phenomena like those reported in this dissertation. Moreover, these issues seem to be highly connected with the studies and the assumptions made by timing models, that is, models concerned with how animals perceive interval between two events (Jozefowiez and Machado, 2013; Clément et al., 2001), an issue highly debated in the learning literature. Discussing the different models and their assumptions is beyond the scope of this dissertation, but we think that these issues will have to be integrated in our future experiments.

Bibliographie

Arcediano, F., Escobar, M., & Miller, R. R. (2003). Temporal integration and temporal backward associations in human and nonhuman subjects. *Learning & Behavior*, *31*(3), 242-256.

Arcediano, F., Matute, H., & Miller, R. R. (1997). Blocking of Pavlovian conditioning in humans. *Learning and Motivation*, *28*(2), 188-199.

Arcediano, F., & Miller, R. R. (2002). Some constraints for models of timing: A temporal coding hypothesis perspective. *Learning and Motivation*, *33*(1), 105-123.

Autor, S. M. (1960). *The strength of conditioned reinforcers as a function of frequency and probability of reinforcement* (Doctoral dissertation, Harvard University).

Ayres, J. J., Haddad, C., & Albert, M. (1987). One-trial excitatory backward conditioning as assessed by conditioned suppression of licking in rats: Concurrent observations of lick suppression and defensive behaviors. *Learning & behavior*, *15*(2), 212-217.

Barnet, R. C., & Miller, R. R. (1996). Second-order excitation mediated by a backward conditioned inhibitor. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *22*(3), 279.

Beckers, T., Krypotos, A. M., Boddez, Y., Effting, M., & Kindt, M. (2013). What's wrong with fe ar conditioning?. *Biological psychology*, *92*(1), 90-96.

Berlyne, D. E. (1957). Uncertainty and conflict: A point of contact between information-theory and behavior-theory concepts. *Psychological Review*, *64*, 329.

Bersh, P. J. (1951). The influence of two variables upon the establishment of a secondary reinforcer for operant responses. *Journal of Experimental Psychology*, *41*(1), 62.

Bertz, J. W., & Woods, J. H. (2013). Acquisition of responding with a remifentanil-associated conditioned reinforcer in the rat. *Psychopharmacology*, *229*(2), 235-243.

Bolles, R. C. (1972). Reinforcement, expectancy, and learning. *Psychological Review*, *79*(5), 394.

Bolles, R. C. (1975). *Theory of motivation*. Harper Collins Publishers.

Bugelski, R. (1938). Extinction with and without sub-goal reinforcement. *Journal of Comparative Psychology*, *26*(1), 121.

Burkhardt, P. E. (1980). One-trial backward fear conditioning in rats as a function of US intensity. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *15*(1), 9-11.

Carew, T. J., Walters, E. T., & Kandel, E. R. (1981). Classical conditioning in a simple withdrawal reflex in Aplysia californica. *Journal of Neuroscience*, *1*(12), 1426-1437.

Catania, A. C. (1992). *Learning* (3rd edn). Prentice Hall Inc.

Clément, C., Darcheville, J. C., & Rivière, V. (2001). Modélisation du contrôle temporel du comportement sous contingences de renforcement: Une revue. *Acta Comportamentalia: Revista Latina de Análisis del Comportamiento*, *9*(2).

Cole, R. P., & Miller, R. R. (1999). Conditioned excitation and conditioned inhibition acquired through backward conditioning. *Learning and Motivation*, *30*(2), 129-156.

Cowles, J. T. (1937). Food-tokens as incentives for learning by chimpanzees.

Davison, M., & Baum, W. M. (2006). Do conditional reinforcers count?. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *86*(3), 269-283.

Dinsmoor, J. A. (1983). Observing and conditioned reinforcement. *Behavioral and Brain Sciences*, *6*(4), 693-704.

Dinsmoor, J. A. (1995). Stimulus control: part I. *The Behavior Analyst*, *18*(1), 51-68.

Domjan, M. (2005). Pavlovian conditioning: a functional perspective. *Annual Review of Psychology*, *56*, 179-206.

Domjan, M. (2010). *The Principles of Learning and Behavior.* Wadsworth Cenage Learning.

Domjan, M., Cusato, B., & Krause, M. (2004). Learning with arbitrary versus ecological conditioned stimuli: Evidence from sexual conditioning. *Psychonomic Bulletin & Review*, *11*(2), 232-246.

Donahoe, J. W. (2014). Evocation of behavioral change by the reinforcer is the critical event in both the classical and operant procedures. *International Journal of Comparative Psychology*, *27*(4).

Donahoe, J. W., Burgos, J. E., & Palmer, D. C. (1993). A selectionist approach to reinforcement. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *60*(1), 17-40.

Donahoe, J. W., & Palmer, D. C. (2004). *Learning and complex behavior*. Vivian Packard Dorsel.

Donahoe, J. W., & Vegas, R. (2004). Pavlovian conditioning: the CS-UR relation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *30*(1), 17.

Egger, M. D., & Miller, N. E. (1962). Secondary reinforcement in rats as a function of information value and reliability of the stimulus. *Journal of experimental psychology*, *64*(2), 97.

Egger, M. D., & Miller, N. E. (1963). When is a reward reinforcing? An experimental study of the information hypothesis. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *56*(1), 132.

Escobar, M., & Miller, R. R. (2004). A review of the empirical laws of basic learning in Pavlovian conditioning. *International Journal of Comparative Psychology*.

Fanselow, M. S., & Wassum, K. M. (2016). The origins and organization of vertebrate Pavlovian conditioning. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, *8*(1), a021717.

Fantino, E. (1969). Choice and rate of reinforcement. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *12*(5), 723-730.

Fantino, E. (1977). Conditioned reinforcement: Choice and information. *Handbook of operant behavior*, 313-339.

Fantino, E. (2008). Choice, conditioned reinforcement, and the Prius effect. *The Behavior Analyst*, *31*(2), 95-111.

Fantino, E., Preston, R. A., & Dunn, R. (1993). Delay reduction: Current status. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *60*(1), 159-169.

Fantino, E., & Silberberg, A. (2010). Revisiting the role of bad news in maintaining human observing behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *93*(2), 157-170.

Fitzwater, M. E., & Reisman, M. N. (1952). Comparisons of forward, simultaneous, backward, and pseudo-conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, *44*(3), 211.

Fuchs, A. R., Ayromlooi, J., & Rasmussen, A. B. (1987). Oxytocin response to conditioned and nonconditioned stimuli in lactating ewes. *Biology of reproduction*, *37*(2), 301-305.

Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2000). Time, rate, and conditioning. *Psychological review*, *107*, 289.

Garcia, J., Hankins, W. G., & Rusiniak, K. W. (1974). Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. *Science*, *185*(4154), 824-831.

Gibbon, J., & Balsam, P. (1981). Spreading association in time. *Autoshaping and conditioning theory*, 219-253.

Gormezano, I., & Kehoe, E. J. (1981). Classical conditioning and the law of contiguity. *Advances in analysis of behavior*, *2*, 1-45.

Green, L., & Myerson, J. (2004). A discounting framework for choice with delayed and probabilistic rewards. *Psychological bulletin*, *130*(5), 769.

Green, L., Myerson, J., Oliveira, L., & Chang, S. E. (2013). Delay discounting of monetary rewards over a wide range of amounts. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *100*(3), 269-281.

Hackenberg, T. D. (2009). Token reinforcement: A review and analysis. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *91*(2), 257-286.

Hall, R. V., Lund, D., & Jackson, D. (1968). Effects of teacher attention on study behavior. *Journal of applied behavior analysis*, *1*(1), 1-12.

Heth, C. D. (1976). Simultaneous and backward fear conditioning as a function of number of CS-UCS pairings. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *2*(2), 117.

Hilgard, E. R. (1937). The relationship between the conditioned response and conventional learning experiments. *Psychological Bulletin*, *34*(2), 61.

Holland, P. C. (1983). Representation-mediated overshadowing and potentiation of conditioned aversions. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *9*(1), 1.

Holland, P. C. (2008). Cognitive versus stimulus-response theories of learning. *Learning & behavior*, *36*(3), 227-241.

Hollis, K. L. (1984). The biological function of Pavlovian conditioning: the best defense is a good offense. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *10*(4), 413.

Hollis, K. L., Cadieux, E. L., & Colbert, M. M. (1989). The biological function of Pavlovian conditioning: A mechanism for mating success in the blue gourami (Trichogaster trichopterus). *Journal of Comparative Psychology*, *103*(2), 115.

Hull, C. L. (1943). Principles of behavior: An introduction to behavior theory. Appleton-Century-Crofts.

Jenkins, W. O. (1950). A temporal gradient of derived reinforcement. *The American journal of psychology*, *63*(2), 237-243.

Jozefowiez, J. (2014). The Many Faces of Pavlovian Conditioning. *International Journal of Comparative Psychology*, *27*(4).

Jozefowiez, J., & Machado, A. (2013). On the content of learning in interval timing: Representations or associations?. *Behavioural processes*, *95*, 8-17.

Jones, K. M., Drew, H. A., & Weber, N. L. (2000). Noncontingent peer attention as treatment for disruptive classroom behavior. *Journal of Applied Behavior Analysis*, *33*(3), 343-346.

Kamin, L. J. (1968). Attention-like" processes in classical conditioning. In *Miami symposium on the prediction of behavior: Aversive stimulation* (pp. 9-31).

Kamin, L. J. (1969). Predictability, surprise, attention, and conditioning. *Punishment and aversive behavior*, *279296*.

Kazdin, A. E. (1977). *The token economy*. Springer.

Kelleher, R. T., & Gollub, L. R. (1962). A review of positive conditioned reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of behavior*, *5*(S4), 543-597.

Lashley, K. S. (1916). The human salivary reflex and its use in psychology. *Psychological Review*, *23*(6), 446.

Leung, J. P. (1989). Psychological distance to reward: A human replication. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *51*(3), 343-352.

Leung, J. P. (1993). Psychological distance to reward: Segmentation of aperiodic schedules of reinforcement. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *59*(2), 401-410.

Levin, S. M., & Sterner, K. (1966). The acquisition of positive secondary reinforcement in human subjects. *Psychonomic Science*, *6*(2), 47-48.

Long, E. R. (1963). Chained and tandem scheduling with children. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *6*(3), 459-472.

Longstreth, L. E. (1983). Secondary reinforcement: Still alive?. *Behavioral and Brain Sciences*, *6*(4), 709-710.

Longstreth, L. E. (1971). A cognitive interpretation of secondary reinforcement. In *Nebraska symposium on motivation*. University of Nebraska Press.

Mackintosh, N. J. (1983). *Conditioning and associative learning* (p. 316). Oxford: Clarendon Press.

Mahoney, W. J., & Ayres, J. J. (1976). One-trial simultaneous and backward fear conditioning as reflected in conditioned suppression of licking in rats. *Learning & Behavior*, *4*(4), 357-362.

Martin, I., & Levey, A. B. (1991). Blocking observed in human eyelid conditioning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *43*(3), 233-256.

Mazur, J. E. (1987). An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. *Commons, ML.; Mazur, JE.; Nevin, JA*, 55-73.

Mazur, J. E., & Wagner, A. R. (1982). An episodic model of associative learning. *Quantitative analyses of behavior: Acquisition*, *3*, 3-39.

Moeller, G. (1954). The CS-UCS interval in GSR conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, *48*(3), 162.

Moscovitch, A., & LoLordo, V. M. (1968). Role of safety in the Pavlovian backward fear conditioning procedure. *Journal of comparative and physiological psychology*, *66*(3p1), 673.

Myers, J. L., & Myers, N. A. (1963). Secondary reinforcement in children as a function of conditioning associations, extinction percentages, and stimulus types. *Journal of experimental psychology*, *65*(5), 455.

Myers, T. M., Cohn, S. I., & Clark, M. G. (2005). Acquisition and performance of two-way shuttlebox avoidance: Effects of aversive air intensity. *Learning and Motivation*, *36*(3),312- 321.

Myerson, J., & Green, L. (1995). Discounting of delayed rewards: Models of individual choice. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *64*(3), 263-276.

Northup, J., Broussard, C., Jones, K., George, T., Vollmer, T. R., & Herring, M. (1995). The differential effects of teacher and peer attention on the disruptive classroom behavior of three children with a diagnosis of attention deficit hyperactivity disorder. *Journal of Applied Behavior Analysis*, *28*(2), 227-228.

Öhman, A., & Mineka, S. (2001). Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological review*, *108*(3), 483.

Pavlov, I. P. (1927). *Conditional reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex*. H. Milford.

Pelaez, M., Virues-Ortega, J., & Gewirtz, J. L. (2012). Acquisition of social referencing via discrimination training in infants. *Journal of applied behavior analysis*, *45*(1), 23-36.

Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly journal of experimental psychology*, *32*(1), 3- 25.

Preston, R. A., & Fantino, E. (1991). Conditioned reinforcement value and choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *55*(2), 155-175.

Razran, G. (1965). Russian physiologists' psychology and American experimental psychology: A historical and a systematic collation and a look into the future. *Psychological Bulletin*, *63*(1), 42.

Rescorla, R. A. (1966). Predictability and number of pairings in Pavlovian fear conditioning. *Psychonomic Science*, *4*(11), 383-384.

Rescorla, R. A. (1967). Pavlovian conditioning and its proper control procedures. *Psychological review*, *74*(1), 71.

Rescorla, R. A. (1968). Probability of shock in the presence and absence of CS in fear conditioning. *Journal of comparative and physiological psychology*, *66*(1), 1.

Rescorla, R. A. (1972). Informational variables in Pavlovian conditioning. *Psychology of learning and motivation*, *6*, 1-46.

Rescorla, R. A. (1988). Pavlovian conditioning: It's not what you think it is. *American Psychologist*, *43*(3), 151.

Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.),*Classical conditioning II* (pp. 64–99). New York: Appleton-Century-Crofts.

Romaniuk, C. B., & Williams, D. A. (2000). Conditioning across the duration of a backward conditioned stimulus. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *26*(4), 454.

Sanderson, D. J., Cuell, S. F., & Bannerman, D. M. (2014). The effect of US signalling and the US–CS interval on backward conditioning in mice. *Learning and motivation*, *48*, 22-32.

Savastano, H. I., & Miller, R. R. (1998). Time as content in Pavlovian conditioning. *Behavioural Processes*, *44*(2), 147-162.

Schultz, W., & Dickinson, A. (2000). Neuronal coding of prediction errors. *Annual review of neuroscience*, *23*(1), 473-500.

Schuster, R. H. (1969). A functional analysis of conditioned reinforcement. *Conditioned reinforcement*, 192-234.

Shahan, T. A. (2010). Conditioned reinforcement and response strength. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *93*(2), 269-289.

Shahan, T. A., & Cunningham, P. (2015). Conditioned reinforcement and information theory reconsidered. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *103*(2), 405-418.

Shahan, T. A., & Podlesnik, C. A. (2005). Rate of conditioned reinforcement affects observing rate but not resistance to change. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *84*(1), 1-17.

Shahan, T. A., & Podlesnik, C. A. (2008). Conditioned reinforcement value and resistance to change. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *89*(3), 263-298.

Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press.

Siegel, S., & Domjan, M. (1971). Backward conditoning as an inhibitory procedure. *Learning and Motivation*, *2*(1), 1-11.

Siegel, S., & Domjan, M. (1974). The inhibitory effect of backward conditioning as a function of the number of backward pairings. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *4*(2), 122-124.

Siegel, S., & Ramos, B. (2002). Applying laboratory research: drug anticipation and the treatment of drug addiction. *Experimental and clinical psychopharmacology*, *10*(3), 162.

Skinner, B. F. (1938). *The behaviour of organisms: An experimental analysis*. D. Appleton Century Company Incorporated.

Skinner, B. F. (1953). *Science and human behavior*. Simon and Schuster.

Smith, M. C., Coleman, S. R., & Gormezano, I. (1969). Classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response at backward, simultaneous, and forward CS-US intervals. *Journal of comparative and physiological psychology*, *69*(2), 226.

Sosa, R., dos Santos, C. V., & Flores, C. (2011). Training a new response using conditioned reinforcement. *Behavioural processes*, *87*(2), 231-236.

Spence, K. W. (1950). Cognitive versus stimulus-response theories of learning. *Psychological review*, *57*(3), 159.

Spetch, M. L., Wilkie, D. M., & Pinel, J. P. (1981). Backward conditioning: A reevaluation of the empirical evidence. *Psychological Bulletin*, *89*(1), 163.

Spetch, M. L., Terlecki, L. J., Pinel, J. P., Wilkie, D. M., & Treit, D. (1982). Excitatory backward conditioning of defensive burying in rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *19*(2), 111-114.

Spooner, A., & Kellogg, W. N. (1947). The backward conditioning curve. *The American Journal of Psychology*, *60*(3), 321-334.

Stormark, K. M., Hugdahl, K., & Posner, M. I. (1999). Emotional modulation of attention orienting: A classical conditioning study. *Scandinavian Journal of Psychology*, *40*(2), 91-99.

Tait, R. W., & Saladin, M. E. (1986). Concurrent development of excitatory and inhibitory associations during backward conditioning. *Learning & behavior*, *14*(2), 133-137.

Thorndike, E. L. (1898). Review of Animal Intelligence: An Experimental Study of the Associative Processes in Animals.

Thrailkill, E. A., & Shahan, T. A. (2014). Temporal integration and instrumental conditioned reinforcement. *Learning & behavior*, *42*(3), 201-208.

Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological review*, *55*(4), 189.

Tolman, E. C., & Brunswik, E. (1935). The organism and the causal texture of the environment. *Psychological review*, *42*(1), 43.

Urushihara, K. (2004). Excitatory backward conditioning in an appetitive conditioned reinforcement preparation with rats. *Behavioural processes*, *67*(3), 477-489.

Wagner, A. R. (1981). SOP: A model of automatic memory processing in animal behavior. *Information processing in animals: Memory mechanisms*, *85*, 5-47.

Wagner, A. R., Brandon, S. E., Klein, S. B., & Mowrer, R. R. (1989). Evolution of a structured connectionist model of Pavlovian conditioning (AESOP). *Contemporary learning theories: Pavlovian conditioning and the status of traditional learning theory*, 149-189.

Ward, R. D., Gallistel, C. R., & Balsam, P. D. (2013). It's the information!. *Behavioural processes*, *95*, 3-7.

Wenrick, J. E. (1933). The conundrum of the conditioned response. *Psychological Review*, *40*(6), 549.

Williams, B. A. (1994). Conditioned reinforcement: Experimental and theoretical issues. *The Behavior Analyst*, *17*(2), 261-285.

Williams, D. A., & Hurlburt, J. L. (2000). Mechanisms of second-order conditioning with a backward conditioned stimulus. *Journal of Experimental psychology: animal Behavior processes*, *26*(3), 340.