

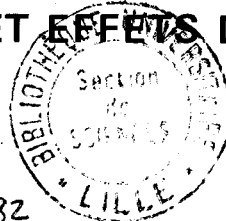
UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THESE DE TROISIEME CYCLE
PHYSIOLOGIE NERVEUSE ET MUSCULAIRE
(PSYCHOPHYSIOLOGIE)

présentée par

Paule MARCANT-BRYCKAERT

RETENTION D'UNE AVERSION CONDITIONNEE AU GOUT :
DECOURS TEMPOREL ET EFFETS D'INDICES DE RAPPEL.



Soutenue le 10 Décembre devant la Commission d'Examen

Membres du Jury : MM. J.M. COQUERY Président
J.C. ROY Rapporteur
B. DEWEER
P. LCONTE Examineurs
G. SCHMALTZ

ERRATA

=====

<u>page</u>	<u>ligne</u>	<u>au lieu de</u>	<u>lire</u>
2	8	"émises, à"	"émise à"
4	21	"et Connor, 1972, 1974)	"et Connor, 1974)
9	31	"monotonique"	"monotone"
12	19	"par"	"pour"
17	11	"substance"	"substances"
17	38	"Weber"	"Webster"
18	25	"réexamination"	"reconsidération"
18	26	"(1977)"	"(1973)"
19	15	"(1974)"	"(1973)"
19	19	"(1973)"	"(1971)"
19	31	"NaCl"	"NaCl"
21	27	"de fait"	"en fait"
23	1	"interpolation"	"interposition"
25	17	"ont lésé"	"lèsent"
34	3	"T"	"test"
35	4	"(1976)"	"(1973)"
36	Légende		" \circ — \circ ClLi " " \blacktriangle — \blacktriangle NaCl "
64	Légende	" Comparaison"	" * Comparaison"
65	14	"inférieure"	"plus faible"
74	7	"groupes sT"	"groupes sA"
80	14	"pt"	"pT"
81	17	"sP"	"pT"
81	Tableau	"sP"	"pT"
82	2	"sP"	"pT"
83	Tableau	"sP"	"pT"
83	Légende	"sP"	"pT"
95	Légende	"témoins ClLi 3 h"	"témoins NaCl 3 h"
99	13	"ouvenirs"	"souvenirs"
II	10	"1968"	"1896"

C'est sous la direction de M. le Professeur J.C. Roy que ces recherches ont été effectuées. Je le remercie vivement pour la confiance qu'il m'a accordée en me permettant d'entreprendre cette étude qui me tenait tant à coeur, ainsi que pour les conseils judicieux qu'il m'a prodigués au cours de sa réalisation.

M. le Professeur J.M. Coquery a accepté d'examiner et de juger ce travail, ce dont je lui suis reconnaissante.

M. G. Schmaltz a guidé mes premiers pas dans ce laboratoire. Il a su me faire profiter de ses connaissances théoriques et expérimentales. Je lui en suis vivement reconnaissante.

Je remercie également M. le Professeur P. Leconte pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail, et les conseils pertinents qui ont guidé sa réalisation.

M. B. Deweer a bien voulu honorer de sa présence le jury de cette thèse ; je l'en remercie vivement. Je lui suis aussi très reconnaissante, comme beaucoup, je pense, d'avoir permis une lecture en français d'un ouvrage aussi précieux que celui de Spear N.E. : "Evolution des souvenirs : Oubli et Mémoire".

J'associe à mes remerciements tout le personnel de ce laboratoire, et notamment C. Coussemaeker et M. Bécu qui ont apporté soin et diligence à la dactylographie et à l'illustration de ce manuscrit, ainsi que M. S. Lefèvre qui s'est chargé de l'entretien des animaux.

Enfin, je tiens à remercier l'ensemble de mes collègues pour la sympathie dont ils m'ont entourée, et l'agréable ambiance de travail qu'ils ont su créer.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION GENERALE	1
PREMIÈRE PARTIE	
<u>THEORIES DE LA MEMOIRE</u>	
THEORIE DE LA CONSOLIDATION MNESIQUE	3
A) DONNEES VALIDANT CETTE THEORIE	3
B) DONNEES NE S'INTEGRANT PAS DANS CETTE THEORIE	5
a) <i>Récupérations du souvenir</i>	5
b) <i>Labilité de la trace après réactivation</i>	7
THEORIE DU RAPPEL	9
<u>L'AVERSION CONDITIONNEE</u>	
DONNEES EXPERIMENTALES	15
AVERSION CONDITIONNEE ET LOIS DE L'APPRENTISSAGE	18
A) LOIS GENERALES DU CONDITIONNEMENT	18
B) INTERPRETATION DU LONG DELAI SC - SI	21
PHYSIOLOGIE DE L'AVERSION CONDITIONNEE	24
RETENTION DE L'AVERSION CONDITIONNEE	26

	Pages
DEUXIEME PARTIE	
PROBLEMATIQUE GENERALE	30
<u>METHODES</u>	31
ANIMAUX	31
APPAREILLAGE	31
PROTOCOLE GENERAL	32
TRAITEMENT DES RESULTATS	33
<u>EXPERIENCE 1</u>	35
RESULTATS	37
APPRENTISSAGE	37
TEST DE RETENTION	39
EXTINCTIONS 1 ET 2	47
DISCUSSION	49
<u>EXPERIENCE 2</u>	53
RESULTATS	55
APPRENTISSAGE	55
TEST DE RETENTION	57
EXTINCTIONS 1 ET 2	63
DISCUSSION	66
<u>EXPERIENCE 3</u>	71
PROBLEMATIQUE	71
ANIMAUX	72
APPAREILLAGE	72

	Pages
<u>EXPERIENCE 3A</u>	73
RESULTATS	75
APPRENTISSAGE	75
TEST DE RETENTION	76
DISCUSSION	79
<u>EXPERIENCE 3B</u>	80
RESULTATS	81
APPRENTISSAGE	81
TESTS DE RETENTION	81
DISCUSSION	84
<u>EXPERIENCE 3C</u>	85
RESULTATS	86
APPRENTISSAGE	86
TESTS DE RETENTION	86
DISCUSSION	89
<u>DISCUSSION GENERALE</u>	97
BIBLIOGRAPHIE	I à XIII

"La véritable question est de savoir comment s'opère la sélection entre une infinité de souvenirs qui, tous ressemblent par quelque côté à la perception présente, et pourquoi un seul d'entre eux - celui-ci plutôt que celui-là - émerge à la lumière de la conscience".

Bergson (*Matière et Mémoire*, 1896).

Cette interrogation d'un philosophe concernant la restitution des souvenirs date du siècle dernier. Mais assez curieusement, ce n'est que tout récemment que les psychophysicologues ont abordé ce champ d'études. La plupart des recherches concernaient jusqu'alors la période immédiatement consécutive à l'entrée d'une information en mémoire. Ce sont les résultats acquis dans ce courant de recherches qui sont à l'origine des théories consolidationnistes. Mais de récentes études, mettant l'accent sur la phase de restitution des souvenirs, ont remis en question un certain nombre des concepts fondamentaux de ces théories. Les auteurs ont été conduits à une reconsidération profonde des hypothèses admises jusqu'alors. Notamment, il apparaît qu'une description en termes de mémoire à court terme et à long terme ne soit plus adéquate.

De nombreuses recherches sont encore nécessaires pour étayer les nouveaux concepts, et une des méthodes consiste à éprouver leur valeur heuristique par le biais d'apprentissages diversifiés.

Nous nous proposons ici d'étudier la rétention de l'aversion conditionnée au goût. L'acquisition de cet apprentissage présente d'importantes particularités par rapport aux conditionnements classi-

ques, et, pour cette raison, a été l'objet de nombreuses recherches. Sa rétention, au contraire, n'a été que très partiellement étudiée. On peut se demander pourtant, si la mémorisation de l'aversion conditionnée au goût, présente la même originalité que son acquisition. Et si tel est le cas, peut-on mieux expliquer ces particularités par le biais de théories consolidationnistes ou dans le cadre d'une théorie du rappel ?

Une revue des hypothèses émises, à l'heure actuelle dans le domaine de la mémoire, et dans celui de l'aversion conditionnée, soulignera l'intérêt d'utiliser ce conditionnement pour une étude des phénomènes mnésiques.

PREMIERE PARTIE

THEORIES DE LA MEMOIRE

THÉORIE DE LA CONSOLIDATION MNESIQUE

A) DONNEES VALIDANT CETTE THEORIE

De très nombreux travaux ont montré que l'acquisition d'une information nouvelle est suivie d'une période pendant laquelle sa mémorisation est labile. Cette période est limitée : au-delà d'une certaine durée, des traitements perturbateurs ou facilitateurs n'ont plus d'effet sur la trace mnésique. Ce laps de temps consécutif à un apprentissage durant lequel la mémoire est fragile a été appelé période de consolidation.

Les premières explorations expérimentales en ce domaine ont été réalisées par Duncan (1949) à l'aide d'électrochocs appliqués après des séances d'apprentissage d'évitement actif. Cette étude n'a pas été la première mise à l'épreuve expérimentale des effets mnésiques de l'électrochoc, mais l'importance des conclusions de l'auteur réside dans la claire mise en évidence d'un gradient d'amnésie. La performance lors du test de rétention est fonction de l'intervalle de temps séparant la séance d'apprentissage de l'application de l'électrochoc.

Ultérieurement, les auteurs ont modifié et raffiné les procédures (voir revue de Deweer, 1970). Une amélioration majeure a consisté à utiliser des apprentissages à essai unique. Cela permettait de mieux circonscrire "l'âge" de la trace mnésique sur laquelle on agissait, et surtout de minimiser les effets aversifs de l'électrochoc. Celui-ci peut en effet être considéré comme un agent punitif. Appliqué immédiatement après un apprentissage on ne doit donc pas s'étonner de voir diminuer la probabilité d'apparition de la réponse à fournir.

Pour pallier cette objection, les auteurs ont utilisé des procédures permettant de dissocier les effets aversifs et les effets amnésiques. Ainsi, Madsen et McGaugh (1961) utilisent un évitement passif en un seul essai : l'animal est placé sur une plate-forme surélevée par rapport au plancher de la cage expérimentale. La plate-forme et le plancher sont connectés de telle sorte que le rat reçoit un choc électrique sur les pattes lorsqu'il saute sur le plancher. Les rats expérimentaux reçoivent un électrochoc immédiatement après cette réponse. Les auteurs observent une latence de saut significativement plus faible dans le groupe expérimental. Or, des effets aversifs de l'électrochoc auraient dû s'ajouter à ceux du choc sur les pattes, et allonger encore cette latence de saut. Ce genre de procédure permet donc de dissocier effets aversifs et effets amnésiques du traitement.

Des gradients d'amnésie ont pu être observés par l'intermédiaire de divers autres traitements perturbateurs incluant : une hypothermie (Alpern et Kimble, 1967), une dépression corticale envahissante (Bures et Buresova, 1963), une anesthésie (Bloch, Deweer et Hennevin, 1970), une administration de tranquillisants (Doty et Doty, 1964), et des stimulations électriques cérébrales : de la formation réticulée (Glickman, 1958), du noyau caudé (Wilburn et Kesner, 1972), du thalamus (Mahut, 1962), de l'hippocampe (Kesner et Connor, 1972, 1974), et de l'amygdale (Gold, Macri et McGaugh, 1973 ; DeVietti et Kirkpatrick, 1976).

Les auteurs concluent de l'ensemble de ces expériences que ces traitements exercent leurs effets par une perturbation du stockage de l'information. Le gradient d'amnésie reflète le temps nécessaire pour passer d'une mémoire labile à une trace permanente. De manière générale, les auteurs ont distingué deux mémoires : une mémoire à court terme et une mémoire à long terme. Cette hypothèse de deux mémoires, ou tout au moins de deux mécanismes différents dans le traitement de l'information, a trouvé un support empirique considérable dans les expériences utilisant des inhibiteurs de la synthèse protéique. Certains antibiotiques, injectés à l'animal, sont capables d'induire une inhi-

bition massive (mais réversible) de la synthèse des protéines cérébrales (jusqu'à 95 %) dans les heures qui suivent leur injection. Un tel traitement appliqué avant un apprentissage n'affecte cependant ni l'acquisition de cette tâche, ni sa rétention à court terme. Seule la mémorisation à long terme est perturbée (voir Barraco et Stettner, 1976). Ainsi, le cycloheximide n'interfère pas avec la rétention avant un intervalle de plusieurs heures (3 à 6 heures), délai au-delà duquel de sérieux déficits mnésiques sont observés (Barondes et Cohen, 1968). Les recherches utilisant les antibiotiques confirmeraient donc l'hypothèse de deux mémoires : une mémoire à court terme, et une mémoire à long terme nécessitant certainement l'intégrité de la synthèse des protéines cérébrales.

Cependant, tout au long de cet impressionnant courant de recherches, un certain nombre de résultats ont été rapportés qui sont difficilement interprétables dans le cadre de l'hypothèse de la consolidation mnésique.

B) DONNEES NE S'INTEGRANT PAS DANS CETTE THEORIE

a) Récupérations du souvenir

D'un point de vue consolidationniste, un traitement amnésiant appliqué pendant ou immédiatement après un apprentissage doit supprimer la formation d'une trace mnésique permanente. L'information est donc définitivement perdue (Luttges et McGaugh, 1967). Or, on a pu fréquemment observer une récupération du souvenir. Dans certains cas, cette récupération est spontanée. Au-delà d'un certain délai, les effets amnésiques ne sont simplement plus observés. Cela a été rapporté pour des amnésies induites par électrochoc (Zinkin et Miller, 1967) et pour des amnésies induites par des inhibiteurs de la synthèse protéique (Quartermain et McEwen, 1970 ; Serota, 1971). Schmaltz et Delerm (1974), utilisant le cycloheximide, observent un déficit mnésique dans un intervalle de 24 heures pour la rétention d'un évitement actif dans un labyrinthe en T. Mais un test, effectué dans un intervalle de 6 jours,

ne révèle plus d'amnésie chez les animaux. Une telle récupération est dite spontanée, dans la mesure où aucun traitement n'est appliqué avant le test de rétention.

Mais il est également possible d'induire pharmacologiquement de telles récupérations. Ceci a surtout été observé pour des amnésies induites par des antibiotiques. Flexner et Flexner (1968) obtiennent une levée de l'amnésie due à une administration de puromycine, par des injections bitemporales de sérum physiologique avant le test de rétention. Barondes et Cohen (1968) ont montré qu'une injection de dextro-amphétamine effectuée 3 heures après un apprentissage annihile le déficit mnésique induit par du cycloheximide normalement observé dans un délai de 6 heures. Enfin, le métaraminol (stimulant adrénergique), injecté soit après l'apprentissage, soit immédiatement avant le test de rétention, empêche la formation d'une amnésie induite par l'acétoxy-cycloheximide (Serota, Roberts et Flexner, 1972).

Enfin, et surtout, la présentation d'indices de rappel a permis de démontrer que les amnésies rétrogrades produites par les agents perturbateurs ne sont pas irréversibles. Ces indices sont des événements qui ont accompagné l'apprentissage. Ils peuvent être ou faire partie intégrante du stimulus conditionnel (SC) ou du stimulus inconditionnel (SI), ainsi que du contexte de l'apprentissage en général (contexte externe ou interne à l'animal). On a ainsi pu utiliser une grande variété d'indices. Le premier et le plus fréquemment usité est un choc électrique sur les pattes (Lewis, Misanin et Miller, 1968 ; Miller et Springer, 1972). Miller et Springer (1972) montrent qu'un choc électrique, appliqué 2 heures après une séquence : apprentissage + électrochoc, empêche l'apparition des effets amnésiques de l'électrochoc dans un test à 24 heures. Le retour de la mémoire semble permanent : un test effectué à 5 jours révèle encore l'effet réactivateur du choc. Certains auteurs ont utilisé des réexpositions répétées à la situation d'apprentissage (Quartermain, McEwen et Azmitia, 1972). Cette procédure a été l'objet d'importantes critiques. Il est possible que ces expositions répétées constituent un nouvel apprentissage

(Spear, 1973). Ultérieurement, ces auteurs montrent qu'une seule réexposition 3 heures après l'apprentissage suffit à réactiver la mémoire dans le cas d'une amnésie induite par de l'anisomycine (Judge et Quartermain, 1982). On a également utilisé comme indice de rappel un maintien dans la boîte de départ avant le test de rétention (Sara, 1973). Deweer, Sara et Hars (1980) utilisent un maintien dans une cage située dans la pièce expérimentale, pendant 20 secondes avant le réapprentissage.

Il apparaît donc que les indices de rappel efficaces sont très variés, et que leur application peut s'échelonner à des intervalles variables entre l'apprentissage et le test. Pour rendre compte de ces résultats, les auteurs cités concluent que des agents amnésiants n'empêchent pas la fixation d'une trace mnésique, mais empêche un accès ultérieur à cette trace. Le déficit ne concernerait pas le stockage en mémoire à court ou à long terme, mais le rappel de l'information. Dans la mesure où les indices de rappel n'ont pas été systématiquement testés pour tous les apprentissages, cette conclusion reste encore hypothétique. Ainsi la critique la plus généralement émise envers ces procédures avec indices de rappel consiste à dire que la présentation d'indices représente un réapprentissage. Pour Cherkin (1972), c'est bien la fixation qui est perturbée. La présentation d'indices constitue un apport d'informations supplémentaires qui permet de consolider un engramme préalablement affaibli par les agents amnésiants. Cette critique s'applique préférentiellement aux procédures utilisant le renforcement comme indice de réactivation (Miller et Springer, 1972). Mais l'hypothèse d'un réapprentissage ne s'applique pas aux procédures utilisant le seul SC (Lewis *et al.*, 1968) ou de simples indices contextuels (Sara, 1973 ; Deweer *et al.*, 1980).

b) Labilité de la trace après réactivation

Selon l'hypothèse de la consolidation, la labilité de la trace est une propriété concernant uniquement la période immédiatement consécutive à un apprentissage. Passé un certain délai, la mémoire est permanente, et les agents perturbateurs sont inefficaces. Or, plusieurs

résultats sont en contradiction avec cette assertion. D'une part, des applications répétées d'électrochocs sont capables d'instaurer une amnésie 30 jours ou 70 jours après l'apprentissage (Stone et Backhtiari, 1956 ; Brown, Patton et Barnes, 1952). D'autre part, les expériences de réactivation montrent que l'on peut rétablir la labilité de la trace bien après la période dite de consolidation. La première expérience de ce type est celle de Misanin, Miller et Lewis (1968) : les animaux apprennent une réponse d'évitement associée à un son.

Vingt quatre heures plus tard (tout processus de consolidation est présumé alors terminé), le son est présenté et immédiatement suivi d'un électrochoc. De nouveau 24 heures après ce traitement, les animaux sont testés. On note que les animaux ayant reçu l'électrochoc immédiatement après l'indice de rappel sont amnésiques. Schneider et Sherman (1968) rapportent les mêmes résultats en utilisant le renforcement (choc électrique sur les pattes) comme agent réactivateur ; bien que l'électrochoc soit différé de 6 heures après l'apprentissage d'évitement passif, une amnésie apparaît, dans ce cas, si et seulement si le choc rappelant précède l'électrochoc. De Vietti et Kirkpatrick (1976) mettent en évidence qu'une stimulation de l'amygdale peut induire une amnésie 4 jours après un apprentissage, si elle est précédée d'un indice de réactivation. De plus, ils observent un gradient d'amnésie : la stimulation de l'amygdale est efficace si elle est appliquée immédiatement ou 30 minutes après la réactivation ; inefficace si différée de 240 minutes. Selon Gordon (1977) ce gradient d'amnésie après réactivation est notablement plus court que les gradients observés après apprentissage. Ce résultat semble confirmé par Judge et Quartermain (1982) dans une étude récente très détaillée. Judge et Quartermain entraînent des rats à boire à une pipette placée dans une cage expérimentale. Après une séance d'adaptation, les animaux sont punis par un choc électrique 5 secondes après le contact avec la pipette. La rétention est mesurée par la latence d'approche à la pipette. Dans une première expérience, les auteurs testent les effets amnésiants de l'anisomycine sur cet apprentissage, et mettent en évidence un gradient

d'amnésie. Les rats ayant reçu l'anisomycine 0, 1 ou 2 heures après l'apprentissage présentent une amnésie. Injectée 3 ou 6 heures après la séance, l'anisomycine est sans effet. Dans une deuxième expérience, les auteurs montrent qu'une brève exposition à l'appareillage expérimental (ou à un appareillage similaire) permet à l'anisomycine d'induire une amnésie pour un délai où, auparavant, elle était inefficace (3 heures). Judge et Quartermain recherchent le gradient de cette amnésie après réactivation, et montrent qu'il est particulièrement court. Un délai aussi faible que 30 secondes entre le traitement réactivateur et l'injection d'anisomycine est suffisant pour éliminer les effets amnésiants de cette drogue. Enfin, les auteurs ont testé la permanence d'une telle amnésie, et ont mis en évidence que, contrairement à une amnésie après apprentissage qui dure au moins 6 jours, ce type d'amnésie après réactivation ne dure pas plus de 4 jours. Les auteurs concluent que leurs résultats sont en accord avec une interprétation des déficits mnésiques en termes de déficit de restitution de l'information.

Les conséquences des résultats obtenus dans ce type d'expériences sont considérables. Cela suggère que "l'âge" de la mémoire n'est pas un déterminant essentiel pour la production d'une amnésie (que ce soit par électrochoc ou inhibiteur de la synthèse protéique). L'existence du gradient d'amnésie ne constitue plus une preuve absolue d'une période labile consécutive à l'apprentissage où s'effectuerait la consolidation, puisqu'il peut être retrouvé à partir d'une trace normalement consolidée.

THÉORIE DU RAPPEL

Selon Spear (1973), la plupart des déficits de rétention peuvent être interprétés en termes de déficits de restitution de l'information. Spear inclut dans ces déficits non seulement les amnésies induites expérimentalement, mais aussi l'oubli naturel (tel que la simple diminution monotonique de la mémoire en fonction du temps). Dans l'op-

tique de Spear, la mémoire est considérée comme un ensemble d'attributs représentant les différents événements liés à un apprentissage. L'activation d'un nombre suffisant de ces attributs est nécessaire et suffisante pour le rappel de l'ensemble ou d'un attribut particulier lié à l'apprentissage. Cette activation intervient quand un indice interne ou externe suffisamment similaire est présenté à l'animal. Dans cette perspective, l'oubli naturel avec le temps provient de la variété des événements qui interviennent durant l'intervalle de rétention. Ces événements modifient le contexte lors du test par rapport à celui présent durant l'apprentissage. Les changements de l'environnement peuvent être externes (cycles journaliers ou saisonniers) ou internes (cycles hormonaux, âge). Dans l'intervalle de rétention peuvent également être acquis des souvenirs qui, ayant des attributs en commun avec l'apprentissage, interféreront ultérieurement avec la restitution de cet apprentissage. L'ensemble de ces processus constitue une source d'oubli. L'oubli peut être aussi induit expérimentalement ; l'application de traitements perturbateurs, par les changements contextuels qu'elle induit, affecte essentiellement l'efficacité du rappel (mais ces traitements peuvent également perturber le processus même de la restitution). Ainsi, les déficits de rétention peuvent être atténués par la présentation d'indices de rappel. C'est ainsi qu'il faut interpréter, selon Spear, les récupérations mnésiques induites par des agents réactivateurs.

En outre, cette conception de la mémoire offre un cadre théorique intéressant pour l'interprétation d'un certain nombre de phénomènes mnésiques préalablement observés.

Ainsi, lorsqu'on effectue un apprentissage distribué, on peut observer, au début de chaque session, une baisse de performance par rapport au niveau atteint à la fin de la session précédente. Cette baisse de performance a été appelée défaut de préparation (traduction de "warm-up decrement"). Selon Spear, le défaut de préparation ne résulterait pas d'un défaut d'échauffement musculaire (Powel et Pick, 1969) ou de maturation (Hoffman, 1961), mais plutôt d'un déficit du rappel de l'information au début de la nouvelle séance. Spear, Gordon

et Marlin (1973) montrent que la présentation d'indices de rappel avant la séance est capable de compenser totalement le défaut de préparation.

Le phénomène d'apprentissage dépendant de l'état (ou dissociation ; en anglais "state-dependent-learning") peut être également interprété en termes de rappel. Ce phénomène correspond à la chute de performance observée après un changement important dans l'état physiologique du sujet (induit généralement par des drogues). Selon l'hypothèse de la dissociation, lorsqu'une réponse est associée à un état physiologique particulier, elle ne peut être redonnée par le sujet que lorsque cet état est de nouveau présent. Selon certains auteurs, l'administration d'un électrochoc après un apprentissage entraîne des changements physiologiques à très long terme. Dans ces conditions, l'état à la rétention est différent de celui de l'acquisition (De Vietti et Larson, 1971). Cependant Miller, Malinowsky, Puk et Springer (1972) observent une amnésie pour un apprentissage avec choc électrique (step-through) suivi d'un électrochoc ; ceci dans un intervalle de 9 jours (alors que l'état physiologique est redevenu normal). Si dans cet intervalle (à 5 jours), ils exposent l'animal à une séquence choc + électrochoc, ils observent une récupération mnésique. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse de dissociation. Mais cette récupération est encore présente 4 jours plus tard, alors que les effets de l'électrochoc ont disparu. De plus, les auteurs montrent qu'un choc seul est plus efficace qu'un électrochoc seul pour restaurer la mémoire. Ils concluent que leurs résultats s'intègrent mieux dans une explication en termes de déficit de restitution, plutôt que de dissociation d'état.

De nombreux autres phénomènes mnésiques ont été interprétés par Spear dans le cadre de cette théorie : citons le phénomène de réminiscence ou incubation, ou celui d'interférence entre tâches successives. Mais nous insisterons plus particulièrement sur l'analyse des fonctions de rétention multiphasique. Un certain nombre de fonctions de rétention ont été considérées comme aberrantes, car ne correspondant

pas à une diminution de la performance au cours du temps. La plus connue et la plus étudiée est l'effet Kamin (1957) (voir Brush, 1971). L'effet Kamin se caractérise par une baisse passagère de la performance qui n'apparaît et se maintient que durant une période de 1 à 6 heures après l'acquisition d'un apprentissage aversif. Des explications en termes mnésiques ou motivationnels ont été proposées. Klein et Spear (1970) montrent que l'application de chocs électriques juste avant le test de rétention permet de supprimer la baisse de performance. Selon ces auteurs, cette procédure remet à la disposition de l'animal des éléments associés à la situation expérimentale. Les conséquences hormonales des chocs (notamment une libération d'acétylcholine) représentent des attributs de la mémoire nécessaires à un bon rappel de l'information. Il est d'ailleurs intéressant de noter que la libération d'ACTH suit un décours temporel correspondant à celui de l'effet Kamin (Klein, 1972).

De nombreuses autres fonctions multiphasiques ont été rapportées. Certaines d'entre elles entrent certainement dans ce cadre théorique d'interprétation. Ainsi, Holloway et Wansley (1973) observent des oscillations avec des pics de bonne ou mauvaise rétention toutes les 6 heures, par la mémorisation d'un évitement passif chez le rat. Des courbes non monotones ont été rapportées également chez le poussin, la pieuvre, la seiche (voir Spear, 1980). Elson, Seybert et Ghiselli (1977) répliquent les résultats de Holloway et Wansley en utilisant un conditionnement d'évitement actif. De plus, Seybert, Vandenberg, Harvey, Budd et McClanahan (1979) démontrent que les rétentions multiphasiques ne sont pas l'exclusivité des conditionnements aversifs, en mettant en évidence un effet Kamin consécutif à un apprentissage appétitif. Ce résultat remet en cause les explications en termes motivationnels, et conforte les interprétations mnésiques de ces phénomènes. Enfin, moins connue et peu citée, une courbe en U a été décrite pour la rétention d'une aversion conditionnée.

Il est vraisemblable que de nouvelles fonctions multiphasiques seront de plus en plus observées. Les recherches concernant l'évo-

lution à long terme de la rétention sont encore peu nombreuses, et il faut attendre que se développent de telles études pour comprendre réellement la nature de ces fonctions multiphasiques. C'est pourquoi nous nous proposons d'étudier ici de manière plus approfondie l'évolution de la rétention d'un apprentissage particulier : l'aversion conditionnée. Ce conditionnement a déjà fait l'objet de nombreuses études, mais peu concernent sa rétention à long terme. La deuxième partie de cet exposé sera consacrée à une description de la nature de ce conditionnement qui contient de nombreuses particularités.

L'AVERSION CONDITIONNEE

DONNEES EXPERIMENTALES

On sait depuis longtemps que des rats évitent une nourriture dont la consommation a été suivie de maladie. Mais c'est seulement en 1955 que ce phénomène a fait l'objet d'une étude expérimentale par l'équipe de Garcia. Cet auteur avait observé un changement progressif dans la consommation quotidienne de ses animaux lorsque ceux-ci étaient soumis à des séances répétées de rayons gamma. Il supposa que ce changement correspondait à une réponse conditionnée, et mit au point un protocole qui devait être la première procédure expérimentale permettant d'étudier l'aversion conditionnée. Durant une séance d'irradiation de 6 heures, les animaux étaient mis en présence d'une solution de saccharine (ou d'eau, pour les groupes témoins). Des tests étaient ensuite effectués toutes les 24 heures. Ils correspondaient à des séances de 6 heures sans irradiation, au cours desquelles un choix était offert entre saccharine et eau. Les résultats indiquent une diminution importante de la consommation de saccharine. L'évitement était d'autant plus prononcé que la dose de radiation avait été élevée (30-r ou 57-r) (Garcia, Kimeldorf et Koelling, 1955). Il s'agissait de la première démonstration expérimentale d'un évitement conditionné au goût.

Ces premiers résultats furent complétés dans une série d'études effectuée par le même laboratoire. Il apparut que ce conditionnement pouvait être obtenu malgré un délai de plusieurs heures entre un goût (SC) et une maladie (SI) (Garcia, Ervin et Koelling, 1966). En 1966, Garcia et Koelling testent différentes combinaisons de SC et

de SI, en répartissant leurs animaux dans 4 groupes équivalents :

1) dans un premier groupe, la consommation d'eau est accompagnée de la présentation d'un son et d'un stimulus lumineux, et suivie par un choc électrique sur les pattes. Lors du test, à l'apparition des indices sonores et lumineux les animaux ne boivent plus ; 2) un deuxième groupe, connaissant les mêmes indices sonores et lumineux, est soumis, après sa consommation d'eau, à une irradiation par des rayons X, ou reçoit une injection de chlorure de lithium extrêmement toxique. Ces animaux ne présentent aucune aversion lors du test ; 3) la prise de boisson reste également normale dans un troisième groupe pour qui l'eau est remplacée par un liquide sacchariné (indice gustatif) et suivie par un choc électrique ; 4) par contre, un quatrième groupe, chez qui la consommation de saccharine est suivie d'une irradiation ou d'une injection toxique, présente une très forte aversion pour ce nouveau goût le jour suivant. Les résultats indiquent donc que les rats associent un goût nouveau avec une maladie, mais pas avec le choc ; et des stimuli extéroceptifs avec un choc électrique, mais pas avec une maladie. Garcia et Koelling mettaient en évidence que l'efficacité d'une procédure d'apprentissage dépend étroitement des relations intrinsèques entre les indices et leurs conséquences. Certaines associations SC - SI sont plus faciles pour certaines espèces ; l'association goût - maladie semble préférentielle chez le rat.

Par ses particularités, l'aversion conditionnée a attiré l'attention de nombreux chercheurs. A la suite des études de Garcia *et al.* sont apparus de nombreux travaux utilisant des SC, des SI, ou des sujets extrêmement variés.

Par convention, la procédure d'aversion conditionnée est décrite en termes de SC et SI, donc assimilée à une procédure de conditionnement classique. Nous ne développerons pas ici le large débat concernant l'intégration de l'aversion conditionnée dans le conditionnement classique ou opérant (voir Gray, 1975 ; Bolles, 1975 ; Mackintosh, 1974). Mais un des arguments en faveur d'un conditionnement classique consiste à dire que dans cet apprentissage la réponse conditionnée

dépend plus de la nature des stimuli que du type de réponse que doit effectuer l'animal. Des animaux curarisés (donc sans comportement consommatoire) sont capables d'acquérir une aversion à un goût (Domjan et Wilson, 1972). Par convention donc, le SC est la nourriture ou le liquide suivis d'empoisonnement (ou plus spécifiquement son goût, son odeur, etc...), le SI englobe à la fois le poison et la maladie qu'il provoque. Il apparaît que la nature des SC et SI est définie de manière très large.

L'agent toxique (SI) le plus généralement utilisé a été le chlorure de lithium, mais on a pu également mettre en évidence les effets aversifs de nombreuses substances telles que l' α -méthyl-p-tyrosine (Carey et Goodall, 1974), divers cannabinoïdes (Corcoran, Bolotow, Amit et McCaughran, 1974), le cycloheximide utilisé aussi comme agent amnésiant (Nakajima, 1974), le d-amphétamine (Nathan et Vogel, 1975), le chlorure de mercure (Klein, Barter, Murphy et Richardson, 1974), des drogues hypnotiques (Vogel et Nathan, 1975) et plus récemment divers agents cholinergiques : atropine, physostigmine (Preston et Schuster, 1981), et l'adrénaline (Caza, Brown et Spear, 1982). Toutes ces substances ne présentent pas le même degré de toxicité. Certaines d'entre elles, telles que les drogues psychotropes, ne présentent pas d'apparence de toxicité, et peuvent cependant entraîner une forte aversion conditionnée (Vogel, 1975). Par ailleurs, paradoxalement, des substances très nocives sont incapables d'induire une aversion conditionnée (Ionescu et Buresova, 1977).

En ce qui concerne la nature des SC, c'est la saccharine qui a été le plus largement utilisée. Mais on ne dénombre plus les différentes sortes de SC qui ont été testés : des saveurs de fruits les plus variées à la prédation de souris par le rat (Clody et Vogel, 1973) (Pour une liste détaillée, consultez Riley et Baril, 1976).

De plus, l'étude du conditionnement gustatif ne s'est pas limitée aux seuls rongeurs. L'aversion conditionnée a pu être observée chez de nombreuses espèces : du mollusque (Gelperin, 1975) à l'homme (Bernstein et Weber, 1980). Chez l'oiseau, ce sont préférentiellement

les stimulus visuels qui sont associés avec la maladie. Cela a notamment été démontré chez la caille (Wilcoxon, Dragoin et Kral, 1971).

Enfin le phénomène d'aversion conditionnée a fait l'objet d'une étude ontogénétique (Baker, Baker et Kesner, 1977). Il est possible de conditionner, par des injections dans le liquide amniotique, des foetus de rats à éviter, 16 jours après la naissance, un goût de jus de pomme (Stickrod, Kimble et Smotherman, 1982). Des aversions peuvent être également induites chez le raton avant sevrage (Gregg *et al.*, 1977), chez le raton de 1 jour (Gemberling et Domjan, 1982), et celui de 5 jours (Gemberling, Domjan et Amsel, 1980). Enfin, Kalat (1973) rapporte que l'aversion est particulièrement prononcée chez le rat mort...

AVERSION CONDITIONNEE ET LOIS DE L'APPRENTISSAGE

A) LOIS GENERALES DU CONDITIONNEMENT

L'ensemble des expériences effectuées laisse supposer qu'il existe de nombreuses divergences entre les lois régissant l'aversion au goût et les lois traditionnelles du conditionnement. En particulier, son acquisition très rapide en dépit de longs délais entre le SC et le SI, et la spécificité de l'association goût - maladie, contrastent avec ce que l'on peut observer dans le conditionnement classique. Les implications de ces particularités ont été largement discutées ; quelques auteurs estimant que ces données pouvaient être incorporées dans le cadre existant des lois de l'apprentissage (Revusky et Garcia, 1970 ; Krane et Wagner, 1975 ; Mackintosh, 1974), et d'autres estimant qu'une réexamination plus approfondie des lois traditionnelles était nécessaire (Kalat, 1977). En raison des contradictions soulevées, de nombreuses études se sont appliquées à démontrer que les différents principes observés dans le conditionnement classique correspondent à ce que l'on peut observer dans l'aversion. De fait, la liste des parallèles entre les deux types d'apprentissage est longue et impressio-

nante. Si différences il y a, elles sont pour la plupart d'ordre quantitatif et non qualitatif (Logue, 1979).

Ainsi, en ce qui concerne son acquisition, on sait qu'elle est extrêmement rapide. Plusieurs essais ont parfois été utilisés, mais avec des paramètres adéquats, un seul essai suffit pour entraîner l'apparition d'une forte aversion. Cette caractéristique conduit à la classer comme association préparée, selon la notion de "préparation" de Seligman (1970). Néanmoins, cela ne constitue pas une exception ; les apprentissages en un seul essai sont courants dans les conditionnements d'évitement classiques.

Une extinction de l'aversion conditionnée s'observe lorsque le goût est présenté seul de manière répétée. En raison de la facilité de son acquisition, les auteurs avaient pensé que son extinction serait extrêmement difficile à établir. Il s'avère qu'elle est identique à celle d'autres conditionnements (Baum, Foidart et Lapointe, 1974 ; Domjan, 1975). De plus, la rapidité de cette extinction dépend de la quantité de liquide ou nourriture (SC) seuls consommés au cours des essais, ceci en accord avec ce que l'on observe dans des apprentissages classiques (Grote et Brown, 1973 ; Balagura et Smith, 1970).

D'autres parallélismes ont été mis en évidence. Ainsi, l'amplitude de l'aversion est plus forte si on augmente l'intensité du SI. Revusky (1968) observe une augmentation de l'évitement au goût avec des doses croissantes de radiations gamma. Dragoin (1971) obtient les mêmes résultats en se servant de cyclophosphamide comme SI. Nachman et Ashe (1973) mettent en évidence une relation monotone entre la dose de chlorure de lithium injectée et la force de l'aversion. Ils soulignent, par ailleurs, dans cette expérience, l'efficacité du chlorure de lithium par rapport à d'autres agents toxiques. Il en est de même en ce qui concerne le SC : la force de l'aversion est proportionnelle à l'intensité du SC (Dragoin, 1971). Ainsi, Nowlis (1974) conditionne des rats à éviter la consommation de NaCl, et observe une augmentation de l'aversion en utilisant des concentrations croissantes de cette substance. Selon Bond et Digusto (1975) l'amplitude d'une aversion est directement proportionnelle à la quantité de liquide (SC) consommée.

Une généralisation du SC apparaît pour des substances ayant un goût similaire. Domjan (1975) rapporte que des rats ayant acquis une aversion à la saccharine, éviteront également de l'hydrolysate de caséine, mais pas du vinaigre. L'auteur fait l'hypothèse que saccharine et hydrolysate de caséine ont des goûts similaires pour l'animal.

Des préexpositions au SC diminuent l'amplitude de l'aversion conditionnée. Il existe de nombreuses expériences qui ont clairement démontré la difficulté pour les animaux d'associer un goût avec une maladie si ce goût avait été présenté au préalable sans conséquence toxique (Best et Gemberling, 1977 ; Kalat et Rozin, 1973). Siegel (1974) met en évidence cet effet perturbateur de préexpositions au goût, et observe qu'il s'exerce sur une période de 24 heures. Ce phénomène est comparable à la procédure connue dans des conditionnements classiques sous le nom d'inhibition latente (Mackintosh, 1974). Plus nombreuses encore sont les démonstrations des effets perturbateurs d'une préexposition au SI. Cela a été particulièrement mis en évidence dans une étude très approfondie de Vogel et Nathan (1974). Des aversions conditionnées induites par des drogues psychotropes sont considérablement réduites par des expositions préalables à la drogue. Une augmentation du nombre de ces expositions entraîne une plus grande réduction de l'aversion. Vogel et Nathan démontrent qu'il ne s'agit pas là d'un simple phénomène de tolérance aux drogues. Une présentation du SI seul diminue la valeur informative d'une association ultérieure entre un goût et le SI. Elkins (1974) obtient le même effet avec du cyclophosphamide. Des aversions fortes induites par de l'amphétamine ou de la fenfluramine sont d'autant plus inhibées que le taux de préexposition à ces drogues a été élevé (Goudie, Thornton et Wheeler, 1975). Cannon, Baker et Berman (1975) démontrent qu'une seule préexposition à de l'éthanol suffit à diminuer une aversion induite par cette substance, à condition que cette préexposition se fasse dans un intervalle de temps minimum avant le conditionnement. De nouveau, cet effet perturbateur n'est pas un phénomène restreint aux aversions conditionnées. Il avait déjà été mis en évidence dans des conditionnements classiques.

Des conditionnements rétrogrades, c'est-à-dire des apprentissages où le SI est présenté avant le SC, ont parfois été observés dans le conditionnement classique, à condition que le délai entre le SI et le SC n'excède pas quelques secondes (Mackintosh, 1974). Il semble que de tels conditionnements soient plus facilement réalisables dans le cadre de l'aversion conditionnée. Domjan et Gregg (1977) utilisent un délai SI - SC d'une heure. Ils démontrent que le succès d'un tel conditionnement ne dépend pas du temps d'exposition au SC, mais de la concentration du SC utilisé. Des conditionnements rétrogrades de l'aversion ont parfois été obtenus malgré des délais SI - SC s'échelonnant de 5 à 12 heures (Logue, 1979). La raison de l'écart important, par rapport à d'autres conditionnements est certainement attribuable à la durée importante du SI. La maladie, en effet, peut durer plusieurs heures. Le délai entre la fin du SI et le SC s'en trouve d'autant réduit.

L'ensemble de ces résultats suggère qu'il est prématuré de considérer l'aversion conditionnée comme une forme unique de conditionnement possédant ses propres lois. La plupart des lois du conditionnement se retrouvent dans l'aversion au goût. Si différences il y a, elles sont d'ordre quantitatif uniquement (Mackintosh, 1974).

B) INTERPRETATION DU LONG DELAI SC - SI

Il reste cependant une particularité qui la différencie fondamentalement : il s'agit du long délai entre le SC et le SI. Dans un conditionnement classique, il est reconnu que ce délai ne peut excéder quelques secondes. On a recherché quel pouvait être le délai optimal pour obtenir le meilleur conditionnement. Sur la base d'études électrophysiologiques, Kimble (1951) avait fixé ce délai à 0,5 secondes. De fait, il s'avère qu'il varie d'un conditionnement à l'autre en fonction de la nature du SC et SI, ceci dans un créneau de quelques secondes. Dans l'aversion conditionnée, l'ordre de grandeur est tout autre. Le délai SC - SI peut varier de quelques minutes à quelques heures (Garcia *et al.*, 1966 ; Smith et Roll, 1967).

Une des premières réactions à cette particularité a été de l'attribuer aux caractéristiques du stimulus gustatif. Il est possible que ces stimuli produisent des traces inhabituellement persistantes de telle sorte que les animaux possèdent encore le goût quelques heures plus tard quand l'empoisonnement prend son effet. Bitterman (1975) fait l'hypothèse que la maladie produit des vomissements, ou des régurgitations, et par conséquent, expose de nouveau les animaux au SC. Cette hypothèse ne peut être adéquate pour plusieurs raisons. En premier lieu, on sait que des rats ne vomissent pas, ou très rarement (Garcia et Ervin, 1968). De plus, on a pu obtenir une aversion conditionnée à une solution légèrement acide dont le goût serait masqué par l'acidité stomacale (Garcia, Green et McGowan, 1969). Une étude de Nachman (1970) démontre que les rats peuvent former une aversion à une température spécifique d'un liquide. Garcia, Hankins, Robinson et Vogt (1972) montrent que les rats peuvent discriminer une nourriture sèche (présentée avec de l'eau) bien que le contenu stomacal soit vraisemblablement le même quelques heures plus tard. Enfin, l'existence d'aversion à des stimuli visuels chez la caille, ne coïncide pas avec l'hypothèse émise par Bitterman.

Une deuxième hypothèse en terme d'interférence a été formulée par Revusky (1971). Cet auteur considère que ce n'est pas le long délai observé dans l'aversion qui est paradoxal, mais bien plutôt l'absence d'un tel délai dans les situations typiques de conditionnement. Il postule que le délai potentiel maximal entre le SC et le SI est en fonction inverse du nombre d'associations "parasites" (autres que l'association de référence) qui peuvent se former durant ce délai. Dans les conditions expérimentales du laboratoire, quand un rat est empoisonné, il n'y a pas ou peu d'évènements intervenant entre l'ingestion et la maladie qui soient susceptibles d'être associés avec la maladie. Au contraire, quand un son et un choc sont séparés de plus de quelques minutes, l'intervalle entre les deux contient un grand nombre d'évènements susceptibles d'être associés au choc, au même titre que le son. Comme support empirique à cette hypothèse, Revusky (1971) cite le fait

que l'interpolation de nouveaux goûts durant le délai SC - SI altère sévèrement la formation d'une aversion conditionnée. Notons également qu'en anesthésiant les animaux entre l'ingestion et la maladie, on peut allonger considérablement le délai SC - SI (Rozin et Ree, 1972).

Kalat et Rozin, en 1971, remettent en cause l'hypothèse de Revusky. En effet, lorsqu'on exclut tout stimulus gustatif entre le SC et le SI, en privant les animaux de toute nourriture ou de tout liquide, on ne rallonge pas pour autant l'intervalle potentiel. D'autre part, la théorie de l'interférence, pas plus que l'hypothèse d'un arrière-goût, ne peut expliquer les aversions aux stimuli visuels avec long délai chez la caille. Comme alternative, ces auteurs proposent en 1971, une première théorie en terme de déclin de la trace, déclin qui serait particulièrement plus lent dans le cas d'une trace gustative. Mais, très rapidement, Kalat et Rozin proposent l'hypothèse de la "learned-safety" (ou innocuité apprise), selon laquelle, durant l'intervalle SC - SI l'animal apprend que le goût est sans danger. Les deux modèles considèrent que les caractéristiques de l'aversion conditionnée représentent une spécialisation dans l'évolution des mécanismes d'apprentissage (Rozin et Kalat, 1971). Pour ces deux modèles, quels que soient les processus sous-jacents, avec un gradient SC - SI plus long, cet apprentissage est particulièrement adapté au problème de la sélection de la nourriture. Par contre, ils sont en désaccord en ce qui concerne les mécanismes sous-tendant ce gradient. A l'encontre de la théorie du déclin, l'hypothèse de l'innocuité apprise considère que ce gradient reflète un processus d'apprentissage, plutôt qu'un processus d'oubli. Si un animal n'acquiert pas d'aversion avec des délais trop longs, ce n'est pas parce qu'il a oublié le goût, mais plutôt qu'il a appris qu'il est sans danger. La trace du goût n'est pas perdue ; classée au départ comme potentiellement dangereuse, elle est reclassée ensuite comme potentiellement "sûre". Cette vue repose en partie sur le comportement de néophobie bien connu chez le rat. Un rat, n'ayant jamais été empoisonné, hésite à consommer une nouvelle nourriture (Rozin, 1968, 1969). Par ailleurs on sait que les aversions sont

plus facilement apprises lorsqu'on utilise un goût nouveau plutôt qu'un goût familier (Kalat, 1974). Si on habitue un rat à un goût, il apprend que celui-ci est sans danger ; cet apprentissage interfère ultérieurement avec une aversion utilisant ce goût familier (Kalat, 1971). Kalat et Rozin (1973) démontrent que peu d'essais sont nécessaires pour que l'animal apprenne qu'un goût est sûr. De plus cet apprentissage est retenu sur une longue période. Comment interpréter dans ces conditions le gradient SC - SI comme résultant d'un déclin de la trace du goût ? En 1973, Kalat et Rozin utilisent une procédure originale pour tester les deux hypothèses. Les animaux goûtent une solution de sucrose 4 heures avant l'empoisonnement, et de nouveau 1/2 heure avant cet empoisonnement. La théorie de déclin prédirait que ce groupe acquièrera une aversion plus forte qu'un autre groupe connaissant une seule exposition 1/2 heure avec le SI. La théorie de "l'innocuité apprise" prédit au contraire une plus faible aversion, car les animaux ont pu apprendre pendant 3 heures et demie que ce goût est sans danger. Cet apprentissage interfère donc avec l'association entre le goût présenté 1/2 heure avant la maladie et cette maladie. En accord avec cette hypothèse, l'aversion est significativement plus faible dans ce groupe connaissant deux expositions, par rapport à des animaux n'ayant qu'une seule exposition 1/2 heure avant le SI.

A ce jour, la théorie de "l'innocuité apprise" possède un support empirique important. Ainsi, les effets perturbateurs de pré-expositions au SC peuvent être interprétés dans le cadre de cette hypothèse. Elle n'est toutefois pas unanimement reconnue, certains auteurs considérant qu'elle est insuffisante pour rendre compte du gradient SC - SI (Nachman et Jones, 1974 ; Domjan et Bowman, 1974).

PHYSIOLOGIE DE L'AVERSION CONDITIONNEE

L'apprentissage à long délai que représente l'aversion conditionnée continue donc à susciter de nombreuses recherches. De plus, ce long délai entre le SC et le SI offre un cadre particulièrement in-

téressant pour des études plus générales sur l'apprentissage. Il est en effet exceptionnellement rare que l'on puisse intervenir sur l'animal pendant le SC indépendamment du SI et vice-versa. L'étude des mécanismes physiologiques de l'aversion conditionnée a pu profiter de cette particularité. Nous ne développerons pas ici toutes les études entreprises dans ce domaine. Les mécanismes physiologiques mis en jeu sont d'ailleurs loin d'être connus. Les auteurs ont pensé qu'un tel apprentissage relativement "primitif" devait reposer sur des mécanismes neuraux spécialisés et faciles à identifier. Garcia, Hankins et Rusiniak (1974) suggèrent que les projections gustatives et viscérales vers le noyau solitaire puis le thalamus constitueraient la base neuro-anatomique de l'association goût - maladie. Mais les recherches entreprises laissent à penser que le circuit impliqué est beaucoup plus complexe. De fait, ces études ont utilisé des procédures d'aversion et des manipulations extrêmement variées ; il en résulte des conclusions tout aussi variées. En ce qui concerne, par exemple, l'implication de l'hippocampe, certains auteurs ont lésé l'hippocampe dorsal ou ventral (Best et Orr, 1973) exposent les sujets une seule fois au goût avant l'empoisonnement puis utilisent un test avec un seul choix (McGowan, Hankins et Garcia, 1972). D'autres font une aspiration complète de l'hippocampe (Smotherman, Kolp, Coyle et Levine, 1981), exposent les sujets plusieurs fois au nouveau goût, et utilisent un test de choix entre le goût aversif et un goût familier (Miller, Elkins et Peacock, 1971). Il n'est pas surprenant dans ces conditions d'observer des résultats différents.

De manière générale, la plupart des auteurs se sont attachés à l'étude du rôle des structures sous-corticales (Gaston, 1978). On a notamment testé le rôle de l'area postrema car il est connu que cette structure intervient dans la détection d'agents toxiques dans le sang. Il apparaît que cette structure n'entre en jeu que pour une certaine catégorie de SI (Ritter, McGlone et Kelley, 1980 ; Berger, Wise et Stein, 1973). Les résultats concernant la formation réticulée mésencéphalique (Balagura, Ralph et Gold, 1972) ou l'hypothalamus (Lett et

Harley, 1974) sont d'interprétation difficile car ils peuvent aussi bien refléter des effets motivationnels qu'émotionnels. Seules les données concernant le rôle joué par l'amygdale présentent une certaine cohérence. Il semble que cette structure soit nécessaire à l'établissement de l'association goût - maladie. Une lésion basolatérale (Aggleton, Petrides et Iversen, 1981), une lésion totale (Nachman et Ashe, 1974), ou une stimulation supraliminaire désynchronisante (Brozek, Siegfried, Klimenko et Bures, 1979) du complexe amygdalien diminuent l'amplitude de l'aversion conditionnée. Enfin, en ce qui concerne le rôle du cortex, l'équipe de Bures et Buresova a fait une intéressante série de recherches utilisant la technique de dépression corticale envahissante. Ils montrent que le cortex cérébral est indispensable pour la phase initiale du traitement de l'information gustative, mais que le stockage à court terme de la trace gustative, son association avec la maladie, et le stockage à long terme de l'engramme formé peuvent s'effectuer sous dépression corticale bilatérale (Buresova et Bures, 1973, 1975).

RETENTION DE L'AVERSION CONDITIONNÉE

Divers agents amnésiques ont été testés dans la procédure d'aversion conditionnée. De l'ensemble des recherches effectuées dans ce domaine, il ressort qu'il est très difficile d'induire une amnésie de cet apprentissage. Ainsi l'électrochoc est nettement moins efficace dans cette procédure que dans le cas d'apprentissages traditionnels. Son application produit un déficit, mais ceci quel que soit le moment de cette application (pendant le délai SC - SI, pendant la maladie, ou juste après l'apprentissage) (Riege, 1969 ; Nachman, 1970). Ces données suggèrent que l'électrochoc altère les processus associatifs plutôt qu'il ne produit une amnésie pour l'association établie.

Les effets amnésiques du cycloheximide (CXM) (inhibiteur de la synthèse protéique) ont été également testés dans l'aversion condi-

tionnée. Tucker et Gibbs (1976) observent une amnésie totale quand le CXM est injecté 5, 7 ou 9 heures avant l'apprentissage. Cependant il existe un certain nombre d'ambiguïtés dans la méthodologie adoptée. D'une part, aucun contrôle n'est effectué pour s'assurer d'un éventuel effet du CXM sur la préférence à la saccharine. D'autre part on sait que le CXM induit une maladie quelques minutes après son injection. Une injection à 5, 7 ou 9 heures avant l'apprentissage équivaut donc à une préexposition au SI. Nous avons vu que ces préexpositions diminuent l'amplitude de l'aversion conditionnée.

Danguir et Nicolaidis (1975) ont étudié les effets d'une privation de sommeil paradoxal sur l'acquisition et la rétention d'une aversion à la saccharine. On sait en effet qu'une privation de sommeil paradoxal peut entraîner un déficit de rétention pour un conditionnement (Leconte et Bloch, 1970). Danguir et Nicolaidis observent qu'une privation pendant 96 heures après l'apprentissage n'a que peu d'effet si elle est effectuée après l'apprentissage. L'aversion est diminuée quand la privation s'étend 48 heures avant et 48 heures après l'apprentissage, et surtout si elle est appliquée pendant 96 heures avant l'apprentissage. Les auteurs concluent que cette technique affecte particulièrement les processus d'acquisition et très légèrement les processus de rétention. De fait, le faible effet amnésique ne doit pas étonner dans la mesure où il est connu qu'une privation de SP est peu efficace sur un apprentissage bien consolidé. Par ailleurs, le déficit d'acquisition est vraisemblablement dû au fait qu'une privation de SP, d'une part diminue la peur chez le rat (Hicks et Moore, 1977) et d'autre part, augmente son attrait pour la nouveauté, et donc diminue sa néophobie pour une solution nouvelle (Moore, Hayes et Hicks, 1979).

En ce qui concerne "l'oubli naturel" de l'aversion conditionnée on sait qu'une fois acquise, elle est retenue pour une très longue période de temps (jusqu'à 90 jours) (Dragoin *et al.*, 1973). Une seule recherche, à notre connaissance, concerne l'évolution temporelle de sa rétention : Biederman, Milgram, Heighington et Stockman (1974) soumettent les animaux à une procédure d'aversion à la saccharine, en utili-

sant le chlorure de lithium comme agent aversif, et mettent en évidence une courbe de rétention en forme de U sur une période de 14 jours, la rétention étant normale pour des intervalles courts et longs, et diminue dans un intervalle de 7 jours.

Le faible nombre des études concernant la rétention de l'aversion conditionnée contraste avec l'abondance des recherches concernant son acquisition. Notamment, aucune étude systématique n'a été faite à ce jour concernant la rétention à long terme. En effet, les résultats de Biederman *et al.* concernent les performances de groupes témoins ; le but de leur étude n'étant pas, au départ, la rétention à long terme d'une aversion à la saccharine. Les premières données laissent pourtant supposer que la rétention de l'aversion conditionnée mérite une étude plus approfondie.

DEUXIEME PARTIE

L'aversion conditionnée représente un modèle comportemental particulièrement intéressant pour une étude sur l'évolution à long terme de la mémoire. En effet, les études portant sur le décours temporel de la rétention se heurtent à une contrainte majeure : le temps. Un apprentissage long doublé de longs intervalles de rétention représente plusieurs semaines, voire plusieurs mois d'expérimentation. L'aversion conditionnée offre l'avantage de son acquisition rapide. Si l'on choisit les paramètres adéquats, un seul essai suffit pour conditionner des animaux à éviter un goût. De plus, ce conditionnement ne nécessite pas l'utilisation d'un appareillage sophistiqué. Ce gain de temps et de matériel permet de tester de nombreux intervalles de rétention, et ce, sur une longue période.

En outre, il s'agit d'un conditionnement facilement modulable. On peut faire varier aisément l'intensité du SC, celle du SI, ainsi que l'intervalle séparant le goût de la maladie. Une somme importante de données acquises nous indique les répercussions qui en résulteront sur la force de l'aversion conditionnée. Ces données sont particulièrement intéressantes pour des interprétations ultérieures.

Pour toutes ces raisons, nous avons choisi l'aversion conditionnée pour une étude de l'évolution de la mémoire à long terme. Plus précisément, il s'agit d'une aversion conditionnée à la saccharine induite par du chlorure de lithium. Nous avons opté pour ces deux agents car ce sont les stimulus conditionnels et inconditionnels qui ont été les plus largement utilisés dans ce domaine. Nous sommes aussi certains que le goût de la saccharine est discriminé par le rat et connaissons les concentrations minimales et maximales à utiliser. La saccharine est préférée au sucre car elle ne constitue pas un apport énergétique. Dans notre expérience, nous avons choisi une concentration d'eau sac-

charinée à 0,1 %. Le chlorure de lithium est reconnu comme étant une des substances les plus efficaces pour induire une aversion (Nachman et Ashe, 1973). Les conséquences sur l'organisme sont surtout d'ordre gastrointestinal. On observe également une baisse de l'activité générale. Nous avons utilisé une concentration de 0,15 M pour une dose de 110 mg/kg (la dose létale étant de 800 mg/kg).

PROBLEMATIQUE GENERALE

Le but de nos expériences est d'étudier l'évolution à long terme de la rétention d'une aversion conditionnée. Nous nous proposons, en premier lieu, de mettre en évidence la fonction de rétention d'une aversion forte. Nous rechercherons ensuite comment évolue dans le temps la rétention d'une aversion moins forte. Les fonctions de rétention multiphasiques étant généralement observées dans le cas d'apprentissages peu consolidés, nous testerons si cet effet se retrouve dans l'aversion conditionnée. Enfin, nous testerons si les résultats observés peuvent être interprétés dans le cadre des hypothèses du rappel. L'utilisation d'indices de rappel, situés aussi bien lors de l'apprentissage qu'au moment du test de rétention, est susceptible de nous donner des indications sur les processus mis en jeu dans l'acquisition et dans la rétention d'une aversion conditionnée.

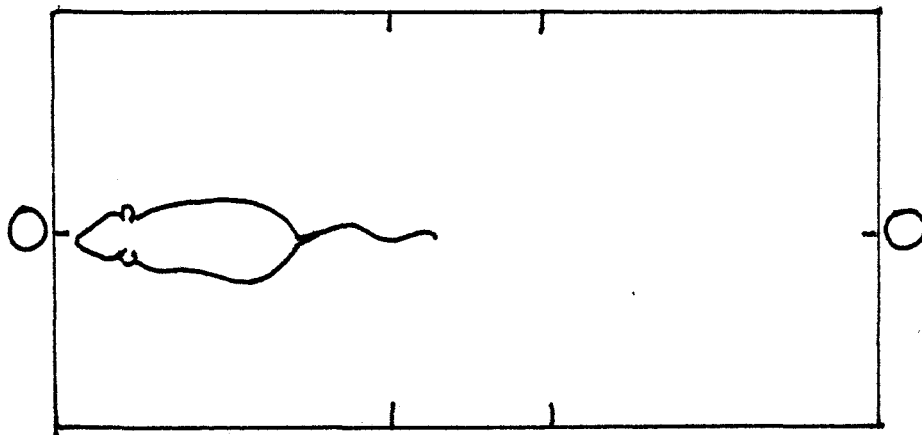
METHODES

ANIMAUX

Nous avons utilisé pour ces expériences 286 rats mâles de souche Sprague-Dawley (Iffa-Credo). Ces animaux pèsent environ 250 g à leur arrivée au laboratoire, et sont logés, dans la pièce expérimentale, en cages collectives par groupes de 5 ou 6. Pendant toute la durée de l'expérience, la nourriture leur est dispensée à volonté, sous forme de granulés.

APPAREILLAGE

Nous disposons de 4 cages expérimentales en bois, de forme rectangulaire. Leurs dimensions sont de 77 x 34 cm ; les parois ont une hauteur de 34 cm. Sur deux des parois sont fixées, à l'extérieur de la cage, deux fontaines. Pour permettre une lecture du niveau d'eau, nous avons utilisé comme fontaines, deux éprouvettes graduées au millilitre près, d'une contenance de 50 ml chacune. A l'orifice de chaque éprouvette est fixée une pipette en fer dont l'extrémité est seule visible de l'intérieur de la cage. La hauteur de cette pipette par rapport au plancher de la cage est de 6 cm.



PROTOCOLE GENERAL

La procédure que nous avons adoptée correspond à celle qui est le plus généralement utilisée dans les recherches sur l'aversion conditionnée. Une semaine après leur arrivée au laboratoire, les animaux sont privés de boisson, et sont pesés. Le poids enregistré représente le poids j_0 (ou poids 100 %) à partir duquel seront mesurés tout au long de l'expérience les pourcentages de perte ou de gain de poids. Pendant une semaine, les rats reçoivent de l'eau une fois par jour pendant 15 minutes. Cette prise de boisson s'effectue dans une cage individuelle, et la passation des sujets s'échelonne sur toute la journée. Le poids est contrôlé quotidiennement. A partir du septième jour, nous poursuivons le même régime de boisson, mais la consommation s'effectue dans la cage expérimentale. Chaque animal est placé dans une cage différente (sur les 4 disponibles) chaque jour. Ces séances quotidiennes se renouvellent pendant une semaine, et constituent une familiarisation à la cage expérimentale, ainsi qu'à la manipulation par l'expérimentateur. De plus, nous nous assurons, au cours de cette période, que toutes les pipettes présentent la même efficacité. Au dernier jour de cette semaine d'habituation nous mesurons la quantité d'eau consommée aux deux fontaines. Cette mesure nous permet de constituer les différents groupes qui nous seront nécessaires. En plus de leur consommation, ces groupes seront égalisés en tenant compte du poids, et de l'heure à laquelle se déroule leur passation.

Le jour 15 a lieu l'apprentissage : après pesage, les animaux sont placés dans la cage expérimentale pour une séance de 15 minutes au cours de laquelle ils peuvent consommer de l'eau saccharinée à 0,1 % présentée aux deux fontaines. A la fin de la séance, nous mesurons la quantité totale consommée. Les animaux sont ensuite replacés dans leur cage d'habitation pour le laps de temps précédant l'injection de l'agent toxique. Puis ils sont de nouveau pesés, et reçoivent une injection intrapéritonéale de chlorure de lithium 0,15 M (110 mg/kg).

Le test de rétention s'effectue dans les mêmes conditions que celles décrites précédemment, excepté que l'une des fontaines contient de l'eau saccharinée, et l'autre de l'eau pure. L'eau saccharinée est toujours préparée extemporanément afin d'éviter une détérioration du goût. La séance de test dure 15 minutes. A la fin de cette période, nous enregistrons les quantités de saccharine ou d'eau consommées à chaque fontaine. Le niveau de liquide dans les fontaines est remis à zéro après chaque passation (ceci pour éviter des fluctuations dans l'efficacité des pipettes).

Dans certaines de nos expériences, deux séances, en tous points identiques au test de rétention, ont été ajoutées : l'une 24 heures et l'autre 48 heures après la rétention. Ces séances sont dénommées : extinctions 1 et 2 (ceci pour plus de clarté, mais le test constitue déjà une première extinction dans la mesure où la présentation du stimulus conditionnel n'est pas suivie de celle du stimulus inconditionnel).

Quand le test de rétention se déroule 24 heures après l'apprentissage, aucune boisson n'est donnée aux animaux durant cet intervalle. Dans les cas d'intervalles plus longs, les rats reçoivent quotidiennement de l'eau pendant une séance de 15 minutes dans la cage expérimentale, et sont pesés chaque jour avant cette séance. Cette procédure nous permet d'éviter que le pesage ou la simple manipulation pour les sortir de la cage d'habitation constituent des indices de rappel. Lors du test, le seul élément du contexte qui diffère par rapport à ces séances, est la présence de saccharine.

TRAITEMENT DES RESULTATS

L'aversion à la saccharine a été mesurée par l'intermédiaire de 4 indices : la consommation de saccharine (ml), la consommation d'eau, la consommation totale (ml), et le pourcentage de préférence à la saccharine. Ce pourcentage de préférence est calculé d'après le rapport suivant :

$$\frac{\text{Quantité saccharinée (ml)}}{\text{Quantité totale (ml)}} \times 100$$

Les traitements statistiques ont inclus : le H de Kruskal-Wallis, et le U de Mann-Whitney pour des groupes indépendants ; le T de Wilcoxon pour des groupes appariés. Le seuil de significativité a été fixé à $p < .05$.

EXPERIENCE 1

Cette première expérience a pour but d'étudier le décours temporel de la rétention d'une aversion relativement forte. Le délai entre le goût et la maladie est ici de 30 minutes. En utilisant ce même intervalle SC - SI, Biederman *et al.* (1976) observent une courbe de rétention en forme de U (Figure 1). Dans leur expérience, la rétention est testée aux intervalles de : 90 minutes, 1, 2, 3, 7, 10 et 14 jours. Ils constatent une aversion plus forte aux intervalles de 90 minutes et 14 jours qu'aux intervalles intermédiaires. Cette expérience utilise un test de rétention avec une seule boisson. Les animaux ne peuvent consommer que de la saccharine lors de ce test. Or, certains auteurs ont montré qu'une procédure plus fine consiste à donner le choix entre le goût aversif et la boisson familière (Grote et Brown, 1971 ; Dragoin, McCleary et McCleary, 1971). Cette technique de préférence procure en effet une mesure plus spécifique et plus sensible de l'aversion. Nous pensons que la technique choisie par Biederman *et al.* ne peut permettre de dissocier d'éventuelles variations au cours du temps dans la rétention d'une part, et dans le niveau de soif, d'autre part.

Nous avons donc repris le protocole employé par ces auteurs en utilisant les mêmes paramètres, mais en mesurant l'aversion à l'aide d'un test de préférence lors de la rétention.

Nous avons utilisé 105 rats logés en cage collective, par groupes de 5, dans la pièce expérimentale. Ils ont été soumis pendant 14 jours à un régime de privation de boisson selon la procédure décrite précédemment. A la suite de la dernière séance d'habituation à la cage

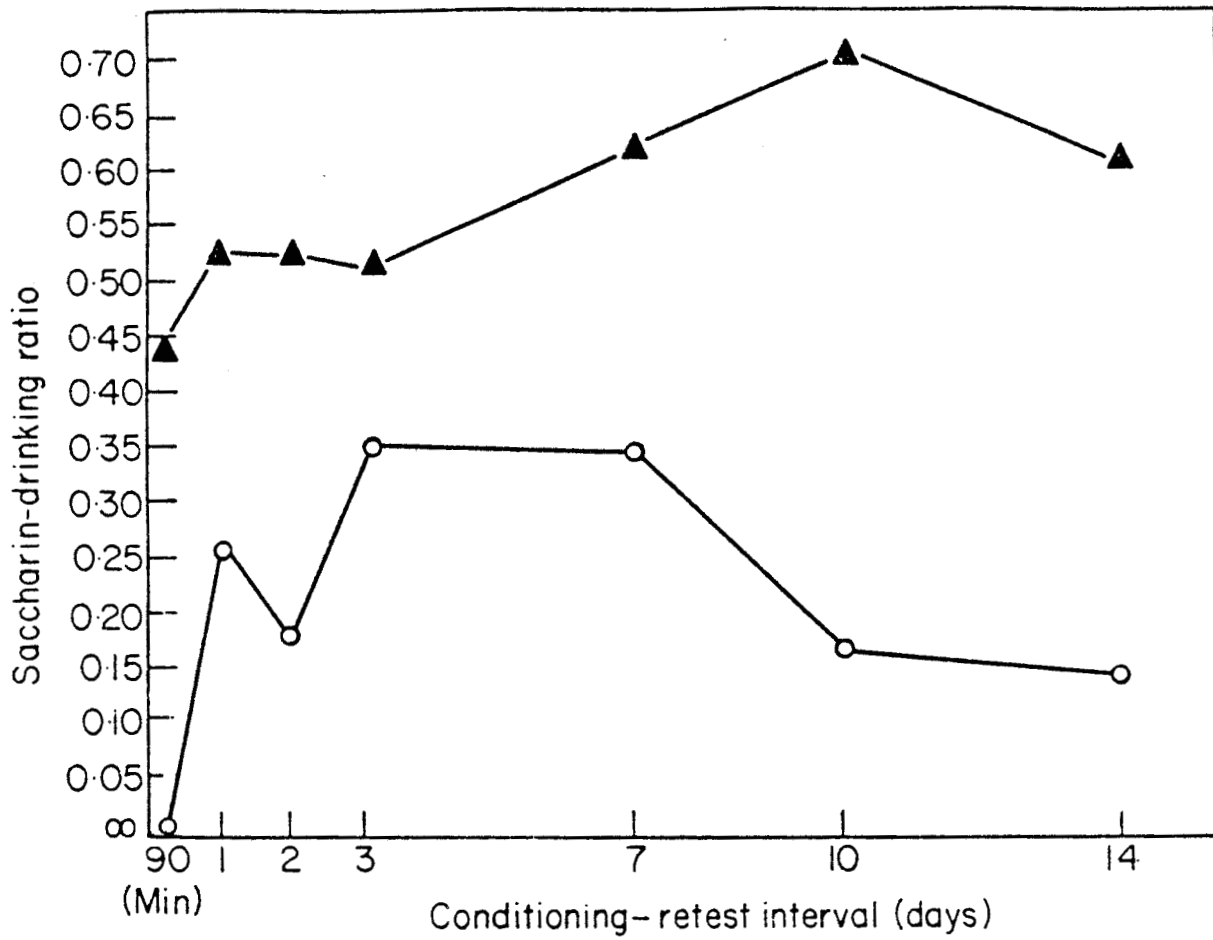


Figure 1

Décours temporel de la rétention d'une aversion conditionnée au goût selon Biederman *et al.* (1974).

expérimentale, les sujets ont été répartis dans 14 groupes indépendants et égaillés, 7 groupes expérimentaux (n = 10) et 7 groupes témoins (n = 5) correspondant à 7 intervalles de rétention : 1, 2, 3, 4, 7, 10 et 14 jours. Le jour de l'apprentissage, tous les animaux consomment pendant 15 minutes de l'eau saccharinée (0,1 %) ; 30 minutes après cette séance, les sujets expérimentaux reçoivent une injection intrapéritonéale de ClLi (0,15 M, 110 mg/kg), les animaux témoins reçoivent une injection équivalente de NaCl.

Les tests de rétention se situent à des intervalles légèrement différents de ceux choisis par Biederman *et al.* Nous avons en effet supprimé l'intervalle de 90 minutes au profit d'un intervalle de 4 jours, ceci pour deux raisons : d'une part, dans l'intervalle de 90 minutes, la consommation de saccharine observée par Biederman *et al.* est nulle. On ne peut toutefois pas considérer que cela résulte d'une aversion conditionnée, mais plutôt du fait que ce test s'effectue lors même des effets toxiques du ClLi. Les animaux sont alors trop hypoactifs pour que l'on puisse interpréter leur réponse en terme de réponse conditionnée. D'autre part, nous avons préféré tester l'intervalle de 4 jours, de manière à préciser l'évolution de la courbe entre 3 et 7 jours.

Lors du test de rétention, l'une des fontaines contient de l'eau saccharinée, l'autre de l'eau pure. A la fin de la séance, nous relevons la consommation à chacune des fontaines. Chaque groupe a été testé de nouveau 24 heures et 48 heures après cette séance (extinctions 1 et 2).

RESULTATS

APPRENTISSAGE

Au dernier jour de la semaine d'habituatation à la cage expérimentale, tous les groupes sont au même pourcentage de poids par rapport à j0, c'est-à-dire : 100,2 % en moyenne. Ils ont donc retrouvé leur poids de départ. La consommation d'eau lors de cette séance est identique pour tous les groupes et représente en moyenne 15 ml. Les

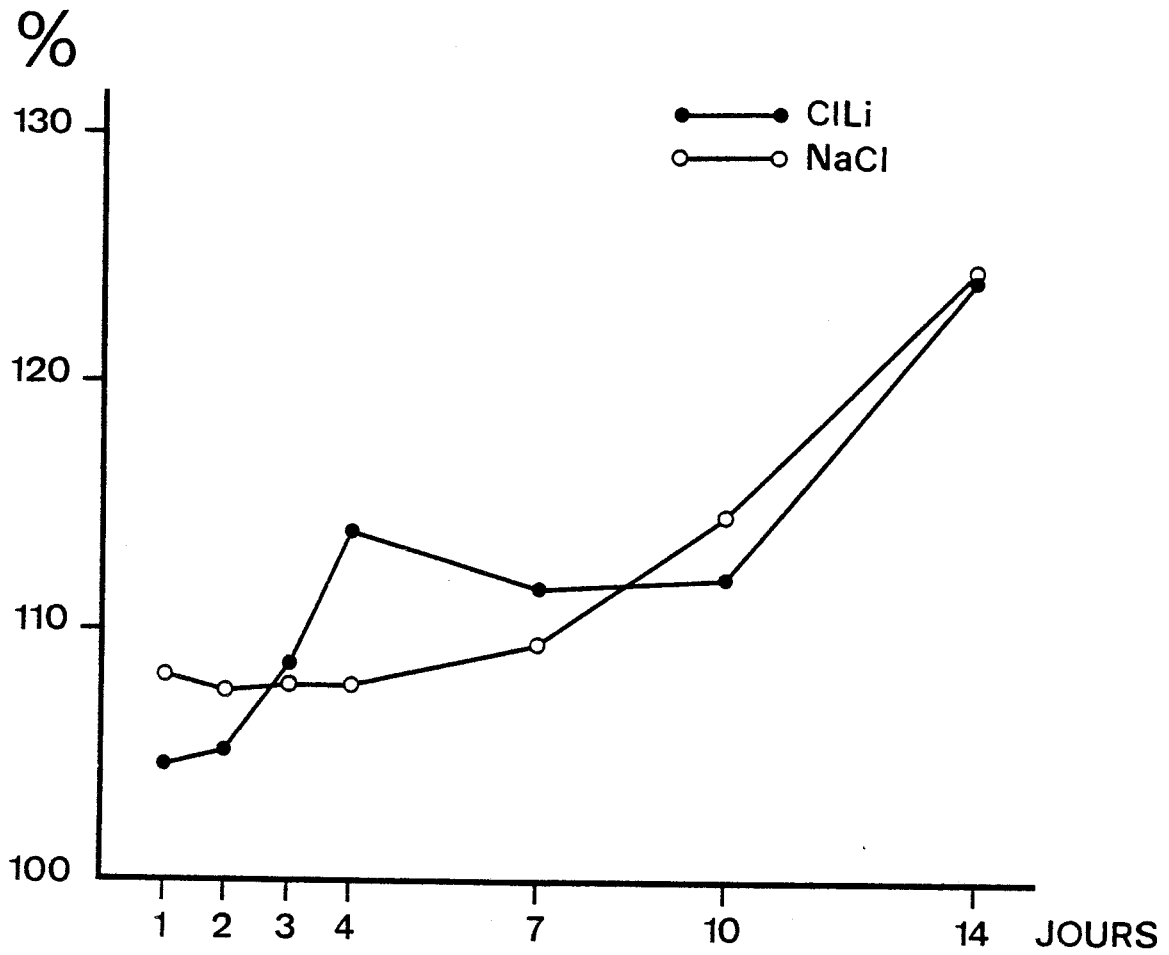


Figure 2

Courbe d'évolution des pourcentages de poids en fonction des intervalles de rétention chez le groupe CILi et le groupe NaCl.



14 groupes sont donc égalisés en ce qui concerne leur poids et leur consommation d'eau.

Le jour de l'apprentissage proprement dit, le pourcentage de poids moyen des groupes est de 102,5 %. La consommation moyenne de saccharine est de 15,9 ml, donc légèrement plus élevée que la consommation habituelle d'eau, sans que cette augmentation soit toutefois significative. Nous n'avons donc pas observé de phénomène de néophobie normalement présenté par les rats vis à vis d'une boisson nouvelle. Nous y voyons deux raisons : d'une part, il est connu que les rats présentent spontanément une préférence pour les boissons sucrées, d'autre part la séance d'apprentissage dure suffisamment longtemps pour qu'une éventuelle néophobie s'estompe au cours même de cette séance.

TEST DE RETENTION

- *Evolution pondérale au cours des intervalles de rétention*
(Figure 2)

Le poids des animaux augmente régulièrement entre l'intervalle 1 jour et l'intervalle 14 jours (de 104 à 124 %). Le poids diffère donc d'un intervalle à l'autre. Cependant, pour un intervalle donné, le groupe expérimental et le groupe témoin ne diffèrent pas significativement. Nous avons préféré utiliser un régime strict, identique pour tous les animaux, plutôt que d'adapter ce régime à chaque rat pour obtenir une égalisation des poids. Nous reprenions en ce sens le protocole de Biederman *et al.*

- *Consommation de saccharine* (Figure 3)

Les valeurs moyennes de consommation de saccharine pour chaque groupe figurent dans le tableau suivant :

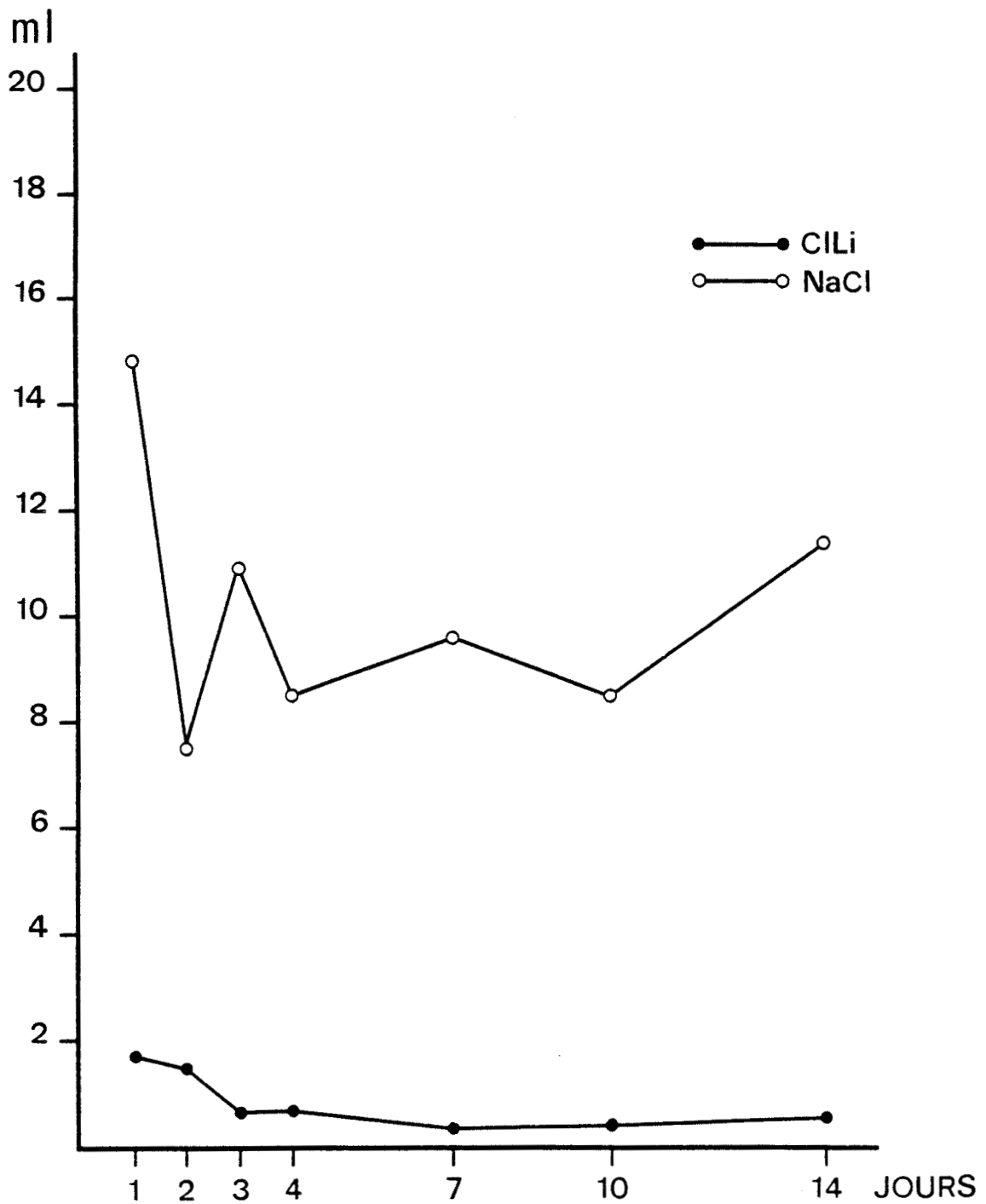


Figure 3

Consommation de saccharine en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi et NaCl.



	1	2	3	4	7	10	14 jours
ClLi (n = 10)	1,6 †	1,45	0,6 †	0,65 †	0,3 †	0,35 †	0,35 †
NaCl (n = 5)	14,8	7,5	10,9	8,5	9,6	8,5	11,4

Tableau I

Consommation de saccharine (ml) en fonction des intervalles de rétention.

† : comparaison ClLi/NaCl significatives, p toujours < .002

On observe que les valeurs brutes sont progressivement plus faibles chez les différents groupes ClLi au cours des intervalles. Cependant, le H calculé sur l'ensemble de ces groupes est non significatif. De plus, les comparaisons faites 2 à 2, à l'aide d'un U, ne révèlent aucune différence significative entre les groupes. Cette baisse sensible des valeurs brutes, qui n'atteint jamais le seuil de significativité correspond vraisemblablement à un effet plancher (voir sur la figure 3).

Le H calculé sur l'ensemble des groupes NaCl est également non significatif. Cependant, le groupe testé à 1 jour consomme significativement plus de saccharine que le groupe testé à 2 jours ($U = 4$, $p = .048$) et que le groupe testé à 10 jours ($U = 3,5$, $p < .048$). Ainsi, la consommation de saccharine présente des fluctuations en fonction des intervalles chez les groupes témoins, mais pas chez les groupes expérimentaux.

Les comparaisons entre groupe expérimental et groupe témoin, dans un intervalle donné, sont toujours significatives (p toujours < .002), sauf à l'intervalle de 2 jours ($U = 10$, NS). Cette absence de différence est due surtout à une très faible consommation de saccharine chez deux animaux témoins, plutôt qu'à une augmentation de cette consommation de saccharine chez le groupe expérimental.

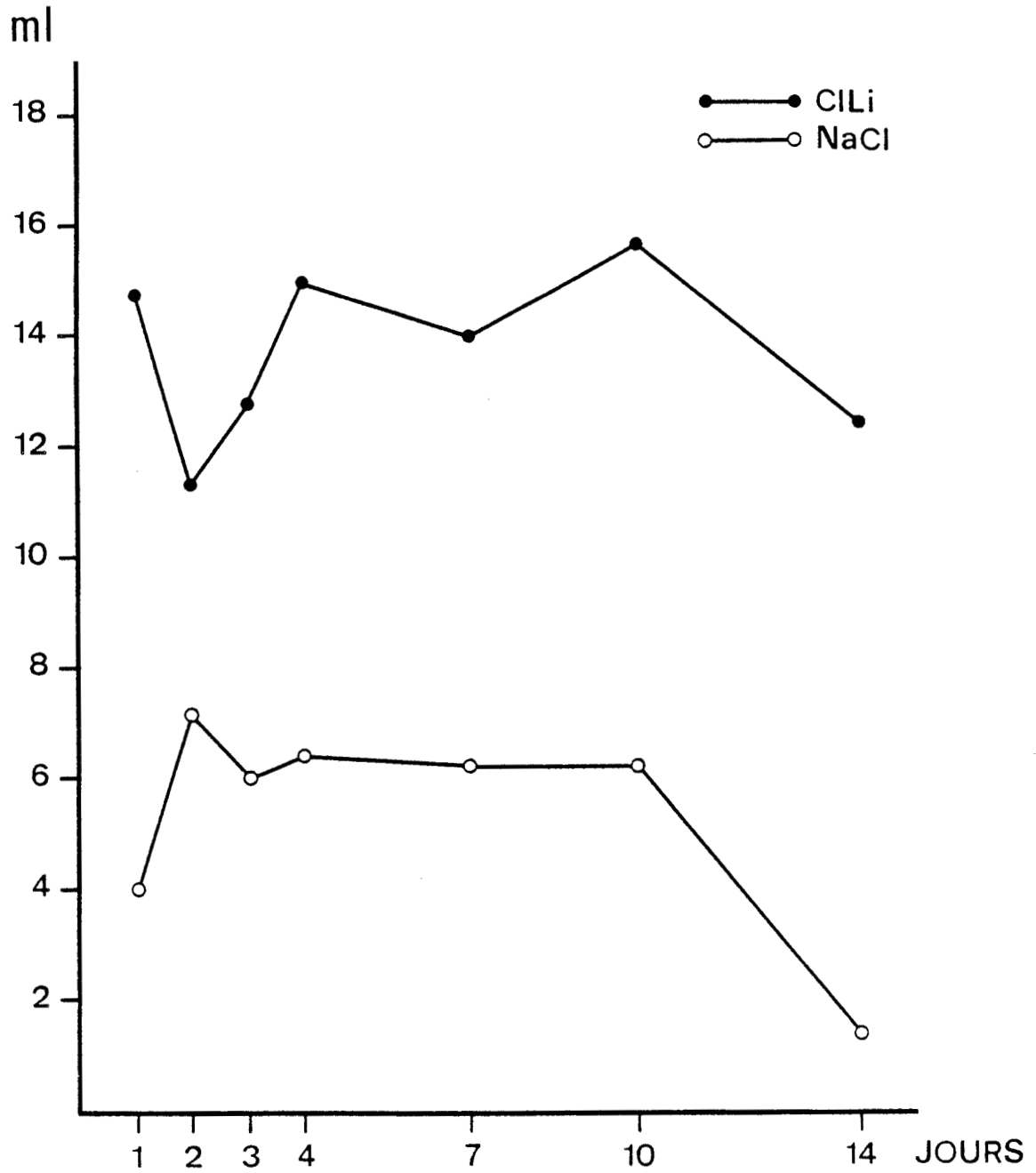


Figure 4

Consommation d'eau en fonction des intervalles de rétention chez les groupes ClLi et NaCl.



• *Consommation d'eau* (Figure 4)

La figure 4 illustre les variations de consommation d'eau dont les valeurs sont rapportées dans le tableau suivant :

	1	2	3	4	7	10	14 jours
CLi (n=10)	14,7+	11,3	12,75+	14,95+	13,95+	15,65++	12,4++
NaCl (n=5)	4	7,3	6	6,4	6,2	6,2	1,7

Tableau II

Consommation d'eau (ml) en fonction de l'intervalle de rétention.

+ : comparaisons CLi/NaCl significatives à $p < .02$.

++ : comparaisons CLi/NaCl significatives à $p < .002$.

Globalement, la consommation d'eau des groupes CLi est plus importante aux intervalles intermédiaires (Figure 4). En fait on observe d'importantes variations dans cette consommation.

Les groupes CLi diffèrent significativement entre eux ($H = 21,4$, $p < .01$). Des comparaisons 2 à 2 révèlent une différence significative entre les groupes 2 et 4 jours ($U = 19,5$, $p < .05$), 2 et 10 jours ($U = 14$, $p < .02$), 3 et 10 jours ($U = 17,5$, $p < .02$), 10 et 14 jours ($U = 18$, $p < .02$). Le H calculé sur les groupes témoins n'est pas significatif. Cependant, le groupe 14 jours consomme significativement moins d'eau que le groupe 3 jours ($U = 1,5$, $p < .016$) et le groupe 7 jours ($U = 4$, $p = .048$). Enfin, à chaque intervalle, le groupe expérimental consomme significativement plus d'eau que le groupe témoin, sauf à 2 jours ($U = 17,5$, NS).

• *Consommation totale*

On observe sur la figure 5 que la consommation totale (eau + saccharine) suit une évolution similaire à celle de la consommation d'eau. La consommation totale est plus importante aux intervalles intermédiaires.

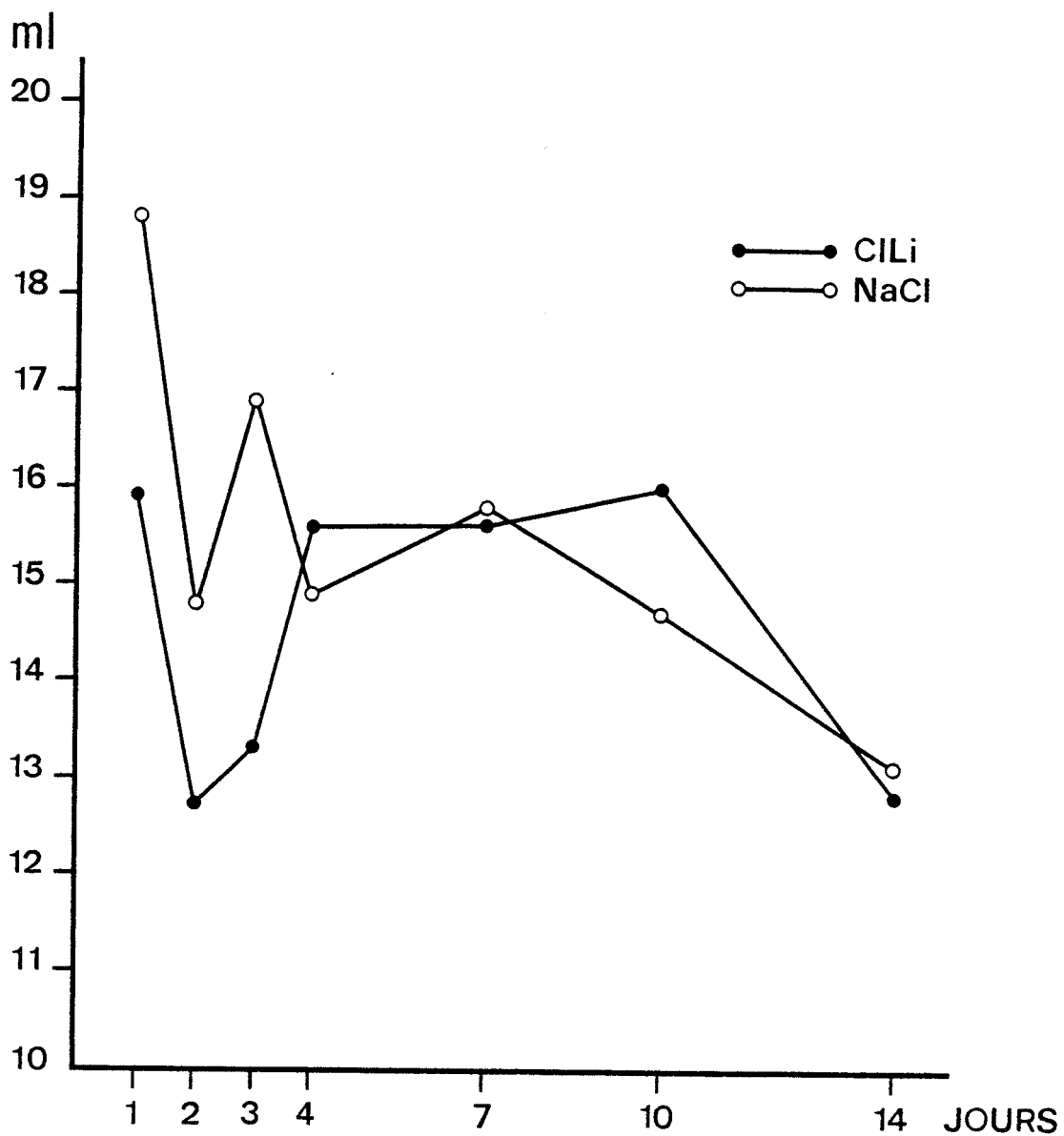


Figure 5

Consommation totale en fonction des intervalles de rétention
chez les groupes ClLi et NaCl.



	1	2	3	4	7	10	14 Jours
ClLi (n=10)	15,9	12,75	13,35	15,6	14,35	16	12,85
NaCl (n=5)	18,8	14,8	16,9	14,9	15,8	14,7	13,1

Tableau III

Consommation totale en fonction de l'intervalle de rétention.

Le H calculé sur l'ensemble des groupes ClLi indique une fluctuation significative de la consommation totale au cours du temps ($H = 15,41$, $p < .02$). On observe une différence significative entre les groupes 2 et 4 jours ($U = 20$, $p < .05$), 2 et 10 jours ($U = 15$, $p < .02$), entre les groupes 3 et 4 jours ($U = 23$, $p = .05$), 3 et 10 jours ($U = 17,5$, $p < .02$). Enfin, la consommation totale est inférieure à 14 jours par rapport à ce qu'elle était au jour 4 ($U = 22$, $p < .05$) et au jour 10 ($U = 18$, $p < .02$).

De même chez les groupes témoins, malgré un H non significatif, apparaissent des différences entre les groupes. Notamment, le groupe 1 jour consomme significativement plus que les groupes 2 jours ($U = 3,5$, $p < .048$), 10 jours ($U = 4$, $p = .048$) et 14 jours ($U = 2,5$, $p < .028$).

Les groupes expérimentaux et témoins ne diffèrent jamais entre eux, ceci quel que soit l'intervalle de rétention considéré.

• *Pourcentage de préférence à la saccharine*

Cet indice est particulièrement utile en raison des fortes variations de consommation au cours du temps. L'ampleur de l'aversion ne peut en effet être correctement déterminée que si on prend en compte la consommation totale. La figure 6 illustre les variations de cet indice en fonction du temps.

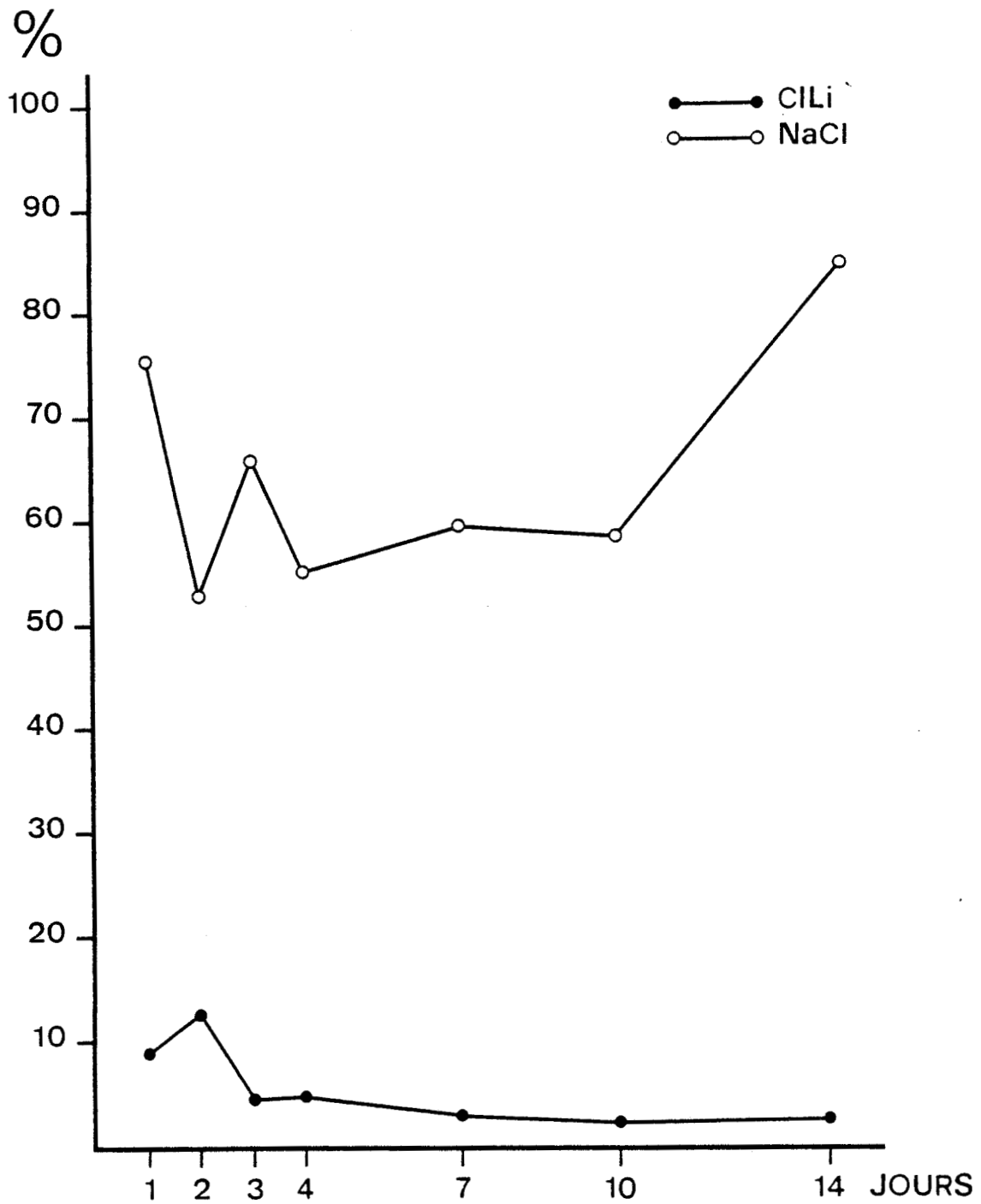


Figure 6

Pourcentage de préférence à la saccharine en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi et NaCl.



	1	2	3	4	7	10	14 Jours
ClLi (n=10)	8,68 ††	12,69	4,49 ††	4,58 ††	2,92 ††	2,16 ††	2,25 ††
NaCl (n=5)	75,6	52,97	65,8	55,1	59,5	58,4	83,8

Tableau IV

% de préférence à la saccharine en fonction de l'intervalle de rétention.

†† : Comparaisons ClLi/NaCl significatives à $p < .002$.

Les H calculés sur l'ensemble des groupes expérimentaux ou témoins ne révèlent aucune variation globale en fonction du temps. De plus, pour une même condition expérimentale, les comparaisons des groupes pris 2 à 2 ne sont jamais significatives. L'amplitude de la préférence à la saccharine reste donc particulièrement stable tout au long d'intervalles de rétention. De nouveau, les comparaisons entre ClLi et NaCl correspondant sont significatives ($p < .002$) sauf pour l'intervalle de 2 jours ($U = 12$, NS).

EXTINCTIONS 1 ET 2 (Tableaux V et VI)

Les résultats obtenus lors de ces deux séances révèlent des performances semblables à celles obtenues lors du test. Sur le tableau V sont portés les pourcentages de préférence à la saccharine chez les sujets expérimentaux. Seul le groupe 2 jours révèle une différence significative entre le test et l'extinction 1 ($t = 3$, $ddl : 8$, $p < .05$). La consommation de saccharine chute entre ces deux jours (de 1,45 à 0,85 ml, $t = 0$, $ddl : 6$, $p < .05$), puis reste stable à l'extinction 2 (0,3 ml). A l'extinction 2, la performance du groupe 2 jours reste significativement différente de celle du test ($t = 1$, $ddl : 7$, $p < .05$).

Parmi les autres groupes expérimentaux, seul le groupe 14 jours montre une réelle extinction dans la mesure où il révèle une plus grande préférence pour la saccharine lors de l'extinction 2 par rapport au test ($t = 5,5$, $ddl : 9$, $p < .05$).

ClLi	1	2	3	4	7	10	14	Jours
Test	8,68	12,69 †	4,49	4,58	2,92	2,16	2,85 ∞	
E1	6,82	2,96	6,74	10,56	4,33	1,71	11,72	
E2	8,92	2,14	6,21	4,78	7,54	4,49	19,77	

Tableau V

Evolution du pourcentage de préférence à la saccharine des groupes expérimentaux, au cours du test, de l'extinction 1 et l'extinction 2.

† : comparaisons avec E1 et E2 significatives à $p < .05$

∞ : comparaisons avec E2 significatives à $p < .05$

NaCl	1	2	3	4	7	10	14	Jours
Test	75,6	52,97	65,8	55,19	59,55	58,4	83,85	
E1	80	73,01	67,59	93,4	84,61	47,32	64,19	
E2	76,96	78,56	60,28	83,06	64,46	58,21	95,29	

Tableau VI

Evolution du pourcentage de préférence à la saccharine des groupes témoins, au cours du test, de l'extinction 1 et l'extinction 2.



DISCUSSION

La première conclusion que nous pouvons déduire de nos résultats est que, dans nos conditions expérimentales, l'aversion gustative induite par le chlorure de lithium est forte et durable.

D'une part, les paramètres utilisés dans cette expérience, entraînent l'apparition d'une aversion de grande amplitude. Cela se traduit par une très faible consommation de saccharine, compensée par une forte consommation d'eau lors du test de rétention. De ce fait, le taux de préférence pour la saccharine est très faible chez les animaux expérimentaux. Chez les groupes témoins, au contraire, on observe une nette préférence pour la saccharine par rapport à l'eau. Une aversion forte à la saccharine est donc induite par l'agent toxique malgré une préférence naturelle normalement présentée par les rats pour ce goût.

D'autre part, cette aversion est durable. Elle reste aussi importante malgré un intervalle de 14 jours entre l'apprentissage et le test de rétention. Et, de plus, elle se manifeste à tous les intervalles de rétention. A chaque intervalle, sauf à 2 jours, le groupe expérimental diffère significativement du groupe témoin dans sa consommation de saccharine.

Les résultats observés à 2 jours contrastent avec les performances très stables des autres groupes. En effet, dans cet intervalle, le groupe expérimental ne diffère pas significativement du groupe témoin. Comme nous l'avons vu, cette non-différence provient plutôt de la faible préférence envers la saccharine témoignée par certains rats NaCl que de la faible diminution des effets aversifs du groupe expérimental. Par ailleurs, les performances de ce groupe expérimental ne diffèrent pas de celles observées aux autres intervalles de rétention. De plus, il est intéressant de noter que l'aversion s'exprime plus nettement lors de l'extinction 1 chez ce groupe testé à 2 jours. Dans ces conditions il apparaît que l'aversion à la saccharine ne présente pas de variation significative au cours des intervalles de rétention.

De manière générale, les séances d'extinction nous ont fourni des résultats en contradiction avec ce qui est généralement observé dans ce genre de procédure. En effet, non seulement aucune extinction ne s'observe pour la plupart des groupes, mais de plus la seule évolution significative que nous observons concernant le groupe testé à 2 jours, va dans le sens d'une augmentation des effets aversifs. Cette absence d'extinction renforce notre conclusion d'une aversion forte. On sait que, dans ce cas, l'extinction d'une aversion conditionnée est difficilement observée (Domjan, 1975).

Si aucune variation n'est observée dans la consommation de saccharine, la consommation d'eau et la consommation totale présentent d'importantes fluctuations au long des intervalles de rétention. Nous observons pour ces deux variables, un effet similaire à celui décrit par Biederman *et al.*, en l'occurrence une plus faible consommation aux intervalles courts et longs. Nous retrouvons donc une courbe en U, mais celle-ci ne concerne que la consommation d'eau, et exprime donc vraisemblablement des fluctuations dans le niveau de soif des animaux. Dans la procédure de Biederman *et al.*, incluant un test avec comme seule boisson : la saccharine, les animaux doivent boire le liquide aversif ou rester assoiffés. Une telle procédure ne peut donc permettre de dissocier des variations dans la rétention de l'aversion gustative ou des variations dans la motivation des animaux. Or, l'utilisation d'une technique de choix met en évidence que les variations concernent uniquement le niveau de soif et non l'amplitude de l'aversion. Ainsi, chez les groupes témoins, les fluctuations du niveau de soif s'expriment aussi bien dans la consommation de saccharine que dans la consommation d'eau. Chez les groupes expérimentaux, seule la consommation d'eau présente des variations au cours du temps.

L'origine des fluctuations du niveau de soif réside vraisemblablement dans l'adaptation des animaux au régime de boisson qui leur est imposé. On peut remarquer que la période de plus forte consommation totale correspond à un plateau dans l'évolution des poids, alors que la chute brutale de consommation à 14 jours, coïncide avec une

brusque remontée du poids des animaux. Ce poids représentant essentiellement la masse hydrique des animaux, on peut supposer qu'aux variations de cette masse hydrique correspondent des variations du niveau de soif.

Quoiqu'il en soit, la procédure employée dans notre expérience nous a permis de mettre en évidence que la courbe en U observée par Biederman *et al.* reflète des effets non spécifiques plutôt que des variations dans la rétention de l'aversion à la saccharine. Nous avons observé, pour notre part, une aversion stable au cours du temps. Cependant, nous ne pouvons pas pour autant exclure l'occurrence de variations dans la rétention des effets aversifs. En effet, nous avons observé que les valeurs brutes de la consommation de saccharine diminuent graduellement au cours du temps. Mais la consommation étant très faible dès le premier jour de test, les baisses ultérieures ne peuvent atteindre des valeurs suffisantes pour que les tests statistiques détectent des différences significatives. Il semble donc que l'aversion soit plus forte dans un intervalle de 14 jours, mais que cette amélioration soit masquée par un effet plancher. Afin de mettre en évidence cette éventuelle évolution dans la rétention, nous avons décidé de l'étudier par l'intermédiaire d'une aversion moins consolidée. Une aversion moins forte se traduira vraisemblablement par une consommation de saccharine plus élevée aux intervalles courts, et nous pourrons ainsi mieux détecter une éventuelle diminution de cette consommation au long des intervalles de rétention.

EXPERIENCE 2

Nous disposons de plusieurs méthodes pour induire une aversion gustative d'amplitude plus faible. On peut diminuer soit l'intensité du SC, soit celle du SI. En l'occurrence, nous pouvons utiliser de plus faibles concentrations d'eau saccharinée, ou de chlorure de lithium. Cependant, nous avons préféré allonger le délai entre le goût et la maladie. Nous savons en effet qu'il existe un gradient d'aversion décroissant en fonction de l'intervalle SC - SI. Cette procédure offre plusieurs avantages. D'une part, une étude de Riley (cité par Bolles, 1975) indique les valeurs du pourcentage de préférence à la saccharine pour des délais SC - SI s'échelonnant de 2 à 10 heures. Il apparaît que c'est à partir d'un délai de 2 heures que ce pourcentage de préférence augmente, pour atteindre au délai de 10 heures une valeur similaire à celle des témoins. D'autre part, un long délai SC - SI facilitera d'éventuelles interventions expérimentales entre le goût et la maladie.

Nous avons donc décidé de différer l'injection de chlorure de lithium de 3 heures et de 6 heures après la fin de la séance avec saccharine.

Nous avons utilisé pour cette deuxième expérience 70 rats mâles de souche Sprague-Dawley, logés dans la pièce expérimentale par groupes de 5. La durée de chaque séance dans la cage expérimentale a été réduite à 10 minutes, pour éviter un gain trop important de poids au cours de l'expérience. Il nous est apparu, dans la première expérience, que les animaux récupéraient très rapidement leur poids initial. Un régime de privation comprenant 10 minutes de boisson par jour est suffisant pour que les animaux gardent un état général normal,

tout en évitant une augmentation trop importante de poids chez les sujets testés aux plus longs intervalles de rétention. A la suite de la dernière séance d'habituation à la cage expérimentale, les animaux ont été répartis dans 12 groupes égalisés : le jour de l'apprentissage, 3 de ces groupes reçoivent une injection de ClLi 3 heures après la fin de la prise de saccharine (groupes ClLi 3 h) ; 3 groupes reçoivent cette injection 6 heures après la séance (ClLi 6 h). Les groupes témoins reçoivent une injection de NaCl également 3 heures ou 6 heures après la séance (NaCl 3 h et NaCl 6 h). Les concentrations de saccharine et de chlorure de lithium sont identiques à celles utilisées lors de l'expérience 1.

Les animaux sont testés aux intervalles de 2, 7 et 14 jours. Notre plan expérimental est donc le suivant :

		2 jours	7 jours	14 jours
ClLi	3 h	ClLi 3 h n = 7	ClLi 3 h n = 7	ClLi 3 h n = 7
	6 h	ClLi 6 h n = 7	ClLi 6 h n = 7	ClLi 6 h n = 7
NaCl	3 h	NaCl 3 h n = 5	NaCl 3 h n = 5	NaCl 3 h n = 5
	6 h	NaCl 6 h n = 4	NaCl 6 h n = 5	NaCl 6 h n = 4

Lors du test de rétention, une des fontaines contient de l'eau saccharinée, l'autre contient de l'eau pure. Comme dans l'expérience 1, les animaux sont soumis à deux séances d'extinction se déroulant dans les mêmes conditions que le test de rétention.

Nous faisons l'hypothèse que l'aversion à la saccharine sera moins prononcée que dans l'expérience 1. Il est probable, en outre, que l'aversion sera plus faible chez le groupe ClLi 6 h par rapport au groupe ClLi 3 h. Cette diminution d'amplitude de l'aversion devrait se traduire par une augmentation de la préférence à la saccharine, et

nous éviter l'effet plancher de l'expérience 1. Une éventuelle amélioration de la performance au cours du temps pourra alors être détectée. De plus, on sait que les courbes de rétention multiphasiques sont plus généralement observées dans le cas d'apprentissages peu consolidés (Anderson, Johnson, Schwendiman et Gunford, 1966 ; Gabriel, 1968). Nous sommes donc, ici, dans des conditions favorables pour l'obtention d'une telle courbe.

RESULTATS

Aucune différence significative n'ayant été mise en évidence entre les groupes NaCl 3 h et NaCl 6 h, quel que soit l'indice pris en compte, nous avons décidé de regrouper les animaux à chaque intervalle de rétention. Nous disposons donc maintenant de 3 groupes NaCl indépendants correspondant aux intervalles de rétention de 2 jours (n = 9), 7 jours (n = 10) et 14 jours (n = 9).

APPRENTISSAGE

Tous les groupes sont égalisés à la fin de la semaine d'habituation à la cage expérimentale. On n'enregistre aucune différence dans l'ensemble des groupes, en ce qui concerne leur pourcentage de poids et leur consommation d'eau. Les animaux pèsent en moyenne 265 g, ce qui représente 94 % de leur poids initial et consomment 10,9 ml en moyenne au cours de leur séance de 10 minutes dans la cage expérimentale.

Le jour de l'apprentissage, tous les groupes consomment en moyenne la même quantité d'eau saccharinée, soit 9,9 ml. Cette quantité n'est pas significativement différente de la consommation habituelle d'eau pure. A ce jour, les animaux pèsent en moyenne 264 g, soit 93,7 % de leur poids de départ.

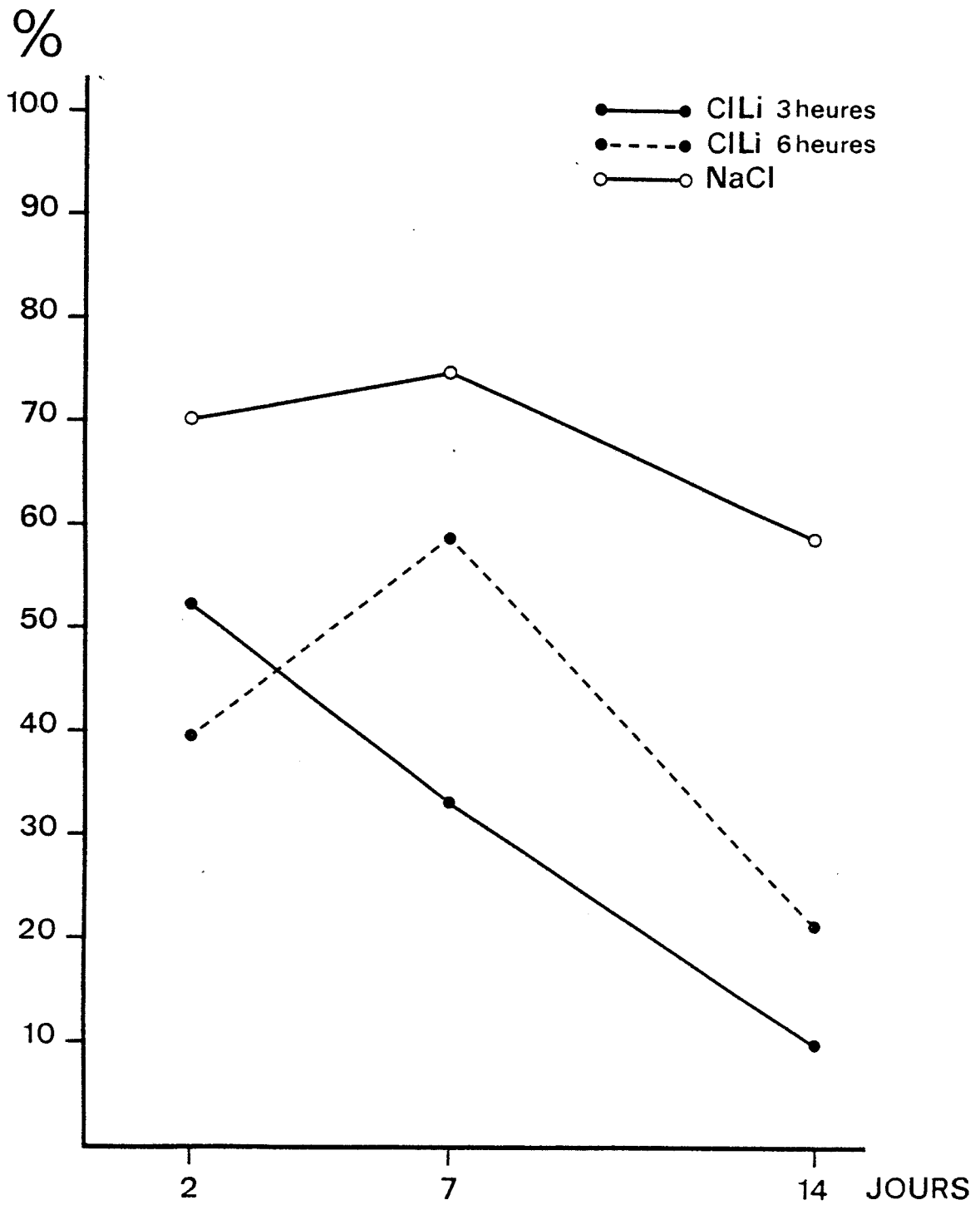


Figure 1

Pourcentage de préférence à la saccharine en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi 3 h, CILi 6 h, et NaCl.



TEST DE RETENTION

• *Evolution pondérale au cours des intervalles de rétention*

Les pourcentages de poids sont de 96,7 % au test de 2 jours, de 100,9 % au test de 7 jours, et de 98,8 % au test de 14 jours. Ces valeurs ne sont pas significativement différentes. Contrairement à l'expérience 1, le poids reste donc stable tout au long de l'expérience. Ceci est vraisemblablement dû au régime de privation plus sévère que nous avons adopté.

• *Pourcentage de préférence à la saccharine*

La figure 1 illustre l'évolution de la préférence à la saccharine en fonction des intervalles de rétention. Le tableau suivant résume ces valeurs :

	2 jours	7 jours	14 jours
CLLi 3 h	52,3	33,11 ^{†Ψ}	9,81 [†]
CLLi 6 h	39,7	58,8	21,17 [∞]
NaCl	70,24	67,31	58,51

Tableau I

Pourcentage de préférence à la saccharine en fonction de l'intervalle de rétention.

† : comparaisons CLLi 3 h/NaCl significatives à $p < .02$

∞ : comparaisons CLLi 6 h/NaCl significatives à $p < .05$

Ψ : comparaisons CLLi 3 h/CLLi 6 h significatives à $p < .02$

Le H calculé sur les trois groupes CLLi 3 h indique une évolution significative de la préférence à la saccharine chez ces animaux ($H = 8,12$, $p < .02$). Des comparaisons individuelles montrent une différence significative entre le groupe 2 jours et le groupe 14 jours ($U = 4$, $p = .003$) et entre le groupe 7 jours et le groupe 14 jours ($U = 9,5$, $p < .03$).

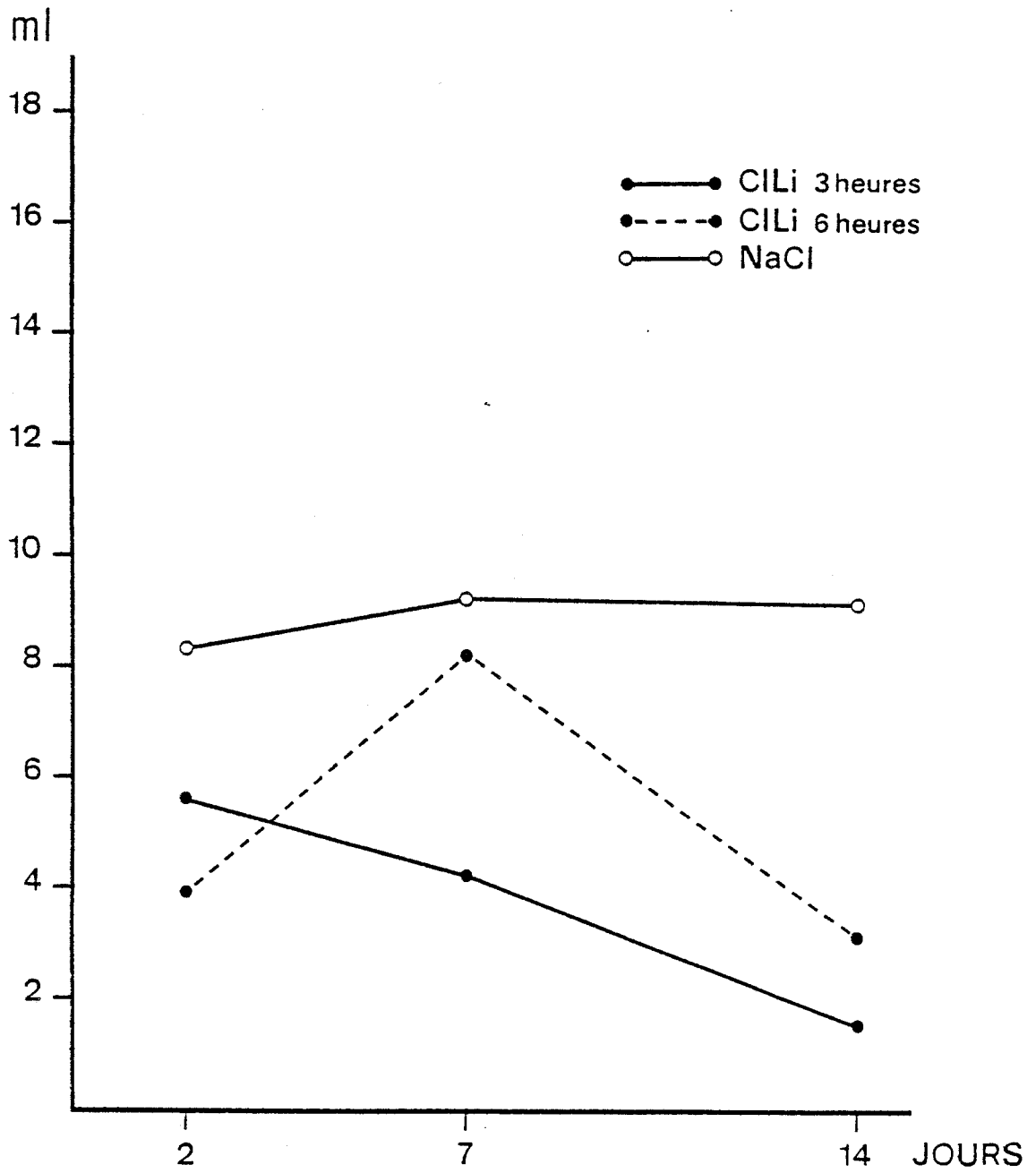


Figure 2

Consommation de saccharine en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi 3 h, CILi 6 h, et NaCl.



Le H calculé sur les groupes ClLi 6 h n'est pas significatif. Cependant les groupes 2 jours et 14 jours diffèrent entre eux ($U = 11$, $p = .049$), ainsi que les groupes 7 jours et 14 jours ($U = 8$, $p = .019$).

Les groupes NaCl ne présentent aucune variation en fonction de l'intervalle de rétention, et aucune comparaison individuelle n'est significative.

Dans l'intervalle de 2 jours, les trois groupes ClLi 3 h, ClLi 6 h et NaCl ne diffèrent pas significativement entre eux. L'injection de ClLi 3 heures ou 6 heures après la séance avec saccharine n'entraîne donc pas d'effets aversifs marqués au test de 2 jours.

Dans l'intervalle de 7 jours, le groupe témoin montre une préférence significativement plus forte pour la saccharine que le groupe ClLi 3 h ($U = 12$, $p < .02$), mais ne diffère pas du groupe ClLi 6 h. Ce groupe ClLi 6 h montre une préférence plus importante pour la saccharine que le groupe ClLi 3 h ($U = 11$, $p < .02$).

Dans l'intervalle de 14 jours, les groupes ClLi 3 h et ClLi 6 h montrent une aversion pour la saccharine, se traduisant par un index de préférence significativement différent du groupe témoin (respectivement $U = 4$, $p < .02$; $U = 10$, $p < .05$).

• *Consommation de saccharine* (Figure 2)

	2 jours	7 jours	14 jours
ClLi 3 h	5,64	4,28 †	1,57 †
ClLi 6 h	3,92 ∞	8,21	3,14 ∞
NaCl	8,38	9,2	9,16

Tableau II

Consommation de saccharine (ml) en fonction des intervalles de rétention.

† : comparaisons ClLi 3 h/NaCl significatives à $p < .05$

∞ : comparaisons ClLi 6 h/NaCl significatives à $p < .05$

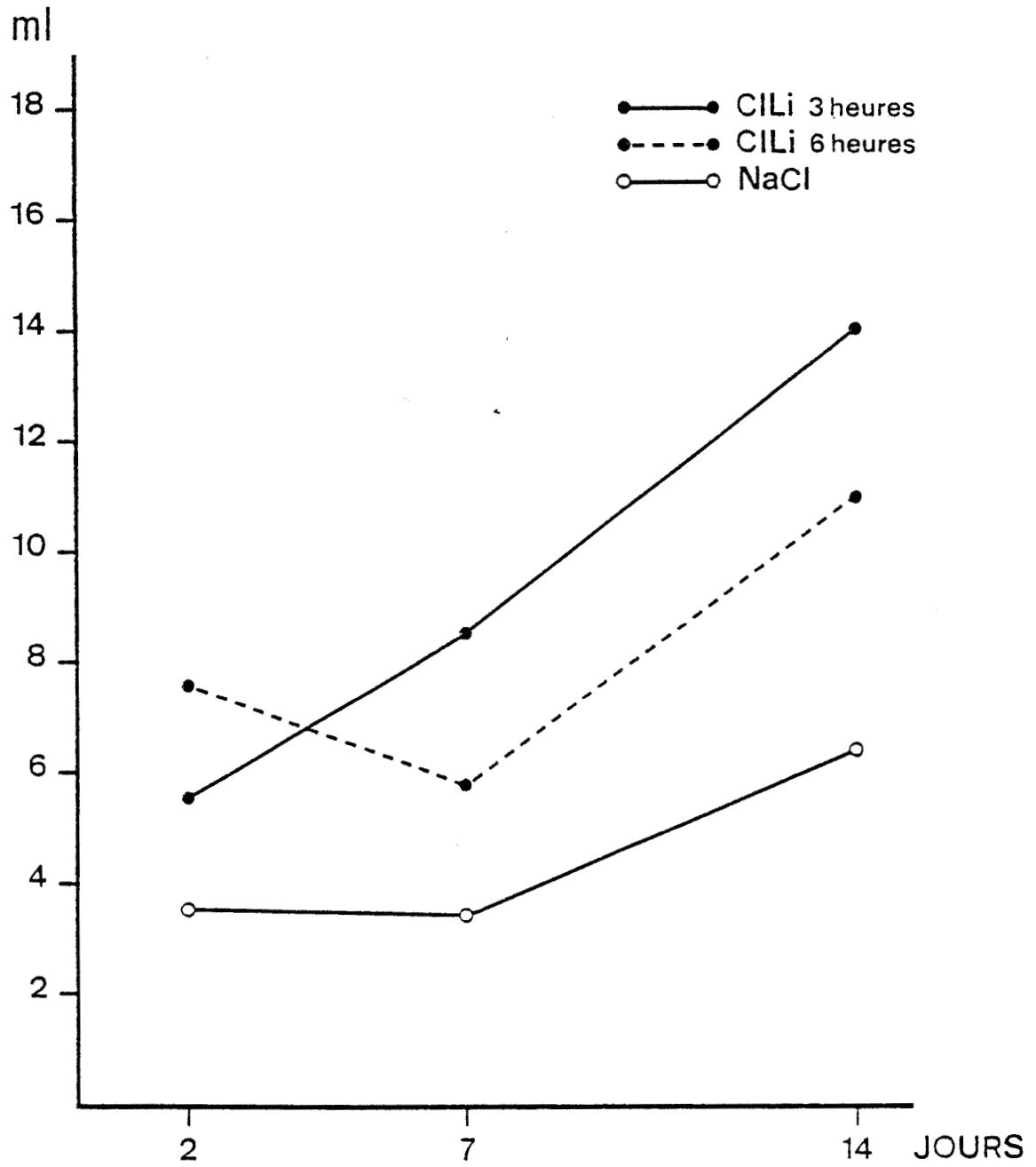


Figure 3

Consommation d'eau en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi 3 h, CILi 6 h, et NaCl.



Les H calculés sur l'ensemble des groupes ClLi 3 h, ClLi 6 h ou NaCl ne sont pas significatifs. On note cependant une différence entre les groupes ClLi 3 h testés à 2 jours et 14 jours ($U = 8,5$, $p < .027$). Le groupe ClLi 6 h testé à 7 jours consomme significativement plus de saccharine que celui testé à 2 jours d'une part ($U = 10$, $p < .049$) et celui testé à 14 jours d'autre part ($U = 9,5$, $p < .049$).

Au test effectué à 2 jours, seuls les groupes ClLi 6 h et NaCl diffèrent significativement entre eux ($U = 9$, $p < .05$). A 7 jours seuls les groupes ClLi 3 h et NaCl sont différents ($U = 13$, $p < .05$).

A 14 jours, les deux groupes ClLi 3 h et ClLi 6 h diffèrent du groupe témoin (respectivement $U = 3,5$, $p < .02$; $U = 9$, $p = .02$).

• *Consommation d'eau* (Figure 3)

	2 jours	7 jours	14 jours
ClLi 3 h	5,5	8,57	14
ClLi 6 h	7,58	5,78	11
NaCl	3,5	3,45	6,44

Tableau III

Consommation d'eau (ml) en fonction des intervalles de rétention.

† : comparaisons ClLi 3 h/NaCl significatives à $p < .05$

Le groupe ClLi 3 h augmente significativement sa consommation d'eau au long des intervalles de rétention ($H = 10,02$, $p < .01$).

Le groupe 14 jours consomme significativement plus d'eau que le groupe 2 jours ($U = 2$, $p = .001$) et que le groupe 7 jours ($U = 5$, $p = .006$).

Les groupes ClLi 6 h augmentent significativement leur consommation d'eau entre 7 et 14 jours ($U = 10$, $p = .036$).

Dans l'intervalle de 2 jours, les trois groupes ne diffèrent pas significativement entre eux. Par contre, à 7 jours et à 14 jours, le groupe ClLi 3 h consomme plus d'eau que le groupe témoin (respectivement $U = 11$, $p < .05$ et $U = 7$, $p = .002$).

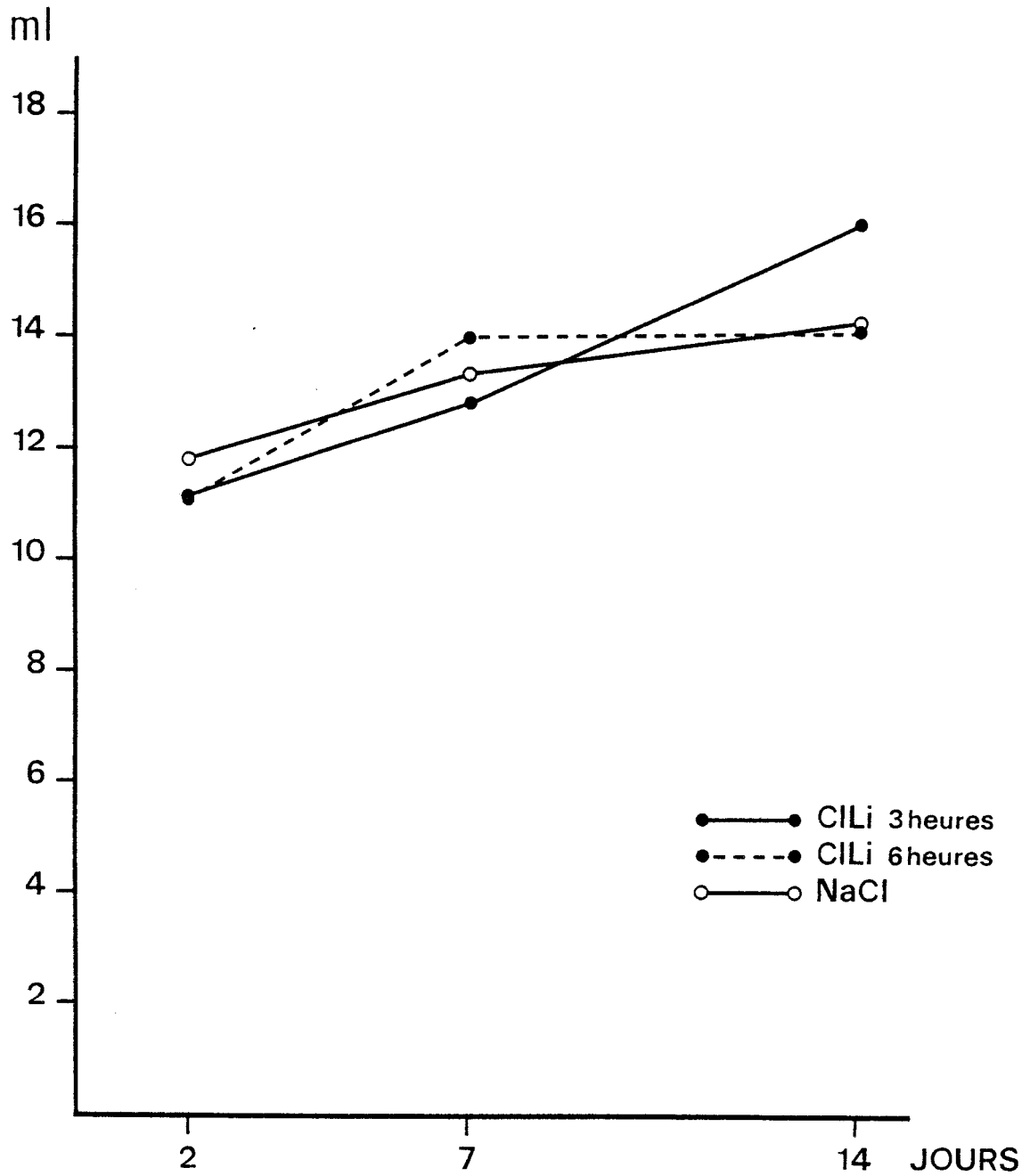


Figure 4

Consommation totale en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CILi et NaCl.



• *Consommation totale* (Figure 4)

	2 jours	7 jours	14 jours
CLi 3 h	11,1	12,8	16,07
CLi 6 h	11,07	14	14,1
NaCl	11,8	13,5	15,6

Tableau IV

Consommation totale (ml) en fonction des intervalles de rétention.

La consommation totale augmente régulièrement au long des intervalles, ceci chez les groupes CLi 3 h ($H = 11,4$, $p < .01$), CLi 6 h ($H = 6,09$, $p < .05$) et NaCl ($H = 7,8$, $p < .05$).

On observe une augmentation significative entre 2 et 7 jours chez les groupes CLi 3 h ($U = 11$, $p = .049$) et CLi 6 h ($U = 6,5$, $p < .013$), entre 7 et 14 jours chez les groupes CLi 3 h ($U = 4,5$, $p < .006$). De manière générale, tous les groupes consomment plus à 14 jours qu'à 2 jours (CLi 3 h : $U = 2$, $p = .001$; CLi 6 h : $U = 9,5$, $p < .036$; NaCl : $U = 10$, $p < .02$). Par contre, dans chaque intervalle de rétention, les groupes ne diffèrent jamais entre eux.

EXTINCTIONS 1 ET 2

Les pourcentages de préférence à la saccharine exprimés par les différents groupes sont résumés dans les tableaux V, VI et VII.

	2 jours	7 jours	14 jours
T	52,3	33,11	9,8
E1	13,1	41,1	15,58
E2	18,02	41,08	15,004

Tableau V : Groupes CLi 3 h

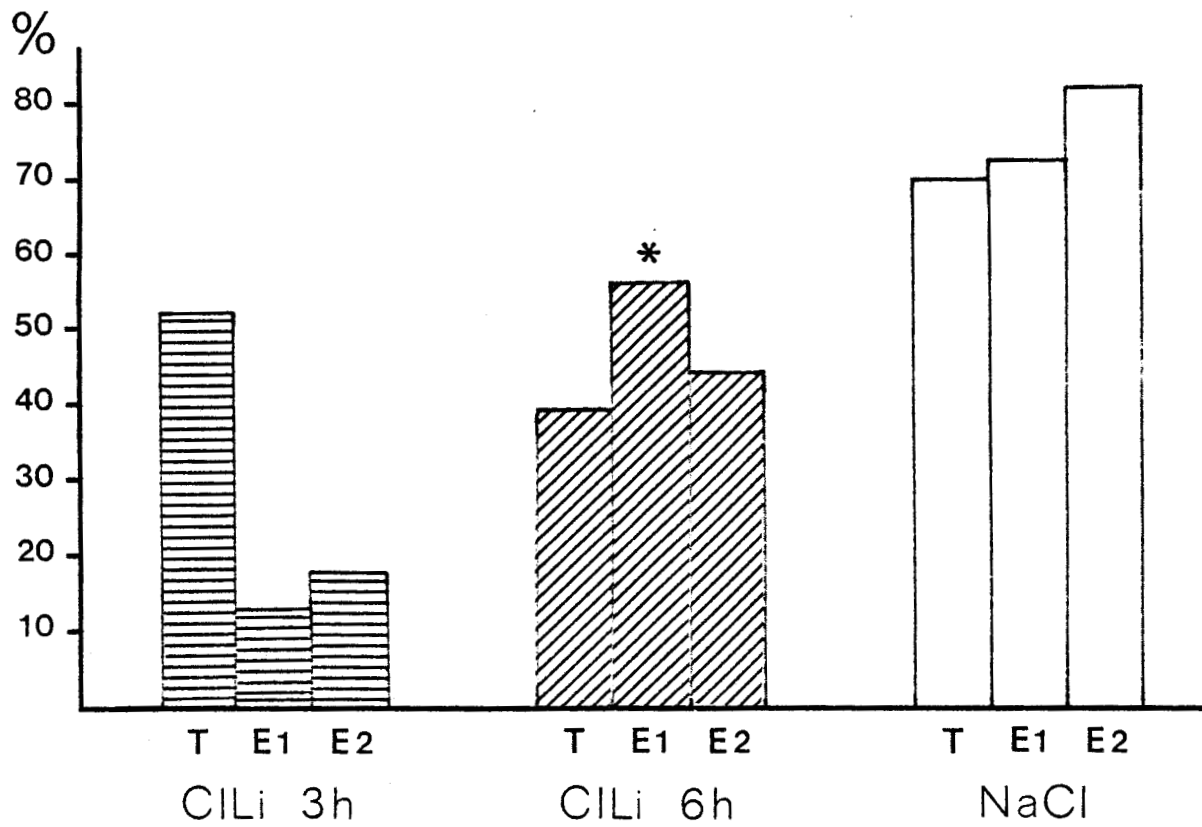


Figure 5

Pourcentage de préférence à la saccharine au cours du test, de l'extinction 1 et l'extinction 2, chez les groupes CILi 3 h, CILi 6 h, et NaCl.

Comparaison entre T et E1 significative à $p = .02$.

	2 jours	7 jours	14 jours
T	39,7 †	58,8	21,17
E1	56,4	63,3	37,49
E2	44,7	63,87	37,25

Tableau VI: groupes ClLi 6 h

† : comparaison T - E1 significative à $p = .02$.

	2 jours	7 jours	14 jours
T	70,24	67,31	58,51
E1	73,17	70,54	72,54
E2	82,61	75,39	66,41

Tableau VII : groupe NaCl

La figure 5 illustre à l'aide d'histogrammes les variations de performance au cours des extinctions pour le deuxième jour de test. Il apparaît sur cette figure une nette diminution entre le test et les extinctions chez le groupe ClLi 3 h. Cette diminution n'est pourtant pas significative ($t = 4$), mais on peut penser qu'un nombre plus important d'animaux aurait rendu cette variation significative. A l'inverse, chez le groupe ClLi 6 h, on observe une augmentation significative de la préférence à la saccharine entre le test et l'extinction 1 ($t = 0$, $p = .02$). Chez les groupes témoins, aucune variation significative n'est enregistrée entre les trois séances.

Remarquons qu'à l'extinction 1, le groupe ClLi 3 h diffère significativement de l'extinction du groupe ClLi 6 h ($U = 2$, $p < .002$) et de celle du groupe NaCl ($U = 2$, $p < .002$). De même à l'extinction 2, la préférence à la saccharine est nettement inférieure que chez les groupes ClLi 6 h ($U = 10,5$, $p < .02$) et NaCl ($U = 4$, $p < .02$).

Aux intervalles de 7 jours et 14 jours, on n'enregistre pas de variation entre le test d'extinction 1 et d'extinction 2 quel que soit le groupe considéré. Les différences significatives observées lors du test entre les groupes se retrouvent de la même manière lors de ces séances.

DISCUSSION

Dans cette deuxième expérience, il apparaît que, dans le cas d'une aversion peu consolidée, les effets aversifs sont nettement plus prononcés après un intervalle de 14 jours qu'après un intervalle de 2 jours. Cela se traduit par une consommation beaucoup plus faible de saccharine, compensée par une consommation d'eau beaucoup plus importante. L'évolution entre ces deux intervalles semble être régulière chez le groupe C1Li 3 h, la préférence à la saccharine atteignant des valeurs intermédiaires pour l'intervalle de 7 jours. Elle est moins régulière pour le groupe C1Li 6 h chez lequel on observe un maximum de préférence à 7 jours, sans que celui-ci soit toutefois significatif. L'interprétation par un effet plancher des résultats de l'expérience 1, semble donc être confirmée puisque, dans le cas d'une aversion moins forte, nous observons effectivement une diminution significative de la consommation de saccharine au cours du temps. Ce résultat converge avec ce que l'on peut observer pour d'autres apprentissages : des variations dans la rétention sont plus généralement observées dans le cas d'apprentissages peu consolidés.

Contrairement à l'expérience 1, nous avons observé ici une augmentation de la consommation totale au cours des intervalles de rétention, sans qu'apparaisse une chute brusque de cette consommation pour l'intervalle le plus long. Cette augmentation provient vraisemblablement du régime de privation plus strict que nous avons adopté. Il faut remarquer que si la plus grande consommation aux longs intervalles traduit un niveau de soif plus important, celui-ci ne se réper-

cute que sur la consommation d'eau et en aucune manière sur la consommation de saccharine. Si nous avons adopté une procédure avec une seule boisson au cours du test, l'augmentation du niveau de soif aurait vraisemblablement masqué l'augmentation des effets aversifs que nous avons pu observer ici.

Nous avons également fait l'hypothèse que le fait de différer l'injection de chlorure de lithium de 3 ou 6 heures après la fin de la séance avec saccharine, entraînerait une aversion plus faible. De fait, les effets aversifs sont très faibles dans un intervalle de 2 jours, plus faibles que ce que pouvait nous laisser supposer l'étude de Riley. Nous n'enregistrons dans cet intervalle de 2 jours, aucune différence significative entre les groupes expérimentaux et témoins en ce qui concerne le degré de préférence à la saccharine. Seul le groupe ayant reçu l'injection de chlorure de lithium dans un délai de 6 heures présente une consommation de saccharine significativement plus faible que celle du groupe témoin. Ainsi, malgré une importante différence dans la longueur du délai SC - SI, les deux groupes expérimentaux ne diffèrent pas entre eux. Dans les valeurs brutes, la préférence à la saccharine exprimée chez le groupe CLi 3 h est même plus faible que chez le groupe CLi 6 h. De plus, le seul indice d'un effet aversif s'exprime uniquement dans la consommation de saccharine du groupe CLi 6 h. Ces données ne s'accordent pas avec le gradient d'aversion généralement obtenu lorsqu'on augmente l'intervalle SC - SI.

Néanmoins, les résultats obtenus lors des séances d'extinction peuvent nous donner des éclaircissements concernant les performances des groupes CLi 3 h et CLi 6 h lors du test à 2 jours.

Chez le groupe ayant reçu l'injection dans un délai de 3 heures, le degré d'aversion augmente considérablement lors des séances d'extinction. Si on compare ces séances avec celles du groupe CLi 6 h ou celles du groupe témoin, il apparaît, qu'à ce moment, l'aversion est forte chez le groupe CLi 3 h. Ce n'est que lors de l'extinction 1 que ces animaux présentent un pourcentage de préférence à la saccharine correspondant à celui observé par Riley.

Chez le groupe CLi 6 h, l'aversion s'affaiblit significativement au cours des séances d'extinction. Le pourcentage de préférence de 39 % obtenu au cours du test de rétention correspond approximativement à celui observé par Riley pour un délai SC - SI de 6 heures. L'aversion faible observée lors du test, qui diminue encore lors des extinctions, correspond donc vraisemblablement au taux réellement induit par l'injection de CLi avec les paramètres utilisés lors de cet apprentissage.

Par contre, chez le groupe CLi 3 h, les effets aversifs ne se manifestent que lors de la deuxième présentation de saccharine lors de l'extinction 1. Nous pensons donc que la performance obtenue lors du test ne correspond pas au taux réel d'aversion dans le cas d'un délai SC - SI de 3 heures. Pour expliquer ce résultat, nous faisons l'hypothèse que ce groupe CLi 3 h a bien acquis une aversion à la saccharine, mais que celle-ci ne s'exprime pas dès le premier jour du test, en raison d'un déficit du rappel de l'information. Une première présentation de la saccharine est nécessaire pour que les animaux se rappellent les conséquences aversives de la consommation de ce liquide.

De manière générale, trois hypothèses peuvent être formulées essentiellement pour expliquer l'amélioration de la performance au cours des intervalles de rétention. Une de ces hypothèses serait de considérer que cette courbe correspond à une néophobie croissante envers la saccharine au long des intervalles de rétention. L'intervalle de temps séparant apprentissage et test étant de plus en plus long, le goût de saccharine semblerait plus nouveau pour les animaux. Cette hypothèse nous semble cependant peu plausible pour plusieurs raisons. D'une part, nous n'avons pas observé de néophobie lors de la première présentation de saccharine à l'apprentissage. D'autre part on sait que le souvenir d'un goût nouveau persiste longtemps chez le rat (Kalat et Rozin, 1973). Enfin, cette éventuelle néophobie aurait dû s'exprimer chez les animaux témoins comme chez les sujets expérimentaux. Dans la mesure où la diminution de la préférence à la saccharine au

cours du temps, ne s'observe que chez les groupes expérimentaux, on peut dire qu'elle résulte spécifiquement de l'association goût - maladie.

Cette association est donc mieux retenue aux intervalles longs. Deux hypothèses sont alors possibles : cette amélioration correspond à une consolidation de la trace mnésique au cours du temps, ou elle reflète une efficacité croissante du rappel. Les résultats obtenus lors des extinctions pour l'intervalle de 2 jours semblent plutôt en faveur d'une hypothèse en termes de rappel. Toutefois, on peut considérer qu'une première présentation de la saccharine lors du test constitue un réapprentissage, et de ce fait consolide la trace mnésique. Nous nous proposons donc, dans une troisième expérience, de tester, à l'aide d'indices de rappel, si les résultats observés chez le groupe CILi 3 h peuvent être interprétés en termes de déficit de rappel de l'information.

EXPERIENCE 3

PROBLEMATIQUE

Notre but, dans cette troisième expérience, est de présenter avant le test de rétention, un indice contextuel rappelant la séance d'acquisition. L'éventuel effet réactivateur d'un tel indice a été testé dans une procédure utilisant un délai SC - SI de 3 heures.

Au cours des deux premières expériences, les animaux logeaient dans la pièce expérimentale. De plus, dans le cas d'intervalles de rétention supérieurs à 24 heures, les rats étaient pesés et soumis à une séance quotidienne de prise de boisson dans la cage expérimentale. Cette procédure évitait que la seule manipulation des animaux lors du test de rétention ne constituât un indice de rappel de l'apprentissage.

Deux problèmes importants se posaient quant au choix de l'indice : afin de pouvoir comparer nos différents groupes avec ceux de l'expérience 2, il nous était nécessaire d'utiliser un protocole identique. Dans la mesure où les animaux sont replacés chaque jour dans la cage expérimentale, il fallait choisir un indice du contexte qui soit spécifique de la séance de prise de boisson saccharinée. Or, au cours de cette séance, les seuls éléments du contexte différant par rapport à ceux présents lors des séances habituelles, étaient la présence de saccharine dans les fontaines, et l'injection de chlorure de lithium peu de temps après la séance. Nous voulions précisément éviter d'utiliser comme indices le SC ou le SI qui, présentés avant le test, auraient pu constituer un réapprentissage. Nous avons donc choisi d'utiliser un stimulus sonore et de le délivrer immédiatement avant la séance d'acquisition, et peu de temps avant le test de rétention.

Le second problème avait trait à la durée extrêmement longue de la séance d'apprentissage. En raison du long délai entre le SC et le SI, cette séance représente au total une durée d'environ 3 heures 30 minutes. Un indice sonore présenté avant la saccharine se situe loin dans le temps par rapport à l'apparition de la maladie. Nous avons donc décidé de tester également un indice qui soit contemporain du SI. En l'occurrence nous avons fait une piqûre (sans injection) à certains de nos animaux peu de temps avant le test de rétention. Une piqûre intrapéritonéale tient lieu d'indice de rappel chez ces groupes.

En outre, la technique des indices de rappel nous a paru particulièrement intéressante pour tenter d'élucider les mécanismes responsables du long délai SC - SI dans l'aversion conditionnée. Nous pouvons, grâce à ce long délai, présenter un indice de rappel lors même de l'apprentissage. Un indice faisant partie du contexte de la prise de saccharine peut être présenté de nouveau avant la maladie. Nous avons donc présenté un son immédiatement avant la séance avec saccharine et, de nouveau, avant l'injection de chlorure de lithium. On peut supposer que la présentation de cet indice, avant le SI, permet une réactivation de la trace du goût de la saccharine, et rend son association avec la maladie plus facile.

ANIMAUX

Nous avons utilisé, pour l'ensemble des expériences décrites ci-dessous, 111 rats mâles de souche Sprague-Dawley, pesant environ 250 g à leur arrivée au laboratoire. Ils ont été logés dans la pièce expérimentale, en cages collectives par groupes de 5 ou 6.

APPAREILLAGE

La présentation de l'indice sonore est effectuée en dehors de la pièce expérimentale. L'animal est placé dans une cage en plexi-glas aux dimensions de 43 x 43 x 19 cm. Un couvercle dans lequel est

incorporé un haut-parleur est posé au-dessus de la cage. Un son périodique et discontinu (durée : 2 s ; arrêt : 1 s) de 8000 Hz est alors diffusé pendant 30 secondes à l'intérieur de la cage. Le dispositif expérimental est, par ailleurs, identique à celui utilisé lors des deux premières expériences.

EXPERIENCE 3A

Trente sept rats ont été utilisés pour tester l'effet de la présentation d'un indice de rappel avant le test de rétention.

Au cours des deux premières semaines d'expérimentation, le protocole utilisé est en tous points identique à celui décrit précédemment. La durée de la séance quotidienne dans la cage expérimentale est de 10 minutes.

Le jour de l'apprentissage, les animaux sont répartis dans 4 groupes égalisés et indépendants : 3 groupes ClLi (n = 10) correspondant aux 3 intervalles de rétention : 2, 7 et 14 jours et 1 groupe NaCl (n = 7) testé à 2 jours.

Pour l'ensemble de ces groupes, un son est présenté immédiatement avant la séance de prise de boisson saccharinée. Les animaux sont donc pesés, placés dans la cage en plexiglas où leur est délivré le son, puis soumis immédiatement à une séance de 10 minutes d'accès à la saccharine. L'intervalle entre cette séance et l'injection de chlorure de lithium ou de NaCl est de 3 heures.

Durant l'intervalle de rétention, les animaux testés à 7 et 14 jours sont soumis chaque jour à une séance de boisson (eau) dans la cage expérimentale. Le jour du test, le son est de nouveau présenté 30 minutes avant la séance de rétention. Durant cet intervalle de 30 minutes, les animaux sont remis dans leur cage d'habitation avant d'être pesés et placés dans la cage expérimentale pour une séance de 10 minutes au cours de laquelle un choix leur est offert entre saccharine et eau. Ces 4 groupes ont été dénommés ClLi sT (son au test) et NaCl sT (Figure 1).

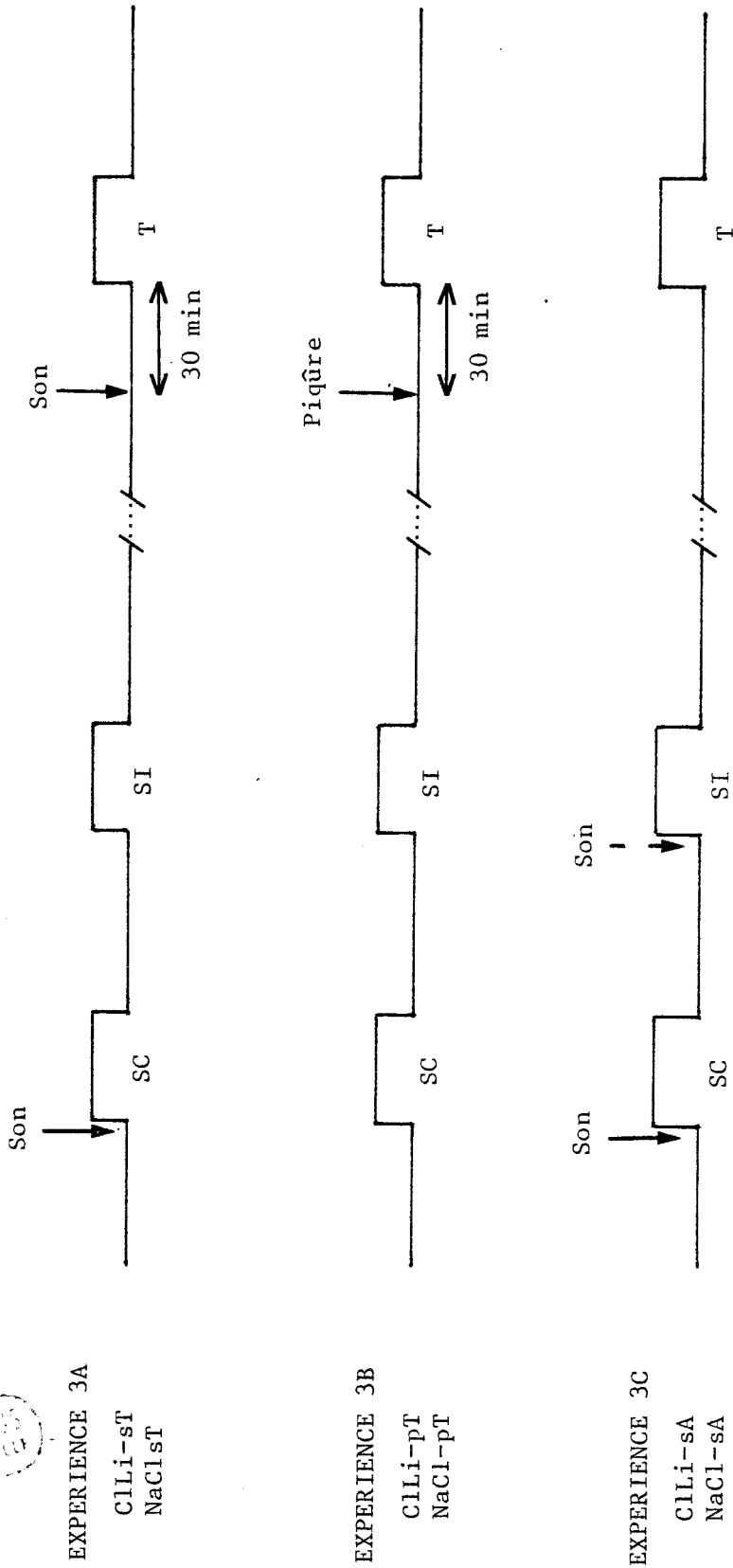


Figure 1

Organisation temporelle des expériences 3A, 3B, et 3C.

Le SC équivaut à la séance de prise de saccharine (10 minutes).
Le SI débute avec l'injection de CLLi ou de NaCl.

Chez les groupes sT et pT, l'indice de rappel (son ou piqûre) est présenté 30 minutes avant le test.

Chez les groupes sT, l'indice de rappel (son) est présenté immédiatement avant l'injection de CLLi ou NaCl.

Nous faisons l'hypothèse que la présentation du son avant le test de rétention améliorera la performance au cours de cette séance, en l'occurrence augmentera le degré d'aversion chez les groupes ClLi-sT par rapport aux groupes ClLi 3 h de l'expérience 2. Le groupe NaCl-sT nous permettra de contrôler que cette amélioration de la performance est bien spécifique de l'association goût - maladie et ne résulte pas d'une facilitation non spécifique de la performance. Il est possible en effet que le son soit lui-même un agent aversif, et, dans ce cas, sa présentation avant le test pourrait entraîner une diminution de la consommation de saccharine, sans que l'on puisse l'interpréter en termes de facilitation du rappel. Un tel effet aversif pourra être démasqué par une comparaison avec le groupe témoin de l'expérience 2 n'ayant reçu aucun indice.

RESULTATS

APPRENTISSAGE

On ne constate aucune différence significative entre les groupes ClLi-sT et NaCl-sT en ce qui concerne le pourcentage de poids à la fin de la période d'habituation. Ce poids représente en moyenne 91,2 % du poids initial. Par contre, ce pourcentage est significativement inférieur à celui enregistré lors de l'expérience 2. Cette différence provient vraisemblablement du fait que les deux expériences se sont déroulées à des périodes différentes de l'année. L'adaptation des animaux à un régime de privation de boisson est différent selon que celui-ci est appliqué en hiver ou au printemps. Pour cette raison, nous avons seulement pris en compte le pourcentage de préférence à la saccharine pour effectuer des comparaisons entre les deux expériences. Ceci est également valable pour les groupes expérimentaux des expériences 3B et 3C qui ont été testés en même temps que ceux de l'expérience 3A.

La consommation d'eau est au contraire plus élevée dans cette expérience 3 par rapport à l'expérience 2. Elle représente chez les groupes ClLi-sT et NaCl-sT une moyenne de 12,3 ml. Ces groupes ne diffèrent cependant pas entre eux. Le jour de la séance d'accès à la saccharine, ces groupes pèsent en moyenne 91 % de leur poids initial. La consommation moyenne de saccharine est de 10,45 ml, donc légèrement inférieure à la consommation habituelle d'eau, sans que cette baisse soit toutefois significative.

TEST DE RETENTION

• *Evolution pondérale au cours des intervalles de rétention*

Le poids des groupes expérimentaux ClLi sT augmente au cours des intervalles, passant d'un pourcentage de 92 % au jour 2, à celui de 105 % au jour 14. Le groupe NaCl sT pèse 91,5 % de son poids initial au jour du test.

• *Pourcentage de préférence à la saccharine*

L'évolution de ce pourcentage au long des intervalles de rétention est illustrée dans la figure 2. Le tableau suivant résume les valeurs de cet indice chez les groupes de cette expérience 3A, ainsi que celles du groupe ClLi 3 h de l'expérience 2.

	2 jours	7 jours	14 jours
ClLi 3 h	52,3	33,11	9,8
ClLi sT	28,42	59,8	23,15
NaCl 3 h	70,24	67,31	58,51
NaCl sT	62,1	-	-

Tableau IA

Pourcentages de préférence à la saccharine chez les groupes de l'expérience 2A et les groupes ClLi 3 h de l'expérience 2.

A 2 jours, les groupes témoins NaCl 3 h et NaCl-sT ne diffèrent pas entre eux (figure 6). Par contre, contrairement à l'expérience 2, le groupe expérimental ClLi-sT diffère significativement de son groupe témoin correspondant NaCl-sT ($U = 14$, $p = .05$). Ce groupe ClLi-sT ne montre cependant pas une préférence significativement inférieure à la saccharine par rapport au groupe ClLi 3 h n'ayant pas reçu d'indice (figure 6).

A 7 jours, le pourcentage élevé exprimé par le groupe ClLi-sT n'est pas différent de celui des groupes ClLi-3 h ou NaCl. A 7 jours, les trois groupes ne diffèrent pas entre eux.

A 14 jours, les deux groupes expérimentaux ClLi-sT et ClLi 3 h présentent une préférence équivalente, et diffèrent tous deux significativement du groupe NaCl 3 h (ClLi-sT : $U = 16$, $p = .02$).

Si on observe l'évolution de la préférence à la saccharine en fonction des intervalles de rétention, on note une préférence supérieure à 7 jours par rapport à 2 jours ($U = 22$, $p < .05$) et par rapport à 14 jours ($U = 19$, $p < .05$). Les groupes testés à 2 jours et 14 jours ne diffèrent pas entre eux.

• *Consommation de saccharine* (Figure 3)

Pour cet indice, ainsi que pour la consommation d'eau et la consommation totale, nous n'avons pas effectué de comparaison statistique avec les performances des groupes de l'expérience 2, ceci en raison d'écart trop importants dans le pourcentage de poids entre les deux expériences. Les valeurs concernant cet indice sont résumées dans le tableau IIA.

A 2 jours, la consommation de saccharine du groupe expérimental est significativement inférieure à celle du groupe témoin ($U = 14$, $p = .05$). Puis cette consommation augmente significativement à 7 jours ($U = 21$, $p < .05$), pour revenir à 14 jours à sa valeur de 2 jours.

		2 jours	7 jours	14 jours
Consommation saccharine	ClLi-sT	3,1	6,8	3,2
	NaCl-sT	6,3	-	-
Consommation eau	ClLi-sT	8,4	4,25	8,2
	NaCl-sT	4,2	-	-
Consommation totale	ClLi-sT	11,5	11,1	11,4
	NaCl-sT	10,5	-	-

Tableau IIA

Consommation de saccharine, d'eau et consommation totale (ml) chez les groupes ClLi-sT et NaCl-sT au cours des tests de rétention.



• *Consommation d'eau* (Figure 4)

Nous observons dans le tableau IIA une diminution de la consommation d'eau à 7 jours. La baisse entre 2 et 7 jours est significative ($U = 18, p < .02$), de même que l'augmentation entre 7 et 14 jours ($U = 23, p = .05$). A 2 jours, la consommation d'eau n'est pas significativement différente entre les groupes ClLi-sT et NaCl-sT.

• *Consommation totale* (Figure 5)

Cette consommation totale présente très peu de variations entre les groupes (Tableau IIA). De fait, aucune différence significative n'est enregistrée quel que soit l'intervalle considéré chez les groupes expérimentaux. De même, le groupe expérimental testé à 2 jours présente une consommation totale équivalente à celle de son groupe témoin.

DISCUSSION

Le groupe NaCl-sT, ayant été mis en présence d'un son avant le test de rétention, ne diffère pas d'un groupe témoin sans indice (NaCl 3 h). Cet indice n'entraîne donc pas d'effet non spécifique sur la performance au cours de la séance de rétention.

Par contre, la présentation de ce son a entraîné l'apparition d'une aversion d'assez forte amplitude chez le groupe ClLi-sT. L'aversion à 2 jours est à un niveau équivalent à celle obtenue à 14 jours dans l'expérience 2. Le groupe expérimental diffère maintenant du groupe témoin correspondant, ceci contrairement à l'expérience 2. On peut donc supposer que la présentation de l'indice a facilité le rappel dans un intervalle de 2 jours. Cette facilitation n'est cependant pas suffisante pour différencier significativement le groupe ClLi-sT du groupe ClLi 3 h. n'ayant pas eu d'indice de rappel.

De plus, la présentation d'un indice est inefficace aux intervalles de 7 et 14 jours. Nous retrouvons en effet, à ces inter-

valles, les pourcentages de préférence observés dans la deuxième expérience.

EXPERIENCE 3B

Cette expérience concerne également la présentation d'un indice de rappel avant le test de rétention, mais le son a été remplacé ici par une piqûre intrapéritonéale administrée 30 minutes avant le test. Trente sept animaux ont été utilisés pour tester l'éventuel effet réactivateur de cette piqûre.

Le jour de l'apprentissage, le protocole est identique à celui que nous avons décrit dans l'expérience 2. Les animaux ont accès à l'eau saccharinée durant une séance de 10 minutes, puis reçoivent 3 heures après cette séance une injection de chlorure de lithium ou de NaCl. Nous disposons de 4 groupes : 3 groupes expérimentaux (n = 10) et 1 groupe NaCl (n = 7). Ces groupes ont été dénommés ClLi-pt (piqûre au test) et NaCl-pT. Ils sont testés aux intervalles de 2, 7, et 14 jours (Figure 1).

Le jour du test, les 4 groupes reçoivent une piqûre intrapéritonéale (sans injection) 30 minutes avant la séance. Cette séance a une durée de 10 minutes au cours de laquelle les animaux peuvent boire de la saccharine ou de l'eau. L'indice de rappel de cette expérience 3B correspond donc à un évènement contemporain du SI, alors que dans l'expérience 3A, l'indice était un évènement contemporain du SC. Nous supposons que la piqûre entraînera également une amélioration de la rétention au cours des tests. Le groupe témoin nous permettra de démasquer un éventuel effet non spécifique de la piqûre. En effet, par la légère douleur qu'elle provoque, la piqûre intrapéritonéale pourrait avoir des effets aversifs se traduisant par une diminution de consommation de saccharine au cours de la séance de rétention.

RESULTATS

APPRENTISSAGE

Le pourcentage de poids des groupes de cette expérience (91 %) est inférieur à celui des groupes de l'expérience 2. La consommation d'eau correspond à une moyenne de 12 ml. Au jour 15, le poids moyen des groupes ClLi-pT et NaCl-pT est de 91 %, et leur consommation de saccharine est de 10,6 ml. Cette valeur n'est pas significativement différente de la consommation d'eau habituelle.

TESTS DE RETENTION

• Evolution pondérale au cours des intervalles de rétention

Le poids des groupes expérimentaux augmente au cours des intervalles de rétention passant de 92,3 % au jour 2, à celui de 104 % au jour 14. Les groupes ClLi-pT et NaCl-pT ne diffèrent pas au test effectué à 2 jours.

• Pourcentage de préférence à la saccharine

La courbe d'évolution de la préférence à la saccharine des groupes ClLi-sT est illustrée dans la figure 2.

	2 jours	7 jours	14 jours
ClLi 3 h	52,3	33,11	9,8
ClLi-sP	18,49	33,2	12,56
NaCl 3 h	70,24	67,31	58,51
NaCl-sP	77,9	-	-

Tableau IB

Pourcentages de préférence à la saccharine chez les groupes de l'expérience 3B, et les groupes ClLi 3 h et NaCl 3 h de l'expérience 2.

La préférence pour la saccharine est identique chez les deux groupes témoins NaCl 3 h et NaCl-sP testés à 2 jours (Figure 6). Par contre, dans cet intervalle de 2 jours, nous observons une forte aversion chez le groupe ClLi-pT qui diffère aussi bien de son groupe témoin correspondant ($U = 3$, $p < .002$) que du groupe ClLi 3 h ($U = 11,5$, $p < .05$).

A 7 jours, le groupe ClLi-sP montre un taux de préférence équivalent à celui du groupe ClLi 3 h. Ce taux est significativement inférieur à celui d'un groupe témoin ($U = 22$, $p < .05$).

A 14 jours, les deux groupes expérimentaux ne diffèrent pas entre eux, mais diffèrent fortement du groupe témoin (ClLi-pT : $U = 8,5$, $p < .05$).

On n'observe aucune évolution significative au cours des intervalles de rétention, les groupes ClLi-pT testés à 2, 7 ou 14 jours, ne différant pas entre eux.

• *Consommation de saccharine* (Figure 3)

Les valeurs concernant cet indice sont rapportées dans le tableau IIB.

A 2 jours, le groupe expérimental consomme significativement moins de saccharine que le groupe témoin ($U = 0,5$, $p < .002$). Cette consommation de saccharine ne présente pas d'évolution significative au cours des intervalles.

• *Consommation d'eau* (Figure 4)

Nous n'observons pas non plus d'évolution significative de cet indice chez le groupe ClLi-pT, celui-ci différant significativement du groupe témoin à 2 jours ($U = 4,5$, $p < .002$) (Tableau IIB).

• *Consommation totale* (Figure 5)

Nous enregistrons une quantité totale de boisson très stable quels que soient le groupe et l'intervalle considérés. Aucune comparaison n'est significative en ce qui concerne cet indice.

		2 jours	7 jours	14 jours
Consommation saccharine	ClLi-sP	1,8	3,5	1,5
	NaCl-sP	9,57	-	-
Consommation eau	ClLi-sP	9,7	8,4	10,6
	NaCl-sP	2,6	-	-
Consommation totale	ClLi-sP	11,5	12	12,2
	NaCl-sP	12,2	-	-

Tableau IIB

Consommation de saccharine, d'eau et consommation totale (ml) chez les groupes ClLi-sP et NaCl-sP en fonction de l'intervalle de rétention.



DISCUSSION

Le groupe témoin ayant reçu une piqûre avant le test de rétention, ne diffère pas du groupe NaCl 3 h de l'expérience 2. La piqûre intrapéritonéale n'a donc pas d'effet aversif se traduisant sur la performance au cours de ce test.

Nous enregistrons une forte aversion, à 2 jours, chez le groupe expérimental ayant reçu l'indice piqûre. Celui-ci, non seulement montre une très faible performance pour la saccharine par rapport au groupe témoin, mais, de plus, diffère significativement du groupe ClLi n'ayant pas eu cet indice.

De nouveau, cet effet facilitateur de l'indice ne se retrouve pas à 7 jours, ni à 14 jours. On peut noter toutefois que l'aversion reste stable chez ce groupe. Aucun indice ne présente de variation en fonction de l'intervalle de rétention. Il apparaît donc que l'indice piqûre semble plus efficace que l'indice son pour induire une amélioration de la rétention dans un intervalle de 2 jours.

Des résultats de ces deux expériences utilisant un indice avant le test de rétention, nous pouvons tirer plusieurs conclusions :

- 1) Un indice de rappel, présenté avant la séance de rétention située à 2 jours, peut augmenter l'amplitude de l'aversion à la saccharine. Cet effet ne s'observe que chez les groupes expérimentaux et ne résulte donc pas d'un effet non spécifique de ces indices. Notre hypothèse d'un déficit de rappel chez le groupe ClLi 3 h testé à 2 jours semble donc se confirmer. On peut d'ailleurs remarquer que les deux groupes ClLi-sT et ClLi-pT présentent, dès le test, des performances équivalentes à celles obtenues lors des extinctions seulement chez le groupe ClLi 3 h.
- 2) L'indice de rappel est plus efficace lorsqu'il est contemporain du SI plutôt que du SC, et donc vraisemblablement lorsqu'il concerne le moment de l'association entre le goût et la maladie. Ce moment est certainement crucial pour la mémorisation ultérieure de l'aver-

sion à la saccharine et les indices contextuels (externes ou internes) présents dans cet intervalle représentent vraisemblablement des attributs importants du souvenir de cet apprentissage.

- 3) Enfin, nous observons que les indices de rappel ne sont pas efficaces à 7 jours, ni à 14 jours. A l'intervalle de 14 jours, l'aversion étant déjà forte, ces indices ne pouvaient avoir que peu d'effets. Mais à 7 jours, l'aversion atteignait une valeur intermédiaire, et dans notre hypothèse d'une évolution dans les capacités du rappel, nous pouvions nous attendre à une amélioration de la performance à la suite d'une présentation d'un indice de rappel. Notre hypothèse ne se trouve donc pas confirmée. Nous discuterons ultérieurement l'intégration de nos résultats dans des hypothèses consolidationnistes ou des hypothèses de rappel.

EXPERIENCE 3C

Les groupes expérimentaux décrits dans cette dernière expérience reçoivent un indice de rappel au cours même de l'acquisition. L'aversion conditionnée est certainement la seule procédure permettant une telle investigation. En effet, en raison du long délai SC - SI, un indice de contexte concernant la prise de saccharine peut être de nouveau présenté avant l'apparition du SI.

Trente sept rats ont été utilisés pour cette expérience. Le jour de l'apprentissage, tous les animaux sont placés dans la cage en plexiglas où leur est délivré le son immédiatement avant d'être soumis à la séance d'accès à l'eau saccharinée (10 minutes). Durant l'intervalle de 3 heures entre le SC et le SI, les animaux sont dans leur cage d'habitation. Puis ils sont de nouveau mis en présence du son immédiatement avant de recevoir une injection de chlorure de lithium ou de NaCl (Figure 1).

Nous disposons de 4 groupes indépendants : 3 groupes CLi (n = 10) correspondant aux 3 intervalles de 2, 7, et 14 jours, et

un groupe NaCl (n = 7) testé à 2 jours. Ils ont été dénommés ClLi-sA (son à l'apprentissage) et NaCl-sA. Les tests de rétention se déroulent selon la procédure habituellement employée.

RESULTATS

APPRENTISSAGE

A la fin de la période d'habituatation, les animaux pèsent environ 91 % de leur poids initial. Leur consommation d'eau au cours d'une séance dans la cage expérimentale représente environ 12 ml. Le jour de l'apprentissage, le pourcentage moyen de poids est de 91,2 %. La consommation moyenne de saccharine est de 10,6 ml. Aucune différence n'est enregistrée entre les différents groupes de cette expérience.

TESTS DE RETENTION

• *Evolution pondérale*

Cette évolution est strictement identique à celle observée lors des expériences 3A et 3B, les animaux des trois expériences ayant été testés en même temps.

Le pourcentage de poids augmente de 92 % à environ 100 % entre le test de 2 jours et celui de 14 jours.

• *Pourcentage de préférence à la saccharine*

L'évolution de la préférence à la saccharine est représentée dans la figure 2.

	2 jours	7 jours	14 jours
ClLi 3 h	52,3	33,11	9,8
ClLi-sA	20,28	37,6	28,3
NaCl 3 h	70,24	67,31	58,51
NaCl-sA	75,2		

Tableau IC

Pourcentages de préférence à la saccharine chez les groupes ClLi-sA et NaCl-sA et chez les groupes ClLi 3 h et NaCl 3 h de l'expérience 2.

Les groupes témoins NaCl 3 h et NaCl-sA présentent une même préférence pour la saccharine lors du test de rétention de 2 jours. Le son, présenté avant la maladie, est sans effet aversif.

Par contre, on observe des différences importantes chez les groupes expérimentaux et notamment une forte aversion chez le groupe ClLi-sA qui diffère aussi bien de son groupe témoin NaCl-sA correspondant ($U = 3,5$, $p < .002$) que du groupe ClLi 3 h de l'expérience 2 ($U = 13,5$, $p < .05$).

A 7 jours, le groupe ClLi-sA diffère toujours significativement d'un groupe témoin ($U = 22,5$, $p < .05$), mais son taux de préférence est identique à celui du groupe ClLi 3 h.

A 14 jours, l'aversion est toujours de forte amplitude chez le groupe ClLi-sA. En effet, celui-ci diffère significativement d'un groupe NaCl ($U = 20$, $p = .05$). Mais elle est cependant moins prononcée que chez le groupe ClLi 3 h ($U = 14$, $p = .05$). On n'observe aucune évolution significative des effets aversifs en fonction des intervalles de rétention. Les comparaisons entre les performances testées à 2, 7, ou 14 jours ne sont pas significatives.

• *Consommation de saccharine* (Figure 3)

Les consommations de saccharine en fonction des intervalles sont résumées dans le tableau IIC.

Nous observons, à 2 jours, une consommation significativement plus faible chez le groupe ClLi-sA par rapport au groupe NaCl-sA ($U = 5$, $p = .002$). Par ailleurs, cette consommation reste stable au cours des intervalles de rétention.

• *Consommation d'eau* (Figure 4)

La consommation d'eau du groupe ClLi-sA reste également très stable, et elle est significativement supérieure à celle d'un groupe à 2 jours ($U = 3,5$, $p < .002$).

		2 jours	7 jours	14 jours
Consommation saccharine	ClLi-sA	2,3	4,1	3,7
	NaCl-sA	6,3	-	-
Consommation eau	ClLi-sA	9,5	7,2	9,3
	NaCl-sA	2,5	-	-
Consommation totale	ClLi-sA	11,8	11,3	13,1
	NaCl-sA	9,5	-	-

Tableau IIC

Consommation de saccharine, d'eau et consommation totale (ml) chez les groupes ClLi-sA et NaCl-sA en fonction de l'intervalle de rétention.



• *Consommation totale* (Figure 5)

Aucune différence significative n'est enregistrée en ce qui concerne la quantité totale de boisson consommée, quels que soient le groupe et l'intervalle considérés.

DISCUSSION

Nous avons contrôlé dans l'expérience 3A qu'un son n'entraînait pas d'effet aversif quand il était présenté avant le test de rétention. Nous observons ici que ce son, présenté avant le SI, n'interagit pas avec la maladie. Le groupe NaCl-sA ne diffère pas du groupe témoin de l'expérience. Il était de fait important que cet indice ne présente pas d'effets aversifs qui auraient pu s'ajouter aux effets toxiques du ClLi. Une augmentation de l'aversion aurait pu alors être interprétée comme résultant seulement d'une augmentation de l'intensité du SI.

Le groupe ClLi-sA présente bien une augmentation de l'aversion par rapport au groupe ClLi 3 h de l'expérience 2. Cela se traduit par un taux de préférence plus faible pour la saccharine. De plus cette aversion est stable. Quel que soit l'intervalle de rétention, les groupes ClLi-sA consomment significativement moins de saccharine que les groupes témoins. Nous n'observons aucune évolution dans le temps. La performance à 14 jours est identique à celle observée à 2 jours ou à 7 jours, et de ce fait significativement différente de celle du groupe ClLi 3 h.

Il apparaît donc que la présentation d'un indice de rappel avant l'injection de chlorure de lithium entraîne l'apparition d'une aversion plus forte. On peut supposer que cet indice a permis une réactivation de la trace du goût de la saccharine et a facilité aussi son association avec la maladie. A notre connaissance, aucun auteur n'avait utilisé la technique d'indices de rappel dans le cadre de l'aversion conditionnée. Pourtant, nous pensons qu'elle peut être par-

ticulièrement utile pour élucider les mécanismes mis en jeu au cours du long délai SC - SI. De nouvelles hypothèses pourront être formulées et confrontées aux théories déjà émises. Nous développerons ce point dans une discussion générale.

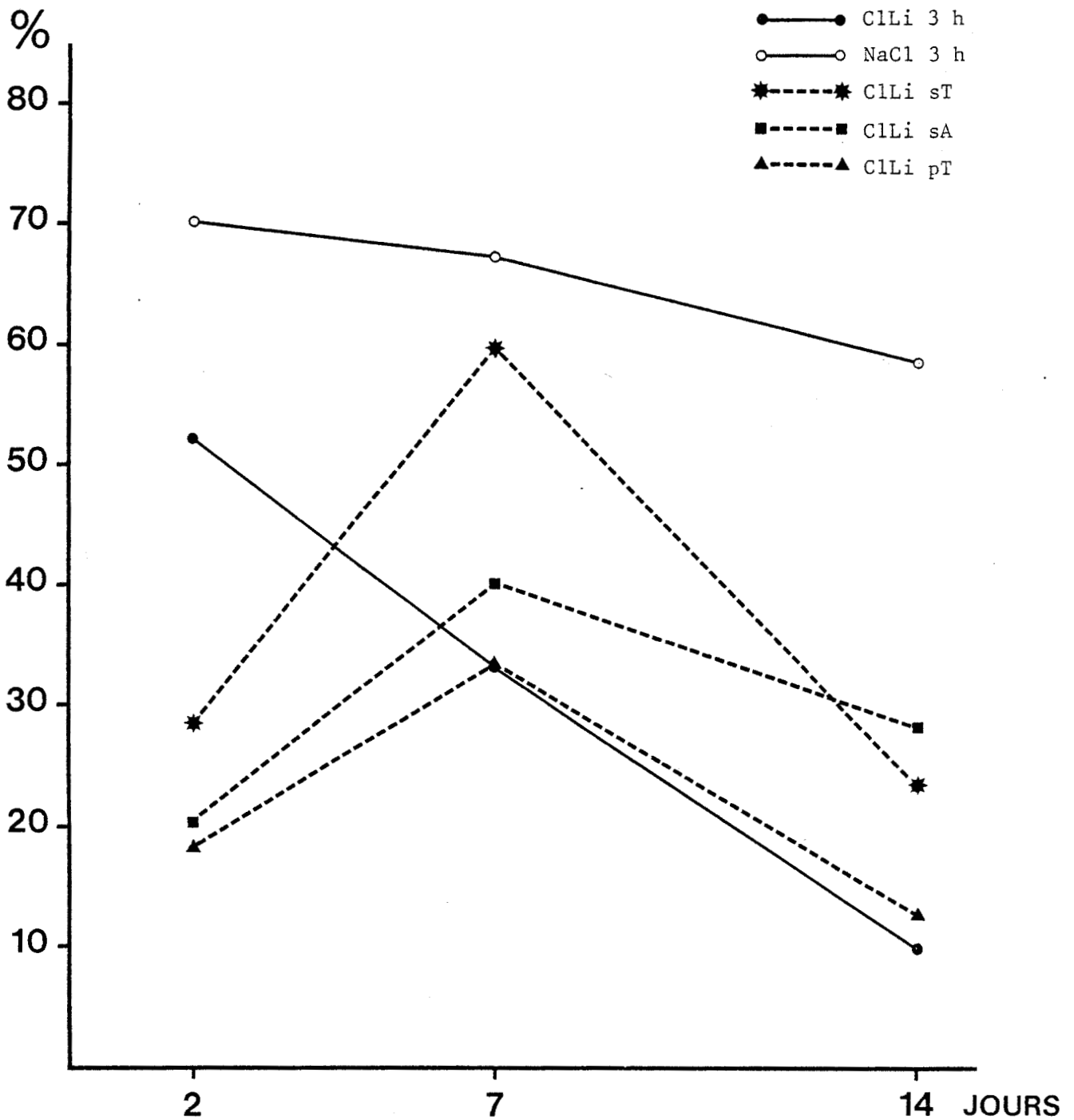


Figure 2

Pourcentage de préférence à la saccharine en fonction des intervalles de rétention chez les groupes C1Li-sT, C1Li-pT, et C1Li-sA de l'expérience 3, et les groupes C1Li 3 h et NaCl de l'expérience 2.



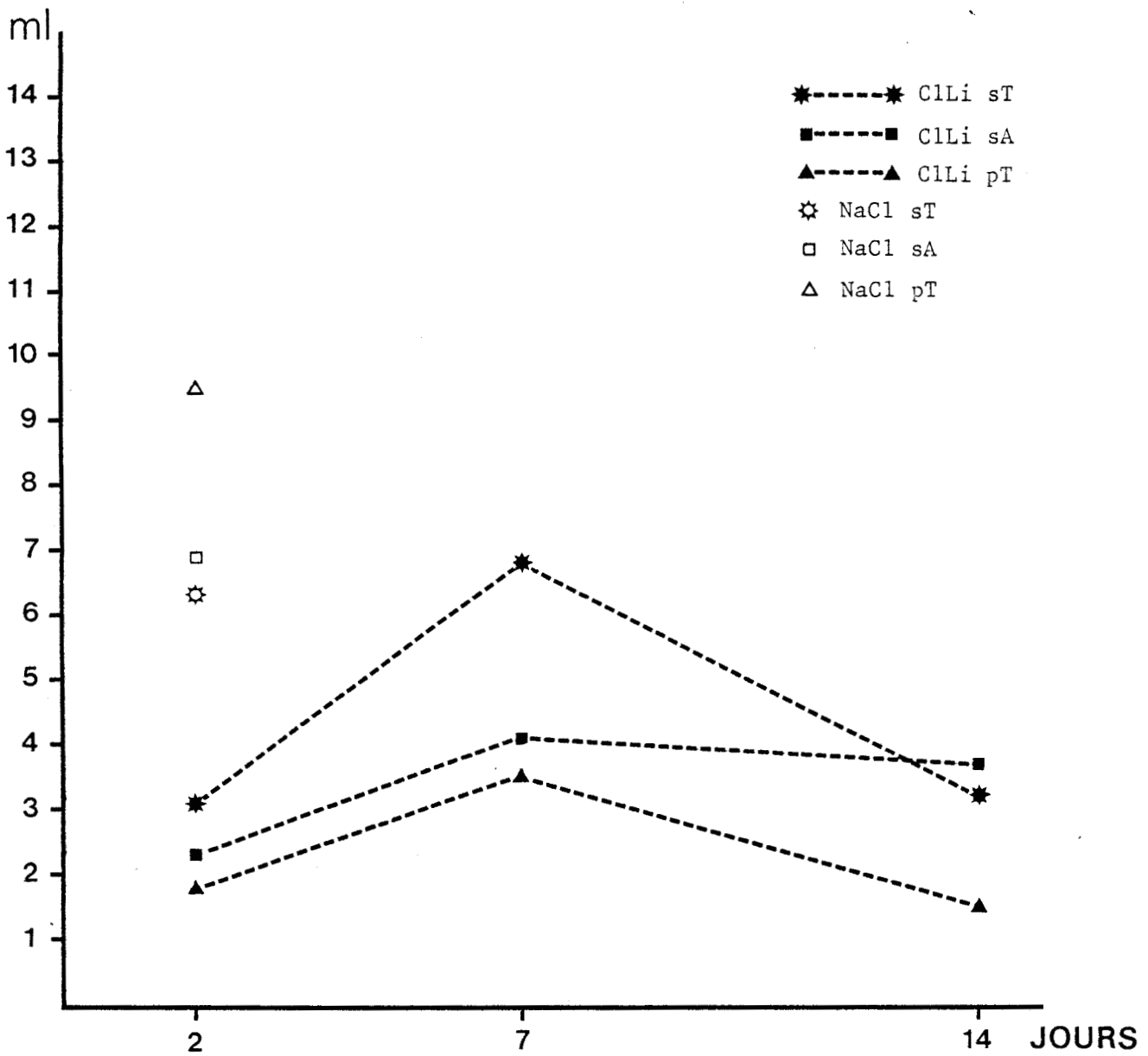


Figure 3

Consommation de saccharine, en fonction des intervalles de rétention chez les groupes C1Li-sT, C1Li-pT, et C1Li-sA, et chez les groupes NaCl-sT, NaCl-pT, et NaCl-sA, à l'intervalle de 2 jours.



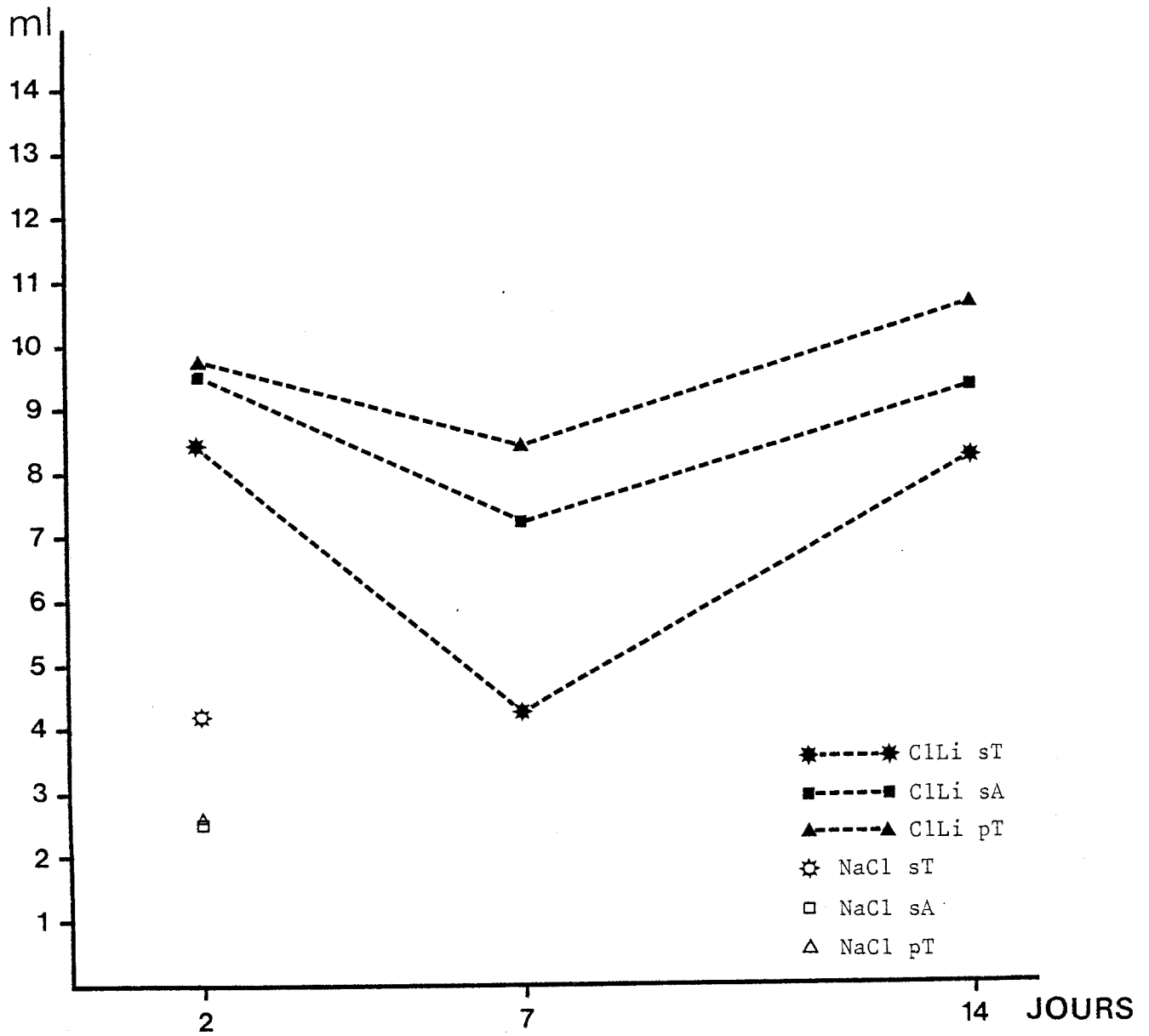


Figure 4

Consommation d'eau en fonction des intervalles de rétention chez les groupes ClLi-sT, ClLi-pT, et ClLi-sA et chez les groupes NaCl-sT, NaCl-pT, et NaCl-sA à l'intervalle de 2 jours.



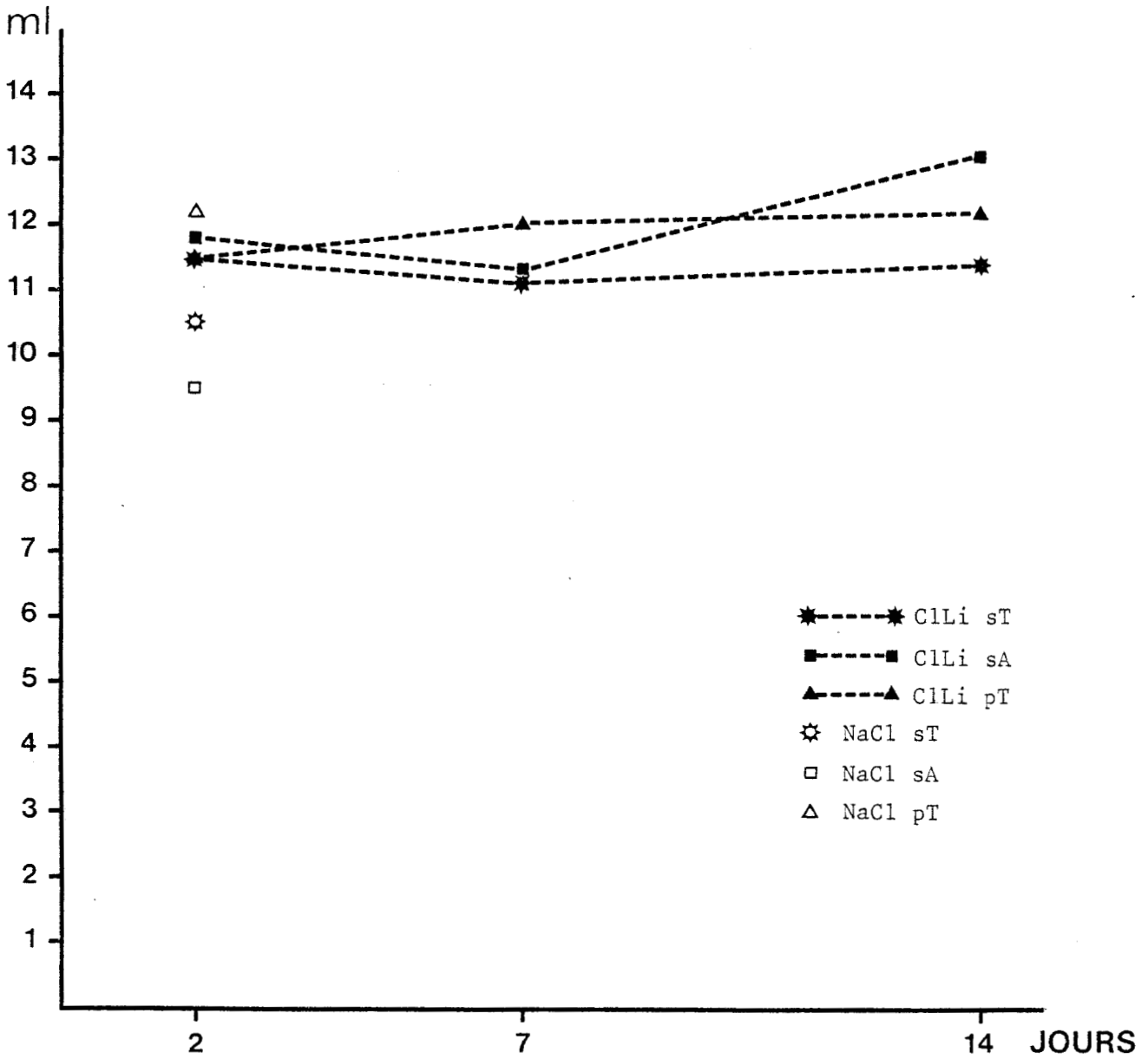


Figure 5

Consommation totale, en fonction des intervalles de rétention chez les groupes CLi-sT, CLi-pT, et CLi-sA, et chez les groupes NaCl-sT, NaCl-pT, et NaCl-sA, à l'intervalle de 2 jours.



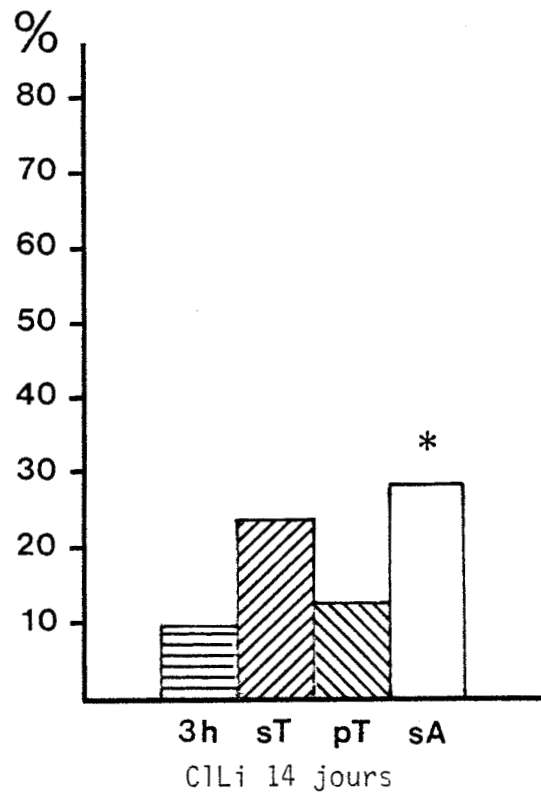
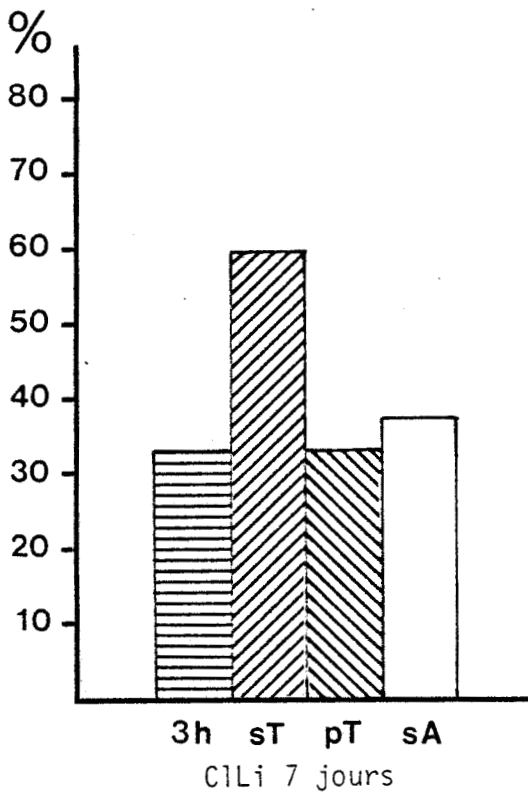
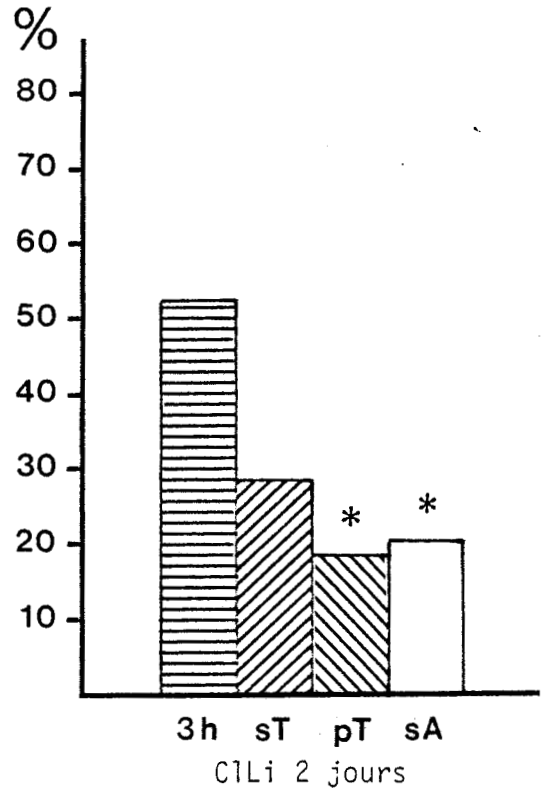
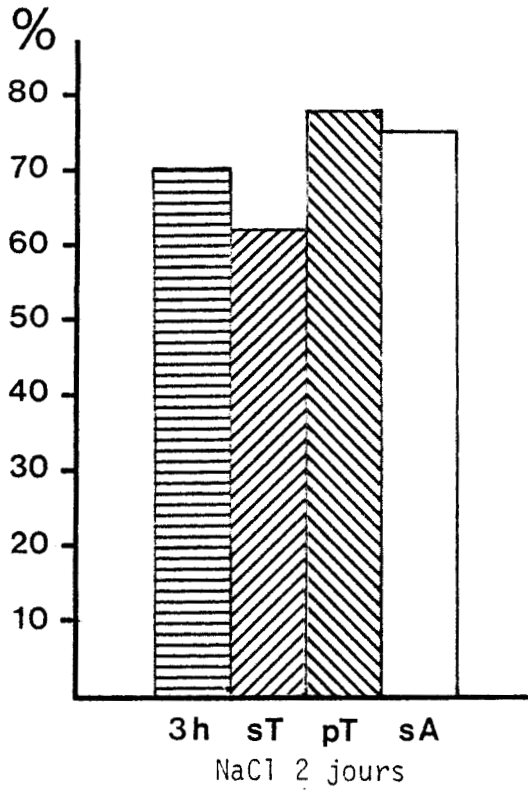


Figure 6

Pourcentage de préférence à la saccharine.

Performances des animaux témoins ClLi 3 h (expérience 2) et des groupes témoins ayant reçu un indice (expérience 3) lors du test effectué à 2 jours.

Performances des groupes ClLi 3 h (expérience 2) et des groupes ClLi ayant reçu un indice (expérience 3) lors des tests effectués à 2, 7, ou 14 jours.

Comparaison avec ClLi 3 h significative à $p \leq .05$.



DISCUSSION GENERALE

La plupart des travaux concernant la rétention de l'aversion conditionnée au goût, ont étudié l'effet d'agents amnésiants sur la performance lors d'un test unique situé le plus généralement à 24 heures. Une seule expérience, celle de Biederman *et al.* (1974), met en évidence une courbe de rétention en forme de U sur un période de 14 jours. Cependant, le but de cette expérience était essentiellement de tester les effets d'injections d'un anticholinergique (physostigmine) sur cette rétention, la courbe décrite concernant uniquement la performance des groupes témoins. Nos expériences, décrites ici, représentent, à notre connaissance, la première étude approfondie de l'évolution de la rétention d'une aversion conditionnée au goût.

Dans une première expérience, nous avons montré que la rétention d'une aversion forte est stable au cours du temps. Ce résultat est en contradiction avec celui de Biederman *et al.* ; il provient de la différence de techniques utilisées dans les deux procédures. L'utilisation d'un test de choix permet de démasquer des variations non spécifiques provenant de fluctuations du niveau de soif. Ces fluctuations affectent la consommation d'eau. Par contre la consommation de saccharine reste à la fois très faible et très stable au cours du temps. Cependant, un effet plancher, résultant de la très faible consommation dès les premiers tests de rétention, peut masquer une éventuelle amélioration de la rétention. Nous avons donc testé la rétention d'une aversion moins consolidée, et avons observé, dans ce cas, une augmentation des effets aversifs en fonction des intervalles temporels. Cette amélioration ne peut s'expliquer par une néophobie crois-

sante, et correspond vraisemblablement à une meilleure rétention aux longs intervalles. De tels cas de "réminiscence" ont déjà été observés dans d'autres apprentissages appétitifs (Jaffard, Destrade, Soumireu-Mourat et Cardo, 1974) ou aversifs (Huppert et Deutsch, 1969). Huppert et Deutsch proposent une interprétation de cette réminiscence en termes de consolidation de la trace sur une longue période. Pour notre part, nous avons formulé l'hypothèse d'une amélioration des capacités de rappel au cours du temps. Notamment, la faible performance s'observant lors d'un test situé à 2 jours et s'améliorant au cours des séances d'extinction, s'expliquerait par un déficit de rappel lors du test.

Afin d'éprouver cette hypothèse, nous avons présenté, avant la séance de rétention, des indices rappelant le contexte de l'apprentissage. Deux indices ont été testés : un son (contemporain du SC) et une piqûre sans injection (contemporaine du SI). Nous avons contrôlé que ces indices n'entraînent pas une facilitation non spécifique de la performance. Une amélioration de la rétention s'observe au délai de 2 jours. Par contre, à 7 jours et à 14 jours, la performance n'est pas modifiée. L'hypothèse d'un déficit de rappel à 2 jours semble donc confirmée, mais l'interprétation de la réminiscence en termes d'amélioration du rappel ne l'est pas.

Cependant cette réminiscence peut difficilement être interprétée en termes de consolidation de la trace, pour les raisons suivantes. D'une part, même si la durée exacte de la consolidation n'a jamais été très précisée, une période de consolidation s'étalant sur 14 jours semble peu vraisemblable. D'autre part, si la présentation d'indices permet de renforcer la consolidation d'une trace encore peu fixée, pourquoi cet effet s'exerce-t-il seulement à 2 jours, et non à 7 jours ? Il nous semble difficile de considérer que le son ou la piqûre puissent constituer un réapprentissage, mais si tel est le cas, pourquoi ce réapprentissage est-il bénéfique à 2 jours, et non à 7 jours ? Enfin, selon les hypothèses consolidationnistes (McGaugh, 1966), la

trace est fragile pendant la période de sa consolidation. Si la courbe de rétention observée correspond avant sa fixation définitive en mémoire à long terme à la fixation progressive de la trace, il faudrait donc admettre que le souvenir de l'association goût - maladie reste fragile pendant une durée de 14 jours. Une telle organisation serait bien peu adaptée à un apprentissage d'une telle importance pour le rat.

Il nous semble plus adéquat d'intégrer ces résultats dans la conception de "mémoire active" et "mémoire inactive", proposée par Lewis (1979), plutôt que dans celle de mémoire à court et long terme. Cette nouvelle conceptualisation nous paraît plus fonctionnelle, et surtout permet d'intégrer des données récentes telles que les récupérations mnésiques, les gradients d'amnésie obtenus pour des souvenirs anciens réactivés à l'aide d'indices. Selon Lewis, les souvenirs anciens sont stockés en mémoire inactive. Sont en mémoire active, les informations nouvelles et aussi les souvenirs réactivés. Cet auteur considère que les attributs de la mémoire sont presque instantanément fixés et relativement permanents. Le terme de mémoire inactive ne doit cependant laisser sous-entendre que la trace est statique. Elle peut subir des modifications, des réorganisations, être intégrée à d'autres traces. Ceci expliquerait la plus ou moins grande efficacité des indices de rappel. Cependant, les souvenirs ne sont fragiles que lorsqu'ils sont en mémoire active. Ils peuvent alors être sensibles à des interférences ou à des agents amnésiants. Cette labilité de la trace représente un point commun avec les théories consolidationnistes, mais la divergence fondamentale entre ces deux optiques est que la théorie de Lewis ne considère plus la mémoire comme étant linéaire. Les souvenirs peuvent être successivement en mémoire inactive et en mémoire active. Des indices de rappel permettent une réactivation des souvenirs anciens qui reviennent alors en mémoire active. Il n'est cependant pas aisé de déterminer à priori quels sont les indices pertinents pour induire une telle réactivation. Dans notre cas, il est possible que des indices



pertinents à un délai de 2 jours, ne le soient plus dans un délai de 7 jours. Il serait intéressant de tester d'autres indices, ou de faire varier l'intervalle entre la présentation de l'indice et le test de rétention, afin de pouvoir conclure plus précisément sur la nature des mécanismes responsables de la "réminiscence".

Par ailleurs, la conception d'une mémoire active et une mémoire inactive offre un nouveau cadre théorique pour expliquer le long délai SC - SI de l'aversion conditionnée. Selon Lewis (1979), "s'il y a apprentissage, on peut difficilement éviter la nécessité d'une contiguïté entre les événements associés, ce qui signifie que la maladie réactive probablement le souvenir du nouveau goût, et que l'association est alors formée en mémoire active". Autrement dit, la maladie, par les modifications du contexte interne qu'elle induit, contient des attributs en commun avec l'ingestion du liquide, et réactive donc sélectivement le souvenir de cette ingestion stockée en mémoire inactive. Cette hypothèse peut rendre compte du long délai SC - SI. Elle explique plus difficilement l'obtention d'un gradient d'aversion en fonction de ce délai. Il faut, de plus, supposer que cette réactivation est d'autant plus difficile que l'intervalle de temps entre la consommation d'un nouveau goût et la maladie est important. Les résultats décrits dans l'expérience 3B pourraient apporter un support empirique à cette interprétation. L'indice son rappelant la prise de saccharine a vraisemblablement facilité la réactivation de la trace du goût, en apportant un attribut de mémoire supplémentaire, et par suite a facilité également son association avec la maladie. Cela se traduit par une association plus forte entre le goût et la maladie, et par suite, des effets aversifs plus prononcés lors d'un test de rétention. Il faut noter que cette réactivation a permis l'obtention d'une aversion forte quel que soit l'intervalle de rétention.

Ce résultat est peu compatible avec des interprétations du gradient d'aversion en termes de déclin de la trace. En effet, s'il y a déclin de la trace, un indice de rappel tel que le son devrait être inefficace. L'hypothèse de "l'innocuité apprise" (learned-safety)

considère que l'intervalle SC - SI représente un apprentissage : l'animal apprend que le goût est sans danger (Kalat et Rozin, 1973). Plus l'intervalle est long, plus l'animal a classé le goût comme étant "positif", non nocif. Nos données ne contredisent pas cette hypothèse. Elles se situent seulement à un niveau d'explication différent. Il reste plausible que la trace gustative stockée en mémoire inactive soit progressivement classée comme positive. Il est d'ailleurs vraisemblable qu'elle subit des modifications, puisque sa réactivation semble de plus en plus difficile. L'hypothèse de Lewis explique l'association malgré un long délai. L'hypothèse d'innocuité apprise peut plutôt rendre compte du gradient d'aversion en fonction de ce délai.

De nombreuses expériences seront sans doute nécessaires avant que ne soient élucidés les mécanismes sous-tendant l'acquisition et la rétention de l'aversion conditionnée. De cette étude, il apparaît que sa rétention ne présente pas de divergences fondamentales avec celle d'autres apprentissages. Que ce soit pour son acquisition ou pour sa rétention, l'aversion conditionnée ne peut être considérée comme un apprentissage "à part".

BIBLIOGRAPHIE

- ADER, R. and PECK, J.H. (1977)
Early learning and retention of a conditioned taste aversion.
Develop. Psychobiol., 10, 213-218.
- AGGLETON, J.P., PETRIDES, M. and IVERSEN, S.D. (1981)
Differential effects of amygdaloid lesions on conditioned taste aversion learning by rats. *Physiol. Behav.*, 27, 397-400.
- ALPERN, H.P. and KIMBLE, D.P. (1967)
Retrograde amnesic effect of diethyl ether and bis (tribluoroethyl) ether. *J.C.P.P.*, 63, 168-171.
- ANDERSON, D.C., JOHNSON, L., SCHWENDIMAN, G. and GUNFORD, G. (1966)
Retention of an incompletely learned avoidance response : some problems with replication. *Psychonom. Sci.*, 6, 23-24.
- ANISMAN, H. and KOKKINIDIS, L. (1974)
Effects of central and peripheral adrenergic and cholinergic modification on time-dependent processes in avoidance performance. *Behav. Biol.*, 10, 161-171.
- BAKER, L.J., BAKER, T.B. and KESNER, R.P. (1977)
Taste aversion learning in young and adult rats. *J.C.P.P.*, 91, 1168-1178.
- BALAGURA, S., RALPH, T. and GOLD, R. (1972)
Effect of electrical brain stimulation of diencephalic and mesencephalic structures on the generalized NaCl aversion after LiCl poisoning. *Physiologist*, 15, 77-87.
- BALAGURA, S. and SMITH, D.F. (1970)
Role of ClLi and environmental stimuli on generalized learned aversion to NaCl in the rat. *Amer. J. Physiol.*, 219, 1231-1234.
- BARRACO, R.A. and STETTNER, L.J. (1976)
Antibiotics and memory. *Psychol. Bull.*, 83, 242-302.
- BARONDES, S.H. and COHEN, H.D. (1968)
Memory impairment after subcutaneous injection of acetoxycycloheximide. *Science*, 160, 556-557.

- BAUM, M., FOIDART, D.S. and LAPOINTE, A. (1973)
Rapid extinction of a conditioned taste aversion following unreinforced intraperitoneal injection of the fluid CS. *Physiol. Behav.*, 12, 871-873.
- BERGER, B.D. (1972)
Conditioning of food aversions by injections of psychoactive drugs. *J.C.P.P.*, 81, 21-26.
- BERGER, B., WISE, C. and STEIN, L. (1973)
Area postrema damage and bait-shyness. *J.C.P.P.*, 82, 475-479.
- BERGSON, H. (1968)
Matière et Mémoire. Paris : P.U.F., 280 p.
- BERMAN, R.F. and CANNON, D.S. (1973)
The effect of prior ethanol experience on ethanol-induced saccharin aversion. *Physiol. Behav.*, 12, 1041-1044.
- BERNSTEIN, I.L. and WEBSTER, M.M. (1980)
Learned taste aversions in humans. *Physiol. Behav.*, 25, 363-366.
- BEST, P.J., ORR, J. Jr. (1973)
Effects of hippocampal lesions on passive avoidance and taste aversion conditioning. *Physiol. Behav.*, 10, 193-196.
- BIEDERMAN, G.B., MILGRAM, N.W., HEIGHINGTON, G.A., STOCKMAN, S.M. and O'NEILL, W. (1974)
Memory of conditioned food aversion follows a U-shape function in rats. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 25, 610-615.
- BITTERMAN, M.E. (1975)
The comparative analysis of learning. *Science*, 188, 699-709.
- BLOCH, V., DEWEER, B. et HENNEVIN, E. (1970)
Suppression de l'amnésie rétrograde et consolidation d'un apprentissage à essai unique par stimulation réticulaire. *Physiol. Behav.*, 5, 1235-1241.
- BOLLES, R.C. (1975)
Learning theory. New York : Holt, Rinehart and Winston, 220 p.
- BOND, N. and DIGUSTO, E. (1975)
Amount of solution drunk is a factor in the establishment of taste aversion. *Anim. Learn. Behav.*, 3, 81-84.
- BOOTH, D.A., D'MELLO, G., PILCHER, C.W.T. and STOLERMAN, I.P. (1976)
Paradoxical aversive property of dexamphetamine. *Brit. J. Pharmacol.*, 57,
- BRAUN, J.J., SLICK, T.B. and LORDEN, J.F. (1972)
Involvement of gustatory neocortex in the learning of taste aversions. *Physiol. Behav.*, 9, 637-641.

- BROWN, H.W., PATTON, R.A. and BARNES, H.W. (1952)
Effects of electroshock convulsion upon the learning performance of monkeys : object-quality discrimination learning. *J.C.P.P.*, 45, 213-238.
- BROZEK, G., SIEGFRIED, B., KLIMENKO, V.M. and BURES, J. (1979)
Lick triggered-intracranial stimulation interferes with retrieval of conditioned taste aversion. *Physiol. Behav.*, 23, 625-631.
- BRUSH, F.R. (1971)
Retention of aversively motivated behavior. In F.R. Brush (Ed.), *Aversive conditioning and learning*. New York : Acad. Press, pp. 401-465.
- BURES, J. and BURESOVA, O. (1963)
Cortical spreading depression as a memory disturbing factor. *J.C.P.P.*, 56, 268-272.
- BURESOVA, O. and BURES, J. (1973)
Cortical and subcortical components of conditioned saccharin aversion in rats. *Act. Neurobiol. Exp.*, 33, 689-698.
- BURESOVA, O., ALEKSANYAN, Z.A. and BURES, J. (1979)
Electrophysiological analysis of retrieval of conditioned taste aversion in rats. Unit activity changes in critical brain regions. *Physiol. Bohemoslov.*, 28, 525-536.
- CANNON, D.S., BAKER, T.B. and BERMAN, R.F. (1977)
Taste aversion disruption by drug pretreatment : dissociative and drug specific effects. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 6, 93-100.
- CANNON, D.S., BERMAN, R.F., BAKER, T.B. and ATKINSON, C.A. (1975)
Effect of preconditioning unconditioned stimulus experience on learned taste aversions. *J. Exp. Psychol.*, 104, 270-284.
- CAREY, R.J. and GOODALL, E.B. (1974)
A conditioned taste aversion induced by α -methyl-p-tyrosine. *Neuropharmacol.*, 13, 595-600.
- CAZA, P.A., BROWN, L. and SPEAR, N.E. (1982)
Epinephrine induced conditioned taste aversion. *Hormones Behav.*, 16, 31-45.
- CHERKIN, A. (1972)
Retrograde amnesia in the chick : resistance to the reminder effect. *Physiol. Behav.*, 8, 949-955.

- CLODY, D.E. and VOGEL J.R. (1973)
Drug-induced conditioned aversion to mouse-killing in rats.
Pharmacol. Biochem. Behav., 1, 477-481.
- CORCORAN, M.E., BOLOTOW, I., AMIT, Z. and McCAUGHRAN, J.A., Jr. (1974)
Conditioned taste aversions produced by active and inactive cannabinoids. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 2, 725-728.
- DANGUIR, J. and NICOLAIDIS, S. (1975)
Impairments of learned aversion acquisition following paradoxical sleep deprivation in the rat. *Physiol. Behav.*, 17, 489-492.
- DEVIETTI, T.L. and KIRKPATRICK, B.R. (1976)
The amnesia gradient : inadequate as evidence for a memory consolidation process. *Science*, 194, 438-440.
- DEVIETTI, T.L. and KIRKPATRICK, B. (1978)
Reminder induced by training cues and stimulation of the mesencephalic reticular formation. *Physiol. Psychol.*, 6, 381-386.
- DEVIETTI, T.L. and LARSON, R.C. (1971)
ECS effects : evidence supporting state-dependent-learning in rats. *J.C.P.P.*, 74, 407-415.
- DEWEER, B., SARA, S.J. and HARS, B. (1980)
Contextual cues and memory retrieval in rats : alleviation of forgetting by a pretest exposure to background stimuli. *Anim. Learn. Behav.*, 8, 265-272.
- DOMJAN, M. (1975)
Poison induced neophobia : role of stimulus generalization of conditioned taste aversions. *Anim. Learn. Behav.*, 3, 205-211.
- DOMJAN, M. and BOWMAN, T.G. (1974)
Learned safety and the CS-US delay gradient in taste-aversion learning. *Learn. Motiv.*, 5, 409-423.
- DOMJAN, M. and GREGG, B. (1977)
Long-delay backward taste aversion conditioning with lithium. *Physiol. Behav.*, 18, 59-62.
- DOMJAN, M. and WILSON, N.E. (1972)
Contribution of ingestive behaviors to taste-aversion learning in the rat. *J.C.P.P.*, 80, 403-412.
- DOTY, B.A. and DOTY, L.A. (1964)
Effect of age and chlorpromazine on memory consolidation. *J.C.P.P.*, 57, 331-334.

- DRAGOIN, W.B. (1971)
Conditioning and extinction of taste aversions with variations in intensity of the CS and UCS in two strains of rats. *Psychonom. Sci.*, 22, 303-304.
- DRAGOIN, W., McCLEARY, G.E. and McCLEARY, P.A. (1971)
A comparison of two methods of measuring conditioned taste aversion. *Behav. Res. Meth. Instrum.*, 3, 309-310.
- DRAGOIN, W.B., HUGHES, G., DEVINE, M. and BENTLEY, J. (1973)
Long-term retention of conditioned taste aversions : effects of gustatory interference. *Psychol. Rep.*, 33, 511-514.
- DUNCAN, C.P. (1949)
The retroactive effect of electroshock on learning. *J. Comp. Psychol.*, 42, 32-44.
- ELKINS, R.L. (1974)
Bait-shyness acquisition and resistance to extinction as functions of US exposure prior to conditioning. *Physiol. Psychol.*, 2, 341-343.
- ELSON, I.J., SEYBERT, J.A. and GHISELLI, W.B. (1977)
Retention of aversively motivated behavior : effects of time of training and associative versus non-associative processes. *Behav. Biol.*, 20, 337-353.
- FLEXNER, L.B. and FLEXNER, J.B. (1968)
Intracerebral saline : effect on memory of trained mice treated with puromycine. *Science*, 159, 330-331.
- GARCIA, J., ERVIN, F.R. and KOELLING, R.A. (1966)
Learning with prolonged delay of reinforcement. *Psychonom. Sci.*, 5, 121-122.
- GARCIA, J., HANKINS, W.G., ROBINSON, J.H. and VOGT, J.L. (1971)
Bait shyness : tests of CS-US mediation. *Physiol. Behav.*, 8, 807-810.
- GARCIA, J., HANKINS, W.G. and RUSINIAC, K.W. (1974)
Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. *Science*, 192, 265-266.
- GARCIA, J., GREEN, K.F. and McGOWAN, B.K. (1969)
X-ray as an olfactory stimulus. In C. Pfaffmann (Ed.), *Olfaction and taste*. New York : Rockefeller University Press.

- GARCIA, J., KIMELDORF, D.J. and KOELLING, R.A. (1955)
Conditioned aversion to saccharin resulting from exposure to gamma radiation. *Science*, 122, 157-158.
- GARCIA, J. and KOELLING, R.A. (1966)
Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonom. Sci.*, 4, 123-124.
- GASTON, K.E. (1978)
Brain mechanisms of conditioned taste aversion learning : a review of the literature. *Physiol. Psychol.*, 6, 340-353.
- GELPERIN, A. (1975)
Rapid food aversion by a tenestrial mollusk. *Science*, 189, 567-570.
- GEMBERLING, G.A. and DOMJAN, M. (1982)
Selective associations in one day-old rats : taste-toxicosis and texture-shock aversion learning. *J.C.P.P.*, 96, 105-113.
- GEMBERLING, G.A., DOMJAN, M. and AMSEL, A. (1980)
Aversion learning in 5 day old rats : taste-toxicosis and texture shock associations. *J.C.P.P.*, 94, 734-745.
- GLICKMAN, S. (1958)
Deficits in avoidance learning produced by stimulation of the ascending reticular formation. *Can. J. Psychol.*, 12, 97-102.
- GOLD, P.E., MACRI, J. and McGAUGH, J.L. (1973)
Retrograde amnesia produced by subseizure amygdalic stimulation. *Behav. Biol.*, 9, 671-680.
- GORDON, W.C. (1977)
Susceptibility of a reactivated memory to the effect of strychnine : a time-dependent phenomenon. *Physiol. Behav.*, 18, 95-99.
- GOUDIE, A.J., DICKINS, D.W. and THORNTON, E.W. (1977)
Cocaine induced conditioned taste aversions in rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 8, 757-761.
- GOUDIE, A.J., THORNTON, E.W. and WHEELER, T.J. (1975)
Drug pretreatment effects in drug induced taste aversions : effects of dose and duration of pretreatment. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 4, 629-633.
- GRAY, J.A. (1975)
Elements for a two-process theory of learning. New York : Acad. Press, 423 p.

- GREGG, B., KITTRELL, E.M.W., DOMJAN, M. and AMSEL, A. (1978)
Ingestional aversion learning in preweanling rats. *J.C.P.P.*,
92, 785-795.
- GROTE, F.W. and BROWN, R.T. (1971)
Conditioned taste aversions : two-stimulus tests are more sensi-
tive than one stimulus tests. *Behav. Res. Met. Instrum.*, 3,
311-312.
- GUSTAVSON, C.R., KELLY, D.J. and SWEENEY, M. (1976)
Prey-lithium aversions. I : coyotes and walves. *Behav. Biol.*, 17,
61-72.
- HARS, B. (1980)
Consolidation, rappel, réactivation. *Ann. Psychol.*, 80, 237-265.
- HICKS, R.A. and MOORE, J.D. (1977)
REM sleep deprivation diminishes fear in rats. *Physiol. Behav.*,
22, 689-692.
- HOLLOWAY, F.A. and WANSLEY, R. (1973)
Multiphasic retention deficits at periodic intervals after passi-
ve avoidance learning. *Science*, 180, 208-210.
- HUPPERT, F.A. and DEUTSCH, J.A. (1969)
Improvement of memory with time. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 21,
267-271.
- IONESCU, E. and BURESOVA, O. (1977)
Failure to elicit conditioned taste aversion by severe poisoning.
Pharmacol. Biochem. Behav., 6, 251-254.
- JAFFARD, R., DESTRADE, C., SOUMIREU-MOURAT, B. and CARDO, B. (1974)
Time-dependent improvement of performance of appetitive tasks
in mice. *Behav. Biol.*, 11, 89-100.
- JUDGE, M.E. and QUARTERMAIN, D. (1982)
Characteristics of retrograde amnesia following reactivation of
memory in mice. *Physiol. Behav.*, 28, 585-590.
- KALAT, J.W. (1973)
Taste-aversion learning in dead rats. *The worm runner's digest*,
15, 59-60.
- KALAT, J.W. (1974)
Taste salience depends on novelty, not concentration, in taste-
aversion learning in the rat. *J.C.P.P.*, 86, 47-50.
- KALAT, J.W. and ROZIN, P. (1973)
"Learned-safety" as a mechanism in long-delay taste-aversion lear-
ning in rats. *J.C.P.P.*, 83, 198-207.

- KAMIN, L.J. (1957)
Retention of an incompletely learned avoidance response. *J.C.P.P.*, 50, 457-460.
- KESNER, R.P., BERMAN, R.F., BURTON, B. and HANKINS, W.G. (1975)
Effects of electrical stimulation of amygdala upon neophobia and taste aversion. *Behav. Biol.*, 13, 349-358.
- KESNER, R.P. and CONNOR H.S. (1974)
Effects of electrical stimulation of rat limbic system and mid-brain reticular formation upon short- and long-term memory. *Physiol. Behav.*, 12, 5-12.
- KLEIN, S.B. (1972)
Adrenal-pituitary influence system in reactivation of avoidance learning memory in the rat after intermediate retention interval. *J.C.P.P.*, 79, 341-359.
- KLEIN, S.B., BARTER, M.J., MURPHY, A.L. and RICHARDSON, J.H. (1974)
Aversion to low doses of mercuric chloride in rats. *Physiol. Psychol.*, 2, 397-400.
- KLEIN, S.B. and SPEAR, N.E. (1970)
Reactivation of avoidance-learning memory in the rat after intermediate retention interval. *J.C.P.P.*, 72, 498-504.
- KRANE, R.V. and WAGNER, A.R. (1975)
Taste aversion learning with a delayed shock US : implications for "the generality of laws of learning". *J.C.P.P.*, 88, 882-889.
- LECONTE, P. et BLOCH, V. (1970)
Déficit de la rétention d'un conditionnement après privation de sommeil paradoxal chez le rat. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 271, 226-229.
- LETT, B. and HARLEY, C. (1974)
Stimulation of lateral hypothalamus during sickness attenuates learned flavor aversions. *Physiol. Behav.*, 12, 79-83.
- LEWIS, D.J. (1979)
Psychobiology of active and inactive memory. *Psychol. Bull.*, 86, 1054-1083.
- LEWIS, D., MILLER, R.R. and MISANIN, J.R. (1968)
Control of retrograde amnesia. *J.C.P.P.*, 66, 48-52.
- LOGUE, A.W. (1979)
Taste aversion and the generality of the laws of learning. *Psychol. Bull.*, 86, 276-296.

- LUTTGES, M.W. and McGAUGH, J.L. (1967)
Permanence of retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock. *Science*, 156, 408-410.
- MACKINTOSH, N.J. (1974)
The Psychology of animal learning. New York : Acad. Press, 730 p.
- McGOWAN, B., HANKINS, B. and GARCIA, J. (1972)
Limbic lesions and control of the internal and external environment. *Behav. Biol.*, 7, 841-852.
- MADSEN, M.C. and McGAUGH, J.L. (1961)
The effect of ECS on one-trial avoidance learning. *J.C.P.P.*, 54, 522-523.
- MAHUT, H. (1962)
Effects of subcortical electrical stimulation on learning in the rat. *J.C.P.P.*, 55, 472-477.
- MILLER, C.R., ELKINS, R.L. and PEACOCK, L.J. (1971)
Disruption of a radiation induced preference shift by hippocampal lesions. *Physiol. Behav.*, 6, 283-285.
- MILLER, R.R., MALINOWSKI, B., PUK, G. and SPRINGER, A.D. (1972)
State-dependent models of ECS induced amnesia in rats. *J.C.P.P.*, 81, 533-540.
- MILLER, R.R. and SPRINGER, A.D. (1972)
Induced recovery of memory in rats following electroconvulsive shock. *Physiol. Behav.*, 8, 645-651.
- MILLNER, J.R. and PALFAI, T. (1973)
Metrazol impairs conditioned aversion produced by LiCl : a time dependent effect. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 3, 201-204.
- MOORE, J.D., HAYES, C. and HICKS, R.A. (1979)
REM sleep deprivation increases preference for novelty in rats. *Physiol. Behav.*, 23, 975-976.
- NACHMAN, M. (1970)
Limited effects of electroconvulsive shock on memory of taste stimulation. *Physiol. Psychol.*, 73, 31-37.
- NACHMAN, M. and ASHE, J.H. (1973)
Learned taste aversions in rats as a function of dosage, concentration, and route of administration of LiCl. *Physiol. Behav.*, 10, 73-78.

- NACHMAN, M. and HARTLEY, P.L. (1975)
Role of illness in producing learned taste aversions in rats : a comparison of several rodenticides. *J.C.P.P.*, 89, 1010-1018.
- NACHMAN, M. and JONES, D.R. (1974)
Learned taste aversions over long delays in rats : the role of learned safety. *J.C.P.P.*, 86, 919-956.
- NAKAJIMA, S. (1974)
Conditioned aversion of water produced by cycloheximide injection. *Physiol. Psychol.*, 2, 484-486.
- NATHAN, B.A. and VOGEL, J.R. (1975)
Taste-aversions induced by d-amphetamine : dose response relationship. *Bull. Psychonom. Soc.*, 6, 287-288.
- NOWLIS, G.H. (1974)
Conditioned stimulus intensity and acquired alimentary responses in the rat. *J.C.P.P.*, 86, 1173-1184.
- PRESTON, K.L. and SCHUSTER, C.R. (1981)
Conditioned gustatory avoidance induced by three cholinergic agents. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 15, 827-828.
- QUARTERMAIN, D. and McEWEN, B.S. (1970)
Temporal characteristics of amnesia induced by inhibition of protein synthesis. *Nature*, 228, 677-678.
- QUARTERMAIN, D., McEWEN, B. and AZMITIA, E.C. (1972)
Recovery of memory following amnesia. *J.C.P.P.*, 79, 360-370.
- REVUSKY, S. (1968)
Aversion to sucrose produced by contingent X-irradiation : temporal and dosage parameters. *J.C.P.P.*, 65, 17-22.
- REVUSKY, S. (1971)
The role of interference in association over a delay. In W.D. Honig and P.H.R. James (Eds.), *Animal Memory*. New York : Acad. Press, p. 155-210.
- REVUSKY, S. and GARCIA, J. (1970)
Learned associations over long delays. In G. Bower and J. Spence (Eds.), *Psychology of learning and motivation : advances in research and theory*, vol. IV. New York : Acad. Press.
- RIEGE, W. (1969)
Disruption of radiation induced aversion to saccharin by electroconvulsive shock. *Physiol. Behav.*, 4, 157-161.

- RILEY, A.L. and BARIL, L.L. (1976)
Conditioned taste aversion : a bibliography. *Anim. Learn. Behav.*,
4, n° 1b, suppl. de 13 pages.
- RILEY, A.L., JACOBS, W.J. and LOLORDO, V.M. (1976)
Drug exposure and the acquisition and retention of a conditioned
taste aversion. *J.C.P.P.*, 90, 799-807.
- RITTER, S., McGLONE, J.J. and KELLEY, K.W. (1980)
Absence of lithium induced aversion after area postrema lesion.
Brain Res., 201, 501-506.
- ROZIN, P. (1968)
Specific aversions and neophobia resulting from vitamin deficiency
or poisoning in half-wild and domestic rats. *J.C.P.P.*, 66, 82-88.
- ROZIN, P. (1969)
Central or peripheral mediation of learning with long CS-US inter-
vals in the feeding system. *J.C.P.P.*, 67, 421-429.
- ROZIN, P. and REE, P. (1972)
Long extension of effective CS-US interval by anesthesia between
CS and US. *J.C.P.P.*, 80, 43-48.
- SARA, S. (1973)
Recovery from hypoxia and ECS induced amnesia after a single ex-
posure to training environment. *Physiol. Behav.*, 9, 85-87.
- SCHMALTZ, G. and DELERM, B. (1974)
Effects of cycloheximide on acquisition and retention of an avoi-
dance learning in the rat : recovery of memory. *Physiol. Behav.*,
13, 211-220.
- SELIGMAN, M.E.P. (1970)
On the generality of the laws of learning. *Psychol. Rev.*, 77,
406-418.
- SEROTA, R.G. (1971)
Acetoxycycloheximide and transient amnesia in the rat. *Proc. Nat.
Acad. Sci. U.S.A.*, 68, 1249-1260.
- SEROTA, R.G., ROBERTS, R.B. and FLEXNER, L.B. (1972)
Acetoxycycloheximide induced transient amnesia : protective ef-
fects of adrenergic stimulants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*,
69, 340-342.
- SEYBERT, J.A., VANDENBERG, G.L., HARVEY, R.J., BUDD, J.R. and
McCLANAHAN, L.G. (1979)
Retention of appetitive instrumental behavior : the kamin effect.
Behav. Neur. Biol., 26, 266-286.

- SJÖDEN, P., ARCHER, T. and CARTER, N. (1979)
Conditioned aversion induced by 2,4,5-trichlorophenoxyacetic-acid : dose-response and preexposure effects. *Physiol. Psychol.*, 7, 93-96.
- SMOTHERMAN, W.P., KOLP, L.A., COYLE, S. and LEVINE, S. (1981)
Hippocampal lesion effects on conditioned taste aversion and pituitary adrenal activity in rats. *Behav. Brain Res.*, 2, 33-48.
- SPEAR, N.E. (1973)
Retrieval of memory in animals. *Psychol. Rev.*, 80, 163-194.
- SPEAR, N.E., KLEIN, S.B. and RILEY, E.P. (1971)
The kamin effect as state-dependent learning : memory retrieval failure in the rat. *J.C.P.P.*, 74, 416-425.
- SPIKER, V.A. (1977)
Taste aversion : a procedural analysis and an alternative paradigmatic classification. *Psychol. Rec.*, 27, 753-769.
- STEINERT, P.A., INFURNA, R.N. and SPEAR, N.E. (1980)
Long-term retention of a conditioned taste aversion in preweanling and adult rats. *Anim. Learn. Behav.*, 8, 375-381.
- STICKROD, G., KIMBLE, D.P. and SMOTHERMAN, W.P. (1982)
In utero taste/odor aversion conditioning in the rat. *Physiol. Behav.*, 28, 5-7.
- STONE, C.P. and BAKHTIARI, A.B. (1956)
Effects of electroconvulsive shock on maze relearning by albino rats. *J.C.P.P.*, 49, 318-320.
- TERNES, J.W. (1976)
Resistance to extinction of a learned taste aversion varies with time of conditioning. *Anim. Learn. Behav.*, 4, 317-321.
- TUCKER, A. and GIBBS, M. (1976)
Cycloheximide induced amnesia for taste aversion memory in rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 4, 181-184.
- VOGEL, J.R. (1975)
Conditioning of taste aversion by drugs of abuse. In H. Lal and J. Singh (Eds.), *Neurobiology of drug dependence*, vol. 1 : *Behavioral analysis of drug dependence*. New York : Futura.
- VOGEL, J.R. (1974)
Antagonism of a learned taste aversion following repeated administration of electroconvulsive shock. *Physiol. Psychol.*, 2, 493-496.

- VOGEL, R.J. and NATHAN, B.A. (1974)
Learned taste aversions induced by hypnotic drugs. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 3, 189-194.
- VOGEL, J.R. and NATHAN, B.A. (1975)
Learned taste aversions induced by high doses of monosodium L-glutamate. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 3, 935-937.
- VOGEL, J.R. and NATHAN, B.A. (1976)
Reduction of learned taste aversions by preexposure to drugs. *Psychopharmacol.*, 49, 167-172.
- WILCOXON, H.C., DRAGOIN, W.B. and KRAL, P.A. (1971)
Illness induced aversions in rat and quail : relative salience of visual and gustatory cues. *Science*, 171, 826-828.
- WILBURN, M.W. and KESNER, R.P. (1972)
Differential amnesic effects produced by electrical stimulation of the caudate nucleus and nonspecific thalamic systems. *Exp. Neurol.*, 34, 45-50.
- ZINKIN, S. and MILLER, A.J. (1967)
Recovery of memory after amnesia induced by electroconvulsive shock. *Science*, 155, 102-103.



RESUME

L'aversion conditionnée au goût induite par l'injection d'un agent toxique présente la particularité de pouvoir être acquise par les rats malgré un délai SC (goût) - SI (maladie) de plusieurs heures. Cette étude concerne l'évolution temporelle de la rétention de cet apprentissage.

Dans un premier temps, nous avons montré que la rétention d'une aversion fortement consolidée est stable au cours du temps. Au contraire, dans le cas d'une aversion peu consolidée, nous avons observé une amélioration de la rétention avec le temps, la performance étant meilleure lors d'un test effectué à 14 jours que dans un intervalle de 2 jours.

Dans une deuxième partie, nous avons testé l'effet de la présentation d'indices de rappel : d'une part, sur l'acquisition même, l'indice de rappel concernant la présentation du SC étant présenté immédiatement avant l'apparition du SI, d'autre part, sur la rétention, l'indice de rappel étant présenté avant le test de rétention. Ces deux conditions entraînent une amélioration de la rétention à 2 jours. Ces résultats nous indiquent qu'un indice présenté avant le SI permet une réactivation de la trace du goût, et ainsi facilite son association avec la maladie. De plus, la faible performance observée pour une aversion peu consolidée peut être compensée, à 2 jours, par un indice de rappel.

L'hypothèse d'une consolidation mnésique semble peu compatible avec nos données, qui sont plutôt en accord avec les théories du rappel interprétant l'oubli en termes de déficit de la restitution de l'information plutôt que de sa fixation.

- AVERSION CONDITIONNEE / GOÛT
- MEMOIRE
- OUBLI
- REACTIVATION