

FAITS NOUVEAUX ET HYPOTHÈSES CONCERNANT LE MÉCANISME DES RÉFLEXES CONDITIONNELS DU DEUXIÈME TYPE

par

JERZY KONORSKI

*Laboratoire de Neurophysiologie de l'Institut Nencki de Biologie Expérimentale
Varsovie (Pologne)*

En 1928, S. Miller et moi nous avons publié dans les Comptes Rendus des Sociétés de Biologie une note sous le titre: « Une forme particulière des réflexes conditionnels ». Le sujet de ce travail, basé sur nos premières expériences, était l'observation que l'activité motrice des animaux est fondée sur une forme particulière des réflexes conditionnels, différents du point de vue de leur structure des réflexes conditionnels classiques de Pavlov; dans ce travail nous avons proposé un modèle réflexe de cette activité qui a permis de la faire entrer dans le domaine de la physiologie de l'activité nerveuse supérieure. Les réflexes conditionnels dont nous nous occupions furent appelés par nous des réflexes conditionnels du deuxième type, pour les distinguer des réflexes conditionnels classiques ou réflexes du premier type. Ce genre de réactions a été ensuite appelé « operant behaviour » par Skinner (1938) et « instrumental responses » par Hilgard et Marquis (1940).

C'est une chose frappante, que si le mécanisme physiologique des réflexes conditionnels classiques, tout au moins à première vue, ne semble pas être pour l'investigateur une énigme spéciale, il n'en est pas de même pour les réflexes conditionnels du deuxième type. En effet, si nous apprenons qu'un stimulus indifférent, comme une sonnette ou une lampe, qui précède constamment la présentation de la nourriture à l'animal, commence après un certain nombre de répétitions à engendrer la même réaction que la nourriture elle-même, qu'y a-t-il donc dans ce cas de plus simple que d'assumer qu'entre la représentation centrale du stimulus indifférent et celle qui correspond au stimulus alimentaire il se forme une liaison jusqu'alors inexistante, liaison dirigée du premier de ces centres vers le second. Il est évident que dans ce schéma général, il y a beaucoup d'inconnues. Premièrement, entre quelles structures centrales se forment ces liaisons? En 1948 j'ai émis l'hypothèse que les terminaisons des longues fibres associatives, joignant différentes régions de l'écorce cérébrale ou des structures sous-corticales, représentent en quelque sorte le substratum anatomique du conditionnement, formant des liaisons potentielles entre les centres donnés, liaisons qui deviennent réelles par l'effet de la procédure du conditionnement. Cela

se produirait grâce à la croissance des terminaisons et à la multiplication des synapses entre les axones provenant du « centre » du stimulus conditionnel d'un côté et les dendrites et le soma des neurones du « centre » du stimulus inconditionnel, de l'autre. D'autres solutions sont aussi possibles. Par exemple Fessard et Gastaut (1956), ont émis l'hypothèse très intéressante que les liaisons conditionnelles se produisent dans les régions de l'encéphale où convergent des stimuli provenant de différents récepteurs, donc, avant tout, dans le système réticulaire du tronc cérébral, du thalamus et aussi de l'écorce cérébrale. Le second problème important concerne le mécanisme intime du conditionnement. Consiste-t-il vraiment, comme nous le supposons avec d'autres auteurs encore, dans le développement et la multiplication de nouveaux contacts synaptiques, ou dans d'autres processus ? On pourrait poser bien d'autres questions de ce genre, mais la structure neuronique du système nerveux semble elle-même suggérer que le conditionnement est vraiment un processus de formation de liaisons d'une nature ou d'une autre entre les représentations centrales du stimulus conditionnel et inconditionnel.

La chose devient bien plus compliquée si l'on passe du premier type des réflexes conditionnels au second. Ici, rappelons-le, l'animal apprend à effectuer la réponse à un stimulus donné, ou, dans une situation donnée, un mouvement qui lui fait obtenir la nourriture (ou un autre agent positif), ou encore qui lui donne la possibilité d'éviter un stimulus nociceptif. La signification biologique de ce genre de réactions motrices, aussi bien que leur contenu psychologique, est évidente, mais leur structure physiologique constitue un problème difficile à résoudre pour le moment. Car il est difficile de comprendre comment un fait qui est postérieur, tel que le renforcement alimentaire, peut jouer le rôle d'un agent causal, produisant la liaison conditionnelle entre le stimulus conditionnel et le mouvement.

Je voudrais présenter brièvement ici les nouveaux faits obtenus dernièrement aussi bien par les chercheurs du laboratoire que je dirige, que par d'autres auteurs, et qui jetteront peut-être une nouvelle lumière sur les mécanismes des phénomènes qui nous intéressent.

Comme on le sait, par des observations courantes portant sur les animaux et de nombreuses expériences faites depuis Thorndike, si dans des circonstances données l'animal effectue un mouvement (soit accidentellement, soit par voie réflexe, soit passivement, soit encore par une stimulation directe de l'aire motrice de l'écorce cérébrale) et que ce mouvement est renforcé plusieurs fois par de la nourriture, l'animal apprend à effectuer spontanément (on aurait pu dire volontairement) ce mouvement. Aussi bien la formation du mouvement, que son exécution après l'apprentissage, sont possibles seulement si l'animal a faim. Si l'animal est rassasié le mouvement n'apparaît pas. Anand et Brobeck (1951) et ensuite d'autres auteurs encore, ont trouvé dans l'aire hypothalamique latérale un centre dont la destruction conduit au refus de la nourriture. La stimulation électrique de cette aire produit, au contraire, un résultat opposé — un accroissement de consommation, même si l'animal est rassasié

(Delgado et Anand 1953, Larsson 1954). Une question se pose alors : que se passera-t-il si, ayant affaire à un animal entraîné à exécuter dans les circonstances données un mouvement renforcé par la nourriture, on rassasie cet animal et dès que le mouvement cesse d'avoir lieu, on stimule l'hypothalamus latéral par des électrodes implantées. Des expériences de ce genre ont été effectuées il y a quelques années par Lissak et ses collaborateurs (1956) sur des chats, par N. E. Miller (1957) sur des rats et dernièrement dans notre laboratoire par Wyrwicka, Dobrzecka et Tarnecki (1959) sur des chèvres. Le schéma de l'expérience de ces derniers auteurs est reproduit sur la figure 1 (1) Au début de l'expérience la chèvre effectue le mouvement déjà acquis de lever la patte antérieure droite et après chaque mouvement elle reçoit une écuelle avec de la nourriture qu'elle consomme. Après l'apaisement de la faim le mouvement cesse de se manifester et la

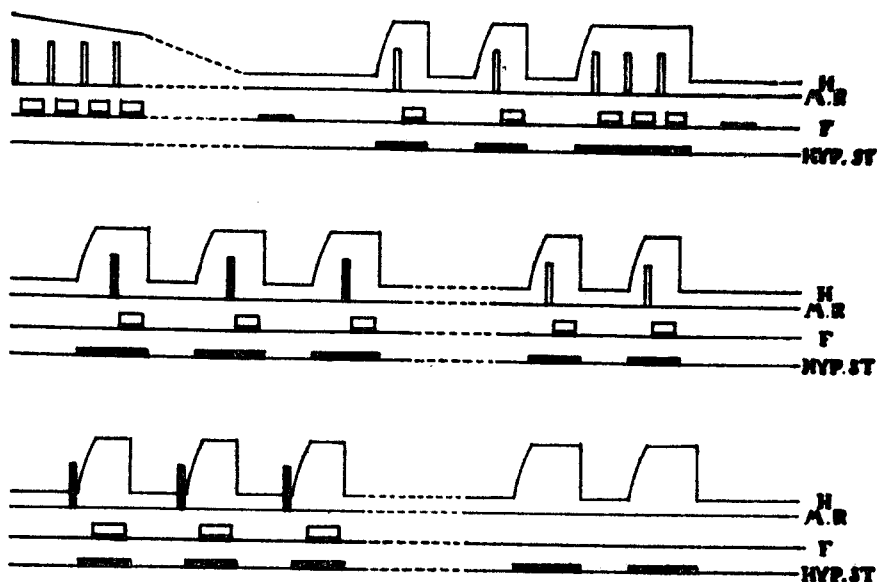


FIGURE 1

Les types principaux des expériences

avec stimulation électrique de l'hypothalamus latéral chez les chèvres

Chaque dessin représente schématiquement le cours de l'expérience particulière. Les tracés particuliers représentent : H = le degré de la faim (hypothétique), MR = le mouvement de la patte, noir = passif, blanc = actif, F = la présentation de la nourriture (bloc noir) et sa consommation (bloc blanc). Hyp. st. = stimulation de l'hypothalamus.

1. Le réflexe conditionnel est déjà établi et il apparaît quand l'animal a faim (à gauche). Après le rassasiement il n'apparaît que sur le fond de la stimulation de l'hypothalamus (à droite).

2. L'animal est rassasié et on établit le réflexe conditionnel sur le fond de la stimulation de l'hypothalamus. A gauche le processus d'établissement du réflexe, à droite il est déjà établi.

3. Même chose que 2, mais le mouvement passif précède la stimulation hypothalamique. Dans ces conditions le réflexe ne peut pas être établi.

chèvre ne prend plus la nourriture qui lui est présentée. C'est alors qu'on commence la stimulation de l'aire hypothalamique latérale. Comme on le voit, le mouvement de la patte apparaît presque dès le début de la stimulation et l'animal mange la nourriture qu'on lui présente. Après la consommation la stimulation est coupée et la chèvre redevient tranquille. Des épreuves de ce genre peuvent être répétées plusieurs fois. Dans le cas où après la consommation d'une portion de la nourriture la stimulation n'est pas interrompue, le mouvement est répété à maintes reprises.

Si les tracés inférieurs représentent les détails du cours de l'expérience, le tracé supérieur exprime l'état hypothétique de la faim de l'animal. Aussi longtemps que la faim était considérable l'animal répétait le mouvement appris dès qu'il avait fini de manger la portion précédente. Mais à partir du moment où la faim tombait à zéro à cause du rassasiement, le mouvement cessait d'être exécuté. Nous pouvons donc considérer la stimulation des noyaux hypothalamiques latéraux pendant laquelle l'animal exécute de nouveau le mouvement et consomme la nourriture, comme une augmentation artificielle de la faim ; de là on peut tirer la conclusion qui a été faite aussi par le Professeur Soulairac (1958), que le « feeding center », d'Anand et Brobeck est justement le centre de la faim. Il faudrait remarquer en passant que d'après les données obtenues auparavant par Hetherington et Ranson (1942), Brobeck (1946) et d'autres, il existe dans le noyau ventro-médian de l'hypothalamus un centre antagoniste à celui dont je viens de parler, un centre qu'on aurait pu appeler le centre du rassasiement, parce que sa destruction cause une consommation excessive de nourriture. On pourrait donc assumer que lorsque l'animal normal est rassasié, c'est justement ce centre qui est excité, tandis que le centre de la faim, au contraire, est en ce moment inhibé. Comme nous l'avons vu dans les expériences précédentes, la stimulation électrique du centre de la faim de l'animal rassasié fait que cette inhibition est rompue et que la faim réapparaît pour la durée de la stimulation.

Ayant donc la possibilité de déclencher ou de suspendre à volonté l'activité du centre de la faim, nous pouvons, d'une manière bien plus précise que ce n'était possible avec la stimulation naturelle, étudier son rôle dans le réflexe conditionnel du deuxième type. Utilisant ces possibilités Wyrwicka, Dobrzecka et Tarnecki (1960), ont effectué les expériences suivantes :

On amène à l'expérience une chèvre non entraînée, avec des électrodes implantées dans la région latérale de l'hypothalamus. L'animal est si rassasié qu'il n'accepte plus aucune nourriture. L'expérience se fait de la façon suivante : de temps en temps nous stimulons l'hypothalamus latéral et, sur le fond de cette stimulation, on soulève la patte antérieure droite de l'animal, tout en renforçant ce mouvement par la nourriture. Aussitôt après la consommation le courant est coupé (dessin 2 de la fig. 1). Après un certain nombre d'associations de ce genre, nous constatons que dès que nous nous mettons à stimuler l'hypothalamus, immédiatement la chèvre lève

d'elle-même sa patte droite antérieure. Nous pouvons donc dans ces conditions apprendre à l'animal à exécuter ce mouvement tout comme cela se produit quand l'animal a vraiment faim.

Mais qu'arrivera-t-il si nous faisons l'expérience un peu d'une autre façon, c'est-à-dire si l'on commence par lever la patte de la chèvre et si l'on stimule l'hypothalamus et qu'on présente en même temps la nourriture, mais seulement après ce mouvement ? Dans ce cas le mouvement passif sera exécuté sur le fond du rassasiement et ce n'est que l'acte de manger qui s'accomplira sur le fond de la faim. Comme on le voit sur le dessin 3, fig. 1, dans ces conditions le réflexe conditionnel du deuxième type ne se forme pas. On constate donc que, pour qu'un tel réflexe se produise il faut que la faim *précède* l'exécution du mouvement.

Avant de discuter et d'interpréter ces données, je voudrais m'occuper d'autres expériences qui éclairent les problèmes en question en quelque sorte d'un autre côté. Dans les expériences qui viennent d'être décrites on déclenchait ou suspendait l'activité du centre de la faim par la stimulation électrique, ce qui faisait que l'animal, à tour de rôle, avait faim ou était rassasié. D'autre part nous savons par les expériences d'Olds (1958) et d'autres auteurs, qu'il est possible à l'aide de la stimulation électrique du cerveau de produire un renforcement positif (ce qu'on appelle le « self-rewarding system ») et que, de cette façon, on peut apprendre à l'animal à exécuter certains mouvements. Nous avons en plus des données sur le fait que la stimulation de certains points remplace tout simplement la présentation de la nourriture car, si l'animal est complètement rassasié, la tendance à exécuter le mouvement appris est diminuée.

Les expériences présentées ici jettent une nouvelle lumière sur la structure du centre alimentaire de Pavlov. Il nous semble hors de doute que tout le système alimentaire est composé du centre de la faim et de celui de la réception de la nourriture, ces deux centres constituant deux systèmes à part aussi bien anatomiquement que physiologiquement. L'activation du premier de ces centres incite l'animal, comme nous l'avons vu, à exécuter le mouvement appris, tandis que l'activation du second (comme cela a été déjà démontré il y a longtemps par Konorski et Miller [1933] inhibe au contraire son apparition. L'excitation, aussi bien naturelle qu'artificielle, du centre de la réception de la nourriture est un renforcement positif qui mène à la formation du réflexe conditionnel du deuxième type, tandis que l'excitation artificielle du centre de la faim ne peut servir aucunement comme renforcement, même si l'on donne la nourriture sur son fond (voir dessin 3, fig. 1). En ce qui concerne les relations entre ces deux centres, nous savons seulement que l'excitation du centre de la faim provoque la facilitation du centre de la réception de la nourriture, c'est-à-dire, qu'elle augmente son excitabilité sans l'exciter réellement.

Malgré ces différences bien nettes entre les propriétés de ces deux centres, ce n'est qu'à présent, grâce aux possibilités de la stimulation artificielle du centre de la faim, qu'on peut se rendre compte de

leur caractère distinctif. Pavlov et ses disciples (entre autres nous aussi) croyaient jusqu'à présent que nous n'avions affaire qu'à un centre unique. Ce centre pouvait être excité inconditionnellement par la réception de la nourriture et conditionnellement par l'action du stimulus conditionnel; quant à l'état de la faim, nous pensions qu'il était déterminé par l'excitabilité accrue de ce même centre.

Je passerai à présent à une brève relation de faits analogues concernant les réflexes conditionnels défensifs du deuxième type, c'est-à-dire des réflexes du type d'évitement (*avoidance*). Si un stimulus donné signale un facteur nociceptif quelconque et si l'animal peut éviter ce facteur en exécutant un certain mouvement, ce mouvement sera toujours exécuté par l'animal dès l'apparition du stimulus conditionnel. Ce qui se passe au cours d'un tel réflexe a été montré d'une manière bien convaincante par S. Soltysik (1960) dans notre laboratoire. Les expériences ont été faites sur des chiens. Le mouvement appris qui protégeait l'animal du stimulus nociceptif (tel que la stimulation électrique de la peau ou l'insufflation de l'air dans l'oreille) était de lever la patte antérieure droite et de la poser sur un appui. Donc, pendant l'action du stimulus conditionnel, l'animal exécutait le mouvement, après quoi le stimulus était immédiatement interrompu et l'agent nociceptif n'était pas appliqué. La respiration et le pouls du chien étaient enregistrés. La figure 2 nous présente

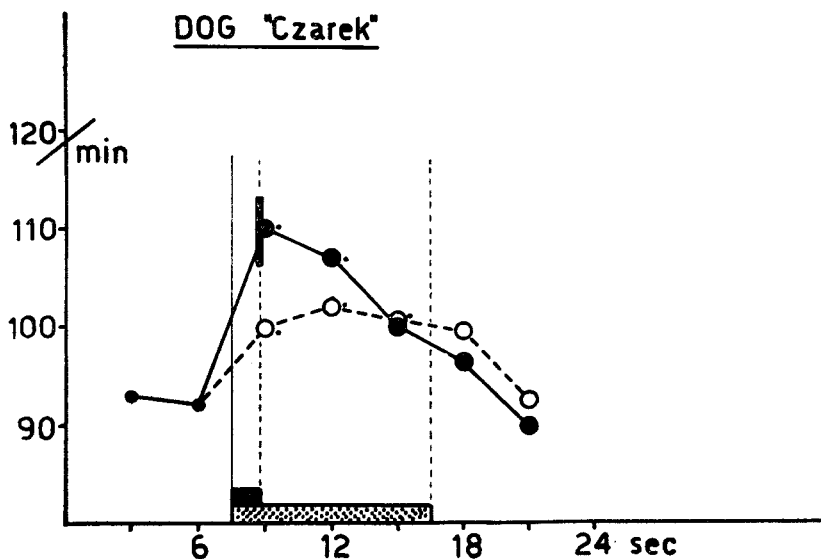


FIGURE 2

Evolution de la réaction cardiaque dans les réflexes conditionnels d'évitement

En abscisses, le temps, en ordonnée, la fréquence du pouls. Bloc noir : le stimulus conditionnel positif ; il est interrompu quand l'animal exécute le mouvement acquis. Bloc pointillé : le stimulus différencié durant 10 sec. et pas accompagné par le mouvement. Trait continu : la réaction au stimulus conditionnel positif ; trait interrompu : la réaction au stimulus différencié.

le cours typique d'un réflexe qui n'a pas été renforcé au cours de centaines d'épreuves, parce que chaque fois le chien exécutait le mouvement appris. On peut remarquer que pendant l'action du stimulus conditionnel le pouls s'accélère subitement et, dès qu'il atteint un certain niveau, le mouvement de la patte s'effectue, après quoi le stimulus est interrompu et le pouls tombe à un niveau inférieur à celui qui précédait cette épreuve. En réaction à un stimulus différencié le pouls ne s'élève qu'insensiblement et le chien n'exécute pas le mouvement. Si l'on admet que l'accélération du pouls est l'expression de ce que l'on appelle la peur dans la vie ordinaire, la peur du stimulus nociceptif, on peut dire que le stimulus conditionnel, bien qu'il ne soit pas renforcé pendant des centaines d'épreuves, engendre la peur qui est la cause du mouvement d'évitement.

Il est connu que la stimulation de certaines régions de l'hypothalamus peut déclencher chez l'animal les symptômes typiques de la peur. Comme l'a démontré récemment Nakao (1958), si l'animal dispose d'un mouvement d'évitement qui le protège d'un stimulus nociceptif, ce même mouvement peut se manifester également sous l'influence de la peur suscitée par la stimulation de l'hypothalamus.

Pourquoi le stimulus conditionnel, immédiatement interrompu après l'exécution du mouvement d'évitement, suscite la peur bien qu'il ne soit pas renforcé depuis très longtemps par l'agent nociceptif, cela est une question à part, mais nous n'avons pas le temps de nous en occuper. Ce qui nous intéresse à présent, c'est le fait que la peur engendre le réflexe conditionnel du deuxième type de la même façon que le fait la faim. Si le réflexe conditionnel défensif du deuxième type est maintenu parce que l'exécution du mouvement interrompt la peur, le réflexe alimentaire du deuxième type l'est parce qu'il est suivi de la présentation de la nourriture qui apaise la faim.

Voici donc les faits les plus importants qui ont été obtenus dernièrement. Essayons donc à présent, en partant de ces faits, de construire une théorie qui expliquerait le mécanisme des réflexes conditionnels du deuxième type.

Comme nous le savons par l'observation quotidienne des gens et des animaux, des états tels que la faim, la peur, le rut, etc. (nommés *drives* dans la psychologie américaine), suscitent l'état d'activation (*arousal*), associé avec une tendance à l'activité motrice accrue. Cette activation est particulièrement bien visible chez la chèvre rassasiée dont on stimule l'aire latérale de l'hypothalamus, car elle présente un contraste marqué avec l'état correspondant aux intervalles de la stimulation. La chèvre rassasiée est tout à fait tranquille et même apathique, ne change presque pas de place ni de position. Mais dès qu'on se met à lui stimuler l'hypothalamus latéral, elle se ranime, accomplit des mouvements de recherche, lèche les murs de la pièce, etc. L'apaisement se produit grâce à la présentation de la nourriture, que l'animal mange tranquillement, ou par l'interruption de la stimulation.

Eh bien, si sur le fond de l'excitation du centre de la faim ou du

centre d'un autre besoin, un mouvement qui mène à un état d'apaisement passager ou à l'interruption de cette excitation est effectué, les conditions qui permettent la formation de liaisons conditionnelles entre le centre de la faim et le centre du mouvement donné sont réalisées. L'ordre de ces phénomènes est le suivant: stimulation du centre de la faim — activation de l'aire motrice de l'écorce cérébrale — exécution sur le fond de cette activation d'un mouvement défini qui interrompt cet état — formation d'une liaison conditionnelle.

Cette conception admet donc les deux suppositions suivantes: premièrement, si dans l'aire motrice de l'écorce cérébrale un état d'activation se produit (manifesté par la motilité accrue de l'animal) cet état favorise la formation de liaisons conditionnelles entre différents centres cérébraux et des centres moteurs définis; et deuxièmement, que ce sont ces centres moteurs, dont l'activation interrompt l'excitation du centre du *drive*, qui acquièrent des liaisons conditionnelles. La première de ces suppositions n'est probablement que l'expression d'un loi générale du conditionnement, d'après laquelle la condition de la formation des liaisons conditionnelles est l'état d'activation du centre récepteur. La seconde supposition est bien plus difficile à interpréter. Probablement l'explication de ce phénomène peut être trouvée dans le fait que si l'animal, se trouvant en état d'activation motrice, exécute, disons, les mouvements A, B, C, D, etc., l'excitation du centre de chaque mouvement suivant efface, par l'effet de l'inhibition rétrograde, les traces des excitations précédentes, traces qui sont indispensables pour que la liaison conditionnelle puisse s'établir. Seule l'excitation du centre du dernier mouvement, à la suite duquel l'apaisement de l'animal a eu lieu, permet aux traces de cette excitation de se fixer d'une manière suffisante.

Il faudrait ajouter que, comme l'indiquent de nombreuses expériences de notre laboratoire (Wyrwicka, 1952), la formation des liaisons conditionnelles entre le centre de la faim et le centre du mouvement n'épuise pas la totalité des phénomènes qui se produisent dans les réflexes conditionnels du deuxième type. Nous avons beaucoup de données pour croire que les liaisons directes entre le centre du stimulus conditionnel et le centre du mouvement, ainsi qu'entre le centre du stimulus conditionnel et le centre de la faim, y jouent aussi un rôle important. Autrement dit, les messages qui partent du centre du stimulus conditionnel sont dirigés aussi bien directement vers le centre du mouvement, qu'indirectement via le centre de la faim (fig. 3).

Si notre conception du mécanisme du conditionnement du deuxième type est correcte, il en ressort une importante conséquence, qui, à première vue, a l'air très peu probable. Il est facile d'apercevoir que le *feed-back* qui provient de l'exécution du mouvement et qui signale en quelque sorte que le mouvement a été vraiment effectué, ne figure pas dans notre schéma. Car d'après lui, c'est le seul fait d'exécuter le mouvement sur le fond de l'activation motrice

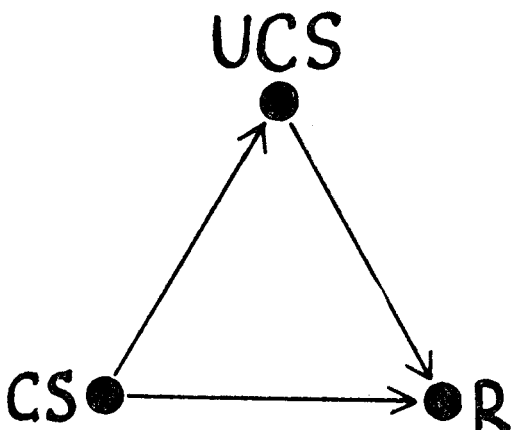


FIGURE 3

Le schéma de l'arc du réflexe conditionnel du deuxième type

CS : centre du stimulus conditionnel ; UCS : centre du stimulus absolu ; R : centre du mouvement acquis.

et non sa proprioception, qui suffit pour que des liaisons conditionnelles avec le centre de ce mouvement soient formées. Il en résulte donc que la désafférentation de l'extrémité, causant la suppression de sa proprioception, ne devrait pas être un obstacle pour la formation du réflexe conditionnel du deuxième type et ne devrait pas non plus l'anéantir, s'il a été formé avant cette désafférentation.

Pour faire voir à quel point cette idée est nouvelle et inattendue, tout au moins pour moi, je voudrais faire ces quelques remarques. Dès le début de mes recherches sur les réflexes conditionnels du deuxième type, j'étais absolument convaincu que ces réflexes étaient entièrement basés sur la proprioception. Suivant nos anciens travaux, nous pensions que le réflexe conditionnel du deuxième type se forme dans le cas où l'ensemble des stimuli proprioceptifs engendrés par l'exécution du mouvement, devient un stimulus conditionnel du premier type, c'est-à-dire, en s'exprimant plus librement, que l'animal apprend à effectuer un mouvement donné d'une manière spontanée dans le cas où il « sait » que ce mouvement lui fait obtenir la nourriture ou lui permet d'éviter le facteur nociceptif. Il en résulterait qu'aucun acte moteur intentionnel ou « volontaire » ne pourrait s'effectuer sans proprioception. Bien que d'autres auteurs n'aient pas posé la chose aussi explicitement que nous, le rôle essentiel de la proprioception dans l'activité volontaire était certainement reconnu par tous.

Il s'est produit ainsi, qu'avant que nous soyons arrivés à la conclusion décrite ci-dessus, M^{lles} Jankowska et Gorska (1959) ont effectué chez nous des expériences qui ont déjà alors démenti complètement notre ancienne conception et qui ont produit dans nos idées

un état de confusion, qui ne s'est éclairci qu'après la formulation de notre nouveau point de vue.

Ces auteurs formaient chez les chats et les chiens un réflexe conditionnel du deuxième type, tel que les animaux accomplissaient, dans les circonstances expérimentales, un mouvement défini de l'extrémité, par exemple la flexion, renforcé par la nourriture. Il s'est avéré qu'après la désafférentation le mouvement appris a été conservé, quoique l'acte moteur même soit devenu maladroit et simplifié. Des résultats analogues ont été obtenus tout récemment aussi par Knapp, Taub et Berman (1958) sur les singes.

La question extrêmement importante se pose alors de savoir si vraiment, en quelque sorte contre toute apparence, la proprioception n'est pas du tout indispensable pour l'exécution des mouvements dits volontaires. Il faut remarquer que d'après notre conception présente, l'afférentation n'est pas indispensable pour déclencher une réaction motrice ainsi que pour l'effectuer dans le cas où elle est un acte moteur simple. Mais la plupart des mouvements instrumentaux ou volontaires, possèdent sans aucun doute un caractère bien plus compliqué et plus fin, formant en quelque sorte une chaîne de réflexes dans lesquels la proprioception de l'acte moteur déjà exécuté fournit le stimulus indispensable pour l'acte moteur suivant. Il est clair a priori que, dans ce genre de fonctions motrices, la proprioception est nécessaire même si ce sont des fonctions inconditionnelles, comme par exemple l'acte de marcher.

J'arrive à la fin de cet exposé, et en le terminant, je voudrais faire deux remarques qui s'imposent à propos des faits rapportés et des conceptions qui les lient. L'une des deux, générale, concerne l'extrême fragilité de toutes nos théories, même de celles qui en leur temps nous paraissaient être justifiées et ne suscitaient aucun doute. Je rappellerai ici aussi bien la conception concernant la structure du centre alimentaire, que celle du rôle de la proprioception dans les réflexes conditionnels du deuxième type. Je pense néanmoins que l'on aurait commis une grande faute si, découragé par la fragilité de nos théories, on s'était décidé à ne plus s'en servir. Il me semble que nos théories sont un échafaudage à l'aide duquel nous pouvons construire, pierre par pierre, le bâtiment harmonieux de notre science expérimentale et que sans ces théories, au lieu de construire le bâtiment de la science, on ne ferait qu'accumuler un tas de fragments expérimentaux.

La deuxième remarque est de nature plus concrète et concerne les superbes perspectives du développement de notre science. Comme nous l'avons vu, nous pouvons, à l'aide de la méthode des électrodes implantées, remplacer chez l'animal l'état naturel de la faim par une faim provoquée artificiellement en stimulant l'hypothalamus latéral; nous sommes aussi capables, par la stimulation d'autres régions de l'encéphale, de remplacer la présentation naturelle de la nourriture par l'apaisement alimentaire artificiel. Il est plus facile encore d'implanter des électrodes dans l'aire motrice de l'écorce cérébrale et de provoquer ainsi des mouvements de l'animal,

non par la flexion passive de l'extrémité ou par voie réflexe, mais en s'adressant directement à l'écorce cérébrale. Nous pouvons donc sans difficultés techniques spéciales, appliquer ces trois sortes d'excitations à un seul animal en suscitant par exemple une faim artificielle à l'aide des électrodes n° 1, en l'obligeant à exécuter un mouvement d'une extrémité (normale ou désafférentée) par l'emploi de l'électrode n° 3, et en renforçant par l'électrode n° 2 le mouvement ainsi obtenu. Créant ainsi différentes variantes et combinaisons de stimulations, nous réussissons peut-être à accomplir l'ultime substitution, c'est-à-dire, à remplacer les hypothèses déduites des faits par les faits eux-mêmes. Tous les physiologistes qui s'occupent de ces problèmes pourraient tenter d'entreprendre cette tâche.

Communication faite le 22 avril 1959, à la séance organisée conjointement par la Chaire de Psychophysiologie de la Faculté des Sciences et la Section de Psychophysiologie de la Société.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANAND (B. K.) & BROBECK (J. R.). Hypothalamic control of food intake in rats and cats. *Yale J. Biol. Med.*, 1951, 24, 123.
- BROBECK (J. R.). Mechanism of development of obesity in animals with hypothalamic lesions. *Physiol. Review*, 1946, 26, 541.
- DELGADO (J.M.R.) & ANAND (B.K.). Increase of food intake induced by electrical stimulation of the lateral hypothalamus. *Amer. J. Physiol.*, 1953, 172, 162.
- FESSARD (A.) & GASTAUT (H.). Corrélations neurophysiologiques de la formation des réflexes conditionnels. *Le Conditionnement et l'Apprentissage*. Presses Universitaires de France, Paris, 1956.
- GRASYAN (E.), LISSAK (K.) & KEKESI (K.). Facilitation and inhibition of conditioned alimentary and defensive reflexes by stimulation of the hypothalamus and reticular formation. *Acta Physiol. Hung.*, 1956, 9, 133.
- HETHERINGTON (A. W.) & RANSON (S. W.). The relation of various hypothalamic lesions to adiposity in the rat. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 76, 475.
- HILGARD (E. R.) & MARQUIS (D. G.). *Conditioning and Learning*. Appleton-Century, New York, 1940.
- JANKOWSKA (E.). Instrumental scratch reflex of the deafferentated limb in cats and rats. *Acta Biol. Exper.*, 1959, 19, 233.
- JANKOWSKA (E.) & GÓRSKA (T.). Instrumental conditioned reflexes of the deafferentated limb in cats and rats. *Bull. de l'Acad. Polon. des Sciences*, 1959, Cl. VI, 7, 161.
- KNAPP (H. D.), TAUB (E.) & BERMAN (A. J.). Effect of deafferentation on a conditioned avoidance response. *Science*, 1958, 128, 842.
- KONORSKI (J.) & MILLER (S.). *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych*. Książnica — Atlas, Warszawa, 1933.
- KONORSKI (J.) *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*. Cambridge Univ. Press, London, 1948.
- LARSSON (S.). On the hypothalamic organization of the nervous mechanism regulating food intake. *Acta Physiol. Scand.*, 1954, 32, suppl. 115.

- MILLER (N.F.). Experiments on motivation : studies combining psychological, physiological and pharmacological techniques. *Science*, 1957, 126, 1271.
- MILLER (S.) & KONORSKI (J.) Sur une forme particulière des réflexes conditionnels. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, 99, 1155.
- NAKAO (H.). Emotional behaviour produced by hypothalamic stimulation. *Amer. J. Physiol.*, 1958, 194, 411.
- OLDS (J. E.). Self-stimulation of the brain. *Science*, 1958, 127, 315.
- SKINNER (B. E.). *The Behaviour of Organisms*. Appleton-Century N. York, 1938.
- SOLTYSIK (S.). Studies on the avoidance conditioning. *Acta Biol. Exper.*, 1960, 20. In press.
- SOULAIRAC (A.). Les régulations psychophysiologiques de la faim. *J. Physiol.* 1958, 50, 663.
- WYRWICKA (W.). On the mechanism of the motor conditioned reaction. *Acta Biol. Exper.*, 1952, 16, 131.
- WYRWICKA (W.), DOBRZECKA (C.) & TARNECKI (R.). 1959. On the instrumental conditioned reaction evoked by electrical stimulation of the hypothalamus. *Science*, 1959, 130, 336.
- WYRWICKA (W.), DOBRZECKA (C.) & TARNECKI (R.). The elaboration of the alimentary conditioned reflex type II with the use of electrical stimulation of the hypothalamic feeding centre in satiated goats. *Bull. Acad. Pol.*, 1960. In press