

Sous la direction de Anne-Sophie Darmaillacq et Ludovic Dickel
Aurore Avargues-Weber, Julie Duboscq, Valérie Dufour, Christelle Jozet-Alves

Cognition animale

Perception, raisonnement et représentations

DUNOD

Illustration de couverture : Calmar aux yeux verts (*Sepioteuthis Lessoniana*).
 © Georgette Douwna / SPL – Science Photo Library / Biosphoto.

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
	

© Dunod, 2018
 11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
 ISBN : 978-21-0078497-4

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Les auteurs



Anne-Sophie Darmaillacq est maître de conférences en éthologie à l'Université de Caen Normandie, dans l'unité Éthologie Animale et Humaine (UMR 6552 CNRS-Université Caen Normandie-Université Rennes 1). Elle s'intéresse au développement des comportements et aux apprentissages embryonnaires chez les céphalopodes (seiches et calmars). Elle a également travaillé sur la cognition visuelle chez les poissons pendant son post-doctorat en Israël. Pour mener ses recherches, elle combine des approches de terrain et des approches expérimentales en milieu contrôlé.



Ludovic Dickel est professeur en biologie des comportements à l'Université de Caen Normandie. Il est responsable de l'équipe « Neuro-Ethologie Cognitive des Céphalopodes » de l'unité Éthologie Animale et Humaine (UMR 6552 CNRS-Université Caen Normandie-Université Rennes 1). Ses recherches concernent le développement cognitif, des comportements prédateurs et défensifs des juvéniles de céphalopodes. Ces thématiques l'ont amené à s'intéresser au stress, aux émotions, à la conscience et au bien-être chez ces mollusques, plus largement aux problèmes de bioéthique en relation avec sa discipline.



Aurore Avargues-Weber est normalienne et Agrégée de Sciences de la Vie – Sciences de la Terre et de l'Univers. Elle est chargée de recherches (CNRS) en neurosciences cognitives au Centre de Recherches sur la Cognition Animale (Université Toulouse 3). Elle est spécialiste en cognition animale avec l'abeille pour modèle d'étude principal. Ses travaux de recherche portent principalement sur les capacités cognitives des abeilles dans le traitement de l'information visuelle (reconnaissance d'objets – catégorisation), l'utilisation de concepts (nombres – relations spatiales...) et sur les mécanismes neurobiologiques sous-jacents. Elle s'intéresse aussi aux mécanismes cognitifs mis en jeu dans le transfert d'informations sociales chez ces insectes sociaux.



Julie Duboscq est chercheuse au Primate Research Institute de l'Université de Kyoto au Japon. Elle s'intéresse aux interactions, relations et structures sociales, notamment chez les primates, et aux facteurs proximaux et ultimes influençant leur évolution. Ses recherches concernent l'étude de la transmission sociale d'information et de parasites au sein des réseaux sociaux des macaques pour comprendre les influences réciproques de la transmission et de la structure sociale sur les sociétés de primates. Elle combine observations comportementales sur le terrain, expériences de cognition sociale et analyses génétiques et parasitologiques sur plusieurs espèces pour une approche à la fois intégrative et comparative.



Valérie Dufour est chercheuse dans l'équipe d'Éthologie Cognitive et Sociale au CNRS à Strasbourg. Elle étudie la cognition et l'éthologie avec une approche comparative chez les corvidés, canidés, primates non humains et humains. Ses thèmes de recherche principaux concernent l'évolution des compétences économiques chez l'animal, et les stratégies cognitives qui sous-tendent la coopération et la compétition chez les espèces sociales.



Christelle Jozet-Alves est maître de conférences au sein de l'Université de Caen Normandie, elle est rattachée à l'unité mixte de recherche EthoS - Éthologie Animale et Humaine (UMR6552 CNRS – Université Caen Normandie – Université Rennes 1). Ses recherches se focalisent sur l'étude des capacités cognitives des mollusques céphalopodes. Ses recherches s'organisent autour de trois thématiques principales : la cognition spatiale, la mémoire de type épisodique et les asymétries de traitement des informations visuelles.

Table des matières

Les auteurs	III
Avant-propos	IX
1 Introduction historique	1
1. La définition de la cognition	1
1.1 Définition originelle	1
1.2 La cognition animale	3
1.3 Les méthodes d'étude en cognition animale	5
2. Histoire des idées	8
2.1 Aristote et l'intelligence des animaux	8
2.2 De Descartes aux behavioristes	8
2.3 Quand le naturaliste s'intéresse aux comportements	11
2.4 Naissance de l'éthologie cognitive	15
<i>Les points clés du chapitre</i>	18
<i>QCM</i>	19
<i>Exercices</i>	20
<i>Solutions</i>	21
2 Relation de l'animal à son environnement physique	23
1. Les apprentissages	23
1.1 Apprentissages associatifs élémentaires	24
1.2 Apprentissages associatifs non élémentaires	32
1.3 Apprentissages non associatifs	33
1.4 Mémoire	36
1.5 Conclusion	37
<i>QCM</i>	38
<i>Exercices</i>	39
<i>Solutions</i>	40
2. Perception et illusions visuelles	41
2.1 Théorie et lois de la Gestalt	41
2.2 Construction d'une image à partir d'indices 3D : la complétion amodale	43
2.3 Complétion modale et autres illusions visuelles	48
<i>QCM</i>	52
<i>Exercices</i>	53
<i>Solutions</i>	54

3. Navigation spatiale	55
3.1 Les informations spatiales	55
3.2 Les cadres de référence spatiaux	56
3.3 Les stratégies égocentrées	57
3.4 Les stratégies exocentrées	60
3.5 La variabilité inter- et intra-spécifique dans l'utilisation des informations spatiales	63
3.6 Les substrats neuronaux de la cognition spatiale	66
QCM	69
Exercices	70
Solutions	71
4. Le temps	73
4.1 Les cycles circadiens	73
4.2 Les intervalles de temps	75
4.3 La mémoire épisodique	78
QCM	82
Exercices	83
Solutions	84
5. Résolution de problèmes	86
5.1 Les bases de la résolution de problèmes	86
5.2 Approches mises en œuvre pour étudier le raisonnement	90
5.3 Éléments et forces invisibles	94
5.4 Espèces utilisatrices d'outils : raisonnement causal fort ou apprentissage ?	98
QCM	100
Exercices	101
Solutions	102
6. Prise de décision et neuroéconomie	104
6.1 Rappel des concepts fondateurs en microéconomie	104
6.2 L'apport des théories économiques pour la neuroéconomie	110
6.3 Prise de décision risquée chez l'animal	113
6.4 Théorie des jeux et neuroéconomie	118
QCM	121
Exercices	122
Solutions	123
Les points clés du chapitre	124
3 Manipulation de règles logiques	125
1. Numérosité	125
1.1 Qu'est-ce que les compétences numériques ?	126
1.2 Données issues du milieu naturel	128
1.3 Nombres vs. quantités continues	129
1.4 Opérations	134

1.5 Concept de « zéro »	135
1.6 Développement des capacités numériques	136
QCM	138
Exercices	139
Solutions	140
2. Catégorisation et formation de concepts	141
2.1 Catégorisation perceptive	143
2.2 Catégorisations conceptuelles	146
QCM	150
Exercices	151
Solutions	152
Les points clés du chapitre	154
4 Cognition sociale	155
1. Conscience de soi et des autres	155
1.1 Le test du miroir	156
1.2 La théorie de l'esprit	158
2. Neuro-éthologie des stimuli sociaux	162
3. Stratégies de compétition	163
3.1 La hiérarchie	164
3.2 La dissimulation d'information et la manipulation	166
4. Stratégies de coopération	167
4.2 Modèles théoriques de coopération	168
4.3 La réconciliation	171
4.4 La pacification	172
4.5 Les coalitions	173
5. Apprentissage social, culture et tradition	173
5.1 L'apprentissage social	174
5.2 Culture et tradition	180
6. La communication référentielle	182
Les points clés du chapitre	185
QCM	186
Exercices	188
Solutions	189

Épilogue : Cognition, statut et bien-être de l'animal	193
Bibliographie	197
Glossaire	217
Index des organismes	227
Index thématique	229

À la découverte de votre livre

1 Ouverture de chapitre

Elle donne :

- une **introduction** aux sujets et aux problématiques abordés dans le chapitre
- un rappel des **objectifs** pédagogiques
- le **plan** du chapitre

2 Le cours

Le cours, concis et structuré, expose le programme. Il donne :

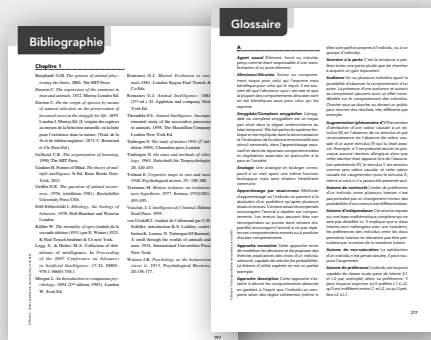
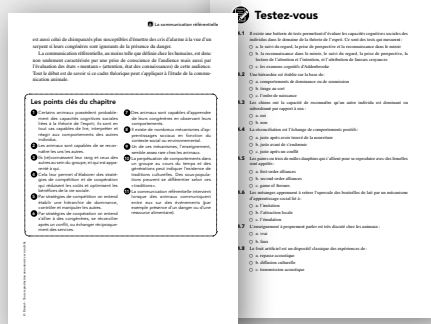
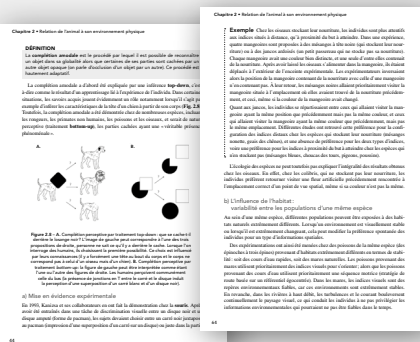
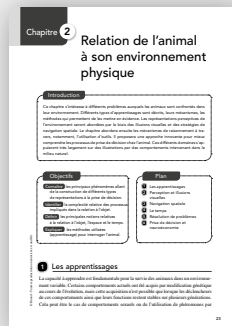
- un **rappel des définitions** clés
- des **schémas** pour maîtriser le cours
- des **exemples** et des **exercices d'applications** reliés au cours

3 En fin de chapitre

- Les points clés pour réviser les connaissances essentielles
- Des QCM et exercices corrigés

4 En fin d'ouvrage

- Une bibliographie
- Un glossaire
- Un index des organismes
- Un index thématique



Avant-propos

Depuis l'Antiquité les observateurs essaient d'imaginer comment les animaux voient le monde, s'ils se le représentent et, le cas échéant comment. Ces questions, longtemps circonscrites aux champs de la philosophie et des sciences humaines, se sont imposées aux psychologues et aux naturalistes. La biologie de la cognition, ou éthologie cognitive, est une discipline très récente. Même si nous nous sommes efforcés de les traiter avec prudence, différentes idées et concepts développés dans cet ouvrage vont, nous l'espérons, susciter quelques discussions. Rien de ce qui est fait en éthologie cognitive n'est encore complètement œcuménique et c'est par la confrontation des idées que cette jeune discipline s'enrichit.

Les différents thèmes abordés dans ce manuel illustrent la richesse et la vitalité des recherches sur la cognition de l'animal. La simple consultation d'une base de données montre qu'il y a eu presque quatre fois plus de publications internationales sur la cognition animale durant cette dernière décennie (2007-2017 ; 42 532 références, source Bib CNRS, avec les termes « Animal Cognition ») que durant la décennie précédente (1996-2006 ; 10 751 références). Les spécialistes peuvent tous attester de l'intérêt grandissant dans tous les pays de ces recherches vis-à-vis des collègues des autres disciplines, des étudiants (en sciences biologiques, médicales et humaines) et des médias. L'idée de rédiger un ouvrage sur la cognition animale provient d'un séminaire sur le sujet organisé et animé par les auteurs de cet ouvrage, lors du Colloque annuel de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal à Strasbourg en 2015. Le constat a été dressé qu'il n'existait pas d'ouvrage scientifique en français suffisamment récent pour refléter les avancées rapides des connaissances et des modèles dans le domaine. Pour la rédaction de cet ouvrage, nous avons décidé de rassembler des spécialistes qui mènent des recherches sur une grande diversité d'espèces, des invertébrés (mollusques, insectes) aux primates, en passant par les oiseaux. Leurs approches vont du milieu naturel aux conditions contrôlées de laboratoire, en passant par l'environnement semi-naturel ; ils s'intéressent aux différents versants de la cognition, individuelle ou sociale.

Ce manuel s'adresse donc à toute personne curieuse et intéressée par les différentes formes d'intelligence que l'on observe chez l'animal. Bien que compréhensible pour tous, ce manuel a été conçu pour les étudiants de premier et second cycle universitaire, biologistes, psychologues, vétérinaires, provenant des sciences humaines et sociales ou biomédicales. Il présente de façon didactique les avancées les plus récentes sur la recherche en cognition animale. Une attention toute particulière est apportée à l'explication des méthodes utilisées par les chercheurs pour appréhender différentes formes de cognition, de celles qui semblent les plus rudimentaires aux plus sophistiquées, des conditionnements, aux apprentissages sociaux et à la manipulation des règles logiques. Ces phénomènes sont abordés de l'abeille au chimpanzé.

Avant-propos

Nous tenons à remercier chaleureusement le Dr Odile Petit, directrice de recherches au CNRS, pour avoir donné un élan collectif à ce projet, et le Dr Bernard Thierry, directeur de recherches au CNRS, pour sa relecture attentive de certains des chapitres.

Anne-Sophie Darmaillacq et Ludovic Dickel,
enseignants-chercheurs à l'université de Caen Normandie.

Introduction historique

Introduction

Ce chapitre vise à situer l'éthologie cognitive dans le cadre de ses disciplines d'origine (schématiquement la biologie et la psychologie). Après avoir défini les principaux termes, il abordera globalement les méthodes utilisées pour étudier la cognition animale, l'histoire de la discipline et les principales questions qui sont abordées.

Objectifs

- Connaître** l'histoire des sciences des comportements et de la cognition animale.
- Identifier** les principaux acteurs de l'apparition de l'éthologie cognitive et leurs méthodes d'étude.
- Définir** la cognition, l'intelligence.
- Expliquer** les différents courants de pensées et sciences des comportements, pourquoi et comment l'humain s'est intéressé à la cognition animale.

Plan

- 1 La définition de la cognition
- 2 Histoire des idées

1 La définition de la cognition

1.1 Définition originelle

Au sens large, la cognition est l'ensemble des structures et activités psychologiques dont la fonction est la connaissance. Étymologiquement « cognition » vient du latin *cogito* (action de connaître), lui-même dérivé du verbe *cognoscere* (chercher à savoir, prendre connaissance). Si l'origine du mot est ancienne, son utilisation par les scientifiques des comportements ne date que de la moitié du xx^e siècle. En biologie et en psychologie, la cognition correspond aux mécanismes par lesquels les organismes perçoivent, acquièrent, combinent et retiennent les informations, cela leur permet d'adapter leurs comportements à des modifications de leur environnement. L'utilisation de cette définition est commune aux disciplines qui s'intéressent originellement à la cognition humaine (comme la psychologie, la philosophie, la neurologie) ou celles qui s'y réfèrent (comme

les neurosciences cognitives, la psychologie comparée ou l'intelligence artificielle). Dans ces disciplines, où l'on s'efforce de mieux connaître le fonctionnement de la cognition humaine, on utilise différents moyens d'investigations comme l'imagerie cérébrale et les tests psychologiques.

Concernant les processus mentaux et leur expression, un problème sémantique subsiste sur la distinction entre les termes « **intelligence** » et « **cognition** ».

ATTENTION !

Le terme « intelligence » a un réel écho chez le lecteur non spécialiste lorsqu'il s'agit d'un animal dans les médias. L'intelligence est, en principe, la capacité, la faculté d'un organisme à s'adapter à des modifications de son environnement. Il souffre d'avoir une acceptation tellement large qu'elle en est parfois « flottante », elle dépend de l'obédience disciplinaire de l'utilisateur. Le psychologue Robert Sternberg dit à son propos (1998) : « il semble y avoir autant de définitions de l'intelligence qu'il y a d'experts qui s'interrogent à son sujet » (cité dans Legg et Hutter, 2006). Pour certains spécialistes de la cognition, la notion d'intelligence, si elle permet de faire des ponts avec d'autres disciplines et de communiquer avec le public, est scientifiquement inutilisable à propos de l'étude des processus mentaux chez l'animal. Pour d'autres, la « cognition » est clairement distincte de « l'intelligence ». La cognition concernerait les processus mentaux qui amènent à une modification des comportements, l'intelligence serait circonscrite aux seules manifestations de ces processus (les comportements). Des différences entre les individus interviendraient dans l'efficacité, la rapidité de réalisation des processus cognitifs, ces différences seraient mesurables par l'intelligence (voir les travaux d'Arthur Jensen, 1923-2012 chez l'humain). Jacques Vauclair (1995) propose probablement une distinction plus acceptée entre ces termes ; selon ce spécialiste, « l'intelligence » est mesurable, quantifiable à partir de performances observées pour une tâche donnée, elle est considérée comme une « capacité » (David Wechsler 1896-1981), ou comme une « faculté » (Howard Gardner 1943-...). Il est d'ailleurs proposé par Howard Gardner (1983) qu'il existe différentes formes d'intelligences dans l'espèce humaine en fonction des contextes dans lesquels les processus mentaux interviennent (intelligence linguistique, mathématique, spatiale...). La cognition selon Vauclair englobe des processus plus larges, pas nécessairement mesurables ni quantifiables, comme l'innovation, la « [...] généralisation des connaissances à des contextes qui diffèrent de la situation de départ ». Il est à noter que paradoxalement l'expression « performances cognitive » est encore fréquemment utilisée dans la littérature.

Sans pour autant laisser ce débat aux seuls spécialistes des primates, humain ou non, le terme « cognition » semble plus approprié et utilisé en biologie, car il intègre la description de la structure mentale, du cheminement des raisonnements. La prise en compte de cet aspect est indispensable, lorsqu'on compare des espèces phylétiquement très éloignées.

- **Exemple** Comparer les simples « performances » d'un chimpanzé et d'une pieuvre
- dans l'art du camouflage, est un exercice probablement fascinant. Cependant, il n'a pas
- beaucoup de sens en biologie sans que l'on considère également les processus mentaux
- qui peuvent amener à exprimer les comportements cryptiques chez ces espèces. Pour ces

- ⋮ espèces très éloignées évoluant dans des environnements très différents, ces éléments
- ⋮ sont capitaux pour considérer les pressions évolutives qui se sont exercées sur leurs
- ⋮ architectures cognitives (voir aussi **Encart 4.2** sur les relations cerveau-cognition et
- ⋮ vie sociale du chap. 4).

1.2 La cognition animale

Très tôt, les chercheurs ont développé des études sur quelques espèces animales d'intérêt (rongeurs, primates) pour tenter de « modéliser » certains aspects de la cognition humaine. En effet, les recherches sur l'animal permettent théoriquement d'appréhender le fonctionnement et les mécanismes sous-jacents à la cognition humaine dans des scénarios « simplifiés ». Cette approche est qualifiée de **cognition comparée**. Les modèles animaux utilisés, oiseaux et mammifères sont donc considérés implicitement comme des « systèmes cognitifs ». Selon la définition originelle de la cognition exposée ci-dessus, un système est « cognitif » lorsqu'il est « simplement » capable de percevoir une information, de l'encoder, de la mémoriser et de modifier son comportement en conséquence. Ainsi, tout organisme, ou partie d'organisme, possédant un système nerveux est donc potentiellement un « système cognitif ». Cependant, plusieurs auteurs réfutent cette conception et considèrent inclusivement que pour être « cognitif », un système doit pouvoir construire des **représentations**.

ATTENTION !

Une représentation n'est pas qu'un encodage, une simple internalisation isomorphe des informations extérieures (intégration de premier ordre). Les représentations doivent intervenir à des niveaux d'intégration supérieurs (de second ordre), susceptibles de combiner les informations présentes et passées, indépendamment de la quantité d'informations perçues. Les représentations doivent être « autonomes » par rapport à un objet ou à un événement. Un système cognitif doit par exemple pouvoir produire des **inférences**, estimer et innover à partir des informations perceptives qu'il a encodées et mémorisées.

Un processus cognitif serait lié aux capacités d'élaboration de connaissances de type « déclaratives » (le « savoir que »), et non procédurales (acquises uniquement par la répétition de la tâche, le savoir « comment »). Cette vision restrictive de la cognition sous-entend qu'il existerait chez un animal donné des acquisitions de connaissances « non cognitives » et d'autres « cognitives ». Elle sous-entend également une possibilité de dichotomie entre des animaux cognitifs, et d'autres dont les adaptations comportementales résulteraient de processus plus simples (cf. Épilogue). Le problème n'est pas encore tranché et ces deux acceptations de la cognition cohabitent encore à l'heure actuelle dans la littérature. La définition originelle a le mérite de la simplicité et de la clarté. Très œcuménique, elle peut être utilisée pour un large éventail de processus qui peuvent intervenir sous différentes formes dans une extrême diversité d'espèces. Elle est néanmoins confrontée principalement au fait qu'elle correspond mal à l'utilisation du mot « cognition » dans le sens commun, qui évoque les notions d'intelligence (cf.

ci-dessus), de pensée et d'esprit. Une cognition restreinte aux connaissances déclaratives est plus porteuse de sens pour certains. En particulier lorsqu'on se réfère à la cognition humaine, celle-ci étant circonscrite aux connaissances conscientes. Une restriction de la cognition aux processus déclaratifs est communément utilisée chez les animaux phylétiquement proches de l'humain, mammifères ou oiseaux. Ces animaux possèdent en effet des architectures cérébrales proches de celle de l'espèce humaine. On utilise des tests cognitifs analogues à ceux qui évoquent une connaissance déclarative chez l'humain. Si ces épreuves activent des structures cérébrales similaires à celles activées chez l'humain, on considère qu'ils possèdent une forme de connaissance déclarative. Par exemple, les **cortex inféro-temporal** et temporal médian sont activés chez le rat comme chez l'humain pour une tâche de reconnaissance d'objet. Ce raisonnement de cognition comparée peut paraître circulaire, c'est pourquoi les spécialistes, prudents, prennent différentes précautions sémantiques ; par exemple le terme « explicite » est fréquemment utilisé chez l'animal en lieu et place de « déclaratif » alors qu'« implicite » est utilisé à la place de « non déclaratif ». Ces précautions sémantiques interviennent *a fortiori* lorsqu'on étudie des espèces phylétiquement éloignées de l'espèce humaine (comme les invertébrés).

• **Exemple** On peut proposer à des invertébrés des tests comportementaux analogues à ceux qui sont proposés aux mammifères et aux oiseaux. Cependant l'organisation de leur cerveau est complètement différente et, ne permet pas de dégager clairement d'**homologies** fonctionnelles avec l'humain. Les spécialistes se basent sur des similitudes de réponse entre les différentes espèces lorsqu'elles sont placées dans des situations comparables. Les études récentes des biais cognitifs en sont un bon exemple : on peut apprendre à un animal (chimpanzé, chien, ou oiseau) à éviter un objet blanc (associé à une stimulation désagréable) pour lui préférer un objet noir (associé à une récompense). Lorsque le sujet est ensuite confronté à un objet ambigu (par exemple un objet gris), il se montrera « pessimiste » (ne s'approchera pas de l'objet) s'il a été préalablement soumis à un contexte désagréable, ou optimiste (s'approchera de l'objet) dans le cas contraire. Les états émotionnels qui génèrent ces biais cognitifs activent des réseaux cérébraux homologues chez les mammifères et les oiseaux. Si l'on observe des comportements similaires chez l'abeille, il y a de fortes présomptions qu'abeilles, oiseaux et mammifères expriment des états émotionnels similaires, même s'ils possèdent des systèmes nerveux très différents (on parle d'**analogie** fonctionnelle dans ce cas).

Très schématiquement, les travaux qui s'intéressent aux processus mentaux intervenant potentiellement chez un insecte ou un mollusque, utilisent une définition très large de la cognition, on parle de « cognition comparative » (qui considère différents degrés de comparaisons). Une définition de la cognition plus circonscrite aux processus déclaratifs sera plutôt utilisée pour les travaux qui concernent les mammifères et les oiseaux, dans le cadre plus restreint de la « cognition comparée » (i.e. à celle de l'humain).

1.3 Les méthodes d'étude en cognition animale

Si des divergences théoriques existent chez les cognitivistes animaux en fonction des modèles, les difficultés méthodologiques sont communes ; la cognition correspondant à des processus et des cheminements mentaux, elle n'est donc pas directement observable ni mesurable.

• **Exemple** On ne peut pas demander à un perroquet ou à une abeille ce qu'il/elle pense d'une situation ou comment il/elle se représente un objet qu'il/elle perçoit. Lorsqu'on élabore des hypothèses qui concernent la cognition animale, on dit que l'on procède par **inférence**. Un processus cognitif peut être expérimentalement déductible à partir des comportements exprimés par les sujets lorsqu'ils sont placés dans certaines situations (temps d'hésitation, taux de réussite, choix entre plusieurs objets...). Dans certains cas, ces observations peuvent être complétées en utilisant des outils d'exploration fonctionnelle du système nerveux.

En laboratoire (approche dite « **généraliste** »), les investigations sont le plus souvent menées en deux étapes. La première étape est une **phase d'apprentissage** : les protocoles les plus utilisés sont des tâches opérantes, avec des **renforcements** positifs ou négatifs ; l'animal doit reconnaître un objet, se repérer dans un labyrinthe ou éviter une situation désagréable (cf. chap. 2 § 1). C'est au cours de cette première phase, souvent très laborieuse, que le chercheur va apprendre à l'animal à se comporter selon certaines consignes préalablement établies.

• **Exemple** On peut apprendre à un pigeon à donner un coup de bec sur une photographie d'arbre apparaissant sur un écran pour obtenir de la nourriture. Dans ce cas précis, l'opération peut se renouveler sur plusieurs photographies représentant plusieurs essences d'arbres.

La seconde étape est le test cognitif à proprement parler, c'est le **test de transfert** au cours duquel l'animal est placé dans une situation nouvelle.

• **Exemple** Pour reprendre l'exemple ci-dessus, le chercheur peut présenter une photographie d'arbre, ou de partie d'arbre que l'animal n'a jamais vue au cours de la première phase. Les réponses du pigeon au cours de ce test sont scrutées précisément (profil de la réponse, temps de latence, hésitations...). Si l'image présentée au cours du test de transfert est bien choisie, l'expérimentateur va pouvoir déduire des réponses de l'animal (par inférence) certains aspects de la représentation que l'animal se construit de l'image qui lui est présentée. Si le pigeon picore une image d'arbre, ou de partie d'arbre nouvelle pour lui, on peut en déduire que l'animal pourrait avoir construit au cours de la phase d'apprentissage (ou possède) une catégorie mentale « arbre » (cf. chap. 3 § 2).

ATTENTION !

La principale difficulté est d'obtenir un apprentissage initial suffisamment efficace pour s'assurer qu'une absence de réponse ou un temps d'hésitation trop long au cours du test de transfert ne soit pas le résultat d'un manque de motivation ou d'un

biais cognitif (auquel cas il s'agirait d'un faux négatif). À l'inverse un surentraînement produirait un faux positif au cours du test de transfert. Pour limiter ce type de biais, le chercheur doit s'astreindre à choisir et à évaluer les protocoles avec soin. Idéalement, il doit également bien connaître les comportements naturels, les besoins de l'espèce pour évaluer précisément les motivations des individus étudiés.

Les avantages de cette méthode généraliste sont nombreux : le chercheur peut choisir un paradigme au sein d'un éventail très large de protocoles d'apprentissages validés dans la littérature. Si la nature de la tâche et le niveau de complexité de la consigne sont bien choisis, on peut relativement aisément comparer les performances d'individus de différents âges ou de différentes espèces. Enfin les stimuli, récompenses et groupes expérimentaux peuvent être très bien contrôlés en laboratoire. Cette approche peut être associée dans certains cas à des investigations fonctionnelles du système nerveux. Cependant l'animal est extrait de son environnement naturel et, dans la littérature, les stimuli utilisés sont souvent artificiels (formes géométriques, photos, odeurs pures, etc.) ce qui limite les possibilités de généralisation des conclusions de l'expérience à l'espèce évoluant dans son milieu naturel.

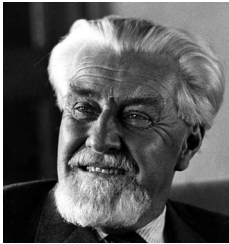
De nombreuses avancées dans les connaissances sur la cognition animale proviennent d'observations des animaux sauvages dans leur environnement naturel : stratégies de recherche de nourriture, représentations de l'autre et du groupe, stratégies de communication, fabrication et utilisation d'outils, manipulation d'informations, tous ces phénomènes impliquent potentiellement des capacités d'abstraction chez l'animal. Cette approche, dite « **naturaliste** », provient du courant de l'éthologie objectiviste de Konrad Lorenz (1903-1989, **Encart 1.1**) et de Nikolaas Tinbergen (1907-1988, **Encart 1.2**). Le chercheur peut intervenir de façon discrète pour « interroger » l'animal.

• **Exemple** Au cours d'observation pionnières, Tinbergen a montré par exemple (1935) qu'une guêpe utilise des balises visuelles placées autour de son nid pour le retrouver. Dans son étude, il a simplement modifié l'emplacement de pommes de pins placées autour de l'entrée du nid de la guêpe après que celle-ci s'est éloignée pour collecter quelque proie (cf. chap. 2 § 3).

Cette méthode d'observation, moins empirique (de nombreux auteurs se basent sur des comportements « spontanés » et des anecdotes), possède l'avantage de collecter des données d'animaux placés « en situation » et les chercheurs ne sont pas limités dans les modèles d'études. On ne pourra pas mener aisément de recherches expérimentales en laboratoire sur les comportements de la baleine à bosse ou des stratégies de chasse des grands requins sur les bancs de sardine (voir chap. 3 § 1). Autre avantage souligné par les défenseurs de cette méthode, le questionnement scientifique est plus « ouvert », moins systématiquement centré sur des questions qui sont guidées par l'architecture de la cognition humaine. Les découvertes sont souvent fortuites. Parmi les inconvénients de cette méthode naturaliste, peu de contrôle des conditions expérimentales et de l'histoire individuelle des sujets, des observations très chronophages, logistiquement complexes, et la difficulté pour le chercheur de déterminer *a priori* une problématique scientifique dont les résultats attendus sont précisément planifiés.

Plusieurs chercheurs mettent en opposition les méthodes naturalistes et généralistes, notamment sur le plan de la validité biologique de certaines données (par l'utilisation d'objets artificiels sur des animaux domestiques ou par manque de groupes contrôles et de réplicats, respectivement). On peut noter ici les observations d'utilisation d'outils par exemple qui interviennent chez les corbeaux freux en captivité, mais pas dans le milieu naturel (cf. chap. 2 § 5). D'autres chercheurs insistent sur la complémentarité de ces approches en choisissant une voie synthétique : travail en conditions naturelles « reconstituées » (parcs animaliers, volières aménagées), exportations des protocoles de laboratoire sur le milieu naturel (écrans tactiles, fruits ou objets artificiels, enregistrements acoustiques, outils...) ou selon une double approche de terrain et en captivité pour étudier la même question.

Encart 1.1 Konrad Lorenz (1903-1989)



Konrad Lorenz est un zoologue autrichien. Il a fait des études de médecine et y découvre l'anatomie comparée. Il se tourne rapidement vers sa passion pour l'observation naturaliste et l'ornithologie. Il passe un doctorat de zoologie en 1933. En 1949 il prend la direction d'un des prestigieux instituts Max Planck en Allemagne. En 1973, il reçoit le prix Nobel de Médecine et de Physiologie avec ses collègues N. Tinbergen et K. von Frisch. Konrad Lorenz est un des piliers du courant objectiviste. Ses travaux les plus marquants concernent le comportement des oiseaux nidifuges, en particulier les prédispositions à l'apprentissage au cours de l'attachement mère petit, l'empreinte (cf. chap. 2 § 1). Il a développé des théories sur les mécanismes innés (endogènes) de déclenchement de certains comportements, ce qu'il appelle des « schèmes d'action spécifiques de l'espèce » (*fixed action patterns*).

Encart 1.2 Nikolaas Tinbergen (1907-1988)



Nikolaas Tinbergen est un ornithologue néerlandais naturalisé britannique. Il devient professeur de zoologie à l'Université de Leyde en 1947 avant d'occuper en 1949 une chaire de zoologie à l'Université d'Oxford. Il recevra le prix Nobel de Médecine et de Physiologie en 1973 (après son frère Jan, prix Nobel d'Économie en 1969!). Proche collaborateur de K. Lorenz, Tinbergen s'intéresse également aux instincts et aux comportements spécifiques des espèces. Observateur passionné des animaux dans la Nature, il décrira par exemple la grande rigidité des mouvements de ramené au nid d'un œuf chez l'albatros. Ils sont déclenchés par la vue de l'œuf hors du nid et vont se poursuivre, même si l'on soustrait l'œuf pendant l'exécution du comportement. Il s'appuiera sur ce type de comportements complexes, inexplicables par de simples conditionnements, pour démontrer l'influence de l'histoire évolutive de l'espèce dans les comportements. Il proposera les 4 questions fondatrices de l'éthologie objectiviste en 1963.

2 Histoire des idées

2.1 Aristote et l'intelligence des animaux

Depuis l'Antiquité, le comportement des animaux fascine. Aristote (–384/–322) est sans doute le premier philosophe, dont certains écrits soient parvenus jusqu'à nous, à s'intéresser aux animaux de façon systématique. Parmi les éclaireurs de la philosophie de la Nature – et probablement des sciences naturelles – il s'émerveille et décrit par le détail la complexité et l'apparente perfection des différentes formes du vivant. Il développe une vision continuiste entre « vivant » et « non-vivant », entre « végétaux » et « animaux » (*Historia Naturae* livre VII, chap. 1). Il s'appuie sur ses observations naturalistes pour défricher également le champ des phénomènes mentaux (*psuchê*). À ce sujet, il pose les jalons de débats sur les frontières humain-animal qui animent encore la communauté scientifique aujourd'hui. Pour Aristote, l'âme (*entelekheia*) est commune aux humains et aux animaux. Contrairement à certains philosophes présocratiques, il écarte la possibilité que l'âme soit une substance, il la définit comme étant une caractéristique fonctionnelle de tous les êtres vivants, caractérisée par le développement, les mouvements, les sensations, les émotions, la pensée, le but. L'âme d'un organisme peut donc être réduite à la somme de ses traits fonctionnels. Par exemple, si l'œil était un être vivant, son âme serait la vision. Même si Aristote pense qu'âme et matière sont co-substantielles (l'une étant la fonction de l'autre), ce philosophe est cependant considéré comme « **vitaliste** » : il pense que l'âme a des propriétés que la matière n'a pas. L'âme selon Aristote est commune à tous les êtres vivants mais seule l'espèce humaine possède une âme pensante, une raison, un langage (« *logos* »). Aristote ne considère cependant pas l'animal comme dépourvu d'intelligence, certains se comportant « comme s'ils raisonnaient ». Les animaux possèdent donc des capacités mentales propres, capacités que l'on peut évaluer en se basant sur leurs comportements, même sans langage. Aristote est un cogniticien animal avant l'heure !

2.2 De Descartes aux behavioristes

Cette séparation humain-animal suggérée par Aristote, pour le moins ambiguë, se radicalise clairement au XVII^e siècle dans la pensée dualiste de Descartes (1596-1650). Selon Descartes, l'humain est le seul à posséder une âme et à être doué de raison, même s'il partage certaines caractéristiques avec l'animal. Chez l'humain, corps et âme interagissent mais sont clairement autonomes ; l'âme est immortelle. Les animaux sont, eux, des machines assimilables à des automates.

• **Exemple** À propos de certains comportements animaux « intelligents » comme la migration des hirondelles, Descartes écrit : « Je sais bien que les bêtes font beaucoup de choses mieux que nous, [...] cela même sert à prouver qu'elles agissent naturellement et par ressorts, ainsi qu'une horloge, laquelle [...] peut mesurer le temps bien mieux que notre jugement ne nous l'enseigne ».

Selon Descartes, le fonctionnement des animaux ne peut donc être compris que de façon empirique, c'est-à-dire en ne se basant que sur des événements observables, mesurables et répliquables. Les héritiers de cette pensée vont poursuivre ce courant méthodologique mécaniste au ^{xvii}^e et au ^{xix}^e siècle avec le développement de l'approche expérimentale de la physiologie sensorielle. Par exemple, les travaux de Pierre Flourens (1794-1867) sur les effets comportementaux de lésions chirurgicales du cerveau chez le lapin. L'essor de l'approche purement expérimentale dans la compréhension des comportements est bien illustré par l'apparition de la psychologie comparative au début du ^{xx}^e siècle, c'est le courant « béhavioristes » dont John Broadus Watson (1878-1958) établit les bases en 1913 à partir de travaux de conditionnement chez différentes espèces animales (lapins, oiseaux, chimpanzés...) puis chez le jeune enfant. Très schématiquement, les béhavioristes s'efforcent de disséquer finement les comportements comme un histologiste ou un physiologiste procéderait avec des organes. Pour les béhavioristes, les comportements sont prévisibles si l'on connaît les stimuli auxquels les animaux sont soumis, et/ou ont été soumis. Par conséquent, les méthodes et dispositifs utilisés sont rigoureusement choisis, les conditions expérimentales sont strictement contrôlées. Le chercheur peut ainsi appréhender toutes les stimulations perçues par l'animal et quantifier précisément leurs effets sur les comportements. Le cerveau de l'animal (la « boîte noire ») est considéré comme un dispositif permettant à l'animal de faire des associations entre des stimuli ; il est réduit à un organe qui produit des conditionnements (cf. chap. 2 § 1). Pour les béhavioristes, ces conditionnements sont des « unités comportementales » qui se combinent chez toutes les espèces selon des lois que le chercheur s'efforce de déterminer expérimentalement. Selon ce courant rigoriste, les comportements sont acquis par expérience, ils répondent à des mécanismes universels, valables chez toutes les espèces. Le béhaviorisme fait donc peu de cas des pressions évolutives qui ont opéré sur les espèces. Ce courant des sciences des comportements se construit sur le modèle conceptuel et méthodologique des sciences exactes, des mathématiques, de la chimie et de la physique : les équations sont posées, leurs résultats sont ensuite vérifiés expérimentalement en conditions contrôlées. Parmi les fondations théoriques sur lesquelles le béhaviorisme base ses concepts, le principe de parcimonie de Lloyd Morgan (1852-1936) va avoir une influence considérable. Dans *An introduction to comparative psychology* (1894), il écrit : « En aucun cas nous devons interpréter une action comme le produit d'une faculté psychologique supérieure si ces comportements peuvent être expliqués par des mécanismes plus élémentaires », quelques pages plus loin il ajoute et précise « ... en termes de développement et d'Évolution ». Ce principe sera appelé **canon de Morgan** (cf. chap. 2 § 5). Morgan développe dans son ouvrage de nombreux arguments qui plaident en faveur de la nature organique et physiologique des comportements, de la mémoire, de la conscience. En étudiant attentif de Morgan, Edward Thorndike (1874-1949) applique à la lettre ce principe en proposant la « loi de l'effet » (1898) pour expliquer les comportements, à propos de séries d'expériences sur les chats, les chiens et la poule. Dans le dernier chapitre de son ouvrage, Thorndike explique que si un comportement s'exprime dans une situation donnée, c'est qu'il a été préalablement renforcé positivement dans cette situation. Les autres comportements,

préalablement non renforcés ou renforcés négativement s'éteignent. Thorndike insiste notamment sur l'importance de la répétition dans l'expression des comportements, leur compréhension ne peut donc pas se contenter d'observations d'anecdotes, elle ne doit se baser que sur des études rigoureuses de ce que l'animal a appris avant d'être soumis à un problème.

Exemple Thorndike base notamment son raisonnement sur des observations devenues célèbres de chats placés dans des « boîtes à problème ». Un chat affamé est placé dans une cage ; l'appui sur une pédale permet à l'animal d'ouvrir une porte pour accéder à de la nourriture placée à l'extérieur de la cage (**Fig. 1.1**). Dans cette situation l'animal apprend progressivement, par essai-erreur, à appuyer sur la pédale. Les comportements qui ne sont pas centrés sur la pédale, donc non récompensés, s'éteindront au cours des répétitions. Thorndike déclinera ce paradigme en soumettant des animaux à d'autres problèmes, notamment des poules dans des labyrinthes. Il est à noter ici, comme le souligneront par la suite certains détracteurs de Thorndike (comme Wolfgang Köhler, cf. ci-dessous) que le mécanisme d'ouverture de la porte était invisible pour le chat, car placé à l'extérieur de la cage. Il n'était donc pas donné à l'animal la possibilité d'exprimer une forme de raisonnement de type hypothético-déductif (cf. chap. 2 § 5).

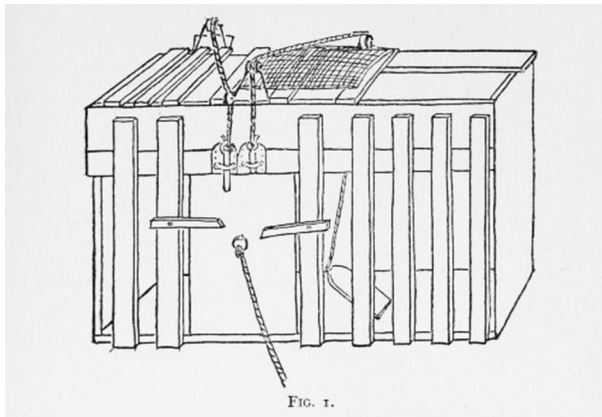


Figure 1.1 – Boîte à problème utilisée par Thorndike sur des chats.

L'appui sur une pédale permet à l'animal d'ouvrir la porte. On peut constater que le mécanisme d'ouverture de la porte (ficelles, poulies) est placé à l'extérieur de la cage. (Figure originale de Thorndike, 1898).

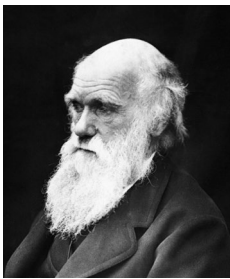
Le principe de Morgan et la loi de l'effet trouveront rapidement leurs limites ; dès la fin des années 1940, ils ne suffiront plus à expliquer certains comportements complexes. Le courant béhavioriste de Watson sera soumis à une mutation interne, il deviendra moins radicalement mécaniste et réductionniste, on parlera de néo-béhaviorisme (cf. ci-dessous).

2.3 Quand le naturaliste s'intéresse aux comportements

En héritiers de la philosophie de la nature d'Aristote, René-Antoine Ferchault de Reaumur (1683-1757) et George Louis Leclerc de Buffon (1707-1788), décrivent les « mœurs » des espèces, sans extraire les comportements des autres caractéristiques (morphologiques ou anatomiques) des animaux. Isidore Geoffroy Saint Hilaire (1805-1861) utilise le terme « éthologie » pour la première fois en 1854 pour qualifier l'étude naturaliste du comportement des espèces. Le transformisme de Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) et l'avènement des théories de la **sélection naturelle** par Charles Darwin (1809-1882, **Encart 1.3**) et Alfred Wallace (1823-1913) au milieu du XIX^e siècle, provoquent une vague continuiste en occident. Il s'agit d'un courant de pensée selon lequel il existe une continuité évolutive entre humain et animal.

Remarque Les naturalistes considèrent les êtres vivants comme produits des pressions évolutives de leur environnement. L'espèce humaine n'échappe pas à cette règle, l'ouvrage de l'économiste Halcyon Malthus (1766-1834) *Essai sur le principe des populations* (1798) qui développe des thèses sur le contrôle des populations humaines par la raréfaction des ressources aura d'ailleurs probablement une influence significative dans les réflexions de Darwin.

Encart 1.3 Charles Darwin



Charles Darwin est né en 1809 dans le Shropshire en Angleterre, il mourra en 1882 dans le Kent. Comme c'est curieusement le cas chez de nombreux naturalistes de renom, il subira une influence parentale forte pour s'orienter initialement vers la médecine. Plus fasciné par la Nature, il délaisse rapidement la médecine pour étudier la zoologie et la théologie à Cambridge. Il embarque à 22 ans en tant que naturaliste-géologue sur le Beagle pour un voyage devenu célèbre autour du monde qui durera 5 ans. Souffrant de graves problèmes de santé, notamment d'anxiété, il est employé quelque temps à son retour en tant que secrétaire de la société de géologie de Londres. Il passera le plus clair de son temps à travailler dans sa demeure de Down, dans le calme de la campagne du Kent. Sur la base de ses observations et de ses nombreuses lectures (notamment celles des ouvrages du géologue Charles Lyell sur l'histoire de la terre, et de l'économiste Thomas Malthus, 1798), il élaborera pendant les deux décennies qui suivirent la **théorie de la sélection naturelle** (1859). Ce courant théorique s'est enrichi rapidement, il constitue encore actuellement le plus puissant courant de la biologie évolutive.

Ce courant de pensée dit « évolutionniste » est largement étendu aux comportements, suite en particulier à la parution de l'ouvrage de Darwin *L'expression des émotions chez l'Homme et l'Animal* (1872). Selon Darwin, les facultés mentales humaines diffèrent de celles des animaux supérieurs par leurs degrés, non par leur nature. On peut noter

ici que les arguments de Darwin ne sont pas les conclusions empiriques d'expériences contrôlées, mais sont basés sur des rapports très précis d'observations ou des anecdotes. Ces méthodes seront reprises par un de ses amis proches, George J. Romanes (1848-1889, **Encart 1.4**). Romanes écrira des ouvrages sur l'intelligence (1881) puis sur l'évolution mentale des animaux (1883). En évolutionniste radical, il propose d'aborder les fonctions mentales des espèces à la manière des études des organes que l'on peut mener en anatomie comparée.

• **Exemple** Les comportements « intelligents » sont listés chez un grand nombre d'espèces soigneusement classées. Ils ont des bases biologiques communes. Romanes insiste sur les **homologies, analogies**, le classement et la hiérarchisation des organismes et des processus mentaux (instinct, sensation, perception, mémoire, conscience...). Convaincu d'une stricte continuité entre espèces humaine et animales, il prête une intentionnalité à toutes les « actions » des organismes, de la méduse au babouin.

Encart 1.4 George John Romanes



George John Romanes est né en 1848 à Kingston au Canada, il est décédé en Grande Bretagne en 1894. Il fait ses études de médecine et de physiologie à Cambridge. Il fera l'essentiel de sa carrière à Londres. Passionné par les phénomènes mentaux, il publie quelques écrits qui retiennent l'attention de Charles Darwin. Les deux hommes auront une longue relation épistolaire avant de devenir amis proches. On pense que Romanes a eu un accès privilégié aux notes de son prestigieux collègue sur les comportements animaux. Dans tous ses ouvrages, il défend l'idée que les animaux ne sont pas des machines, qu'ils sont mus par des motivations et ressentent des émotions. Il utilise une méthode d'analyse des comportements par « introspection par analogies » (des processus mentaux analogues interviennent chez l'observateur et le sujet, 1881). Il proposera d'envisager le développement de la pensée humaine à travers des théories de Darwin (1888). Il terminera sa carrière en étudiant la physiologie des invertébrés. Romanes est l'inventeur de la « psychologie animale ».

Les travaux de Romanes sont parfois considérés dans la littérature de façon ambiguë ; il arrive qu'on présente cet auteur comme un des précurseurs du béhaviorisme. Cependant, les observations de Romanes sont basées essentiellement sur des anecdotes et ne sont pas très parcimonieuses dans leurs interprétations. Elles ont subi de très vives critiques de Morgan lui-même, puis de ses disciples. C'est probablement plus par leur radicalité évolutionniste que les ouvrages de Romanes ont participé au développement d'un contre-courant rigoriste en Europe et aux États-Unis dans les sciences des comportements. Dans le même temps, les naturalistes Jean-Henri Fabre (1879-1914), William Morton Wheeler (1855-1937) ou Wallace Craig (1876-1954) développent le concept d'**instinct** héréditaire chez l'animal. De son côté Jacob von Uexküll (1864-1944, **Encart 1.5**) propose en 1934

le concept d'univers subjectif propre de l'animal, l'**Umwelt**. Selon lui chaque espèce possède son propre monde d'actions et de perceptions (cf. chap. 2 § 2). Pour cet auteur, les facteurs de l'environnement sont porteurs de « significations » pour l'organisme. Ce dernier utilisera ces significations conformément à son plan d'organisation.

• **Exemple** Pour l'illustrer, von Uexküll écrit par exemple : « L'utilisation des aliments ne se réduit pas à la diminution de leur volume sous l'action des dents, à leur traitement chimique dans l'estomac et l'intestin, mais englobe également leur découverte par les yeux, et leur reconnaissance par le nez et le palais ».

On voit apparaître sous la plume de von Uexküll que les espèces (y compris végétales), ne peuvent être réduites à leur simple physiologie (cet auteur compare la démarche du physiologiste à celle d'un mécanicien). Elles apparaissent comme porteuses d'une forme de « subjectivité » à l'observateur humain, subjectivité elle-même résultat de l'évolution de l'espèce. Ce dernier doit donc s'efforcer de considérer ce que l'organisme perçoit – et « interprète » comme signifiant – de son environnement pour comprendre le vivant. C'est sur ce courant naturaliste, profondément évolutionniste et comparatiste que naît l'éthologie en tant que discipline de la biologie. L'influence des ornithologues Konrad Lorenz (1903-1989, **Encart 1.1**), Nikolaas Tinbergen (1907-1988, **Encart 1.2**) et du zoologue Karl von Frisch (1886-1982) sera considérable dans le développement de ce courant. Ces auteurs insistent sur la nécessité de considérer l'histoire de l'espèce pour comprendre les comportements. Sans négliger l'importance de l'histoire individuelle et des apprentissages, ils démontrent par l'expérience et des observations rigoureuses l'existence de comportements hérités et de prédispositions à l'apprentissage chez chaque espèce. Ce courant des sciences des comportements sera qualifié par Lorenz lui-même d'**objectiviste** (1935). Contrairement aux behavioristes qui pensent que les organismes sont des pages blanches à la naissance qui se remplissent au cours de leur développement, les objectivistes insistent sur les mécanismes déclencheurs, « **innés** » des comportements. Ces mécanismes déclencheurs sont spécifiques des espèces, ils interviennent de façon adaptative et sont les résultats de la sélection naturelle. Un comportement ne peut donc se comprendre que si l'on connaît l'environnement auquel l'animal est confronté et dans lequel son espèce a évolué. L'éthologiste ne peut donc pas s'affranchir d'observations et d'expérimentations dans le milieu naturel de l'animal. Les chercheurs doivent en outre étudier un comportement chez un large éventail d'espèces phylétiquement plus ou moins éloignées, dans plusieurs contextes différents pour en déterminer ses éventuelles « valeurs adaptatives ».

En 1963, Tinbergen circonscrit précisément la démarche et les questions de l'éthologie dans son ouvrage « *On aims and methods of ethology* » : un comportement doit être identifié et décrit le plus précisément possible. On déterminera chez les espèces sa « causalité immédiate » (les facteurs de l'environnement, externe et interne, qui le déclenchent), son « développement » (le poids de l'histoire de l'individu dans son expression), son « évolution » (le poids de l'histoire de l'espèce dans son expression) et sa « fonction » (sa valeur adaptative). Les deux premières questions concernent les problèmes « proximaux », les suivantes concernent les problèmes « ultimes », elles sont plus spécifiques de la biologie.

• **Exemple** Comme illustration, on peut tenter d'aborder le problème du mal des transports (cinétose) selon ces quatre questions. Les vertiges et les nausées peuvent être provoqués par le balancement d'une embarcation (« causalité » externe), ils-elles sont du(e)s à un conflit entre les informations de mouvements perçues par le système vestibulaire et le système visuel. On étudiera les connexions entre ces systèmes, les répercussions sur les effecteurs, les neuromédiateurs impliqués, l'état physiologique et psychologique du sujet (« causalité » interne). Ces éléments constituent ce que Tinbergen appelle la « causalité immédiate » du comportement. L'observateur curieux s'interrogera également sur les expériences passées qui ont pu conduire le sujet à développer ces symptômes (« développement »). Les réponses à ces questions proximales permettront à elles seules de traiter ces symptômes désagréables. Le naturaliste prolongera ce questionnement : quelle est la « fonction » (valeur adaptative) de la cinétose ? Une hypothèse intéressante a été proposée par Michel Treisman de l'Université d'Oxford (1977) : les nausées seraient une réponse adaptative de l'organisme à une intoxication par des neurotoxines (une proportion importante de ces toxines provoque des vertiges). Ces symptômes seraient apparus au cours de l'Évolution en favorisant les individus capables d'éliminer les toxines ingérées après les premiers signes d'intoxication (« Évolution », histoire de l'espèce). Les cinétoses interviennent chez de nombreuses espèces (chevaux, singes, moutons, plusieurs espèces d'oiseaux, et même chez des poissons comme la morue), mais pas chez d'autres (lapins ou cochons d'Inde). En comparant les espèces, le naturaliste pourra par exemple déterminer si le mal des transports intervient chez les espèces qui présentent les probabilités d'intoxication alimentaires les plus élevées dans des conditions naturelles. Les questions qui concernent la valeur adaptative et l'Évolution des comportements constituent les questions « ultimes » de la biologie.

Les dissensions sont nombreuses et les débats âpres entre objectivistes et béhavioristes. Ils vont durer jusque dans les années 1960, lorsque certaines évidences expérimentales vont mettre à mal les théories béhavioristes (cf. ci-dessous). En 1973 Lorenz, Tinbergen et von Frisch obtiennent le prix Nobel de physiologie et de médecine (il n'existe pas de prix Nobel de biologie). Les conceptions béhavioristes s'éteignent progressivement des sciences des comportements, avec une certaine viscosité parfois, en fonction des pays et des disciplines. L'éthologie moderne (ou biologie des comportements) est profondément ancrée en Europe dans le cadre de la discipline originellement proposée par Tinbergen en 1963. On la qualifie souvent d'ailleurs d'éthologie « classique » ou « lorenzienne ». De nombreuses disciplines émanant de l'éthologie classique ont émergé et se sont focalisées plus précisément sur certaines questions comme par exemple l'écologie comportementale ou la sociobiologie concernant les questions ultimes, la neuro-éthologie ou l'éthologie cognitive plus tournées vers les problèmes proximaux. La reconnaissance internationale et le succès académique et scientifique de ces différentes disciplines illustre bien la vitalité, la pluridisciplinarité et les capacités d'adaptation de l'éthologie.

Encart 1.5 Jacob von Uexküll



Jacob von Uexküll est né en 1864 en Russie, mort en Italie en 1944. Il fonde en 1925 à Hambourg l'Institut du Milieu et de l'Environnement. Très inspiré par la philosophie kantienne, il a développé une réflexion profonde et riche sur les relations que les êtres entretiennent avec leur environnement. Selon lui (1934), pour comprendre l'animal, il ne suffit pas de le décrire comme un mécanicien décrit les mécanismes d'une machine. Ce ne sont que les « apparences » du vivant. L'animal vit dans son propre monde (*Umwelt*), constitué d'un monde perceptif (*Merkwelt*) et d'action (*Wirkwelt*). L'observateur, qui vit dans son propre *Umwelt*, se doit de connaître et de comprendre celui du sujet. On retient souvent dans la littérature le premier exemple développé dans son ouvrage, l'exemple de la tique. Cette dernière semble avoir des systèmes sensoriels, moteurs et une perception du temps complètement différents des nôtres. Pour ne citer que cette dernière, l'unité de temps perçue chez l'humain serait celle de la persistance rétinienne des images (1/18^e de seconde) et celle de la durée de sa digestion. Selon von Uexküll, la perception du temps chez la tique doit être très différente, car il en a conservé une qui est restée presque immobile, sans se nourrir pendant 18 ans avant qu'elle ne se reproduise. La pensée de cet auteur aura une influence considérable dans l'évolution de la relation entre l'humain et l'animal.

2.4 Naissance de l'éthologie cognitive

La « révolution cognitive » intervient à la fin dans les années 1950 par l'avènement et le développement spectaculaire de l'informatique et de l'intelligence artificielle, avec des moyens considérables car à l'époque à des fins, notamment, militaires. Ces nouvelles sciences offrent une opportunité d'étudier de façon rigoureuse l'activité mentale humaine pour permettre à la machine de reproduire une part de son activité intellectuelle. L'informatique utilise les notions d'information bien entendu, mais également d'encodage, de langage, de logique, de programmes, de stockage, de stratégie, de symbole et de représentations... Même si certaines de ces notions « clefs » sont déjà développées dans le cadre de la « psychologie mentaliste », courant philosophique puissant à cette époque. L'influence du courant des sciences de l'information sera considérable dans les sciences des comportements humains. Elle fera naître dans les années 1960 le courant de la psychologie cognitive, notamment sous l'impulsion d'auteurs tels que le linguiste Noam Chomsky (1929-...) ou le psychologue George Miller (1920-2012).

Si le langage humain constitue une porte ouverte sur l'étude des représentations et des états subjectifs pour le psychologue, la révolution cognitive s'est immiscée plus difficilement et progressivement dans les sciences des comportements animaux. Cependant les questionnements et débats scientifiques sur les états et les processus mentaux chez les animaux sont intervenus très tôt, à la fin du XIX^e siècle (cf. George Romanes, **Encart 1.4**).

À partir de séries d'expériences élégantes, Edward Tolman (1886-1959) démontre en 1948 (*Cognitive maps in rats and Man*) que des rats sont capables d'apprendre la

structure d'un labyrinthe en l'explorant librement, sans renforcement. Tolman qualifie ces apprentissages de « latents » (cf. chap. 2 § 3 et § 5). Ces résultats mettent à mal la loi de l'effet de Thorndike. Tolman introduit également la notion de « carte cognitive » ; l'animal serait susceptible de construire une représentation mentale de la configuration d'un labyrinthe. Tolman montre également que l'animal peut résoudre une tâche spatiale en utilisant plusieurs « stratégies mentales ». Le schéma béhavioriste originel selon lequel l'animal ne peut répondre que de façon invariante à des stimuli donnés s'en retrouve profondément modifié. Les travaux de Tolman illustrent parfaitement les premières transformations internes qui sont intervenues dans les théories béhavioristes ; provenant lui-même de ce courant des sciences des comportements, ce chercheur en utilisait les méthodes rigoureuses et les rongeurs de prédilection.

Avant lui, Wolfgang Köhler (1887-1967, **Encart 1.6**) soumet des chimpanzés à des problèmes complexes, par exemple d'aller chercher de la nourriture hors de portée en utilisant des caisses ou en combinant des objets (cf. chap. 2 § 5). Köhler montre que l'un d'entre eux (Sultan) semble envisager mentalement le problème et ses solutions de façon globale pour le résoudre. Cette résolution n'intervient pas par essai-erreur ou par tâtonnement, mais par compréhension brusque, par « insight » (1925, dans *The mentality of apes*, cf. chap. 2 § 5). Köhler provient d'un courant de la psychologie du début du xx^e siècle appelé « gestaltisme » ou « psychologie de la forme » (cf. chap. 2 § 2). Très schématiquement selon la psychologie de la forme, l'image que l'on se construit mentalement de son environnement est différente de la simple juxtaposition des informations visuelles que l'on perçoit.

• **Exemple** Un sujet construira mentalement la globalité d'un cercle s'il n'en voit que des parties. Köhler a transposé les fondements de ce courant, à l'origine basé sur les seules perceptions visuelles, à la résolution mentale de problèmes : dans l'exemple choisi, le cercle devient la solution du problème (ici « utiliser une caisse et un bâton »), les parties du cercle sont les éléments qui permettent d'arriver à la solution (ici les caisses, la récompense, le bâton). Köhler attribue au chimpanzé la capacité de combiner mentalement les différents éléments de la solution du problème pour le résoudre : il le comprend. Il écrit « [...] la compréhension du problème par le chimpanzé [...] est déterminé par son appréhension visuelle de la situation. [...] Souvent l'animal s'immobilise avant de comprendre, cela pourrait être parce que la situation est trop complexe pour être visuellement capturée dans son ensemble ». On est très loin des interprétations de type « essais-erreurs » proposées par Thorndike. Même si le terme « représentation mentale » n'apparaîtra que quelques décennies plus tard, Köhler jette les premières bases de l'étude des représentations mentales chez un animal. Il est intéressant de noter que dans ses observations extrêmement rigoureuses, Köhler prête à Sultan des états mentaux comme la colère, la surprise, la perplexité...

L'étude scientifique de la cognition chez l'animal va émerger dans les années 1960 entre l'enclume béhavioriste et le marteau objectiviste. En effet, les pratiquants de ces courants ont en commun de ne baser leurs raisonnements que sur des comportements

observables et mesurables. Du côté des behavioristes, le principe de parcimonie de Morgan ne permet pas au chercheur de se questionner sur les états mentaux de l'animal. Du côté des objectivistes, en 1951 Tinbergen écrit « l'éthologiste ne devrait pas tenter de mener des investigations sur les états subjectifs de l'animal [puisqu'il n'y a] pas de moyen d'obtenir [...] des preuves objectives à leur propos ». La cognition correspondant par définition à des processus mentaux à propos desquels l'observateur ne peut élaborer que des hypothèses par **inférence**, elle sort en principe des champs d'investigation princeps des sciences des comportements de l'époque. Les tenants de l'éthologie classique, Tinbergen et Lorenz, amorcent cependant plusieurs pas vers les psychologues de la forme ; dès 1949, ils organisent un symposium à Cambridge dédié aux « mécanismes physiologiques du comportement animal » avec notamment Kölher, et des physiologistes du comportement comme John Young et Karl Lashley. En 1970, un précurseur de l'éthologie humaine, Irenaus Eibl-Eibesfeldt (*Éthologie : la biologie du comportement*) écrit « le comportement est une manifestation dans le temps », par manifestation il entend, mouvement, sensation, mais aussi pensée. En s'intéressant à l'humain, Eibl-Eibesfeldt propose que l'éthologie s'intéresse aux processus mentaux et aux développements d'outils conceptuels et méthodologiques dédiés. Les méthodes rigoureusement contrôlées sont initialement héritées du behaviorisme. L'éthologie cognitive en tant que discipline naît sous la plume de Donald R. Griffin (1976, *The question of animal awareness*), qui la définit comme « l'étude de l'expérience mentale des animaux quand ils se comportent dans leur environnement naturel [...] ». Cette discipline connaîtra un essor considérable sous l'impulsion de chercheurs comme Jacques Vauclair ou Richard Gallistel qui définiront et circonscrirent précisément les différents types de représentations chez l'animal. Il est à noter que même si les études de la cognition animale s'y réfèrent fréquemment, elles n'abordaient pas originellement tous les processus mentaux qui peuvent potentiellement intervenir chez l'animal : tempérament, état émotionnel, humeur, imagination (représentation d'un objet ou d'un événement fictif), conscience, états subjectifs... L'évolution rapide des idées concernant le bien-être animal, les relations de l'humain avec la faune domestique ou sauvage, ont élargi le champ de l'éthologie cognitive à ces domaines. La discipline vit un développement récent puisque certains auteurs, comme Gordon Burghardt (*The genesis of animal play*, 2004) propose que l'état subjectif de l'animal ne soit plus un sujet d'étude qui se déclinerait selon les quatre questions de Tinbergen, mais constituerait en soi une cinquième question qui devrait être abordée pour tous les comportements. L'éthologie cognitive suit une voie que von Uexküll avait ouverte il y a bientôt un siècle : la « cognition comparée » se transforme en une « cognition comparative » dans laquelle les chercheurs s'intéressent davantage aux différentes formes d'architectures cognitives qui peuvent exister chez différentes espèces animales : l'éthologue ne visera plus systématiquement à rechercher chez l'animal des formes de cognition que l'on connaît déjà chez l'humain. Les illustrations de ces approches seront nombreuses parmi les différents thèmes abordés dans cet ouvrage.

Encart 1.6 Wolfgang Köhler



Wolfgang Köhler est né en 1887 en Estonie, mort en 1967 aux États-Unis. Il a soutenu une thèse en psychologie à Berlin en 1909 sur la perception auditive chez l'humain. Il a continué ses recherches à l'université de Francfort en tant qu'assistant. Köhler a élargi ses recherches aux problèmes généraux de la perception et de l'interprétation subjective des signaux. Ce courant de la psychologie qui s'intéresse aux processus subjectifs est la phénoménologie. C'est sous cet angle que Köhler a créé, avec ses collègues (dont les psychologues Max Wertheimer et Kurt Koffka) le courant de la Gestalt. En 1913, Köhler prend la direction de la station d'étude de l'académie prussienne des sciences à Ténérife dans les îles Canaries. C'est aux Canaries et en tant que Gestaltiste que Wolfgang Köhler développera ses travaux sur la résolution de problèmes chez les chimpanzés. Avec l'arrivée du nazisme en Allemagne, Köhler émigrera aux États-Unis où il finira sa carrière en 1955 à l'Université de Pennsylvanie puis à Princeton. L'influence de Köhler a été considérable dans l'avènement des sciences cognitives, particulièrement en psychologie et en éthologie.

Les points clés du chapitre

- 1 La notion de « cognition » est plus utilisée pour les animaux que celle « d'intelligence », car sa définition est plus précise tout en intégrant des phénomènes plus larges.
- 2 Dans la littérature la « cognition » concerne des capacités d'abstraction pour les animaux phylétiquement proches de l'humain, elle qualifie également des mécanismes mentaux plus élémentaires chez les invertébrés et les vertébrés inférieurs.
- 3 On peut étudier la cognition en conditions contrôlées sur des animaux maintenus en captivité (méthode généraliste) et/ou en observant les animaux sauvages dans leur milieu (méthode naturaliste).
- 4 Selon les behavioristes, les comportements, aussi complexes soient-ils, sont acquis par des conditionnements. Ils sont le résultat de l'histoire de l'individu.
- 5 Pour les objectivistes, les comportements sont un mélange d'inné et d'acquis, ils sont donc, au moins en partie, les résultats de l'histoire de l'espèce.
- 6 En comparant différentes espèces, les éthologues vont s'efforcer de décrire et comprendre les processus cognitifs (mécanismes, processus nerveux sous-jacents...), leur fonction adaptative et leur origine évolutive.



- 1.1** Qu'est-ce que la cognition dans son sens le plus large ?
- ☐ a. la capacité à résoudre un problème
 - ☐ b. la faculté de penser, de raisonner et de verbaliser son raisonnement
 - ☐ c. la perception, l'encodage, la combinaison et la mémorisation des informations
- 1.2** Qu'est-ce qu'un savoir déclaratif ?
- ☐ a. le « savoir que »
 - ☐ b. le « savoir comment »
 - ☐ c. le « savoir pourquoi »
- 1.3** L'approche généraliste est...
- ☐ a. l'observation de l'animal dans son milieu naturel
 - ☐ b. l'observation de l'animal en conditions contrôlées
- 1.4** Comment Aristote conçoit-il la relation corps-âme ?
- ☐ a. l'âme et le corps sont constitués d'atome
 - ☐ b. l'âme est la fonction du corps
 - ☐ c. corps et âme sont dissociés l'âme est immortelle, pas le corps
- 1.5** Selon le courant behavioriste :
- ☐ a. les comportements ne sont pas acquis par conditionnements
 - ☐ b. l'histoire de l'espèce influence de façon majeure les apprentissages
 - ☐ c. il n'est pas très utile de comparer les comportements chez de nombreuses espèces, car ils répondent à des lois universelles
- 1.6** Selon le courant objectiviste :
- ☐ a. les comportements sont tous innés
 - ☐ b. l'histoire de l'espèce influence de façon majeure les apprentissages
 - ☐ c. il n'est pas très utile de comparer les comportements chez de nombreuses espèces, car ils répondent à des lois universelles
- 1.7** Quelles sont les questions ultimes du courant objectiviste à propos d'un comportement ?
- ☐ a. sa fonction et son développement
 - ☐ b. sa causalité et son développement
 - ☐ c. sa fonction et son évolution
 - ☐ d. son évolution et son développement
- 1.8** Quelles observations sont à l'origine de l'étude scientifique des états mentaux de l'animal ?
- ☐ a. les observations de Thorndike qui semblent montrer que les comportements renforcés positivement sont consolidés
 - ☐ b. les observations de Tolman qui montrent la possibilité d'apprentissages latents chez le rat
 - ☐ c. les observations de von Uexküll sur la vie des tiques
 - ☐ d. les observations de Köhler sur la résolution de problème chez le chimpanzé



Entraînez-vous

- 1.1** Pourquoi peut-on considérer qu'Aristote est un précurseur du naturalisme ?
- 1.2** Qu'est-ce que la loi de l'effet de Thorndike ?
- 1.3** Proposez un exemple de recherche en éthologie classique pour étudier le comportement de migration chez le saumon.
- 1.4** Qu'a mis en évidence l'expérience de Tolman ?
- 1.5** Quels éléments l'éthologie cognitive a-t-elle puisés dans les courants behavioristes et objectivistes ? À l'inverse quels principaux verrous ces courants ont-ils opposés à l'approche cognitive des comportements ?
- 1.6** Quelle différence peut-on proposer pour différencier «cognition comparée» et «cognition comparative» ?



- 1.1** Qu'est-ce que la cognition dans son sens le plus large ?
☐ c. la perception, l'encodage, la combinaison et la mémorisation des informations.
On utilisera cette définition en cognition comparative car elle n'exclut pas l'étude des systèmes « simples », « rudimentaires », ou simplement très éloignés de la cognition humaine.
- 1.2** Qu'est-ce qu'un savoir déclaratif ?
☐ a. Le « savoir que ».
- 1.3** L'approche généraliste est...
☐ b. l'observation de l'animal en conditions contrôlées.
- 1.4** Comment Aristote conçoit-il la relation corps-âme ?
☐ b. l'âme est la fonction du corps.
- 1.5** Selon le courant béhavioriste :
☐ c. il n'est pas très utile de comparer, d'étudier de nombreuses espèces, car les comportements répondent à des lois universelles.
- 1.6** Selon le courant objectiviste :
☐ b. l'histoire de l'espèce influence de façon majeure les apprentissages.
Les objectivistes sont des naturalistes qui basent leur travail sur les théories de l'Évolution pour comprendre les systèmes biologiques.
- 1.7** Quelles sont les questions ultimes du courant objectiviste à propos d'un comportement ?
☐ c. sa fonction et son évolution.
- 1.8** Quelles observations sont à l'origine de l'étude scientifique des expériences mentales de l'animal ?
☐ b. les observations de Tolman qui montrent la possibilité d'apprentissages latents chez le rat.
☐ c. les observations de von Uexküll sur la vie des tiques.
☐ d. les observations de Kölher sur la résolution de problème chez le chimpanzé.



- 1.1** Aristote est un philosophe de la Nature. Il a construit sa réflexion sur des observations naturalistes, sur la continuité entre vivant et non-vivant, entre plantes et animaux.
- 1.2** Pour Thorndike, lorsque l'animal est placé dans une situation donnée, seuls les comportements préalablement récompensés vont s'exprimer. Les autres vont s'éteindre.
- 1.3** On peut étudier les différents facteurs qui vont déclencher la migration (facteurs de l'environnement, physiologiques, neurobiologiques, cognitifs...). On peut envisager expérimentalement de modifier l'expérience des juvéniles (en contrôlant les caractéristiques chimiques du cours d'eau dans lequel les larves ont éclos par exemple). Ces questions de causalité et de développement concernent les problèmes proximaux. On peut se questionner également sur la fonction de ces migrations qui poussent les indi-

vidus à retourner se reproduire où ils sont nés. On pourra considérer les contraintes adaptatives s'exerçant chez d'autres espèces montrant des comportements similaires (tortues, anguilles...). Ces questions sur la fonction et l'évolution du comportement sont les problèmes ultimes proposés par N. Tinbergen.

- 1.4** Tolman a montré qu'un rat en exploration libre (sans renforcement) pouvait apprendre les caractéristiques d'un labyrinthe. C'est ce qu'il a appelé « apprentissage latent ».
- 1.5** L'éthologie cognitive a pris du béhaviorisme les méthodes d'apprentissage de l'animal en conditions contrôlées, elle a pris du courant objectiviste les méthodes comparatives sur une grande variété d'espèces et les observations de l'animal en milieu naturel.
- 1.6** La cognition comparée est focalisée sur les processus cognitifs observés chez l'humain. La cognition comparative considère les différentes formes de cognition qui peuvent exister chez les espèces, y compris celles qui sont peu étudiées chez l'humain, par exemple l'« intelligence collective » des fourmis.

Relation de l'animal à son environnement physique

Introduction

Ce chapitre s'intéresse à différents problèmes auxquels les animaux sont confrontés dans leur environnement. Différents types d'apprentissages sont décrits, leurs mécanismes, les méthodes qui permettent de les mettre en évidence. Les représentations perceptives de l'environnement seront abordées par le biais des illusions visuelles et des stratégies de navigation spatiale. Le chapitre abordera ensuite les mécanismes de raisonnement à travers, notamment, l'utilisation d'outils. Il proposera une approche innovante pour mieux comprendre les processus de prise de décision chez l'animal. Ces différents domaines s'appuieront très largement sur des illustrations par des comportements intervenant dans le milieu naturel.

Objectifs

- Connaître** les principaux phénomènes allant de la construction de différents types de représentations à la prise de décision.
- Identifier** la complexité relative des processus impliqués dans la relation à l'objet.
- Définir** les principales notions relatives à la relation à l'objet, l'espace et le temps.
- Expliquer** les méthodes utilisées (apprentissage) pour interroger l'animal.

Plan

- 1 Les apprentissages
- 2 Perception et illusions visuelles
- 3 Navigation spatiale
- 4 Le temps
- 5 Résolution de problèmes
- 6 Prise de décision et neuroéconomie

1 Les apprentissages

La capacité à apprendre est fondamentale pour la survie des animaux dans un environnement variable. Certains comportements actuels ont été acquis par modification génétique au cours de l'évolution, mais cette acquisition n'est possible que lorsque les déclencheurs de ces comportements ainsi que leurs fonctions restent stables sur plusieurs générations. Cela peut être le cas de comportements sexuels ou de l'utilisation de phéromones par

exemple. Cependant, d'innombrables comportements exprimés par l'animal nécessitent une interaction forte avec un milieu environnant changeant. Ces comportements doivent pouvoir s'adapter en temps réel aux conditions actuelles pour garder leur efficacité. C'est ce que permettent les apprentissages. La capacité d'apprendre permet une grande richesse comportementale, de nombreux comportements pouvant apparaître ou être affinés en fonction des expériences individuelles. Ils n'ont donc pas à être entièrement codés par le génome.

Remarque La possibilité d'apprendre est commune à l'ensemble du règne animal. Même des organismes unicellulaires comme les myxomycètes font preuve d'une certaine faculté d'adaptation de leur comportement au milieu en apprenant par exemple à cesser de réagir à la présence répétée mais non nocive d'un répulsif chimique naturel (habitation).

1.1 Apprentissages associatifs élémentaires

Un apprentissage associatif élémentaire se définit par l'acquisition d'un lien prédictif ou d'une association entre un stimulus, un événement ou un comportement *a priori* neutre pour l'animal et un stimulus ou événement porteur d'un sens biologique (récompense alimentaire, prédateur...). Ainsi, un enfant pourra apprendre rapidement qu'approcher sa main du feu induit une douleur ou que le fait qu'on lui attache un bavoir autour du cou implique l'arrivée prochaine de nourriture.

ATTENTION !

Il existe une distinction historique entre les apprentissages associatifs impliquant un stimulus neutre extérieur (apprentissage associatif classique ou Pavlovien) et ceux impliquant un comportement produit par l'animal lui-même (apprentissage associatif instrumental ou opérant). Cependant, les principes théoriques sous-jacents sont similaires. Il est parfois difficile de dissocier les deux types d'associations car, dans les situations naturelles, un comportement est souvent déclenché par une stimulation sensorielle.

a) Conditionnement classique ou pavlovien

Le conditionnement pavlovien a été décrit historiquement grâce aux expériences d'Ivan Pavlov (1849-1936), un physiologiste russe, lauréat du Prix Nobel de physiologie et médecine en 1904, travaillant sur le fonctionnement du système digestif.

DÉFINITION

Un **conditionnement pavlovien** est le processus durant lequel un animal apprend une association entre un stimulus de son environnement (son, odeur...) au préalable neutre (**Stimulus Conditionné** ou Conditionnel, SC) et un stimulus (**Stimulus Inconditionné** ou Inconditionnel, SI) induisant un comportement ou une réponse physiologique "innée" ou réflexe (**Réponse Inconditionnée** RI) chez l'animal. Suite au conditionnement, le SC induit directement la réponse normalement induite par le SI (la **Réponse** devient donc ainsi **Conditionnée**, RC).

Pavlov a ainsi mis en évidence que le comportement réflexe de salivation (RI) du chien face à la présentation de nourriture (SI) pouvait être induit uniquement par la perception d'un son de cloche (SC), quand cette cloche retentissait juste avant la présentation de la nourriture plusieurs jours de suite (Pavlov, 1927).

Pour qu'un tel conditionnement fonctionne, il est nécessaire que le SC soit fortement prédictif de l'arrivée du SI et ce, dans une fenêtre temporelle limitée. Le SC doit donc être perçu avant le SI sinon l'association n'a pas de valeur prédictive pour l'animal. De plus, l'association sera d'autant plus forte que l'arrivée du SI suit rapidement voire débute avant la fin de la présentation du SC. Il est important de noter que l'on ne parle de conditionnement pavlovien que s'il est possible de mettre en évidence au préalable que le SC n'induit effectivement aucune réaction d'intérêt chez l'animal avant l'association et, qu'au contraire, le SI entraîne bien une réponse clairement définie et mesurable (cf. **Encart 2.1**).

Enfin, il est tout à fait possible d'avoir des conditionnements impliquant plusieurs SC. Si les SC (son + lumière, par exemple) sont présentés ensemble comme prédictifs du SI, à la fois le SC1 et le SC2 peuvent induire la RC à la suite du conditionnement. L'intensité de la réponse est généralement plus forte avec une présentation des deux SC en même temps. Il faut noter que la **saillance** relative de chaque SC a une grande importance dans ce cas-là. Si l'un des SC est dominant dans le système perceptif et attentionnel de l'animal, l'autre SC pourra être ignoré (**masquage**). Deux SC peuvent aussi acquérir un caractère prédictif du SI de façon successive grâce à un **conditionnement** dit **de second ordre**. Lors d'une première phase, le SC1 est associé au SI. Lors d'une seconde phase, le fait de présenter ensemble, en l'absence du SI, les SC1 et SC2 permet un transfert du pouvoir prédictif du SC1 au SC2, même si ce dernier n'a jamais été associé au SI directement.

b) Conditionnement instrumental ou opérant

Le conditionnement opérant se distingue du conditionnement pavlovien par le fait qu'il ne s'agit pas de conditionner un comportement ou une réponse physiologique réflexe mais un comportement contrôlé activement par l'animal. De ce fait, l'animal doit être motivé à produire ce comportement et l'on parle par conséquent d'un **renforcement** à la place du SI.

• **Exemple** L'animal apprend l'association entre un comportement actif (par exemple se rendre dans une zone donnée de son territoire) et un renforcement positif (par exemple découverte de la présence de nourriture) ou négatif (par exemple, territoire d'un prédateur). Les renforcements peuvent donc être de valence positive (appétant ou attractif, activant un circuit nerveux de la récompense) ou négative (aversif ou répulsif induisant une menace, une douleur ou une gêne).

Ce type d'apprentissage est fortement étudié en laboratoire depuis l'émergence des boîtes de Skinner (psychologue expérimental américain, 1904-1990) dans lesquelles des animaux de laboratoire (classiquement des rongeurs ou des pigeons) sont conditionnés à actionner un bouton ou un levier ou à se rendre dans un compartiment du dispositif afin

d'obtenir une boulette de nourriture ou éviter un choc électrique. Le principe du conditionnement opérant est aussi à l'origine des formes de dressage basées sur l'obtention d'une récompense alimentaire ou sociale (caresse, flatterie, encouragement) mais aussi dans les thérapies comportementales appliquées chez des patients en cas de troubles cognitifs, avec l'utilisation de récompenses ou de punitions légères pour favoriser ou inhiber un comportement. Ce type de conditionnement peut permettre de développer chez l'animal des comportements qui n'appartiennent originellement pas au répertoire classique de l'espèce.

Exemple Des bourdons peuvent être conditionnés à « jouer » au football (**Fig. 2.1**). Dans une expérience récente en 2017, Loukola et ses collaborateurs ont ainsi entraîné des bourdons, étape par étape, à faire rouler une balle dans une arène afin de l'amener dans un trou pour obtenir une récompense sucrée.

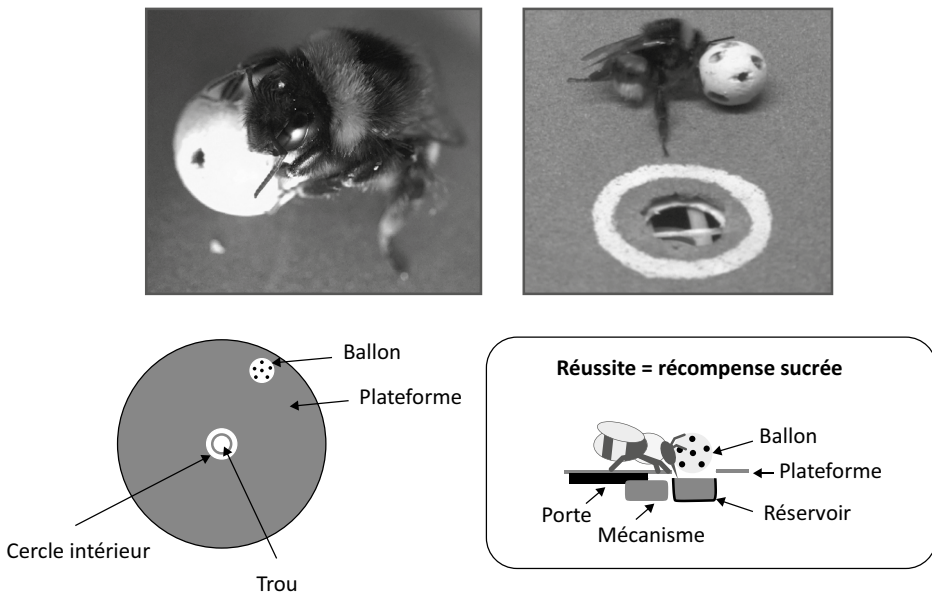


Figure 2.1 – Des bourdons peuvent être conditionnés à placer une balle au centre d'une arène pour obtenir une récompense sous forme d'eau sucrée.

L'émergence de ce comportement non naturel chez cette espèce est permise par un conditionnement par étapes. Tout d'abord, la balle est imbibée de sucre pour que le bourdon l'associe à une récompense et soit donc par la suite amené à manipuler cette balle même en l'absence de sucre. Grâce à l'exploration de la balle, le bourdon pourra par hasard se rapprocher du centre et obtenir ainsi une solution sucrée. Bien que la réalisation de ce comportement soit au départ due au hasard et donc très lente, le bourdon apprend rapidement que ce comportement est renforcé positivement et va donc, au fil des essais, amener la balle de plus en plus rapidement et directement au centre de l'arène (Loukola et al., 2017). Schéma extrait avec permission de Loukola et al. 2017. Photographie: Olli et Lida Loukola.

Remarque Il est important de noter que la plupart des apprentissages associatifs dans la nature impliquent une intrication des dimensions pavlovienne et opérante. Ainsi, avec l'expérience, un stimulus (présence de vautours dans le ciel) induit un comportement d'approche afin d'obtenir une récompense alimentaire (carcasse) chez les hyènes par exemple.

c) Modèle théorique

Les paramètres influençant l'efficacité d'un conditionnement découvert par de nombreux travaux expérimentaux ont été théorisés formellement grâce au modèle classique de Rescorla et Wagner en 1972 (voir aussi chap. 2 § 5).

Le modèle de Rescorla et Wagner

Ce modèle se base sur le changement de la force associative entre un SC et un SI donnée par la formule suivante :

$$\Delta V = \alpha(\lambda - V)$$

Avec :

V : force de l'association entre le SC et le SI ou force prédictive du SC sur le SI.

ΔV : variation de cette force prédictive au fil des répétitions de l'association SC-SI (essais du conditionnement)

λ : magnitude du SI ou pouvoir renforçateur. C'est la valence ou le pouvoir déclencheur maximum que peut atteindre le SC

α : intensité perceptive du SC

Ainsi, lors d'un premier essai de conditionnement (première association SC-SI), $V_0 = 0$ donc $\Delta V = (V_1 - V_0) = \alpha\lambda$. Lors d'un second essai, nous avons donc $\Delta V = (V_2 - V_1) = \alpha(\lambda - V_1)$. V_1 n'est alors plus nul, ce qui implique que le gain de force associative du SC lors de cet essai sera alors moins grand que lors du premier essai (première association SC-SI). On obtient ainsi une courbe décroissante du gain de force associative au fil des essais avec une asymptote lorsque V_n se rapproche de λ (cf. **Encart 2.1**).

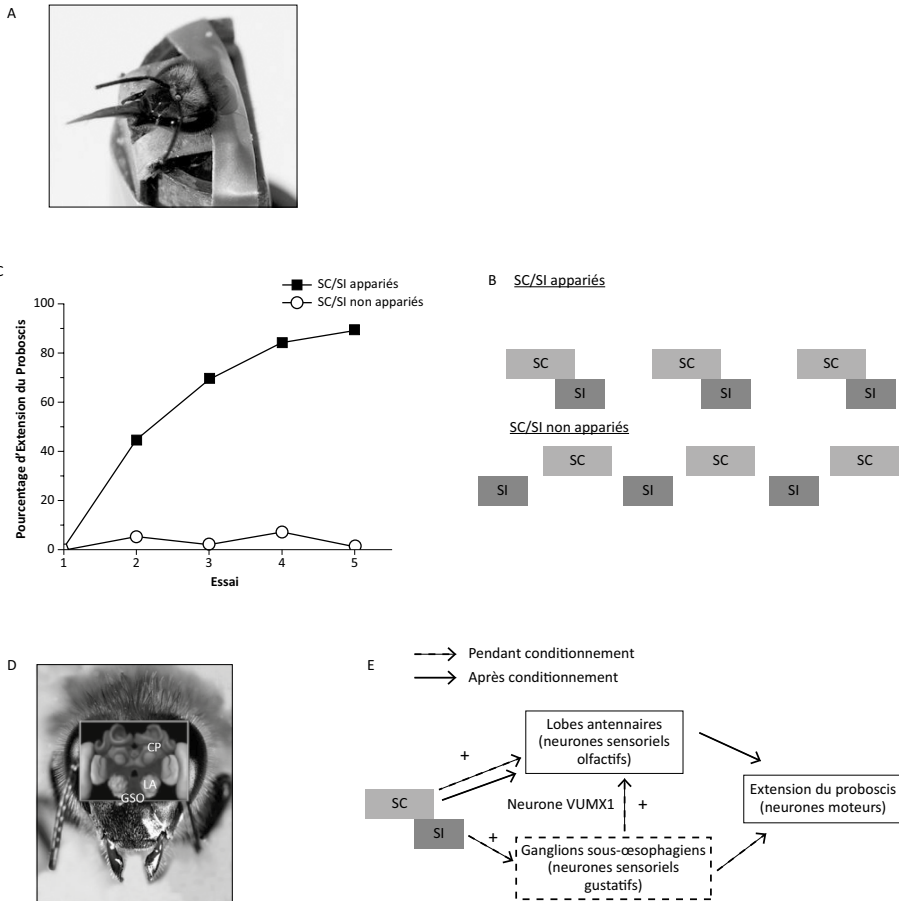
Cette équation prédit donc que l'**effet de surprise** est fondamental pour obtenir un conditionnement efficace. Si le SC considéré est déjà en partie connu comme prédictif du SI, la force du conditionnement sera limitée. En effet, plus la valeur $(\lambda - V)$ est grande, c'est-à-dire que le SC n'est pas considéré comme prédictif du SI, plus la force de l'association sera élevée. De même, la force de l'association et sa vitesse d'acquisition sont directement liées à la **valence** du SI. Plus un SI a un effet renforçateur élevé plus l'apprentissage est rapide. Ainsi, dans le cas d'un dressage par exemple, le lien entre un comportement et une récompense alimentaire sera d'autant plus rapide et solide que la récompense est particulièrement appétante et nouvelle par rapport à un aliment donné en routine à l'animal. Il s'avère donc crucial, lorsque l'on veut travailler sur les facultés d'apprentissage d'une espèce animale, de caractériser au préalable un SI (ou un renforcement) efficace et motivant pour cette espèce. Par exemple, on conditionnera plus facilement des abeilles avec une récompense alimentaire (eau sucrée) alors que des poissons-zèbres auront une motivation plus grande pour rejoindre des congénères suite à

un isolement social, cette espèce étant très grégaire. Enfin, l'**intensité** perceptive du SC (α) joue aussi un rôle fondamental sur la vitesse de l'acquisition : plus le SC est saillant dans l'environnement, plus l'animal établira rapidement le lien entre ce stimulus et le SI.

Cette équation souligne le rôle de l'effet de surprise, de la relation prédictive entre les stimuli, du pouvoir renforçateur du SI et de la **saillance** du SC sur l'apprentissage. Elle explique également la forme classique des courbes d'apprentissage ou d'acquisition obtenues lors de conditionnements (**Encart 2.1**).

Encart 2.1

Conditionnement olfactif du réflexe d'extension du proboscis chez l'abeille *Apis mellifera*



A. Le réflexe d'extension du proboscis à la détection d'eau sucrée (SI) peut être conditionné à la suite d'associations entre la récompense sucrée (SI) et la présentation d'une odeur (SC). L'abeille répondra ensuite par une extension du proboscis à la présentation de l'odeur seule. Les abeilles sont fixées dans des tubes pour permettre leur immobilisation.

- **B.** Un conditionnement efficace n'est possible que lorsqu'il y a une valeur prédictive du SC sur le SI (contingence et temporalité correctes : SC et SI appariés). Le même nombre de présentations de SC et de SI sans cet appariement temporel ne permet l'apprentissage associatif (SC et SI non appariés).
- **C.** Performance des abeilles au cours du conditionnement selon l'appariement du SC et du SI. L'extension du proboscis n'est mesurée que pendant les phases où le SC est présent seul et donc avant la présentation du SI pour pouvoir mesurer la réponse conditionnée et non la réponse au sucre. De même, les abeilles répondant avant même la présentation de l'odeur lors de l'installation dans le dispositif sont écartées de l'analyse car ces abeilles montrent un apprentissage du contexte et non du SC. On constate que seul un appariement correct du SC et du SI permet l'émergence de réponses conditionnées. La courbe d'apprentissage présente une forme typique asymptotique avec une augmentation du nombre de RC de moins en moins importante au fil des essais et la présence d'un plateau comme expliqué par la théorie. Il n'y a pas de réponse au SC avant le début du conditionnement (Essai 1).
- **D.** Vue frontale du cerveau de l'abeille. GSO : ganglion sous-œsophagien, centre sensoriel gustatif primaire ; LA : lobe antennaire, centre sensoriel olfactif primaire ; CP : corps pédonculés, centre d'intégration des différentes modalités sensorielles, responsable de la mémorisation et des apprentissages non élémentaires.
- **E.** Schéma du mécanisme du conditionnement olfactif de l'extension du proboscis chez l'abeille. Lors des essais de conditionnement, il y a activation de neurones antennaires suite à la perception de l'odeur SC suivie de l'activation du neurone VUMx1 activé par la détection de sucre (SI) et qui projette sur le lobe antennaire. Cette co-activation entraîne une potentialisation de la connexion entre les neurones olfactifs codant spécifiquement le SC et le neurone moteur responsable de l'extension du proboscis. À la suite du conditionnement, une simple activation de ces neurones olfactifs déclenchera l'activation de ce neurone moteur. Ainsi un appariement de la stimulation par électrode de VUMx1 et de la présentation du SC sans utilisation de sucre induit néanmoins une réponse conditionnée.

Par ailleurs, si λ devient nul par absence du renforcement au cours du conditionnement, la force associative diminuera progressivement au cours des présentations du SC en absence du SI, c'est ce qu'on appelle le phénomène d'**extinction**. Cet effet explique aussi l'importance de la **contingence** entre le SC et SI, c'est-à-dire la probabilité de l'association. Plus la contingence est élevée (la présence du SC est fortement prédictive du SI) plus l'apprentissage sera rapide et efficace. Si le SC n'est suivi du SI qu'avec une probabilité réduite, il pourra y avoir apprentissage du lien mais plus lentement à cause du phénomène d'extinction induit par les situations de présentation du SC seul.

d) Limites du modèle

La définition et le modèle théorique classique des apprentissages associatifs bien que valides dans la plupart des cas ne permettent pas de prendre en compte totalement la subtilité de ces apprentissages. Bien qu'en théorie, n'importe quel SC puisse être associé à un SI quand il y a respect des critères de **saillance**, de **contingence** et de **temporalité**, ce n'est pas toujours observé en pratique.

- **Exemple** L'expérience classique de Garcia & Koelling en 1966 a montré que des rats pouvaient associer une nourriture (SC : goût et odeur) avec un malaise gastro-intestinal (SI) et donc l'éviter par la suite ; en revanche, ils s'avéraient incapables d'associer une lumière ou un son avec un malaise. À l'inverse, une association entre cette lumière ou ce son et un choc électrique pourra s'établir facilement mais pas entre l'ingestion d'une nourriture particulière et un choc électrique. Cette expérience a été depuis généralisée à de nombreuses espèces et situations.

Il ne s'agit pas d'un problème perceptif ou d'intérêt attentionnel de l'animal mais bien d'une incompatibilité entre une certaine gamme de stimuli et certaines conséquences. Ces **associations sélectives** peuvent, suivant les cas, s'expliquer par des limites innées ou par l'expérience préalable de l'individu qui lui permet de filtrer parmi les potentiels SC, ceux qui ont la plus grande probabilité d'être signifiants.

De plus, même si l'on considère les SI ou les renforcements comme induisant des réflexes ou réponses stéréotypées, on observe néanmoins de grandes **modulations intra-individuelles** de la force du conditionnement. Il dépend de l'état physiologique du sujet (taux de satiété par exemple), du contexte (effet d'un stress, période de reproduction, etc.), du niveau d'attention ou d'éveil. Il convient donc de contrôler au maximum ces paramètres lorsque l'on étudie les performances d'apprentissage d'un individu pour le généraliser à l'ensemble de l'espèce.

Il est essentiel de noter que la grande **variabilité interindividuelle** dans l'efficacité d'un conditionnement peut être due à la maturation nerveuse ou développementale des sujets. L'âge est donc souvent contrôlé dans les expériences de conditionnement. Même lorsque l'apprentissage associatif repose sur des mécanismes neurobiologiques simples, des variations génétiques peuvent influencer les performances des individus. On peut citer les expériences de sélection génétique sur plusieurs générations des meilleurs rats dans une tâche d'apprentissage spatiale ou des mutants drosophiles incapables d'apprentissage. L'expérience passée des individus peut également modifier fortement la saillance du SC, la magnitude perçue du SI ainsi que la faculté à établir des connexions nerveuses entre ces deux stimuli.

e) Mécanismes neurobiologiques

Les premières études sur les mécanismes neurobiologiques de l'apprentissage ont utilisé le réflexe de rétraction de la branchie de l'aplysie. Il peut paraître étonnant au premier abord de s'intéresser à ce mollusque marin, phylogénétiquement très éloigné de l'espèce humaine et possédant probablement des capacités cognitives très limitées. L'aplysie s'est avérée pourtant être un modèle particulièrement pertinent. En effet, le réflexe de rétraction de la branchie (RI) de l'aplysie peut être facilement et rapidement conditionné. Pour cela, lors du conditionnement, une stimulation tactile légère au niveau du siphon ou d'une autre partie du manteau (SC) est associée à un choc électrique (SI) appliqué au niveau de la queue. Mais l'avantage de ce modèle réside surtout dans la simplicité de son système nerveux (20 000 neurones seulement). La grande taille de ses neurones

a également facilité leur dissection et les enregistrements électrophysiologiques de leur activité ainsi que leur stimulation électrique *ex vivo* dans les années 1980.

Il a ainsi pu être montré que la rétraction de la branchie était orchestrée schématiquement par l'activation d'un **neurone moteur** connecté par l'intermédiaire d'inter-neurones à des **neurones sensoriels** eux-mêmes activés par la stimulation des différentes zones du manteau ou du siphon (**Fig. 2.2**). En effet, un simple contact avec l'un ou l'autre induit une rétraction fugace et de courte durée de celle-ci. Il existe donc des synapses excitatrices entre ces neurones sensoriels et le neurone moteur. Au cours du conditionnement, l'activation modérée d'un neurone sensoriel par léger contact du manteau (SC) précède légèrement l'activation forte d'un autre neurone sensoriel par un choc électrique au niveau de la queue de l'aplysie (SI). Ces deux neurones sensoriels activent le neurone moteur et induisent ainsi la rétraction prolongée de la branchie (RC). Grâce à l'utilisation d'électrodes excitatrices et d'enregistrement, on observe qu'avant le conditionnement, la stimulation légère du neurone sensoriel du siphon n'induit qu'une faible activation du neurone moteur tandis que la stimulation forte du neurone sensoriel de la queue par le choc électrique induit une forte activation de ce neurone moteur. Suite au conditionnement, la faible activation du neurone sensoriel du siphon induit une forte activation du neurone moteur.

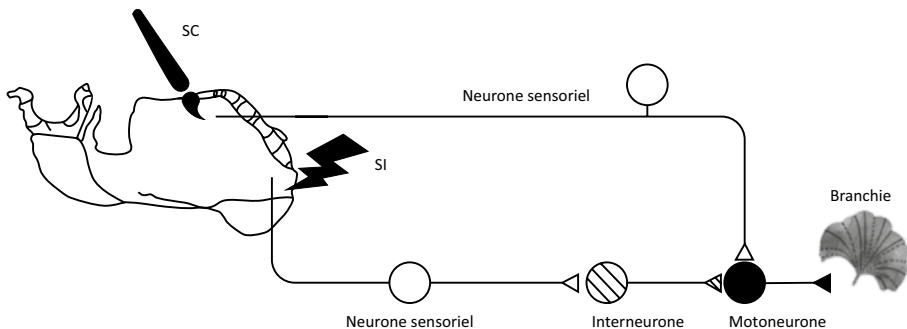


Figure 2.2 – Conditionnement du réflexe de rétraction de la branchie chez l'aplysie (dessinée par Ulysse Jozet).

Un léger stimulus tactile à l'aide d'un pinceau au niveau du manteau associé à un choc électrique sur la queue provoque après une quinzaine d'essais la rétraction durable de la branchie. Cette réponse conditionnée implique des neurones sensoriels et un motoneurone.

Il a pu être montré par la suite que lors d'une forte activation d'un neurone sensoriel, il y a libération de sérotonine (**neurotransmetteur**) dans l'espace synaptique. Cette sérotonine se lie à des récepteurs présents sur la membrane pré-synaptique des autres neurones sensoriels. Si un neurone sensoriel est déjà activé (ce qui provoque une augmentation de calcium dans la cellule), il y a interaction entre les récepteurs à la sérotonine et des protéines activées par le calcium pour induire une libération beaucoup plus importante de neurotransmetteurs lors de futures stimulations, même faibles (**potentialisation pré-synaptique**). Cet effet n'est cependant pas durable. Ce mécanisme est complété par une **potentialisation post-synaptique** ; en parallèle, la sérotonine va agir sur le neurone moteur au niveau post-synaptique.

Elle va induire l'activation de récepteurs au glutamate. Si du glutamate est libéré dans la synapse par la faible activation du neurone sensoriel du siphon, une cascade de réactions va induire un changement structural de la synapse avec la production, notamment, d'un nombre beaucoup plus élevé de récepteurs post-synaptiques. L'activation du neurone moteur deviendra plus intense pour une même quantité de neurotransmetteurs libérés par le neurone sensoriel, même si son activation est modérée, comme une stimulation tactile par exemple. Ce phénomène dit de **potentialisation à long terme** d'une synapse est à l'origine de l'apprentissage associatif. Il a été modélisé par Donald Hebb (1904-1985) qui a proposé qu'une stimulation pré-synaptique forte et répétée allait induire des changements post-synaptiques qui augmenteraient l'efficacité de la transmission synaptique.

Remarque Les mécanismes cellulaires et moléculaires sont maintenant bien connus. Ils se retrouvent aussi chez les Vertébrés ; de nombreuses études, notamment chez le rongeur, ont montré l'existence des mêmes mécanismes dans une structure cérébrale dédiée à l'apprentissage : l'hippocampe. L'apprentissage associatif serait donc principalement dû à une **plasticité synaptique** qui interviendrait selon le principe général suivant : la forte activation d'un neurone suite au renforcement (par exemple détection du sucre lors du conditionnement olfactif chez l'abeille) concomitante de l'activation de neurones sensoriels suite au SC (neurones olfactifs dans notre exemple) induit une potentialisation des synapses et connexions entre ces neurones sensoriels et ceux responsables de la réponse conditionnée (neurones moteurs ; **Encart 2.1**).

1.2 Apprentissages associatifs non élémentaires

Il existe des situations d'apprentissage associatif dans lesquelles l'association entre des stimuli est plus ambiguë car variable.

a) Apprentissage contextuel

Une relation prédictive entre un stimulus ou un comportement et un **renforcement** ou **stimulus inconditionnel** peut être dépendante du contexte. Par exemple, un même lieu pourra être associé à la présence de proies à un certain moment de la journée et la présence de prédateurs à un autre moment. Un même stimulus peut donc être associé à un renforcement positif ou négatif en fonction du contexte temporel.

- **Exemple** Un bourdon peut apprendre dans des conditions expérimentales contrôlées
- que des fleurs jaunes seront associées à une récompense sucrée sous un certain éclairage
- alors que des fleurs bleues seront associées à la récompense sous un autre éclairage.

L'animal doit donc pouvoir apprendre à inhiber ou activer une association positive en fonction des conditions environnementales. On parle d'apprentissage contextuel. Ces apprentissages n'interviennent que lorsque le contexte dure au-delà de la période de conditionnement. Par exemple, un bip sonore court émis pendant le conditionnement ne sera pas considéré comme un contexte mais comme un SC supplémentaire, à la différence

d'une musique d'ambiance ayant débuté avant même la perception du SC et se terminant bien après le renforcement.

b) Apprentissage configural

Ce type d'apprentissage associatif non élémentaire est étudié classiquement par des conditionnements impliquant des mélanges d'éléments (deux odeurs ayant une saillance identique par exemple) pouvant être perçus séparément au sein de ce mélange. Au cours d'un apprentissage configural, l'animal doit traiter différemment le mélange de la somme de ses éléments. Un apprentissage élémentaire impliquerait que si A et B sont associés à une récompense, le mélange AB soit plus attractif que A seul ou B seul, par sommation de leur force associative respective. Si, au contraire, la présentation du mélange AB n'est prédictive que d'une absence de récompense voire d'une punition, alors l'apprentissage devient non élémentaire. L'animal doit apprendre à traiter différemment le mélange de la somme de ses composants et donc à inhiber la force associative de A et de B, quand les deux odeurs sont perçues simultanément. L'apprentissage configural implique que le système nerveux sensoriel présente, au cours du conditionnement, une activation suite à la perception du mélange différente de l'activation des neurones répondant à A seul et à B seul. Pour qu'il s'agisse bien d'un apprentissage configural, il est nécessaire de contrôler que les animaux sont capables de différencier AB de A et de B lorsqu'ils sont perçus séparément. Ils doivent également être capables de reconnaître A et B dans le mélange AB. En pratique, on peut vérifier cela en conditionnant les animaux avec un mélange AB renforcé positivement (AB+); les réponses à A et à B présentés seuls doivent être toutes les deux positives, avec une intensité similaire. On peut également conditionner les animaux avec A+ (ou B+) uniquement et vérifier que l'on n'obtient pas de réponse à AB.

• **Exemples** Chez l'abeille, on constate que l'apprentissage configural met en jeu des zones cérébrales différentes de l'apprentissage élémentaire. L'apprentissage élémentaire d'odeurs ne nécessite que l'activation des aires olfactives primaires du cerveau (les lobes antennaires). L'activation des structures de plus haut niveau (les corps pédonculés), s'avère nécessaire au succès d'un apprentissage configural (**Encart 2.1**). En effet, si on inhibe l'activité neuronale dans les corps pédonculés par injection localisée de procaine (un anesthésique local), les abeilles apprennent à répondre à A+ et à B+ mais n'arrivent pas à inhiber leur réponse à AB-.

• Le conditionnement olfactif du comportement de tétée chez le lapereau active des zones cérébrales différentes selon qu'il s'agisse d'un conditionnement élémentaire (odeur A associée à la phéromone déclenchant la tétée) ou d'un conditionnement configural (odeurs A et B associées à cette phéromone mais pas le mélange AB).

1.3 Apprentissages non associatifs

Il existe enfin de nombreuses situations d'apprentissage (plasticité comportementale) n'impliquant pas de renforcement immédiat.

a) Habituation – sensibilisation

Le phénomène d'**habituation** se produit lors d'une stimulation répétée induisant un réflexe. Le fait d'arrêter de sursauter à un bruit s'il est répété régulièrement fait par exemple intervenir ce type d'apprentissage. Chez l'aplysie, une stimulation tactile du manteau entraîne une légère rétraction de la branchie. Après plusieurs stimulations, la rétraction se fait de moins en moins ample et finit par disparaître complètement. Ce phénomène s'explique par la diminution du nombre de neurotransmetteurs libérés par le neurone sensoriel au fil des stimulations. Pour qu'il s'agisse d'habituation, il convient de vérifier qu'il n'y a pas de fatigue musculaire : l'animal doit être toujours en mesure de réagir normalement à une autre stimulation (par exemple, dans le cas de l'aplysie, à un contact sur une autre zone du manteau). Une réaction normale doit être récupérée rapidement si l'on arrête les stimulations répétées.

Le caractère adaptatif de ce mécanisme d'apprentissage est donc évident pour éviter des réponses à des stimuli qui s'avèrent non pertinents pour l'organisme (répétition sans conséquence).

Dans certains cas, notamment lorsque le stimulus est très intense, on peut obtenir un effet inverse dit de **sensibilisation**. Le choc perceptif de cette stimulation amène l'animal à être en état d'alerte et donc plus réactif aux stimulations suivantes que ce soit avec le même stimulus ou un autre.

b) Empreinte

Le phénomène d'**empreinte** a été découvert historiquement par Oskar Heinroth (1910), il a été précisément exploré par Konrad Lorenz (1903-1989), lauréat du Prix Nobel 1973 (cf. chap. 1, **Encart 1.1**), grâce à sa proximité de vie avec ses animaux modèles, les oies et les canards.

DÉFINITION

Le phénomène d'**empreinte** est la capacité d'acquisition rapide et de façon permanente des caractéristiques de ses parents par un juvénile ; l'empreinte est donc la mise en place d'un modèle de référence. Cet apprentissage se fait dans une fenêtre temporelle donnée, appelée période critique par Lorenz puis fenêtre sensible, sans renforcement apparent. Ses effets sont indélébiles et peuvent s'exprimer longtemps après l'imprégnation dans un autre contexte (décalage temporel ; e.g. choix du partenaire sexuel).

En effet, tout éleveur de volaille peut témoigner du fait que lorsque l'on assiste à l'éclosion d'un oisillon et qu'on s'en occupe lors de ses premiers jours de vie, suite au rejet de l'œuf par la mère par exemple, celui-ci va s'attacher à l'éleveur et va avoir tendance à le suivre dans tous ses déplacements. Lorenz a mis à profit ce comportement naturel d'empreinte pour obtenir une forte intimité avec ses animaux et en comprendre le comportement de façon approfondie. Il a ensuite effectué de nombreuses expériences pour caractériser ce phénomène étonnant. L'imprégnation permet à l'oisillon nidifuge d'apprendre les caractéristiques physiques de sa mère. Cela se traduit tout d'abord par un

comportement d'attraction et de suivi pour la mère, généralement premier objet perçu à l'éclosion. Chez les mâles, cette expérience visuelle aura un effet pour le choix futur du partenaire sexuel qui devra présenter les mêmes caractéristiques que la mère. Il semble donc que chez ces mâles nidifuges il n'y ait pas de reconnaissance innée de l'espèce mais que celle-ci s'acquiert par un phénomène d'apprentissage, sans renforcement direct, dès l'éclosion. Il existe néanmoins certains garde-fous : l'empreinte sera d'autant plus forte que l'objet d'imprégnation ressemblera à un membre de l'espèce même si l'empreinte peut être établie avec n'importe quel objet mobile en absence d'alternative. Enfin, l'empreinte ne peut avoir lieu que pendant un laps de temps bien défini, appelé « **période sensible** ».

Au sein du monde animal, de nombreux autres apprentissages ont des propriétés similaires à l'empreinte. Les saumons vont ainsi apprendre lors de l'éclosion les caractéristiques et la localisation de leur lieu de naissance. Ils vont y retourner des années plus tard pour y pondre eux-mêmes. Des exemples existent aussi chez les Invertébrés : la présence d'un certain type de proie dans l'environnement immédiat de l'œuf de seiche ou juste après l'éclosion aura un impact sur les premiers choix alimentaires des jeunes.

• **Exemple** Le cas de la mise en place du chant des pinsons démontre le mélange d'une part d'inné (déterminisme génétique) et d'acquis (apprentissage) dans la maturation d'un comportement. Les mâles pinsons adultes ont un chant individuel spécifique mais porteur néanmoins de la signature de l'espèce et avec de fortes ressemblances familiales (on parle de dialecte). De nombreuses expériences en laboratoire ont permis de comprendre comment ce chant se met en place. Un animal isolé socialement depuis son éclosion ne sera capable de produire qu'un chant totalement inefficace sur les femelles. Seules les diffusions de chants d'adultes, pendant une **période sensible**, alors que le jeune n'est pas encore capable de chanter, permettront à l'oiseau d'émettre un chant séduisant pour une femelle de son espèce. Le chant entendu est donc mémorisé par le jeune pour servir de référence lors de la période de mise en place de son propre chant. En effet, si l'animal est assourdi après avoir mémorisé ce chant de référence mais avant d'avoir pu lui-même chanter, il ne sera pas en mesure de produire un chant correct. Il y a donc une phase d'entraînement durant laquelle le jeune tente de reproduire le chant mémorisé. Bien que le taux de similarité avec le chant appris dépende directement de la proximité phylogénétique, il est possible dans une certaine mesure que le jeune puisse tenter de reproduire le chant d'une autre espèce s'il n'a pas eu l'occasion d'entendre le chant de son espèce lors de la période sensible. Enfin, une forme de variabilité interindividuelle se met en place lors de la maturation du chant avec en plus une complexité du chant corrélée à l'état physique de l'individu. Des études neurobiologiques ont complété cette série d'études comportementales en mettant en évidence une plasticité cérébrale de la zone responsable du chant chez cette espèce corrélée avec les différentes phases d'acquisition du chant.

c) Apprentissages passifs non dirigés

De nombreuses informations sont acquises quotidiennement par les animaux et ce, sans avantage adaptatif ou renforcement immédiat. Ainsi la plupart des espèces vont explorer naturellement leur environnement et en mémoriser les caractéristiques qui pourraient s'avérer utiles par la suite.

• **Exemple** Un rat qui aura eu l'occasion de visiter un labyrinthe en l'absence de tout renforcement (exploration libre), mémorisera beaucoup plus rapidement un trajet conduisant à une source de nourriture une fois replacé dans ce même labyrinthe (cf. chap. 1). Les abeilles vont aussi mémoriser le plus d'informations possibles sur l'environnement immédiat de la ruche lors de leurs premières sorties (vols d'orientation). Ces informations leur seront utiles pour retrouver la ruche lors de leurs futurs vols à la recherche de nourriture. Nous-mêmes pouvons mémoriser très rapidement des centaines de visages passivement sans que la reconnaissance future de ces personnes ne soit nécessairement utile.

Ainsi, une quantité importante d'informations est analysée par nos systèmes sensoriels en permanence afin d'affiner notre perception du monde, d'en tirer des constances et de faciliter la reconnaissance des objets de notre environnement. Ainsi, notre système visuel enregistre naturellement les relations statistiques entre les différents objets de notre environnement ce qui nous permet de mieux prédire la localisation de tel ou tel objet par la suite (par exemple, nous rechercherons ensuite inconsciemment tout d'abord une chaise près d'une table ou une voiture sur la route). Ce mécanisme d'**apprentissage statistique** est aussi à l'origine de la caractérisation des objets : notre système visuel sera plus efficace pour individualiser les objets au sein d'un environnement visuel complexe, pour comprendre leur continuité même s'ils sont partiellement cachés ou encore pour reconnaître un même objet malgré des angles de vue différents (cf. section suivante). Cet apprentissage est aussi à l'origine de notre apprentissage du langage, notamment pour réussir à délimiter des mots au sein d'un flux sonore. Nous savons aussi que les saveurs présentes dans le liquide amniotique du fait de l'alimentation de la mère induiront une préférence chez le bébé à naître qui perdurera toute la vie de l'individu.

Notre système nerveux acquiert donc passivement en permanence des informations, sans renforcement, permettant une amélioration de l'analyse de notre perception ou une utilisation potentielle future, sans que nous en soyons conscients.

1.4 Mémoire

L'apprentissage en tant que tel n'a que peu d'utilité sans capacités de **mémorisation**, ce qui rajoute une dimension essentielle à l'étude des mécanismes sous-jacents et du rôle de l'apprentissage dans le comportement des individus. Les mécanismes neurobiologiques connus de l'apprentissage ne permettent en effet qu'une mémorisation de courte durée (dite **mémoire à court terme** ou mémoire de travail). Ce type de mémoire est par définition non durable mais aussi sensible à des interférences entre différentes informations acquises simultanément ou dans un laps de temps réduit. Elle présente de

plus une capacité limitée de mémorisation d'événements ou d'associations (une nouvelle information chassant la précédente ; on parle d'empan de la mémoire de travail). Pour les informations les plus importantes, un mécanisme de mémorisation plus stable et durable est donc nécessaire. Celui-ci a lieu en parallèle de l'apprentissage en mettant en jeu des mécanismes neurobiologiques différents avec des synthèses de protéines *de novo* pour la modification durable des communications synaptiques voire la création de nouvelles synapses ou de neurones dans certains types d'apprentissage. La **mémorisation à long terme** a d'ailleurs souvent lieu dans des zones cérébrales dédiées, différentes des zones responsables de l'apprentissage. Cette nécessité de mémorisation à long terme implique nécessairement un tri des informations à mémoriser, une possibilité d'organisation de ces informations avec les liens les unissant (**mémoire épisodique** ; cf. chap. 2 § 3) tout en permettant un certain degré d'oubli nécessaire à la mise à jour de nos apprentissages. Les phénomènes de mémorisation apportent donc un degré supplémentaire de complexification et de sophistication des systèmes d'acquisition d'information.

ATTENTION !

Atkinson et Shiffrin (1968) ont proposé un modèle basé sur la durée de rétention des informations : la mémoire sensorielle, la mémoire à court terme et la mémoire à long terme. Contrairement à ce que suggérerait l'organisation sérielle de la mémoire, l'information ne transite pas nécessairement par la mémoire à court terme avant d'accéder à la mémoire à long terme.

Les classifications de la mémoire à long terme sont nombreuses et ont beaucoup changé. Chez les humains, on distingue la mémoire déclarative (ou explicite) et la mémoire non déclarative (implicite), cf. chap. 1 § 1. Chez l'animal, on a longtemps reconnu l'existence d'une mémoire uniquement implicite ; depuis quelques années maintenant, des travaux semblent montrer l'existence d'une mémoire explicite chez un éventail d'espèces animales de plus en plus large, vertébrées et invertébrées.

1.5 Conclusion

La capacité d'apprentissage s'avère donc totalement indispensable à l'ensemble du règne animal, même chez les individus qui possèdent un système nerveux relativement rudimentaire. Bien que l'apprentissage par essai-erreur ou par associations soit le mieux compris et défini, il est maintenant évident que de nombreuses formes d'apprentissages échappent à ce mécanisme. Les animaux acquièrent de nouvelles informations en permanence et ce, gouverné à la fois par des injonctions innées (comportement exploratoire, périodes sensibles...) et par l'expérience personnelle passée induisant une attention plus ou moins soutenue pour telle ou telle stimulation sensorielle. L'état physiologique et motivationnel de l'animal aura une forte influence sur l'efficacité des apprentissages. La concordance de tous ces facteurs rend ainsi l'étude de l'apprentissage à la fois très complexe du fait de la multiplicité des paramètres à prendre en compte mais aussi toujours d'actualité de par la sophistication de ces mécanismes divers loin d'être totalement explicités.



Testez-vous

2.1 Le conditionnement classique :

- ☐ a. est la méthodologie permettant de mettre en évidence les apprentissages non associatifs
- ☐ b. est le processus durant lequel un animal associe son comportement avec ses conséquences
- ☐ c. a été développé par Ivan Pavlov

2.2 Pour qu'un apprentissage se développe pendant une procédure de conditionnement classique il faut que :

- ☐ a. le SI précède le SC
- ☐ b. le SI suit le SC
- ☐ c. le SI prédise l'arrivée du SC

2.3 Dans le conditionnement instrumental :

- ☐ a. le SC s'appelle un renforcement
- ☐ b. l'apprentissage sera plus rapide si la récompense alimentaire (le renforcement) est appétante.

2.4 Quelle proposition est fausse au sujet de l'empreinte :

- ☐ a. c'est un apprentissage associatif
- ☐ b. elle a été découverte par Oskar Heinroth
- ☐ c. elle a été mise en évidence chez les oiseaux nidifuges

2.5 La mémoire :

- ☐ a. est consécutive à un apprentissage
- ☐ b. ne repose que sur des mécanismes de synthèse protéique
- ☐ c. peut être classée en mémoire à long terme et mémoire à court terme

Entraînez-vous



- 2.1** Qu'est-ce que l'habituation ?
- 2.2** Décrivez le conditionnement de la réponse d'extension du proboscis chez l'abeille.
- 2.3** Pourquoi l'aplysie est-elle un modèle de choix pour l'étude des mécanismes neurobiologiques qui sous-tendent les différents types d'apprentissage ?
- 2.4** Donnez deux exemples d'apprentissages non élémentaires.
- 2.5** Qu'appelle-t-on un apprentissage passif non dirigé ?

● Solutions



- 2.1** Le conditionnement classique :
- ☐ c. a été développé par Ivan Pavlov
- 2.2** Pour qu'un apprentissage se développe pendant une procédure de conditionnement classique il faut que :
- ☐ b. le SI suit le SC
- 2.3** Dans le conditionnement instrumental :
- ☐ b. l'apprentissage sera plus rapide si la récompense alimentaire (le renforcement) est appétante
- 2.4** Quelle proposition est fausse au sujet de l'empreinte :
- ☐ a. c'est un apprentissage associatif
- 2.5** La mémoire :
- ☐ c. peut être classée en mémoire à long terme et mémoire à court terme



- 2.1** L'habituation est un apprentissage non associatif. Elle correspond à la disparition d'une réponse suite à une stimulation répétée. Elle permet d'arrêter de répondre à un stimulus non pertinent.
- 2.2** L'abeille va étendre son proboscis de façon réflexe (réponse inconditionnelle), lorsque l'on stimule une antenne avec une solution sucrée (stimulus inconditionnel). Si on présente une odeur (stimulus conditionnel) au niveau de l'antenne juste avant la solution sucrée cinq fois consécutives, alors l'odeur seule suffira à déclencher le réflexe d'extension du proboscis.
- 2.3** L'aplysie est un mollusque gastéropode marin. C'est un modèle privilégié pour l'étude des mécanismes cellulaires et moléculaires des apprentissages associatifs et non associatifs. Ces découvertes ont valu le prix nobel de physiologie-médecine à Eric Kandel en 2000. Elle possède un nombre de neurones relativement faible et de grande taille. De plus, le réflexe de rétraction de la branchie est facile à conditionner.
- 2.4** L'apprentissage contextuel et l'apprentissage configural sont deux exemples d'apprentissages non élémentaires. Le premier se produit lorsque l'association des deux stimuli (SC et SI) ou l'association d'un comportement avec ses conséquences est dépendante du contexte ; au cours du deuxième, le sujet doit traiter différemment le mélange de la somme de ses éléments.
- 2.5** Un apprentissage passif non dirigé se produit lorsque l'animal acquiert des informations et les mémorise au cours de l'exploration de son environnement ou de façon passive (inductions embryonnaires).

2 Perception et illusions visuelles

Nous vivons tous dans le même monde et pourtant nous n'en percevons pas tous les mêmes détails ni les mêmes informations. Que perçoit un oiseau, un chat ou un poisson de son environnement ? L'éthologue von Uexkull parlait de « mondes propres » ou d'*Umwelts* (cf. chap. 1 § 2, **Encart 1.5**). Dans son fameux essai intitulé « Qu'est-ce que cela fait d'être une chauve-souris ? » (« *What is it like to be a bat?* », 1974), le philosophe Nagel développe l'argument selon lequel nous n'avons aucun moyen de savoir quelle expérience du monde a une chauve-souris (ou un autre animal) : le seul moyen d'y répondre serait d'être soi-même une chauve-souris. Son objectif est de faire apparaître des images qui sont étrangères à la plupart des humains, telles que le fait d'être suspendu la tête en bas dans une grotte sombre ou de capturer des insectes en pleine nuit. Si les humains peuvent comprendre ce qu'est l'écholocation, ils n'en ont jamais fait l'expérience. Là encore, il est possible d'inférer ce que l'animal perçoit à partir de son comportement mesuré dans des expériences contrôlées. Un autre exemple saisissant est celui de la perception de la lumière polarisée par de nombreuses espèces, une propriété de la lumière à laquelle les êtres humains sont totalement insensibles. Si les humains perçoivent les longueurs d'ondes comprises entre 380 et 700 nm (violet-rouge), les céphalopodes eux ne perçoivent pas les couleurs mais sont sensibles à la polarisation linéaire de la lumière. Ces différences typiques entre les capacités sensorielles de chaque espèce permettent aux animaux de s'adapter aux contraintes écologiques de leur environnement. Les études comparatives de la perception font donc face à un défi très stimulant qui est celui d'essayer de comprendre les « mondes propres » des animaux. Dans ce chapitre, nous ne traiterons que de la perception visuelle. En effet, c'est le sens principal qui guide les comportements humains et sans doute le système sensoriel le plus étudié dans le règne animal. Toutefois, certains principes décrits ici peuvent s'appliquer aux autres sens.

2.1 Théorie et lois de la Gestalt

La fonction principale du système visuel est de reconnaître les objets ou les individus (congénère, prédateur, proie, etc.) de façon à pouvoir interagir avec eux de façon appropriée. Il fournit au spectateur des informations sur l'environnement telles que la taille, la forme, la texture ou le mouvement des objets. Toutefois, les signaux visuels sont souvent ambigus parce qu'une forme ou une scène à trois dimensions (3D) doit être traduite en une représentation rétinienne à deux dimensions (2D) qui est ensuite interprétée par les mécanismes neurobiologiques et cognitifs qui se produisent dans le cerveau. Les informations sensorielles n'ont pas de sens en elles-mêmes et sont souvent complexes. Ce sont des signaux qui doivent être traités et interprétés. Pourtant la reconnaissance des objets nous paraît instantanée et automatique. La question que l'on peut se poser est la suivante : pourquoi les choses nous apparaissent-elles ainsi ? En posant cette question, le psychologue gestaltiste Koffka (1935) a circonscrit la problématique centrale de la perception visuelle.

Gestalt est un terme allemand qui signifie *forme* mais qui peut être traduit par *configuration* ou *pattern* quand on l'utilise dans le cadre de la psychologie gestaltiste.

DÉFINITION

La **théorie de la Gestalt** stipule que le tout est différent de la somme de ses parties. Elle souligne aussi qu'une partie dans un tout est autre chose que cette même partie isolée ou incluse dans un autre tout - puisqu'elle tire des propriétés particulières de sa place et de sa fonction dans chacun d'entre eux.

- **Exemple** La première Gestalt dont le nouveau-né fait l'expérience est le visage de sa mère ; il n'en perçoit pas tous les détails, mais la forme globale est significative pour lui.

Le point principal de la théorie de la Gestalt est que le système visuel organise, interprète et classe les éléments afin de simplifier la complexité visuelle de son environnement. Cette simplification s'effectue en regroupant les entités qui possèdent des caractéristiques communes. Le système visuel obéit donc à différentes règles, appelées les **lois de la Gestalt**. Voici quelques exemples :

- La proximité : à conditions égales, les stimuli plus proches spatialement ou temporellement auront une plus grande probabilité d'être groupés.



Figure 2.3 – Selon la règle de proximité, les carrés de gauche apparaissent regroupés en un grand carré alors que ceux de droite semblent plutôt organisés en trois lignes verticales séparées.

- La similarité/ressemblance : à conditions égales, les stimuli qui se ressemblent le plus (e.g. taille, couleur, orientation), auront une plus grande probabilité d'être groupés.

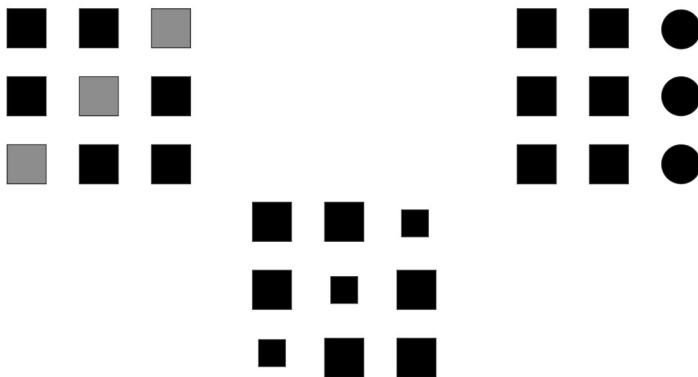


Figure 2.4 – Selon la règle de ressemblance, les carrés de même couleur, taille ou forme sont regroupés et semblent appartenir au même ensemble (une diagonale ou une ligne verticale).

- La fermeture : c'est une tendance à compléter un contour, ignorer un espace afin de former une forme.

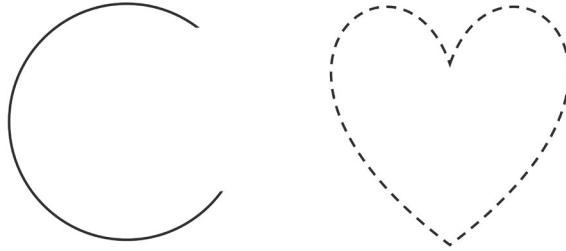


Figure 2.5 – Selon la règle de fermeture, le système visuel va compléter les parties manquantes et percevoir un cercle et un cœur.

- La continuité et le destin commun : les éléments présents sur une ligne ou une courbe commune sont regroupés ; ceux qui se déplacent dans la même direction et à la même vitesse également.

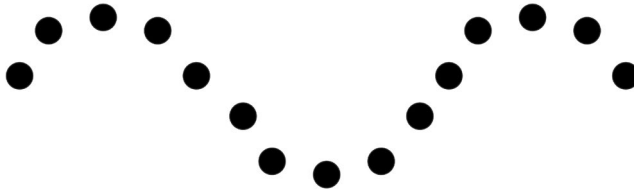


Figure 2.6 – Selon la règle de continuité (et de proximité), le système visuel va percevoir une vague et pas seulement des points noirs.

- La simplicité : les éléments sont également regroupés selon des règles de symétrie ou de régularité.

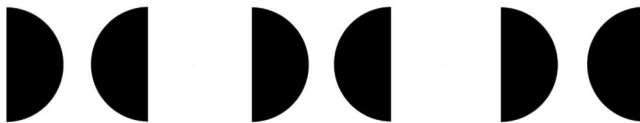


Figure 2.7 – Selon la règle de simplicité, le système visuel va regrouper les demi-disques les plus proches en trois paires alors que la symétrie pourrait induire un autre regroupement.

Ces différentes règles peuvent être utilisées de façon combinée ou s'exclure mutuellement.

2.2 Construction d'une image à partir d'indices 3D : la complétion amodale

L'œil reçoit la plupart du temps des informations fragmentées. En effet, les objets sont principalement opaques et s'occulent souvent mutuellement. Pourtant, nous ne percevons pas le monde comme l'addition de petits fragments ; les parties visibles permettent la reconnaissance de l'objet entier.

DÉFINITION

La **complétion amodale** est le procédé par lequel il est possible de reconnaître un objet dans sa globalité alors que certaines de ses parties sont cachées par un autre objet opaque (on parle d'occlusion d'un objet par un autre). Ce procédé est hautement adaptatif.

La complétion amodale a d'abord été expliquée par une inférence **top-down**, c'est-à-dire comme le résultat d'un apprentissage lié à l'expérience de l'individu. Dans certaines situations, les savoirs acquis jouent évidemment un rôle notamment lorsqu'il s'agit par exemple d'inférer les caractéristiques de la tête d'un chien à partir de son corps (**Fig. 2.8**). Toutefois, la complétion amodale a été démontrée chez de nombreuses espèces, incluant les rongeurs, les primates non humains, les poissons et les oiseaux, et serait de nature perceptive (traitement **bottom-up**), les parties cachées ayant une « véritable présence phénoménale ».

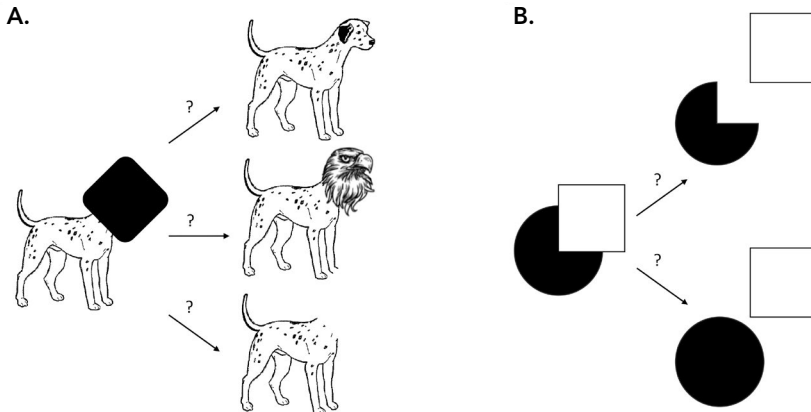


Figure 2.8 – A. Complétion perceptive par traitement top-down : que se cache-t-il derrière le losange noir ? L'image de gauche peut correspondre à l'une des trois propositions de droite, personne ne sait ce qu'il y a derrière le cache. Lorsque l'on interroge des humains, ils choisissent la première possibilité. Ce choix est influencé par leurs connaissances (il y a forcément une tête au bout du corps et le corps ne correspond pas à celui d'un oiseau mais d'un chien). **B.** Complétion perceptive par traitement bottom-up : la figure de gauche peut être interprétée comme étant l'une ou l'autre des figures de droite. Les humains perçoivent communément celle du bas (la présence de jonctions en T entre le carré et le disque induit la perception d'une superposition d'un carré blanc et d'un disque noir).

a) Mise en évidence expérimentale

En 1993, Kanizsa et ses collaborateurs en ont fait la démonstration chez la **souris**. Après avoir été entraînés dans une tâche de discrimination visuelle entre un disque noir et un disque amputé (forme de pacman), les sujets devaient choisir entre un carré noir juxtaposé au pacman (impression d'une superposition d'un carré sur un disque) ou juste dans la partie

manquante du pacman (**Fig. 2.9A**). Les souris entraînées à se diriger vers le disque choisissent la première configuration dans le test de transfert, suggérant qu'elles étaient capables de reconnaître la forme cible par complétion amodale. La même méthodologie et des résultats similaires ont été trouvés chez un poisson originaire du Mexique *Xenotoca eiseni*.

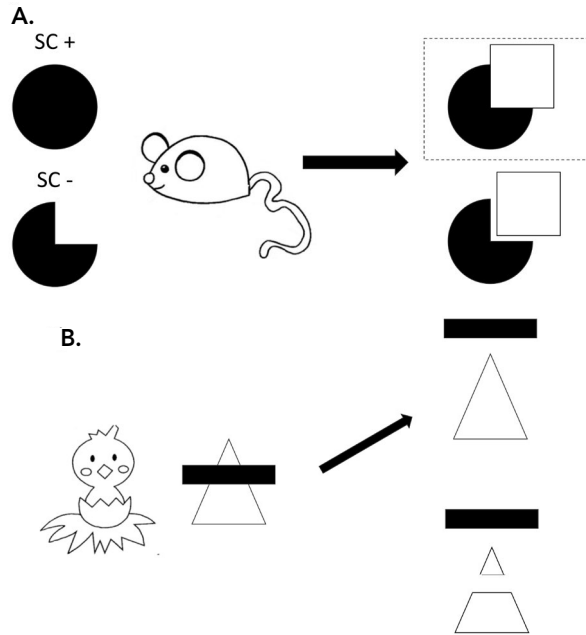


Figure 2.9 – A. Dans l'expérience de Kanizsa et al (1993), les souris apprennent à se diriger vers le disque (SC+ = stimulus conditionnel récompensé, SC- = stimulus conditionnel non récompensé; voir chap. 2 § 1) pendant la phase d'acquisition.

Deux nouvelles formes lui sont présentées pendant le test de transfert.
Si la souris fait de la complétion amodale, elle choisira la forme entourée (i.e. un disque partiellement caché par un carré blanc).

B. Le poussin va choisir le triangle pendant le test de transfert car il reconnaît la forme à laquelle il a été imprégné à l'éclosion.

Les poussins imprégnés à l'éclosion avec un triangle barré d'un rectangle noir vont préférer passer plus de temps à côté d'un triangle plein avec le rectangle à côté (ils ont donc appris l'occlusion) plutôt qu'à côté d'un triangle en deux morceaux (**Fig. 2.9B**). La première démonstration de l'existence de la complétion amodale chez les primates non humains a été faite chez un chimpanzé âgé de 18 ans. Il était capable de reconnaître, sur un écran, un bâton qui se déplaçait derrière une barre horizontale opaque lorsque les deux éléments apparents se déplaçaient de façon synchrone de part et d'autre du cache mais pas lorsqu'un seul élément était mobile ou lorsque les deux se déplaçaient dans des directions opposées. Les enfants de 4 mois sont également capables de reconnaître l'unité du bâton dans ces conditions. La capacité à compléter les parties manquantes d'un objet partiellement caché a aussi été démontrée avec succès chez des singes comme les capucins ou les macaques rhésus. Chez ces espèces, des règles perceptuelles communes

sont indispensables à la complétion amodale telles que le mouvement commun, la régularité ou la présence de «jonctions en T» (indice de la superposition de 2 objets). En revanche, les babouins ne sont capables de percevoir l'occlusion d'un objet par un autre qu'en présence de lignes en perspective (**Fig. 2.10**). Ces indices de profondeur facilitent probablement la perception d'un objet occultant au premier plan et un objet partiellement caché au second plan.

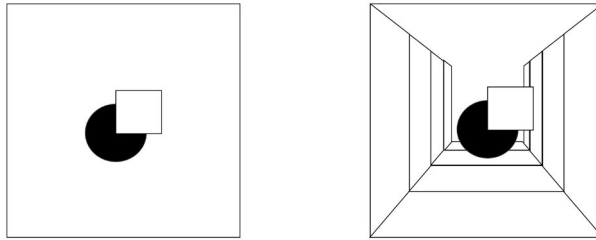


Figure 2.10 – Plusieurs espèces animales vont avoir besoin d'indices de profondeur (comme la présence de lignes en perspective suggérant un couloir; à droite) pour réaliser que le disque noir est masqué par le carré blanc. Pour d'autres, la simple présence de «jonctions en T» (à gauche) à l'endroit où les deux objets se chevauchent suffit.

Ces expériences montrent que le système visuel chez ces espèces est capable d'extraire des informations à 3D à la fois sur des objets et sur l'espace à partir d'une stimulation à 2D (i.e. la lumière sur la rétine). La théorie empiriste de la vision suggère que cette capacité serait apprise plutôt qu'une conséquence des propriétés physiques des objets (par exemple, leur opacité). Cependant, les études comparatives conduisent à une interprétation différente. En effet, les études sur les bébés macaques à queue de cochon, les bébés humains, les chevaux, les poules domestiques et les pigeons montrent toutes que la perception de la profondeur par la perspective linéaire est une caractéristique fondamentale de la perception de l'espace partagée par de nombreuses espèces.

Remarque La complétion amodale est également possible dans la modalité auditive. Cela a été montré essentiellement chez les primates humains et non humains.

b) Importance des contraintes écologiques

Dans la Nature, différentes stratégies peuvent être utilisées pour identifier un objet partiellement caché comme le fait de répondre à des caractéristiques spécifiques de l'objet ou de reconstruire un ensemble à partir de fragments visibles. Le choix de la stratégie va dépendre de facteurs génétiques ou de mécanismes d'adaptation à différentes niches écologiques. Il va également se faire en fonction des pressions de sélection auxquelles les animaux sont/ont été exposés. Par exemple, à l'inverse des autres oiseaux, toutes les études chez les pigeons semblent échouer à mettre en évidence leur capacité à faire de la complétion amodale. Toutefois, ce défaut de capacité à compléter des parties manquantes pourrait être adaptatif. Une hypothèse consisterait à dire que les pigeons se nourrissent

principalement de graines et que celles-ci sont relativement abondantes, immobiles et non cachées ; ainsi, la capacité à compléter des parties manquantes d'objets serait moins utile aux pigeons qu'à des prédateurs ou des espèces qui doivent chercher leurs proies ou des aliments partiellement enfouis/cachés.

En utilisant des stimuli naturels en milieu naturel plutôt que des formes géométriques en laboratoire, une étude a montré que des mésanges ne s'approchaient pas d'une mangeoire en face de laquelle se trouvait une image d'épervier entier ou partiellement caché par des branches. Elles se méfiaient cependant moins d'un demi-épervier même si la tête était présente. La seiche commune, *Sepia officinalis*, serait également capable de reconnaître une proie (crevette ou poisson) partiellement cachée (**Fig. 2.11**). Des seiches sont entraînées à choisir une image de poisson ou de crevette associée à une récompense alimentaire (voir chap. 2 § 1 ; **Fig. 2.11A**), à raison de 5 essais par jour, jusqu'à atteindre un critère de 8 essais réussis sur 10 sur 2 jours consécutifs. Au cours du test de transfert (**Fig. 2.11C**), une paire d'images constituée d'un poisson et d'une crevette partiellement cachés (25 %) ou à moitié cachés (50 %, tête ou queue apparents) leur est présentée. Les seiches parviennent à reconnaître l'image d'entraînement incomplète, même si des expériences complémentaires permettraient de vérifier que la seiche n'utilise pas simplement la présence des caractéristiques de la proie (présence de nageoires, appendices, antennes, etc.).

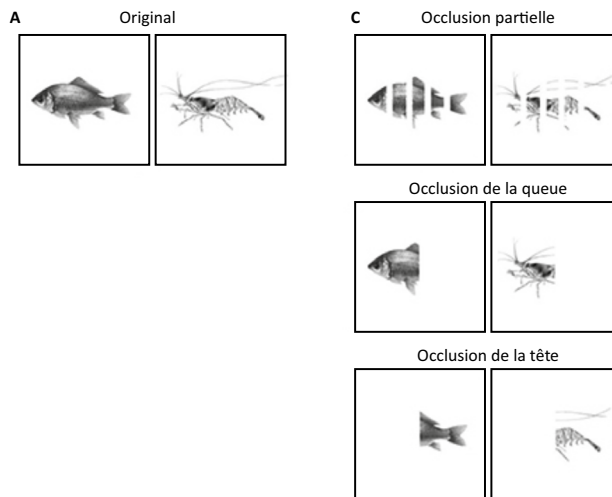


Figure 2.11 – Images utilisées dans le test de discrimination visuelle (A) et dans le test de transfert pour évaluer la complétion amodale chez la seiche (C).

D'après Lin I-R and Chiao C-C (2017). *Front. Physiol.* 8:40.
doi: 10.3389/fphys.2017.00040.

c) Mécanismes neurobiologiques

Très peu d'études chez l'animal se sont intéressées aux mécanismes neuronaux qui sous-tendent les capacités de complétion amodale. L'activité des neurones du cortex visuel

primaire (V1) a été enregistrée pendant que des macaques fixaient un écran sur lequel différents stimuli étaient présentés. Certains de ces neurones sélectifs de l'orientation ont des propriétés de réponse compatibles avec le regroupement des fragments en image. En effet, ils répondent à un stimulus en forme de bâtonnet quand il est partiellement masqué par un cache mais pas quand le cache est derrière le bâtonnet. Ces résultats suggèrent que l'aire V1 est responsable de la formation des contours qui se fait à un stade très précoce du traitement visuel. Ils suggèrent également qu'une intégration de second ordre intervient et permet une interprétation des relations entre les éléments. En effet, il existe des connexions entre toutes les aires visuelles qui permettraient une perception et une compréhension simultanées du monde.

2.3 Complétion modale et autres illusions visuelles

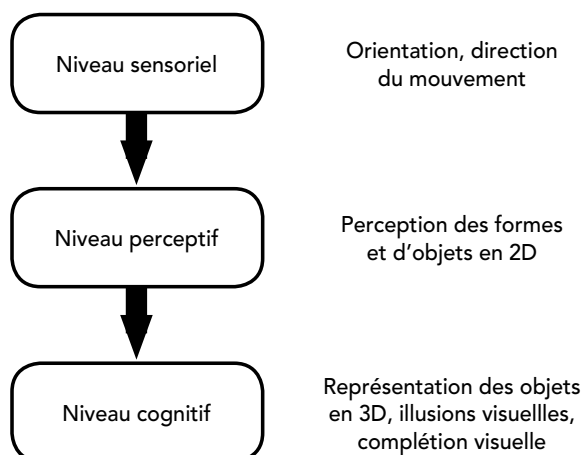
Dans les illusions visuelles, l'image « perçue » est différente de celle qui se projette sur la rétine (image « sentie ») ; elle est souvent en contradiction même avec la réalité physique de l'objet. Ce phénomène s'avère très utile pour comprendre comment le système visuel intègre les stimuli visuels physiques pour obtenir une représentation complexe de l'environnement. Cela permet par ailleurs de comparer le fonctionnement du système nerveux des différentes espèces ; toutefois, la plupart des études ont été effectuées chez l'humain et très peu chez l'animal pour l'heure. Cet aspect ne sera donc pas traité ici.

DÉFINITION

Les **illusions visuelles** peuvent être définies comme les effets qui vont déformer la perception de l'observateur telle que la forme, la taille, la distance, la coloration ou le mouvement des individus, de parties des individus (appendices, ornementation, etc.) ou des objets présentés par les individus (par exemple, présent nuptial).

La perception **sensorielle** est la perception « immédiate » que nos sens nous livrent, comme des informations directes, que l'on peut appeler « sensation ».

La **perception** est l'ensemble des mécanismes de traitement des informations sensorielles qui permet à un organisme vivant d'agir de manière adaptée dans son environnement et d'acquérir des connaissances sur cet environnement.



ATTENTION !

Les illusions d'optique ont une cause physique contrairement aux illusions cognitives qui sont liées à une mauvaise interprétation par le cerveau des signaux perçus au niveau des systèmes sensoriels. Par exemple, une illusion d'optique fera qu'un crayon à moitié immergé dans un verre d'eau paraîtra tordu ; cela s'explique par la réfraction de la lumière (la perturbation optique se fait entre l'objet et la rétine).

Les illusions visuelles sont souvent un moyen par lequel les animaux peuvent modifier ou manipuler les signaux envoyés au spectateur (sexe opposé, rival, prédateur ou proie). Cette partie ne se veut pas exhaustive mais présente quelques exemples d'illusions perceptives ainsi que leur fonction.

a) Illusion de forme = complétion modale

Les animaux tendent à avoir des formes corporelles caractéristiques qui permettent de les distinguer de l'environnement et qui facilitent la détection tout comme la reconnaissance des proies par les prédateurs. Toutefois, la coloration des proies peut gêner cette reconnaissance ; c'est le cas de différents camouflages, tels que les colorations disruptives qui ont pour objectif de briser la forme générale du corps et d'en supprimer les contours. La queue blanche des lapins et de certains ongulés semble très visible, elle constitue en apparence un désavantage face à un prédateur. Il n'en est rien, elle pourrait servir à distraire le prédateur pendant la fuite : les mouvements rythmiques de la queue blanche apparaissent comme des clignotements d'un objet blanc et brouillent la perception du prédateur qui ne sera plus certain de savoir exactement dans quelle direction sa proie se dirige.

À l'opposé, la capacité à percevoir ces contours illusoire chez un prédateur est un outil « anti-camouflage » qui lui permet de détecter des objets masqués.

DÉFINITION

La **complétion modale** fait référence à la complétion perceptive d'un objet au premier plan d'une scène où toutes les parties de la figure complétée montrent les mêmes attributs.

La complétion modale est aussi connue sous le nom de **perception de contours subjectifs ou irréels**, illustrée par le célèbre triangle de Kanizsa (Fig. 2.12).

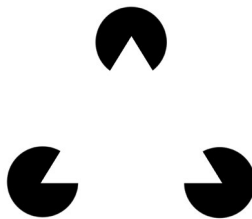


Figure 2.12 – Triangle de Kanizsa.

Les trois disques noirs semblent partiellement masqués par un triangle blanc, qui apparaît au premier plan et dont on semble percevoir les contours (qui pourtant n'existent pas !).

Des expériences comportementales ont montré que beaucoup d'espèces animales sont capables de percevoir ce type de figure. Ces capacités constituent probablement des avantages adaptatifs pour les animaux qui les expriment. En effet, cette capacité permet, par exemple, de faciliter la détection d'objets dans des conditions de faible luminosité (aube, crépuscule, nuit de pleine lune) ou dans des environnements visuellement complexes (une forêt). La chouette effraie répond de la même manière à des contours irréels et à de vrais contours ; la réponse des neurones des aires qui traitent les informations visuelles chez les oiseaux est également la même aux deux types de stimuli. La perception des contours subjectifs a été montrée chez les poussins domestiques, les chats, les singes, les poissons et les abeilles. Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle la complétion modale serait sous-tendue par des mécanismes analogues chez de nombreuses espèces.

b) Illusion de taille

Dans de nombreux cas, il peut être avantageux pour un individu de pouvoir manipuler sa taille apparente dans un contexte défensif (vis-à-vis d'un prédateur), compétitif (entre mâles) ou dans le cadre de la parade sexuelle. Dans ce dernier cas, les femelles vont typiquement comparer les partenaires localement disponibles et baser leur choix sur les caractéristiques qui reflètent le mieux la qualité du mâle telle que sa taille et sa couleur.

Selon l'illusion d'Ebbinghaus, un objet paraîtra plus grand quand il est entouré d'objets plus petits, et plus petit s'il est entouré d'objets plus grands (**Fig. 2.13**).

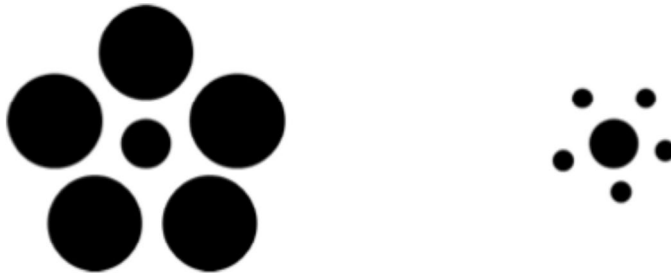


Figure 2.13 – Illusion d'Ebbinghaus.

Le disque du milieu a la même taille dans les deux cas, mais il paraît plus petit à gauche car il est entouré d'éléments plus gros et plus gros à droite car son environnement est constitué d'éléments plus petits.

Le jardinier satiné, *Ptilonorhynchus violaceus*, va construire une arche très étroite sous laquelle il va se positionner lorsque la femelle arrive ; cette astuce lui permet de paraître plus imposant et donc d'être plus attractif (**Fig. 2.14**). De plus, il va disposer devant son arche plusieurs objets (petits cailloux, pétales de fleur, feuilles) selon un gradient positif taille-distance ; l'animal place les objets les plus imposants loin de l'arche et les plus petits à proximité de l'arche. Ce pattern crée ainsi une illusion appelée perspective forcée, il accroît la taille perçue du mâle qui se situe en face. Toutefois, nous ne

savons pas clairement si les femelles choisissent les mâles sur la base de la qualité de l'illusion visuelle ou sur les changements perceptifs liés à l'illusion (augmentation de l'efficacité du signal).



Figure 2.14 – Arche d'un jardinier satiné (à gauche).

L'entrée est décorée de divers objets dont la disposition provoque une perspective forcée (vue du dessus, à droite). Photographies : Laura Kelley.

Les études comparatives sur la perception visuelle ont montré qu'il existe des similitudes frappantes entre les espèces dans le traitement visuel, de la perception des couleurs (non traité dans cet ouvrage) à l'élaboration de l'image. Ces ressemblances s'expliquent sans doute car ces espèces partagent des contraintes communes, à des degrés différents. En effet, il est frappant de constater que ces ressemblances sont observées alors même que les types d'yeux et les systèmes nerveux centraux sont très différents. On peut alors faire l'hypothèse qu'il existe un certain nombre de règles identiques et invariantes qui régissent la façon dont le monde peut être perçu efficacement.



Testez-vous

2.6 Concernant la théorie de la Gestalt :

- ☐ a. elle a été proposée par Koffka
- ☐ b. elle n'explique que la reconnaissance des visages
- ☐ c. elle explique le fonctionnement du système auditif

2.7 La sensation est :

- ☐ a. l'ensemble des mécanismes de traitement des informations sensorielles
- ☐ b. le sentiment induit par la vision d'une image
- ☐ c. la perception directe des informations sensorielles par les organes des sens

2.8 Les illusions cognitives :

- ☐ a. sont aussi appelées illusions d'optique
- ☐ b. sont liées à une mauvaise interprétation par le cerveau des signaux perçus
- ☐ c. sont liées à un dysfonctionnement du système visuel

2.9 Le triangle de Kanizsa :

- ☐ a. est un exemple d'illusion de forme
- ☐ b. est un exemple de complétion amodale
- ☐ c. s'explique par l'illusion d'Ebbinghaus

2.10 Quelle proposition est fausse. La complétion amodale :

- ☐ a. a été démontrée chez beaucoup d'espèces vertébrées et invertébrées
- ☐ b. a d'abord été mise en évidence chez une femelle chimpanzé
- ☐ c. est possible à partir de l'âge de quatre mois chez l'humain

Entraînez-vous



- 2.6** Citer trois lois de la Gestalt.
- 2.7** Qu'est-ce que la complétion amodale ?
- 2.8** Pourquoi certaines espèces n'arrivent pas à compléter les parties manquantes d'un objet partiellement cachées avec les protocoles basiques utilisant la forme ?
- 2.9** Qu'est-ce qu'un traitement *top-down* ?
- 2.10** Quelles illusions visuelles le jardinier satiné utilise-t-il dans sa parade nuptiale ?

● Solutions



2.6 Concernant la théorie de la Gestalt :

- ☐ a. elle a été proposée par Koffka. Elle a été élaborée par trois psychologues : Koffka, Kohler et Wertheimer.

2.7 La sensation :

- ☐ c. la perception directe des informations sensorielles par les organes des sens.

2.8 Les illusions cognitives :

- ☐ b. sont liées à une mauvaise interprétation par le cerveau des signaux perçus.

2.9 Le triangle de Kanizsa :

- ☐ a. est un exemple d'illusion de forme. C'est aussi ce qu'on appelle la complétion modale ou perception de contours illusoire ou subjectifs. Les formes perçues n'existent pas mais sont induites par des éléments environnants.

2.10 Quelle proposition est fausse. La complétion amodale :

- ☐ b. a d'abord été mise en évidence chez une femelle chimpanzé. Cette étude n'est pas la première à mettre en évidence la complétion amodale chez les animaux.



2.6 Il existe différentes lois de la Gestalt : la loi de similarité (regrouper des éléments identiques ou ressemblants), la loi de proximité (regrouper des éléments proches spatialement) et la loi de fermeture (fermer des trajectoires qui dessinent une forme).

2.7 La complétion amodale est la capacité du système visuel à compléter les parties manquantes d'un objet partiellement masqué par un autre objet opaque. Ce processus se fait en suivant les lois de la Gestalt ou d'autres indices de la superposition des deux images (jonctions en T). Les connaissances sur le monde jouent également dans la complétion visuelle.

2.8 Les babouins mais aussi les poules ont besoin d'indices supplémentaires pour compléter les parties masquées d'un objet comme des indices de profondeur donnés par des lignes fuyantes.

2.9 Le traitement top-down est un processus qui utilise des connaissances concernant la structure de l'environnement et qui influencent la perception.

2.10 Pour séduire les femelles, le jardinier va construire une arche, à l'aide de brindilles, relativement étroite. Une fois positionné sous cette arche, l'oiseau va ainsi paraître plus gros grâce à l'illusion d'Ebbinghaus. Il va également placer des objets devant cette arche, les plus imposants loin de l'arche et les plus petits à proximité de l'arche. Ce pattern crée ainsi une illusion appelée perspective forcée qui accroît la taille perçue du mâle qui se situe en face.

3 Navigation spatiale

La navigation spatiale correspond aux processus permettant de déterminer et de maintenir un trajet ou une trajectoire vers la localisation d'un but dans l'environnement. L'étude de la cognition spatiale vise à établir comment les espèces animales acquièrent et utilisent différents types d'informations afin de déterminer où elles sont et où se situent les lieux importants pour leur survie. Ces capacités spatiales sont indispensables pour optimiser la recherche d'eau et de nourriture, retrouver un abri ou encore rejoindre ses congénères. Savoir où aller est tout aussi important que de savoir où ne pas aller. Un animal peut ainsi également apprendre où se situe le territoire de ses prédateurs afin d'éviter de se rendre dans cette zone dangereuse.

3.1 Les informations spatiales

Les animaux ont généralement accès simultanément à une grande diversité d'informations dont ils peuvent se servir pour se repérer dans l'environnement. Deux types d'informations sensorielles peuvent être distingués : d'une part, celles qui émanent de leur propre déplacement, il s'agit des **informations idiothétiques** ; d'autre part, celles qui proviennent de leur environnement, il s'agit des **informations allothétiques** (Fig. 2.15). Les animaux doivent ainsi extraire les informations pertinentes et cohérentes qui leur permettront de retrouver les lieux importants pour leur survie.

a) Les informations idiothétiques

Les informations idiothétiques sont des informations internes, directement générées par les animaux lors de leur déplacement. Elles renseignent sur le positionnement et les changements de position du corps. Elles peuvent être de différentes natures. La **kinesthésie**, basée sur les informations provenant notamment des muscles et des articulations, est la perception de la posture, des mouvements (actifs ou non), et de la résistance au mouvement. Les **informations vestibulaires**, qui proviennent de récepteurs situés au niveau de l'oreille interne, renseignent sur les forces mécaniques qui agissent sur le corps : comme la pesanteur ou encore l'accélération. Il existe d'autres organes de l'équilibre que le système vestibulaire au sein du règne animal, notamment les **statocystes** chez certains invertébrés. La perception du mouvement peut également être assurée par le **flux optique**, qui correspond à la vitesse de défilement des éléments de l'environnement sur la rétine pendant un déplacement.

b) Les informations allothétiques

Les informations allothétiques sont des informations purement externes, donc complètement indépendantes des mouvements de l'animal. En fonction de l'environnement dans lequel ils se déplacent, les animaux peuvent avoir accès à des informations visuelles (soleil, étoiles, repères environnementaux), olfactives, auditives, tactiles, ou encore magnétiques. Les indices situés à proximité ou à distance du but à atteindre sont respectivement nommés **indices proximaux** et **indices distaux**.

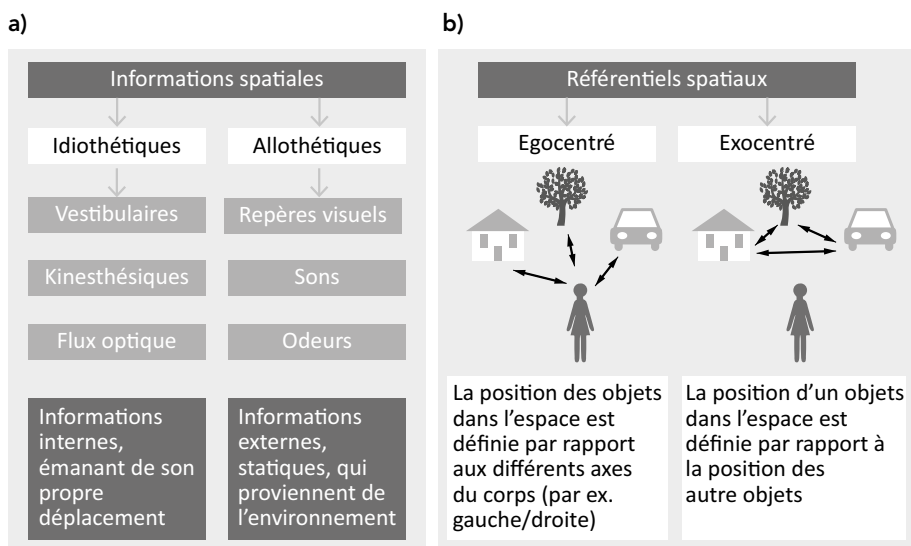


Figure 2.15 – a) Classification et exemples d'informations spatiales utilisables par les animaux pour se repérer dans leur environnement ; b) Deux grands types de cadres de référence spatiaux. Dans un cadre de référence égo-centré, la position de l'arbre est encodée par rapport à la position de l'individu : l'arbre est devant moi. Dans un cadre de référence exo-centré, la position de l'arbre est définie par rapport à celle d'autres repères environnementaux : l'arbre est situé légèrement en retrait mais à égale distance de la voiture et de la maison.

3.2 Les cadres de référence spatiaux

La position d'un objet ou d'un lieu dans l'environnement peut être définie en fonction de deux types de cadres de référence spatiaux : un **cadre de référence égo-centré**, ou un **cadre de référence exo-centré** (également appelé allocentré). Le type de référentiel utilisé conditionne le type de stratégie employé pour retrouver un but dans l'environnement.

a) Le cadre de référence égo-centré

Dans le cas de l'utilisation d'un référentiel égo-centré, les informations spatiales sont encodées en fonction du corps de l'individu (par rapport à ses différents axes). La navigation est auto-centrée, elle est donc indépendante du site (**Fig. 2.15b**). Une représentation égo-centrée est plus facile à encoder, mais le cadre de référence change lorsque l'animal se déplace.

b) Le cadre de référence exo-centré

Dans un référentiel exo-centré, les lieux et objets dans l'environnement sont situés par rapport à des repères stables présents dans l'environnement dans lequel l'animal se déplace. Les repères environnementaux sont mis en relation les uns par rapport aux autres, indépendamment de la propre position de l'animal dans l'espace (**Fig. 2.15b**).

Ainsi, l'individu peut se déplacer librement dans un environnement familier de n'importe quel point de départ vers n'importe quelle destination, ce qui apporte beaucoup plus de flexibilité. L'utilisation d'un référentiel exocentré implique donc l'exploration préalable de l'environnement afin d'en extraire différents types d'informations (distance, angle, direction entre les repères). Ce système de référence reste fixe indépendamment des mouvements de l'individu, bien que la position de l'individu puisse changer.

ATTENTION !

Les termes idiothétiques et allothétiques renseignent sur le type d'informations utilisées, mais pas sur la manière dont ces informations sont utilisées. Ainsi, un élément de l'environnement, qui est donc une information allothétique, peut être utilisé dans un cadre de référence égocentré (positionnement de cet indice en fonction de sa propre position) ou un cadre de référence exocentré (positionnement de cet indice par rapport à d'autres éléments de l'environnement). Par exemple, la colline est située en face de moi (référentiel égocentré), ou la colline est située entre la forêt et le village (référentiel exocentré). De la même manière, une information vestibulaire, qui est une information idiothétique, peut indiquer un changement de direction dans un cadre de référence égocentré (je tourne à droite), ou exocentré (je vais en direction du sud-ouest).

3.3 Les stratégies égocentrées

Différentes stratégies spatiales dépendent d'un référentiel égocentré. Ces stratégies dites égocentrées, reposent sur des règles simples, qui sont peu flexibles. Elles confèrent donc à l'animal une capacité d'adaptation relativement limitée.

a) L'intégration de trajet

Au cours de l'**intégration de trajet**, un animal connaît à tout instant la direction et la distance en ligne droite qui le séparent de son point de départ. Il s'agit ainsi d'un vecteur pointant vers le point d'origine, et qui est remis à jour continuellement. Ainsi, à la fin d'un déplacement plus ou moins sinueux, un animal peut revenir directement à son point de départ en l'absence d'informations environnementales (**Fig. 2.16a**).

- **Exemple** Ce processus cognitif a principalement été étudié chez les insectes. Les fourmis du désert (*Cataglyphis bicolor*) entreprennent des trajets tortueux lorsqu'elles partent à la recherche de nourriture. Lorsqu'elles ont trouvé une proie, elles sont capables de revenir directement à leur nid, pourtant situé à quelques centaines de mètres. Arrivées à proximité de là où elles considèrent être leur point de départ, les fourmis entament alors un comportement de recherche en effectuant des cercles de plus en plus larges jusqu'à retrouver l'entrée de leur nid.

Remarque Les informations utilisées pour déterminer la direction à suivre et la distance à parcourir sont générées par les mouvements propres de l'animal. Elles varient en fonction des espèces animales étudiées. L'**odométrie**, estimation de la distance parcourue, a largement été étudiée chez les insectes. Une abeille utilise pour cela le flux optique généré

par son propre mouvement. Quant aux fourmis du désert et aux araignées, elles utilisent un **pédomètre**, ce qui correspond au nombre de pas effectués. En 2006, Wittlinger et ses collaborateurs ont entraîné des fourmis du désert à parcourir 10 mètres pour rejoindre une source de nourriture. Suite à cela, ils ont utilisé des soies de cochon pour allonger les pattes des fourmis. Les individus pourvus de ces échasses ont alors surestimé la distance à parcourir (environ 15 mètres), suggérant ainsi l'existence d'un intégrateur du nombre de pas effectués. Chez les mammifères, cette stratégie implique l'intégration des informations vestibulaires, qui résultent des accélérations linéaires et angulaires effectuées au cours du déplacement.

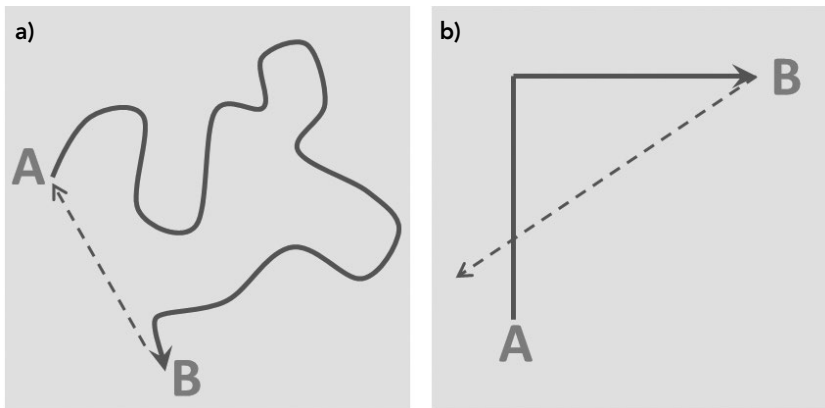


Figure 2.16 – Stratégie d'intégration de trajet.

a) Suite à un trajet tortueux entre A (gîte) et B (source de nourriture), l'animal estime la direction et la distance par rapport à son point de départ pour revenir en ligne droite à son gîte (flèche pointillée). **b)** Exemple de surestimation de l'angle suite à un trajet en deux étapes, lorsqu'aucun indice environnemental n'est disponible.

La stratégie d'intégration de trajet permet à l'animal d'utiliser une quantité limitée d'informations pour revenir à son abri, mais elle a l'inconvénient d'être relativement sensible aux erreurs de calcul. Après un trajet en deux étapes (ligne droite, rotation à 90°, ligne droite), les araignées, les fourmis, les abeilles et différentes espèces de mammifères (humains, chiens, hamsters) surestiment l'angle à effectuer lorsqu'elles doivent revenir à leur point de départ (**Fig. 2.16b**). Ces biais systématiques indiquent combien il est risqué de n'utiliser que l'intégration de trajet pour revenir à son point d'origine. En effet, plus le trajet effectué sera long, plus des erreurs dans l'estimation des angles et des distances pourront s'accumuler. C'est pourquoi ce processus est généralement utilisé lorsqu'aucune information environnementale n'est disponible (par exemple, en cas d'obscurité totale), ou lors d'un premier déplacement dans un environnement non familier.

b) Les stratégies de guidage

Les stratégies de **guidage** correspondent à l'utilisation d'un repère unique dans l'environnement, situé au niveau du but à atteindre ou à proximité de ce dernier. L'animal peut utiliser ce repère comme un **amer** (point fixe, facilement identifiable). Dans ce cas, se

diriger directement dans sa direction ou maintenir une orientation égocentrique particulière avec cet amer (par exemple, je dois me diriger à une distance d'un mètre à gauche de cet amer) permettra à l'animal de se trouver à proximité du but à atteindre. La stratégie de guidage repose ainsi sur l'apprentissage d'une simple association de type stimulus-réponse. Ce repère environnemental peut être visuel, mais il peut également s'agir d'une odeur, ou d'un son particulier. Lorsque ce repère est une odeur, une augmentation de la concentration de l'odeur peut indiquer à l'animal qu'il se dirige vers sa source.

- **Exemple** Tinbergen a décrit le premier l'utilisation des amers dans la navigation en étudiant la guêpe solitaire *Philanthus triangulum*, qui a pour particularité de recouvrir de sable l'entrée de son nid avant de partir chasser. Afin de déterminer si la guêpe utilisait un indice visuel saillant (c'est-à-dire très visible) pour localiser son nid, Tinbergen a placé un cercle de pommes de pin tout autour de l'entrée (Fig. 2.17a). Après quelques jours, Tinbergen a déplacé ce cercle de pommes de pin pendant que la guêpe était partie chasser. À son retour, la guêpe est allée directement au centre du cercle de pommes de pin, et non à l'endroit où se situait l'entrée du nid (Fig. 2.17b). Cette expérience a montré que la guêpe utilisait le cercle de pommes de pin comme un amer.

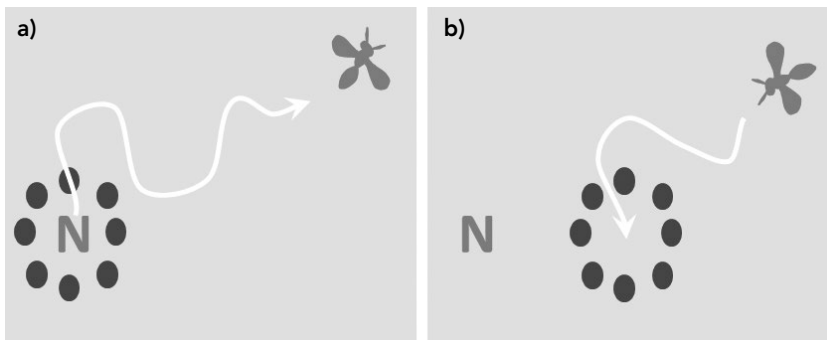


Figure 2.17 – Guidage visuel.

Les cercles représentent les pommes de pin, et N, l'entrée du nid.

- a) La guêpe quitte son nid, les pommes de pin sont placées en cercle autour de l'entrée.
- b) À son retour, la guêpe ne rejoint pas l'entrée de son nid, mais se dirige au centre du cercle de pommes de pin qui a été déplacé un peu plus loin.

Cette stratégie est couramment testée chez le rat dans la version dite indicée du labyrinthe aquatique de Morris. Au cours de ce test, le rat est placé dans une piscine circulaire remplie d'eau opacifiée, il peut se soustraire à ce milieu aquatique en montant sur une plateforme. La plateforme est légèrement exondée et sa position change à chaque essai. À chaque début d'essai, l'animal repère la plateforme puis nage directement dans sa direction, ce comportement lui permet d'atteindre son but qui est le dessus de la plateforme.

Remarque Cette stratégie impose aux animaux de rester à distance raisonnable du repère environnemental sur lequel repose toute leur stratégie, afin de pouvoir, à tout

moment, le voir, le sentir, ou l'entendre. Ceci implique une réduction drastique des déplacements possibles autour de ce repère.

c) Les routes basées sur un référentiel égocentré

Une stratégie de route basée sur un référentiel égocentré repose sur l'apprentissage d'une séquence d'instructions. Il s'agit d'une suite d'associations de type stimulus-réponse. Les réorientations du corps doivent être réalisées dans un ordre précis, en réponse à des indices idiothétiques (après avoir tourné à gauche, je tourne à droite) et/ou allothétiques (je dois tourner à gauche après le rocher, puis à droite au niveau du grand chêne). L'animal répond ainsi de manière rigide à ces indices, à chaque nouvelle réorientation. Pour cela, il est nécessaire d'être capable de discriminer les indices environnementaux importants par rapport aux autres. Ces indices peuvent être de différentes natures : visuels, auditifs, olfactifs. L'animal doit être capable de bien discriminer chacun de ces indices. De la même manière, les abeilles ou les fourmis lors de la réalisation de trajets répétés vers la même source de nourriture apprennent des routes en fonction des repères environnementaux, en plus de l'utilisation de l'intégration de trajet.

Les vols des abeilles, des bourdons et des guêpes, lorsqu'ils font des allers-retours entre la ruche ou des fleurs, sont relativement stéréotypés. L'insecte zigzague d'avant en arrière en face du but avant le départ et apprend la nature des repères très proches du but et des repères à distance (snapshots). Les **snapshots** correspondent à des images mémorisées (à la manière d'un instantané) qui lui serviront comme images de référence. La précision requise pour revenir au but est alors atteinte en superposant les angles et distances entre les repères (l'image de l'environnement perçue par l'individu est mise en correspondance avec le snapshot). Afin que cette stratégie devienne efficace sur de longues distances, cela nécessite que l'animal ait un album de ces instantanés et qu'il les superpose avec ce qu'il voit successivement au cours de son trajet. Chaque snapshot serait associé à un vecteur indiquant une direction/distance pour rencontrer le prochain snapshot, et ainsi de suite jusqu'à ce que le but soit atteint. Les fourmis rousses des bois utiliseraient également une série de snapshots rencontrés successivement le long d'une route. À l'instar des abeilles et des guêpes, elles se retournent fréquemment pour regarder le but et font de petits mouvements autour de lui. Bien que les études chez les vertébrés soient peu nombreuses, certaines suggèrent que les pigeons pourraient utiliser une stratégie de ce type.

L'apprentissage de ces routes est relativement simple, et lorsqu'elles deviennent extrêmement habituelles, elles nécessitent alors un très faible niveau d'attention.

3.4 Les stratégies exocentrées

Naviguer dans son environnement nécessite souvent l'utilisation de repères environnementaux qui ont des relations spatiales fixes avec le but à atteindre. Comme ils sont stationnaires, ils permettent de connaître la distance et la direction du but.

a) Les routes basées sur un référentiel exocentré

L'apprentissage de routes dans un référentiel exocentré correspond à la connaissance de différentes routes qui peuvent se croiser en différents lieux de l'espace, il s'agit d'une carte topologique (comme le serait la carte des métros parisiens). À chaque intersection, l'animal peut choisir dans quelle direction se diriger, il peut alors choisir de passer d'une route à une autre. Il reste toutefois sur des routes déjà connues et fixes. Ainsi, un animal qui connaît la route entre A et C, et la route entre D et E, peut emprunter une route de D vers C, en changeant de direction au point B qui est à l'intersection des deux routes empruntées précédemment (**Fig. 2.18**). Ces nœuds permettent de passer d'une route à une autre. Nous pouvons faire le parallèle avec des stations de métropolitain partagées par plusieurs lignes qui se croisent.

Les stratégies de routes basées sur un référentiel exocentré apportent plus de flexibilité que l'apprentissage des routes basées sur un référentiel égocentré, car le point de départ peut changer par rapport à un point d'arrivée donné, ce qui permet à l'animal de générer de nouvelles routes.

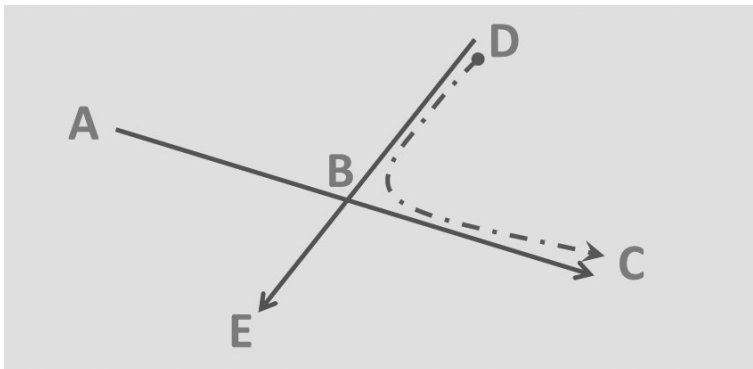


Figure 2.18 – Utilisation de routes basées sur un référentiel exocentré.

Si un animal a déjà emprunté la route allant de A vers C et la route allant de D vers E (flèches en traits continus), il pourra aller de D vers C en changeant d'orientation à l'intersection des deux routes précédemment apprises (flèche en pointillés).

b) Les représentations spatiales exocentrées

Les représentations spatiales exocentrées ont également été nommées « cartes cognitives » par Tolman en 1932 (chap. 2 § 1 et 5), ou représentations géométriques par Gallistel (1990) et Nadel (1991). Cette stratégie implique une utilisation plus complexe des informations, pour laquelle l'animal utilise simultanément les relations spatiales entre différents points de l'espace. L'animal peut ainsi se baser sur les relations spatiales (direction et distance) entre différents éléments de l'environnement afin d'extrapoler la localisation du but qu'il souhaite atteindre. Ceci lui permet également de générer de nouvelles routes entre différents points/lieux dans l'environnement. Un ensemble de repères environnementaux peut être perçu comme des indices dans une **configuration**

particulière et qui peuvent différer par leur nature (par exemple, la montagne est au Nord de la forêt, qui elle-même est à l'Est de la rivière). Ils peuvent être également perçus comme une forme géométrique bornée par plusieurs repères (par exemple, un animal peut apprendre que son abri est situé au centre de trois repères environnementaux formant un triangle).

Parmi les informations environnementales permettant de créer une représentation spatiale exocentrée figure la **géométrie de l'environnement**. La géométrie se définit par la position relative, en termes de distance et de direction, de différents éléments de l'environnement. Il peut ainsi s'agir des différentes parois d'un environnement clos, mais également de différents éléments espacés les uns des autres et délimitant une surface centrale. Apprendre la géométrie d'un environnement nécessite un traitement global des informations environnementales, et non l'apprentissage des caractéristiques de chacun des éléments (par exemple, la couleur ou encore la texture des différents éléments).

L'idée de l'utilisation de la géométrie de l'environnement est née d'une série d'expériences conduites par Cheng dans les années 1980. Ce chercheur a testé des rats au sein d'une arène rectangulaire, dont les parois pouvaient être de couleurs différentes (par exemple, un blanc et trois noirs) ou comportant des informations distinctes dans chacun des angles : en termes de texture, d'odeurs ou de motifs. La position relative des petits et grands murs correspond à des informations géométriques, alors que la couleur des parois et les caractéristiques de chaque angle sont des informations non géométriques. Chaque essai est constitué de deux phases. Au cours de la première phase, le rat est placé dans l'arène, et découvre de la nourriture dans un des angles (**Fig. 2.19a**). Avant qu'il n'ait pu consommer l'intégralité de la nourriture, le rat est retiré de l'arène. Le dispositif est alors aléatoirement pivoté afin d'éviter que le rat ne puisse, par la suite, se servir d'informations internes (idiothétiques) pour localiser la nourriture. Lorsque le rat est replacé dans l'arène au cours de la seconde phase, il recherche la nourriture dans l'angle correct, mais également dans l'angle diamétralement opposé (**Fig. 2.19b**). Il s'agit de l'**erreur rotationnelle**. Pourtant, des informations locales, non géométriques, permettaient de ne pas faire d'erreur. Ainsi, un rat peut être amené à chercher aléatoirement dans l'angle du mur blanc ayant une odeur d'anis et du mur noir ayant une odeur de menthe, si ces deux angles sont géométriquement équivalents : par exemple, grand mur à gauche et petit mur à droite.

Il semble ainsi que les rats focalisent plus particulièrement leur attention sur les informations géométriques de l'environnement. Une telle observation a également été faite chez de nombreuses autres espèces : les enfants (avant l'âge de six ans), les primates non humains, les oiseaux ou encore les poissons. Il a toutefois été montré que chez les enfants, les poussins, et les poissons, la préférence pour les informations géométriques diminuait lorsque les individus sont placés dans des enceintes de grandes dimensions, dans lesquelles il reste difficile de percevoir l'intégralité de la géométrie du dispositif. Ainsi, il reste possible de combiner ces informations géométriques à des informations non géométriques. Il est important de noter que l'utilisation de la géométrie de l'environnement reste un mécanisme permettant de se réorienter ou de garder un cap.

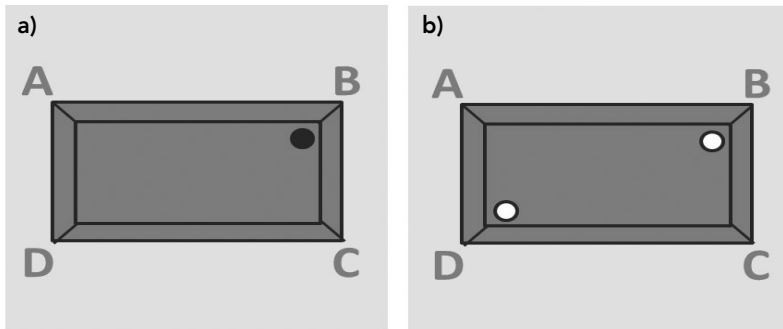


Figure 2.19 – Représentation du dispositif classiquement utilisé pour tester l'utilisation de la géométrie de l'environnement.

- a) Un animal est placé dans un dispositif rectangulaire qu'il est libre d'explorer, le cercle noir correspond à l'angle au niveau duquel est placée de la nourriture.
- b) Après avoir été désorienté, l'animal est replacé dans le dispositif. S'il n'utilise que la géométrie de l'environnement, il ne pourra pas faire la distinction entre les angles B et C qui sont géométriquement identiques (grand mur à gauche et petit mur à droite). Les cercles blancs correspondent ainsi aux deux zones de recherche effectuées: l'un correspond à l'angle correct (B), le second à l'angle qui lui est géométriquement identique (D).

3.5 La variabilité inter- et intra-spécifique dans l'utilisation des informations spatiales

Plusieurs sources d'informations spatiales indiquent la localisation des différents lieux de l'environnement. Chez de nombreuses espèces, les animaux apprennent en parallèle des informations redondantes. L'utilisation de multiples informations environnementales limite d'une part les erreurs de précision dans la recherche d'un lieu dans l'environnement, d'autre part elle permet de changer de stratégie lorsque les conditions environnementales changent. Ainsi, des animaux peuvent utiliser la configuration de plusieurs repères environnementaux lorsque les conditions environnementales leur permettent de les percevoir à distance, ou une stratégie égocentrée (guidage ou séquence motrice) lorsque ce n'est pas le cas. Cette flexibilité comportementale peut être nécessaire chez les espèces terrestres lorsque le niveau de luminosité diminue, ou lorsque la turbidité de l'eau augmente chez les espèces aquatiques. Bien que de nombreuses espèces apprennent en parallèle différentes informations spatiales, des préférences pour l'une ou l'autre des informations spatiales disponibles ont souvent été décrites.

a) L'influence de l'écologie : variabilité entre des espèces proches

La préférence spontanée des animaux pour l'utilisation des indices environnementaux situés à proximité du but à atteindre (permettant ainsi l'utilisation de stratégies de type guidage), ou pour la configuration de différents indices environnementaux, a largement été étudiée dans la littérature. Outre le fait que cette préférence puisse être liée au caractère plus ou moins saillant des indices environnementaux en présence, différentes études ont montré l'importance de l'écologie des espèces sur cette préférence.

• **Exemple** Chez les oiseaux stockant leur nourriture, les individus sont plus attentifs aux indices situés à distance, qu'à proximité du but à atteindre. Dans une expérience, quatre mangeoires sont proposées à des mésanges à tête noire (qui stockent leur nourriture) ou à des juncos ardoisés (un petit passereau qui ne stocke pas sa nourriture). Chaque mangeoire avait une couleur bien distincte, et une seule d'entre elles contenait de la nourriture. Après avoir laissé les oiseaux s'alimenter dans la mangeoire, ils étaient déplacés à l'extérieur de l'enceinte expérimentale. Les expérimentateurs inversaient alors la position de la mangeoire contenant de la nourriture avec celle d'une mangeoire n'en contenant pas. À leur retour, les mésanges noires allaient prioritairement visiter la mangeoire située à l'emplacement où elles avaient trouvé de la nourriture précédemment, et ceci, même si la couleur de la mangeoire avait changé. Quant aux juncos, les individus se répartissaient entre ceux qui allaient visiter la mangeoire ayant la même position que précédemment mais pas la même couleur, et ceux qui allaient visiter la mangeoire ayant la même couleur que précédemment, mais pas le même emplacement. Différentes études ont retrouvé cette préférence pour la configuration des indices distaux chez les espèces qui stockent leur nourriture (mésanges nonette, geais des chênes), et une absence de préférence pour les deux types d'indices, voire une préférence pour les indices à proximité du but à atteindre chez les espèces qui n'en stockent pas (mésanges bleues, choucas des tours, pigeons, poussins).

L'écologie des espèces ne peut toutefois pas expliquer l'intégralité des résultats obtenus chez les oiseaux. En effet, chez les colibris, qui ne stockent pas leur nourriture, les individus préfèrent retourner visiter une fleur artificielle précédemment rencontrée à l'emplacement correct d'un point de vue spatial, même si sa couleur n'est pas la même.

b) L'influence de l'habitat : variabilité entre les populations d'une même espèce

Au sein d'une même espèce, différentes populations peuvent être exposées à des habitats naturels extrêmement différents. Lorsqu'un environnement est visuellement stable ou lorsqu'il est extrêmement changeant, cela peut modifier la préférence spontanée des individus pour un type d'informations spatiales.

Des expérimentations ont ainsi été menées chez des poissons de la même espèce (des épinoches à trois épines) provenant d'habitats extrêmement différents en termes de stabilité : soit des cours d'eau rapides, soit des mares naturelles. Les poissons provenant des mares utilisent prioritairement des indices visuels pour s'orienter ; alors que les poissons provenant des cours d'eau utilisent prioritairement une séquence motrice (stratégie de route basée sur un référentiel égocentrée). Dans les mares, les indices visuels sont des repères environnementaux fiables, car ces environnements sont extrêmement stables. En revanche, dans les rivières à haut débit, les turbulences et le courant bouleversent continuellement le paysage visuel, ce qui conduit les individus à ne pas privilégier les informations environnementales qui pourraient ne pas être fiables dans le temps.

c) L'influence du sexe : variabilité chez une espèce

Une source de variation interindividuelle connue est la différence entre les sexes. Chez de nombreux mammifères, les mâles privilégient des stratégies exocentrées, alors que les femelles privilégient les stratégies égocentrées (chez la poule, les poissons, les rats). Chez la seiche, un mollusque céphalopode, les individus subadultes et les femelles adultes utilisent préférentiellement une séquence motrice (stratégie égocentrée) pour résoudre un labyrinthe en T. Seuls les mâles adultes vont privilégier l'utilisation d'indices visuels pour résoudre la même tâche. Bien que le type de référentiel utilisé par les mâles n'ait pas été exploré (les indices visuels pouvant être utilisés dans le cadre d'un référentiel égocentré ou exocentré), cette étude a montré que le type d'informations privilégiées pouvait varier non seulement entre mâles et femelles, mais également en fonction de la maturité sexuelle des individus.

Chez certaines espèces de rongeurs, cette différence entre mâles et femelles est non seulement qualitative (stratégie utilisée), mais également quantitative (performances). Ainsi, les mâles présentent de meilleures performances spatiales lorsque seule l'utilisation d'une stratégie exocentrée permet de résoudre la tâche. Chez les rats, les femelles semblent utiliser plus fortement les indices présents dans l'arène de test que les mâles. Lorsque ces indices sont retirés du dispositif, le nombre d'erreurs réalisé par les femelles augmente. Au contraire, changer la forme de la pièce sans changer les indices a un effet délétère sur la performance des mâles, mais pas sur celle des femelles.

Ce dimorphisme cognitif entre mâles et femelles aurait notamment une base hormonale : la manipulation du niveau de testostérone chez les mâles *via* la castration ou l'augmentation expérimentale du niveau d'œstrogènes chez les femelles modifie le type de stratégie. Différentes hypothèses évolutives ont été énoncées pour expliquer ces différences. Parmi ces hypothèses, la différence de taille du domaine vital entre mâles et femelles semble expliquer la majorité des résultats obtenus. Ainsi, chez les campagnols, les performances spatiales des mâles et des femelles ont été comparées chez deux espèces phylétiquement proches, mais dont le système d'appariement diffère. Une différence de performances spatiales entre mâles et femelles est observée chez une espèce polygyne de campagnols (campagnol des prés : le domaine vital du mâle recouvre le domaine vital de plusieurs femelles) et non chez une espèce monogame (campagnol des prairies : la taille du domaine vital est la même chez les mâles et les femelles).

d) L'influence de la répétition : variabilité chez un individu

Chez la plupart des rats, les individus sont bien plus attentifs aux indices visuels distaux (par exemple, indices présents sur les murs à l'extérieur de l'enceinte de test), qu'aux indices proximaux (proches du but à atteindre : par exemple, lorsque la plateforme d'un labyrinthe aquatique de Morris est visible). Déplacer ou enlever les indices distaux induit une diminution des performances bien plus marquée que lorsque les indices proximaux sont retirés. Toutefois, une exposition répétée à une même tâche spatiale, lorsque l'utilisation d'une séquence motrice reste tout aussi efficace que l'utilisation de la configuration des indices environnementaux, va induire un changement de stratégie au cours du temps.

Ainsi, lorsque des rats sont entraînés à résoudre un labyrinthe en croix et que le point de départ est toujours le même, les individus peuvent soit utiliser la configuration des indices visuels présents dans l'environnement pour déterminer dans quelle direction tourner, soit apprendre une simple séquence motrice de type « tourner à... ». Au bout de huit jours d'entraînement dans ce dispositif, les rats utilisent prioritairement la configuration des indices visuels pour retrouver le bras du labyrinthe au bout duquel est située la nourriture. Toutefois, si les rats sont entraînés huit jours de plus dans le même dispositif, les individus ne prêtent plus attention aux repères présents dans la pièce, et se limitent à l'utilisation d'une séquence motrice. Un tel phénomène est observé chez l'espèce humaine lorsque des individus sont amenés à effectuer tous les jours exactement le même trajet. Le niveau d'attention mis en jeu au cours de ce trajet diminuera drastiquement au cours du temps.

3.6 Les substrats neuronaux de la cognition spatiale

Chez les mammifères, des expériences lésionnelles, d'inactivation transitoire (injection de lidocaïne, un anesthésique local) ou encore de modulation pharmacologique, ont permis de mettre en évidence l'existence de deux systèmes mnésiques fonctionnant en parallèle.

D'une part, un système mnésique, centré sur l'hippocampe et les aires para-hippocampiques, joue un rôle central dans l'utilisation d'un cadre de référence exocentré. Parallèlement, des régions sous-corticales telles que le striatum dorsal sont largement associées à l'utilisation de stratégies basées sur un cadre de référence égocentré. Bien entendu, ces deux systèmes mnésiques impliquent l'utilisation de certaines zones cérébrales en commun (**Encart 2.2**).

Des expériences d'activation cérébrale ont également été réalisées chez les rongeurs pour confirmer ces observations. Afin de résoudre une tâche spatiale dans un labyrinthe en croix, les rats pouvaient soit utiliser une stratégie égocentrée (par exemple : « je dois tourner à droite »), soit utiliser une stratégie exocentrée (configuration des repères environnementaux). Lorsque les rats avaient atteint un critère d'acquisition fixé par les expérimentateurs, une modification du point de départ permettait de tester la stratégie utilisée par chacun des individus pour résoudre la tâche. Les rats ayant utilisé une stratégie égocentrée présentaient une activation du striatum dorsal plus importante que les rats ayant utilisé une stratégie exocentrée. Inversement, les rats ayant utilisé une stratégie exocentrée présentaient une activation de l'hippocampe plus importante que les rats ayant utilisé une stratégie égocentrée. Il est important toutefois de noter que dans tous les cas, les deux systèmes mnésiques avaient été activés. Cela indique que même si les individus ont une préférence pour l'une ou l'autre des stratégies, ils apprennent les deux en parallèle.

Chez les oiseaux, une zone du cerveau, le télencéphale dorso-médian, est considérée comme l'homologue de l'hippocampe des mammifères. Une lésion de cette structure cérébrale chez les pigeons ou encore les mésanges induit une diminution des performances lors de tâches nécessitant l'apprentissage de la configuration de plusieurs repères environnementaux (stratégie exocentrée), mais pas lors d'une stratégie de guidage visuel

(stratégie égocentrée). Par ailleurs, une expérience a comparé la taille de cette structure cérébrale chez différentes espèces de corvidés, dont le comportement de cache de la nourriture varie en termes de durée et de nombre d'items alimentaires stockés. Cette étude a montré que les casse-noix d'Amérique, connus pour utiliser le plus massivement ce type de comportement de cache, possédaient un hippocampe de taille relative plus importante que celui des autres espèces étudiées.

Les études chez les mammifères, les poissons et les tortues semblent converger dans le sens de l'existence de deux systèmes mnésiques sous-tendant les deux grandes familles de stratégies d'orientation spatiale. Ce double système permettrait l'apprentissage en parallèle de ces différentes stratégies, ce qui apporterait une grande flexibilité comportementale aux individus : passage d'une stratégie à l'autre en fonction des conditions environnementales.

Encart 2.2 Neurons impliqués dans les représentations spatiales

Chez les mammifères, des neurones aux fonctions complémentaires forment un réseau neuronal servant de support aux représentations spatiales : les cellules de lieu, les cellules en grille, les cellules d'orientation de la tête et les cellules frontières (Fig. 2.20).

- Les **cellules de lieu** ont été découvertes dans l'hippocampe. Leur activation est étroitement liée à la localisation de l'animal dans son environnement. À chaque fois qu'un animal se retrouve au même endroit, des cellules de lieu vont invariablement s'activer. Cette zone de l'environnement est appelée « champ d'activité de la cellule ». Lorsque l'ensemble d'un dispositif a été exploré par un animal et que ce dernier se déplace librement, des cellules de lieu vont s'activer successivement en fonction de sa position. Des expériences ont montré que le champ d'activité des cellules de lieu serait contrôlé par les informations visuelles perçues par l'animal, notamment la configuration de repères environnementaux.

- Les **cellules en grille** ont été identifiées dans le cortex entorhinal médian. Lorsqu'un animal se déplace, ces neurones s'activent à des distances régulières. Les cellules en grille ont des échelles différentes : par exemple certaines s'activeront tous les 25 cm, d'autres tous les 50 cm. Ces cellules permettraient d'établir une carte relative à sa propre position dans l'espace.

- Les **cellules d'orientation de la tête** sont présentes dans le cortex para-hippocampique. Leur activation est indépendante de la position de l'animal dans son environnement, mais est fonction de l'orientation de sa tête. Par exemple, certaines cellules vont s'activer à chaque fois que l'animal aura sa tête orientée en direction du Nord.

- Les **cellules frontières** sont présentes dans le subiculum, elles vont s'activer lorsque l'animal se situe près d'une ou de plusieurs frontières de son environnement : par exemple le bord d'une table ou une paroi.

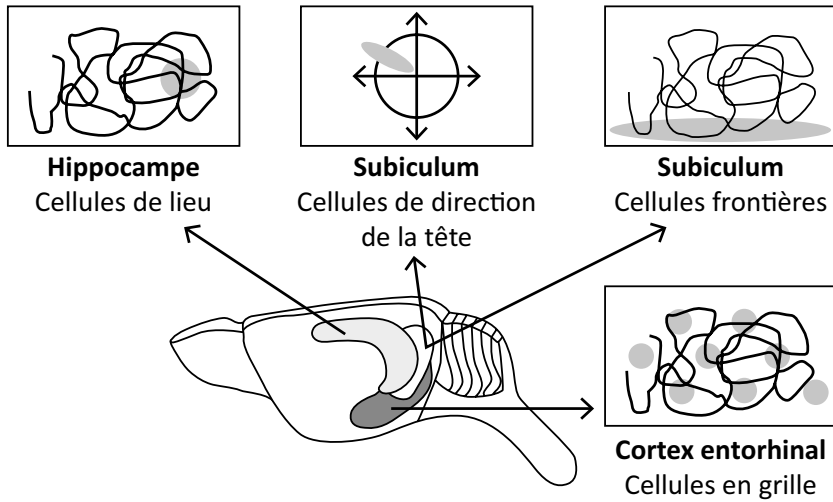


Figure 2.20 – Les neurones impliqués dans les représentations spatiales et leur localisation dans le cerveau du rat.

La ligne noire correspond au trajet d'un rat dans un dispositif rectangulaire. La(les) zone(s) grisée(s) indique(nt) un exemple de champ(s) d'activation de ces différents types de neurones (cellules de lieu, cellules frontières, cellules en grille). Dans le cas des cellules de direction de la tête, l'activation de ces neurones ne dépend pas de la localisation dans le dispositif mais de l'orientation de la tête.



2.11 Que sont des informations idiothétiques ?

- ☐ a. ce sont des informations indépendantes du mouvement de l'animal
- ☐ b. ce sont des informations externes
- ☐ c. ce sont des informations qui ne peuvent être utilisées que dans un cadre de référence égocentré ou exocentré

2.12 Concernant l'utilisation de l'intégration de trajet, choisissez la(les) proposition(s) qui convien(nen)t :

- ☐ a. cela permet à un animal de refaire exactement le même trajet de son point d'arrivée à son point de départ que le trajet emprunté pour aller de son point de départ à son point d'arrivée
- ☐ b. lorsque l'animal utilise l'intégration de trajet, il sait à tout moment à quelle distance et dans quelle direction est son point de départ
- ☐ c. cela permet à l'animal de revenir en ligne droite à son point de départ

2.13 Choisissez la proposition qui est fausse :

- ☐ a. un pedomètre permet de connaître la distance parcourue
- ☐ b. un odomètre est un pedomètre
- ☐ c. le flux optique peut servir d'odomètre

2.14 Dans le test permettant d'évaluer l'utilisation de la géométrie de l'environnement, lorsque l'animal choisit l'angle diamétralement opposé à l'angle correct :

- ☐ a. cela signifie que l'animal n'est pas capable d'utiliser la géométrie de l'environnement
- ☐ b. cela s'appelle l'erreur rotationnelle
- ☐ c. cela s'explique car dans un dispositif rectangulaire, les angles opposés sont géométriquement équivalents

2.15 Dans les propositions suivantes, quelle est l'affirmation correcte ?

- ☐ a. les cellules de lieu s'activent à chaque fois qu'un animal parcourt une distance donnée
- ☐ b. les cellules en grille s'activent lorsque l'animal s'approche des parois du dispositif
- ☐ c. les cellules de lieu sont situées dans l'hippocampe



Entraînez-vous

- 2.11** La stratégie de guidage fait-elle appel uniquement à l'utilisation d'un indice visuel saillant ?
- 2.12** Quel est l'inconvénient majeur de la stratégie d'intégration de trajet ?
- 2.13** Quelle est la différence entre les routes basées sur un référentiel égocentré et exocentré ?
- 2.14** Pourquoi de nombreuses espèces apprennent en parallèle des informations environnementales redondantes ?
- 2.15** Existe-t-il des systèmes mnésiques différents pour les stratégies égocentrées et allocentrées ?



2.11 Que sont des informations idiothétiques ?

- c. Ce sont des informations internes générées par les propres mouvements de l'animal. Par exemple, les informations vestibulaires peuvent être utilisées dans un cadre de référence égocentré (navigation auto-centrée : après avoir tourné à gauche, je tourne à droite) ou dans un cadre de référence exocentrée (navigation qui n'est pas centrée sur l'individu : je vais en direction du Nord).

2.12 Concernant l'utilisation de l'intégration de trajet, choisissez la(les) proposition(s) qui convien(nen)t :

- b. et c. Lors de l'utilisation de cette stratégie, l'animal est capable de revenir à tout moment en ligne droite à son point de départ, même si son trajet précédent était sinueux. Ceci est possible car, au cours de ses déplacements, il remet à jour en permanence un vecteur indiquant distance et direction de son point de départ.

2.13 Choisissez la proposition qui est fausse :

- b. Un odomètre permet d'estimer une distance parcourue. Il existe différents types d'odomètres, parmi ceux-là : le pédomètre ou le flux optique. Ainsi, un pédomètre est un odomètre, mais un odomètre n'est pas forcément un pédomètre.

2.14 Dans le test permettant d'évaluer l'utilisation de la géométrie de l'environnement, lorsque l'animal choisit l'angle diamétralement opposé à l'angle correct :

- b. et c. Cela s'appelle l'erreur rotationnelle. Cette erreur est liée au fait que lorsqu'un animal n'a d'autres informations que des informations géométriques à sa disposition (ou qu'il ne prête pas attention aux informations non géométriques), il ne peut distinguer les angles diamétralement opposés qui sont géométriquement identiques.

2.15 Dans les propositions suivantes, quelle est l'affirmation correcte ?

- c. Les cellules de lieu sont situées dans l'hippocampe, elles vont s'activer invariablement lorsque l'animal va rentrer dans une zone précise de l'environnement qu'on appelle champ d'activité de la cellule.



2.11 La stratégie de guidage nécessite l'utilisation d'une information environnementale unique, située à proximité du but à atteindre. Même si dans la plupart des cas, la stratégie de guidage repose sur l'utilisation d'un stimulus visuel (guidage visuel), ce n'est pas toujours le cas. Il peut s'agir d'un stimulus auditif (guidage auditif). Par exemple, si le nid d'un animal est situé près d'une cascade d'eau, il peut utiliser le son de l'eau qui tombe pour rejoindre son nid. Il peut également s'agir d'un guidage olfactif si une odeur forte est située à proximité du but à atteindre ; ainsi remonter le flux d'odeur peut permettre de retrouver son but.

2.12 La stratégie d'intégration de trajet a l'inconvénient d'être relativement sensible aux erreurs de calcul. Après un trajet en deux étapes (ligne droite, rotation à 90°, ligne droite), de nombreuses espèces surestiment l'angle à effectuer lorsqu'elles doivent revenir à leur point de départ.

- 2.13 Une stratégie de route basée sur un référentiel égocentré repose sur l'apprentissage d'une séquence d'instructions qui doivent être réalisées dans un ordre précis. L'utilisation de ces routes n'est donc pas flexible. Une stratégie de route basée sur un référentiel exocentré permet à l'animal de passer d'une route à une autre route lorsque ces routes se croisent. Le cadre de référence n'est donc pas ici égocentré, car l'animal a appris les relations spatiales existant entre ces différentes routes. Cette stratégie est donc flexible car elle permet, à chaque intersection, de choisir dans quelle direction aller.
- 2.14 Chez de nombreuses espèces, les animaux apprennent en parallèle des informations environnementales redondantes, et apprennent ainsi différentes stratégies en parallèle. L'utilisation de multiples informations environnementales limite d'une part les erreurs de précision dans la recherche d'un lieu dans l'environnement, d'autre part elle permet de changer de stratégie lorsque les conditions environnementales changent.
- 2.15 Chez les mammifères, deux systèmes mnésiques distincts correspondent aux stratégies égocentrées et exocentrées. Dans le premier cas, il s'agit d'un système mnésique centré sur le striatum dorsal, et dans le second cas, il s'agit d'un système mnésique centré sur l'hippocampe. Une dissociation entre deux systèmes mnésiques fonctionnant en parallèle a également été décrite chez les oiseaux, les poissons ou les reptiles (attention : les structures cérébrales ne sont pas les mêmes que chez les mammifères !)

4 Le temps

La disponibilité de la nourriture, la présence de congénères ou de prédateurs varient à la fois en fonction des lieux et du temps. De nombreuses espèces animales utilisent les informations temporelles pour contrôler l'expression de certains comportements qui surviennent à des rythmes différents : annuellement, saisonnièrement, ou quotidiennement. Nous verrons ici deux principales échelles de temps : les périodes de 24 heures et les intervalles de temps, dont la durée varie de quelques secondes à plusieurs minutes.

4.1 Les cycles circadiens

Les rythmes (ou cycles) circadiens sont apparus aux origines de la vie, et sont observés dans chaque espèce. Ils jouent un rôle fondamental dans des fonctions allant du métabolisme à la cognition. Ils permettent aux organismes d'anticiper des événements environnementaux récurrents, grâce à la coordination des rythmes métaboliques, physiologiques et comportementaux.

a) Ajustement des cycles circadiens

La plupart des espèces animales, qu'il s'agisse d'espèces diurnes ou nocturnes, présentent des rythmes physiologiques ou comportementaux qui suivent une alternance jour/nuit. Ces rythmes circadiens sont basés sur l'existence d'une **horloge biologique** interne dont la rythmicité est approximativement de 24 heures (*circa* : « proche de », *dies* : « un jour »). Ainsi, même placés dans des conditions constantes d'éclairage (24 h de jour ou 24 h de nuit), les organismes maintiennent leur rythmicité, grâce à des régulateurs endogènes (c'est-à-dire générés par l'organisme lui-même). Chez les mammifères, l'hypothalamus joue un rôle central dans la régulation des rythmes circadiens. À la manière d'un métronome, il impose son rythme à différents tissus de l'organisme. Au sein de l'hypothalamus, ce sont les noyaux suprachiasmatiques qui présentent une activité électrique oscillant entre 23 h 30 et 24 h 30. Chez les poissons ou les invertébrés (par exemple la drosophile), il n'y a pas une horloge biologique centrale, mais plusieurs oscillateurs indépendants répartis dans l'organisme.

L'horloge interne est resynchronisée en permanence grâce à des facteurs externes qui fluctuent régulièrement tels que la luminosité ou encore la température. L'alternance jour-nuit est le **synchroniseur** le plus puissant. En effet, la majorité des animaux possèdent des cellules photoréceptrices, et peuvent donc percevoir les fluctuations de la lumière au cours de la journée.

Remarque En parallèle de ces synchroniseurs abiotiques, des signaux visuels, olfactifs, auditifs ou encore tactiles d'un individu à un autre individu peuvent influencer sur les rythmes d'activité. Ces signaux, considérés comme des synchroniseurs sociaux, ont été décrits chez les rongeurs ou encore les primates. Pour autant, il n'a pas été montré qu'ils peuvent jouer seuls le rôle de synchroniseurs. Chez les marmousets, une étude a montré qu'une synchronisation des rythmes d'activité locomotrice pouvait émerger lorsque des individus sont hébergés ensemble. L'existence de cette synchronisation sociale est notamment dépendante

du niveau de connaissance des individus, et du rythme d'activité qu'aurait spontanément chacun de ces individus.

b) Apprentissage temps-lieu (*time-place learning*)

De nombreuses espèces peuvent apprendre que certaines caractéristiques environnementales varient à travers le temps et l'espace. Cette capacité est appelée : **apprentissage temps-lieu** (*time-place learning*). Cette aptitude fait intervenir l'horloge interne et la mémoire associative.

Cette capacité d'apprentissage a été mise en évidence expérimentalement chez de nombreuses espèces (insectes, poissons, oiseaux, rongeurs). Selon un protocole classiquement utilisé, des expérimentateurs donnent accès à une récompense alimentaire à un moment de la journée (par exemple : le matin) à un endroit donné (lieu A), et une récompense alimentaire à un autre moment de la journée (par exemple : l'après-midi) à un autre endroit de l'environnement (lieu B) (**Fig. 2.21**). Après une phase d'entraînement de plusieurs jours, les animaux vont directement en A ou en B en fonction du moment de la journée. Des tests supplémentaires sont alors réalisés afin de déterminer si le fait que les animaux aillent au bon endroit au bon moment de la journée est bien lié à la discrimination du moment de la journée (matin vs. après-midi) ou si l'animal utilise une règle d'alternance (aller en A, puis en B...).

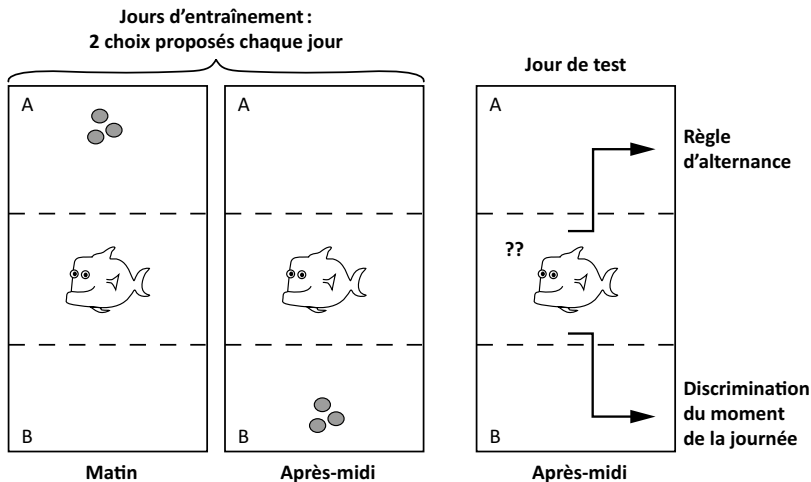


Figure 2.21 – Apprentissage temps-lieu.

Lors de la phase d'entraînement, les animaux sont testés deux fois par jour : le matin et l'après-midi. Le matin, une récompense alimentaire est disponible dans le compartiment A, et l'après-midi, une récompense alimentaire est disponible dans le compartiment B. Après plusieurs jours d'entraînement, l'individu se voit proposer un choix entre les compartiments A et B, mais seulement l'après-midi. S'il va en A, il applique une règle d'alternance : « la première fois que l'on me propose un choix au cours de la journée, je vais en A et la seconde fois je vais en B ». S'il choisit le compartiment B, cela indique qu'il a pu discriminer le moment de la journée et qu'il a associé « après-midi » à « compartiment B »
(dessin de Robin Jozet)

• **Exemple** Les abeilles sont capables d'anticiper le lever du jour et la tombée de la nuit afin d'optimiser le temps passé à rechercher de la nourriture (activité nécessitant un niveau de luminosité suffisant). En effet, on a observé une augmentation de l'activité locomotrice des butineuses, juste avant le lever du jour alors qu'elles sont encore au sein de la ruche, et donc non exposées à la lumière extérieure. Par ailleurs, les abeilles visitent les fleurs aux périodes auxquelles les quantités de nectar sont maximales. Cet apprentissage temps-lieu a été mis en évidence expérimentalement par von Frisch et ses collègues. Ces chercheurs ont montré que les butineuses peuvent apprendre à associer différents moments de la journée, pour lesquels une récompense (eau sucrée) était disponible, à des localisations spécifiques. Les abeilles peuvent ainsi apprendre jusqu'à neuf moments de la journée (avec des intervalles de temps de seulement 45 minutes) et les associer à neuf dispositifs différents donnant accès à de l'eau sucrée. La preuve que cet apprentissage temps-lieu est contrôlé par une horloge interne vient d'une expérience de décalage horaire pour laquelle des abeilles ont été déplacées de la côte Est à la côte Ouest des États-Unis pendant une nuit. Le premier jour, les abeilles sont parties à la recherche de nourriture suivant les horaires de la côte Est, plutôt que d'utiliser des indices externes qui auraient pu donner des informations sur le moment de la journée (par exemple la position du soleil dans le ciel).

Remarque Des expériences chez la souris ont montré une diminution de la capacité d'apprentissage temps-lieu au cours du vieillissement. Dans un premier groupe, les souris étaient entraînées à résoudre un apprentissage temps-lieu plusieurs fois au cours de leur vie à 4, 7, 12 et 18 mois. Ces souris ne présentent alors pas de déficit cognitif : elles apprennent à choisir le compartiment correct en fonction du moment de la journée. Toutefois, si des souris n'ayant jamais été entraînées avant sont testées directement à l'âge de 17 mois, elles s'avèrent alors incapables de résoudre la tâche. Toutefois, un tiers d'entre elles mettent au point une méthode de compensation en utilisant une stratégie d'alternance. Ces expériences mettent en évidence les effets de l'âge sur les apprentissages temps-lieu et les effets positifs d'un entraînement répété au cours de la vie.

4.2 Les intervalles de temps

a) Utilisation des intervalles de temps

Chez les colibris, des études expérimentales menées directement en milieu naturel ont montré que ces nectarivores peuvent apprendre des intervalles de temps afin d'éviter de retourner auprès d'une fleur qu'ils ont précédemment visitée avant que le nectar ne s'y soit renouvelé. Ainsi, huit fleurs artificielles contenant une solution de sucrose étaient proposées à chaque individu (**Fig. 2.22**). La moitié d'entre elles étaient réapprovisionnées toutes les 10 minutes, l'autre moitié toutes les 20 minutes. Au cours de la journée, les colibris ont rapidement appris à retourner visiter les différentes fleurs en fonction du délai de renouvellement de la solution sucrée : visites de la première moitié des fleurs toutes

les 10 minutes environ, et visites de la seconde moitié des fleurs toutes les 20 minutes. Cela nécessite un apprentissage temps-lieu remis à jour continuellement au cours de la journée. Le même type de comportement est observé chez les abeilles qui sont également amenées à butiner des fleurs en fonction du taux de renouvellement du nectar.



Figure 2.22 – Colibri roux (*Selasphorus rufus*) s'approchant d'une fleur artificielle.

La solution sucrée se situe dans un tube au cœur de la fleur.

Photographie : Andrew Hurly.

Chez les espèces animales testées (par exemple : oiseaux, rongeurs), deux observations peuvent être faites. Un pic d'occurrence du comportement attendu est constaté au moment où l'intervalle de temps est atteint. Par ailleurs, l'occurrence du comportement augmente à mesure que l'intervalle de temps attendu approche et diminue à mesure que ce délai est dépassé. L'occurrence de ces comportements suit donc une distribution normale centrée sur l'intervalle de temps considéré. De plus, plus l'intervalle de temps est important, plus la variabilité des réponses augmente autour de ce délai (entre le temps minimum et le temps maximum) : l'animal va commencer à effectuer le comportement beaucoup plus tôt et continuer beaucoup plus tard après le délai écoulé. Cette propriété est appelée **propriété scalaire**.

b) Mécanismes impliqués

Les mécanismes impliqués dans la perception des intervalles de temps seraient différents de ceux impliqués dans les rythmes circadiens. Différents mécanismes sont proposés dans la littérature pour expliquer la perception des intervalles de temps.

La **théorie scalaire de l'attente** (*scalar expectancy theory*) a été initialement développée pour expliquer les résultats obtenus chez l'animal. Elle a été plus tard appliquée à l'espèce humaine. Cette théorie se base sur l'existence d'un système de type *pacemaker*/accumulateur : le **pacemaker** agit à la manière d'un générateur interne qui émet des impulsions, l'**accumulateur** permet d'estimer le nombre d'impulsions émises (**Fig. 2.23**). L'animal compare la durée provisoirement stockée dans sa mémoire à court terme pour la comparer à la durée précédemment apprise (mémoire de référence). Lorsque suffisamment d'impulsions ont été émises, cela signifie que l'intervalle de temps attendu s'est écoulé.

Ce fonctionnement pourrait s'apparenter à l'utilisation d'un sablier : lorsqu'un événement se produit, nous retournons le sablier, des grains de sable (impulsions du pacemaker) vont tomber dans le compartiment inférieur où ils vont s'accumuler. La propriété scalaire explique pourquoi l'accumulation des erreurs est proportionnelle à la durée de l'intervalle de temps. Cette théorie explique parfaitement les comportements observés chez différentes espèces animales lors de l'utilisation des intervalles de temps. Toutefois, les bases physiologiques des impulsions ou encore la nature de l'accumulateur restent inconnues.

Une des caractéristiques du système pacemaker/accumulateur est que l'intervalle de temps est mesuré à partir de la présentation d'un stimulus donné. Ainsi, nous pouvons nous attendre à ce qu'il cesse si le stimulus n'est plus présenté, puisque le pacemaker ne sera alors pas déclenché (à la manière d'un sablier que nous n'aurions pas retourné). Pour tester cette hypothèse, des rats ont été entraînés avec différents intervalles de temps. Une présentation périodique de nourriture (48, 96 et 192 secondes) entraîne l'apparition d'un comportement périodique chez l'animal. Lorsque la distribution de nourriture cesse, les animaux continuent à émettre leur comportement en suivant les intervalles de temps précédemment appris. Plus la durée de l'entraînement augmente, plus le temps avant l'extinction du comportement augmente. Ainsi, l'estimation des intervalles de temps dépendrait, au moins en partie, d'un système lié au fonctionnement d'**oscillateurs endogènes**. Ces oscillateurs auraient des périodes d'oscillation différentes, ce qui permettrait de couvrir un éventail d'intervalles de temps important (**Fig. 2.23**). Ainsi, la variabilité de chacun de ces oscillateurs serait proportionnelle à la période de l'oscillateur (donc de l'intervalle de temps considéré). Le fonctionnement de ce système d'oscillateurs paraît plus complexe que celui basé sur la théorie scalaire de l'attente. En effet, la récurrence de l'événement attendu est estimée en fonction des phases de chaque oscillateur.

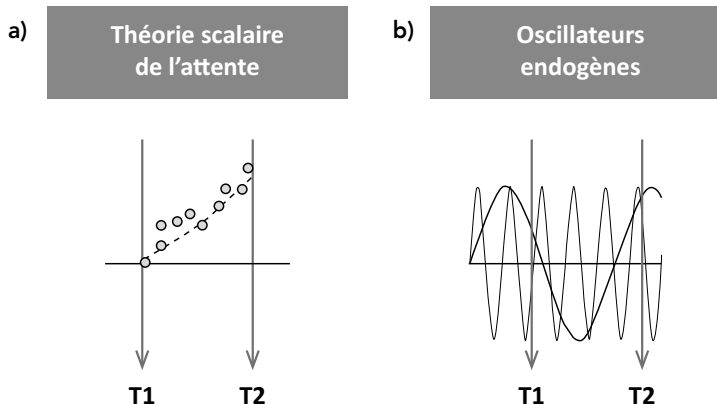


Figure 2.23 – Deux des mécanismes proposés dans la littérature pour expliquer la perception des intervalles de temps (intervalle entre le temps 1 et le temps 2: T1 et T2).

a) La théorie scalaire de l'attente : à partir de l'événement survenant à T1, des impulsions sont émises (cercles gris), lorsque le nombre d'impulsions émises est suffisant, cela signifie que T2 est atteint. b) Les oscillateurs endogènes : des oscillateurs ayant des périodes différentes fonctionnent en permanence.

Toutefois, un autre type de mécanismes qui ne serait dépendant ni d'un pacemaker, ni d'oscillateurs, ni d'une horloge interne a été proposé dans la littérature. Il s'agit des **théories comportementales de l'estimation du temps**. Si nous reprenons l'exemple des abeilles précédemment cité, un système de marquage olfactif des fleurs précédemment visitées peut expliquer pourquoi les abeilles attendent avant de retourner près de cette fleur. Lorsque le signal olfactif diminue, les abeilles vont recommencer à s'approcher de la fleur. Ce système reste modulable en fonction de l'espèce de fleurs considérée (la durée de renouvellement du nectar étant variable en fonction des espèces) si la quantité de marquage olfactif déposée varie. Un autre exemple serait basé sur l'idée qu'un animal pourrait apprendre à associer l'intensité d'un événement en mémoire avec un intervalle de temps permettant d'obtenir une récompense alimentaire. Ainsi, lorsqu'un pigeon doit apprendre à toucher un voyant lumineux avec son bec toutes les 30 secondes, il pourrait avoir appris une association entre un certain niveau de déclin de la trace mnésique (correspondant à ce qu'il s'est passé 30 secondes avant) et le fait qu'émettre à nouveau le comportement à ce moment-là permettra d'obtenir une récompense alimentaire.

4.3 La mémoire épisodique

a) Mémoire sémantique et mémoire épisodique

En 1972, Endel Tulving, un psychologue, a fait la distinction entre deux types de mémoire déclarative à long terme chez l'humain. D'un côté, la **mémoire sémantique** correspond aux connaissances générales que nous avons sur le monde : je sais que le mot « Normand » signifie littéralement « hommes du Nord ». De l'autre côté, la **mémoire épisodique** correspond aux souvenirs d'événements personnellement vécus. Dans ce dernier cas, les événements s'inscrivent dans un contexte spatio-temporel précis : je me souviens avoir dîné avec ma meilleure amie (Quoi) samedi dernier (Quand) dans un restaurant au bord de la plage (Où). La mémoire épisodique permet de revivre mentalement une expérience passée (impression de reviviscence). La différence entre mémoire sémantique et épisodique est liée au fait de savoir (sémantique) ou de se souvenir (épisodique). Une des caractéristiques de la mémoire épisodique est l'état de conscience qui lui est associé : la **conscience autoéotique** qui permet de faire un voyage mental dans le temps afin de revivre l'événement dans son contexte.

Distinguer mémoire sémantique et mémoire épisodique n'est pas toujours chose aisée. Ainsi, si nous demandons à quelqu'un ce qu'il a mangé le matin même au petit-déjeuner, et que sa réponse est : « rien du tout », sa réponse a pu être obtenue en faisant appel à sa mémoire sémantique (s'il ne prend jamais de petit-déjeuner, et ce depuis des années) ou à sa mémoire épisodique (absence de petit-déjeuner qui était lié à des circonstances particulières ce matin-là). Pour faire la distinction entre ces deux types de mémoire, il faudrait donc poser une question supplémentaire à la personne interrogée, afin de savoir si elle a dû se remémorer ou non le début de sa journée avant de répondre à la question.

b) Mémoire de type épisodique

Il est aujourd'hui impossible de démontrer l'existence de la mémoire épisodique chez l'animal, en raison de l'absence de marqueurs comportementaux d'un voyage mental qui serait consciemment effectué dans le passé (selon les critères définissant ce type de mémoire chez l'humain). Ce problème peut toutefois être partiellement contourné en ne testant que les critères comportementaux de la mémoire épisodique, et en faisant l'impasse sur les critères purement liés à la conscience. Ainsi, en reprenant la définition originelle de Tulving, la mémoire épisodique implique le rappel d'informations sur ce qui s'est passé au cours d'un événement (quoi), où il a eu lieu, et quand. Ceci inclut donc le rappel simultané et l'intégration de ces trois types d'informations à partir d'un événement unique. En l'absence d'évaluation des aspects phénoménologiques (c'est-à-dire lié à la conscience) de la mémoire épisodique, nous parlons donc de mémoire de **type épisodique** lorsque nous parlons de ce type de mémoire chez l'animal.

En 1998, une équipe de Cambridge a étudié pour la première fois ce type de mémoire chez l'animal : le geai à gorge blanche. Pour cet oiseau qui stocke sa nourriture dans de multiples cachettes pour des durées pouvant atteindre plusieurs mois, il semble très avantageux de se souvenir : 1) de la localisation de ses cachettes, 2) du délai écoulé depuis le moment où la nourriture a été cachée, 3) quel type d'item alimentaire se trouve dans chacune de ses cachettes. En effet, ces oiseaux ont des préférences alimentaires marquées : ils préfèrent manger des vers plutôt que des noix, or les vers deviendront impropres à la consommation passé un certain délai. Ces chercheurs ont montré que les oiseaux apprennent à resituer dans le temps et l'espace plusieurs types de nourriture et qu'ils ajustent leur comportement de recherche de nourriture. Ainsi, les geais retournent préférentiellement aux endroits où leur nourriture préférée a été cachée si un délai plutôt court s'est écoulé, et aux endroits où leur nourriture non préférée a été cachée si un délai plutôt long s'est écoulé. Le protocole utilisé chez les geais a été adapté et a pu être utilisé pour tester la mémoire de type épisodique chez différentes espèces de grands singes : les chimpanzés, les orangs-outans ou encore les bonobos. Dans ces expériences, les individus retournaient là où ils avaient trouvé des glaçons de jus de fruit (nourriture préférée) après un court délai, et là où ils avaient trouvé des grains de raisins lorsque le délai était supérieur à une heure (les glaçons auraient alors fondu).

• **Exemple** Plus récemment, il a également été montré qu'une espèce invertébrée, la seiche, était également capable d'adapter son comportement de recherche de nourriture en fonction de différents délais écoulés (**Fig. 2.24**). En effet, à l'instar des espèces citées ci-dessus, les seiches ont des préférences alimentaires marquées (crabes ou crevettes en fonction des individus). Cette étude est partie du postulat que lorsqu'un individu trouve une source de nourriture dans son environnement et qu'il y a consommé les proies présentes, il est avantageux pour lui de se souvenir de cet endroit afin de n'y revenir qu'après un long délai, lorsque la nourriture aura eu le temps de se renouveler. Ainsi, les seiches adaptent leur comportement de recherche de nourriture en fonction du délai de renouvellement de différentes proies.

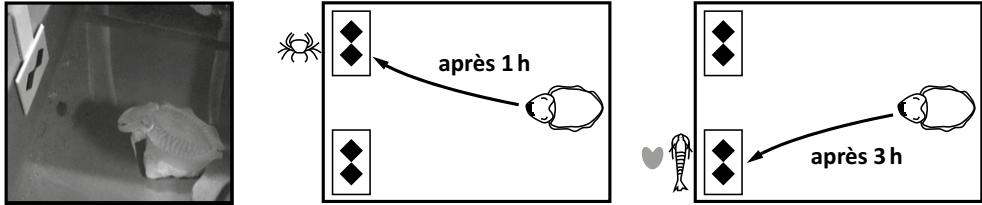


Figure 2.24 – Mémoire de type épisodique chez la seiche.

Dans cette étude, les seiches doivent s'approcher d'une balise (indice visuel noir et blanc) pour obtenir de la nourriture. Chaque jour, deux balises identiques mais à deux endroits différents sont proposées à la seiche. Cette dernière va alors s'approcher des balises pour savoir où elle peut obtenir sa proie préférée (ici, crevette, balise de gauche), et sa proie non préférée (ici, crabe, balise de droite).

Quand la seiche a mangé une crevette (sa proie préférée dans cet exemple), elle doit attendre 3 h avant que la crevette soit disponible à nouveau. En attendant (après 1 h), la seiche va près de la balise associée au crabe pour obtenir de la nourriture. La seiche a donc appris : **Où** (gauche/droite) elle a mangé **quoi** (crabe/crevette) et **depuis combien de temps**.

La capacité à se remémorer les événements de son passé peut être mise à profit afin d'optimiser les comportements de recherche de nourriture, mais également d'exprimer un comportement social approprié. En effet, les relations hiérarchiques entre les individus peuvent évoluer au cours du temps, en fonction des différentes interactions sociales ayant eu lieu. Il semble donc utile de pouvoir organiser chronologiquement ces différents événements afin de savoir comment les relations hiérarchiques ont pu être modifiées au cours du temps (que s'est-il passé, quand, où et qui était impliqué ?). Posséder ce type de capacités cognitives, peut également permettre d'optimiser la recherche de partenaires sexuels au cours de la saison de reproduction.

• **Exemple** Chez le campagnol des champs, une espèce **polygyne**, les mâles connaissent la localisation de différentes femelles et vont les voir en fonction de leur état de réceptivité sexuelle. Ils ajustent ainsi leurs visites en fonction de la localisation (où), des différentes femelles (quoi), du délai écoulé depuis leur dernière visite (quand), ce qui leur permet de déterminer à quel stade de leur cycle sexuel elles sont.

c) La composante temporelle de la mémoire de type épisodique

Parmi les trois composantes de la mémoire de type épisodique (quand, quoi, où), c'est la composante temporelle qui reste le plus difficile à appréhender. Ainsi, même chez l'espèce humaine, se souvenir de « quand » un événement a eu lieu peut prendre plusieurs formes. Il peut s'agir :

- du délai écoulé depuis que l'événement a eu lieu (**intervalle de temps**) ;
- de la date exacte à laquelle l'événement a eu lieu (**dimension absolue**) ;
- de l'ordre dans lequel ont eu lieu divers événements (**dimension relative**).

Ainsi, je peux me souvenir avoir dîné avec ma meilleure amie il y a une semaine (intervalle de temps), le 10 février (dimension absolue) ou avant être allées à un concert (dimension relative).

Remarque La plupart des études chez l'animal se sont focalisées sur la connaissance de délais écoulés, ce qui a conduit à des résultats mitigés chez certaines espèces. Ainsi, les singes rhésus s'avèrent capables de se souvenir très longtemps de la localisation de différents types de nourriture (quoi/où), mais ne semblent pas capables d'ajuster leur comportement de recherche de nourriture en fonction des délais écoulés depuis qu'ils ont rencontré ces différents types d'items alimentaires. Ce résultat ne signifie pas nécessairement l'absence de mémoire de type épisodique chez cette espèce, mais simplement que l'on n'a pas pu en démontrer l'existence ou l'utilisation. Ainsi, chez les rats, différentes études ont montré que les individus parviennent très facilement à déterminer dans quel ordre ils ont rencontré différentes sources de nourriture, alors qu'ils sont beaucoup moins efficaces dans l'estimation des intervalles de temps. Il est ainsi nécessaire de partir des connaissances de l'animal et de ses besoins écologiques avant de tester certaines capacités cognitives, et non d'avoir la démarche inverse (appliquer des protocoles mis au point chez d'autres espèces qui n'auraient pas ou peu de sens pour l'espèce considérée).



Testez-vous

2.16 Les cycles circadiens :

- ☐ a. dépendent d'une horloge biologique centrale chez les poissons
- ☐ b. dépendent de plusieurs oscillateurs indépendants chez les mammifères
- ☐ c. peuvent être synchronisés grâce à l'alternance jour-nuit

2.17 Dans les propositions suivantes, quelle(s) est(sont) la(les) proposition(s) correcte(s) ?

- ☐ a. l'apprentissage temps-lieu est possible grâce à la discrimination du moment de la journée
- ☐ b. l'apprentissage temps-lieu nécessite l'apprentissage d'une règle d'alternance
- ☐ c. l'apprentissage temps-lieu est basé sur le fait que des événements surviennent de manière récurrente, chaque jour à des endroits différents

2.18 Choisissez la proposition qui convient :

- ☐ a. la théorie scalaire de l'attente repose sur le fonctionnement d'un pacemaker-accumulateur
- ☐ b. les oscillateurs endogènes ont tous la même période
- ☐ c. la perception des intervalles de temps serait dépendante soit de l'existence d'un pacemaker, soit d'oscillateurs internes

2.19 La propriété scalaire signifie que :

- ☐ a. plus l'intervalle de temps augmente, plus la variabilité des réponses comportementales augmente autour de ce délai
- ☐ b. la distribution des réponses comportementales suit une distribution normale

2.20 Choisissez la(les) proposition(s) incorrecte(s) :

- ☐ a. la mémoire de type épisodique nécessite l'apprentissage d'un événement dans un contexte spatio-temporel
- ☐ b. la mémoire de type épisodique permet à certaines espèces d'oiseaux d'optimiser leur recherche de nourriture en fonction du taux de dégradation des différents types d'items alimentaires
- ☐ c. la mémoire de type épisodique implique que l'animal soit capable de percevoir les intervalles de temps

Entraînez-vous



- 2.16** Les synchroniseurs de l'horloge interne sont-ils obligatoirement abiotiques ?
- 2.17** Comment un animal peut-il compenser un déclin des capacités d'apprentissage temps-lieu au cours du vieillissement ?
- 2.18** Expliquez pourquoi la théorie scalaire de l'attente peut expliquer la propriété scalaire de la perception des intervalles de temps.
- 2.19** Expliquez comment les oscillateurs endogènes permettent d'estimer les intervalles de temps.
- 2.20** Pourquoi parle-t-on de mémoire de type épisodique chez l'animal et non de la mémoire épisodique ?

● Solutions



2.16 Les cycles circadiens :

- ☐ c. Ils dépendent d'une horloge biologique centrale chez les mammifères, mais de plusieurs oscillateurs indépendants chez les poissons. Afin de synchroniser les cycles sur 24 heures précisément, il est nécessaire d'utiliser des synchroniseurs : l'un des plus puissants est l'alternance jour-nuit.

2.17 Dans les propositions suivantes, quelle(s) est(sont) la(les) proposition(s) correcte(s) ?

- ☐ a. et c. L'apprentissage temps-lieu est possible grâce à la discrimination du moment de la journée. Une façon de compenser l'incapacité à apprendre cette association est l'utilisation d'une règle d'alternance. Les animaux utilisent cette capacité d'apprentissage lorsqu'ils sont exposés à des événements qui surviennent de manière répétée, tous les jours au même moment de la journée.

2.18 Choisissez la proposition qui convient :

- ☐ a. la théorie scalaire de l'attente repose sur le fonctionnement d'un pacemaker-accumulateur. En ce qui concerne les oscillateurs endogènes, ils ont des périodes différentes. Un troisième type de théorie, dite comportementale, explique que la perception des intervalles de temps pourrait être indépendante de l'existence de pacemaker ou d'oscillateurs. Ainsi, le niveau de déclin de la trace mnésique pourrait permettre à un animal d'estimer le temps écoulé depuis l'événement précédent.

2.19 La propriété scalaire signifie que :

- ☐ a. La distribution des réponses comportementales autour du délai attendu suit bien une distribution normale, mais cela ne correspond pas à ce qui est appelé « propriété scalaire ». Cette dernière correspond au fait que plus l'intervalle de temps augmente, plus la variabilité des réponses comportementales augmente autour de ce délai. Par exemple : chez les colibris, lorsqu'un intervalle de temps est de 20 minutes, la variabilité des réponses comportementales est deux fois plus importante que lorsqu'un intervalle de temps de 10 minutes.

2.20 Choisissez la(les) proposition(s) incorrecte(s) :

- ☐ c. la mémoire de type épisodique n'implique pas forcément que l'animal soit capable de percevoir les intervalles de temps. En effet, la composante temporelle peut être les intervalles de temps, mais également la dimension absolue (exemple de la date du calendrier chez l'humain) ou encore la dimension relative (ordre des événements les uns par rapport aux autres).



- 2.16** Bien que la majorité des synchroniseurs de l'horloge interne soit abiotique (alternance jour-nuit, changement de température au cours de la journée...), d'autres types de synchroniseurs ont été décrits dans la littérature. Il s'agit de synchroniseurs sociaux qui dépendent de signaux émis par les congénères (signaux visuels, olfactifs...). Il est important toutefois de préciser, qu'ils sont moins puissants que les synchroniseurs abiotiques, et ils ne sont pas forcément efficaces chez tous les individus d'un groupe.
- 2.17** Lors du vieillissement, la capacité à apprendre des associations temps-lieu peut décroître. Afin de compenser ce déclin, certains individus vont utiliser une règle d'alternance afin de savoir où ils doivent se rendre à différents moments de la journée.
- 2.18** La théorie scalaire implique l'existence d'un pacemaker émettant des impulsions à partir du moment où l'événement a eu lieu, un accumulateur permet d'estimer le nombre d'impulsions émises. Une comparaison est effectuée entre la quantité d'impulsions correspondant à un certain intervalle de temps précédemment mémorisé, et la quantité d'impulsions perçue par l'accumulateur. Lorsque ces deux quantités sont équivalentes, l'animal sait que le délai attendu est écoulé. Or, plus l'intervalle de temps augmente, plus la comparaison sera imprécise, les erreurs vont s'accumuler, ce qui expliquera l'augmentation de la variabilité des réponses.
- 2.19** Les oscillateurs endogènes sont multiples et ont des périodes d'oscillation différentes. Ils ne sont pas déclenchés par l'événement précédent, mais fonctionnent en continu. Afin d'estimer les intervalles de temps, l'animal doit faire correspondre les changements de phases de ses différents oscillateurs, aux changements de phases de ses oscillateurs précédemment appris.
- 2.20** Une des caractéristiques de la mémoire épisodique chez l'espèce humaine, implique que nous avons la capacité à nous remémorer consciemment un événement (comme si nous revivions un événement dans notre tête). Il est méthodologiquement impossible, en l'absence d'accès au langage, de tester les aspects liés à la conscience chez l'animal. C'est pour cela que l'expression mémoire de type épisodique est utilisée : seuls les critères comportementaux sont testés, et non les critères phénoménologiques (c'est-à-dire liés à la conscience). La mémoire de type épisodique est une mémoire qui ressemble d'un point de vue comportemental à la mémoire épisodique.

5 Résolution de problèmes

Résoudre des problèmes fait partie du quotidien de tout être vivant : où trouver un abri ? comment attraper une proie ? apprendre à voler ? à marcher ? etc. La question n'est donc pas de savoir si l'animal peut résoudre des problèmes, mais plutôt comment s'accomplit cette résolution. Pendant longtemps, seuls les humains ont été considérés comme capables de mettre en œuvre un raisonnement abstrait lorsqu'ils se trouvaient confrontés à un problème. On pensait que les autres espèces animales ne résolvaient les problèmes que par essai et erreur, enchaînant les tentatives jusqu'à trouver par hasard la bonne solution. Au XVIII^e siècle, le philosophe Hume affirmait même qu'il était vain de chercher des preuves de causalité dans l'univers. Selon lui, les individus ne peuvent que percevoir la conjonction d'événements et, quelle que soit la compréhension des mécanismes qui gouvernent notre vie, les relations causales ne restent que des suppositions. Ces considérations sur « les vraies » causes n'ont cependant pas empêché les chercheurs de s'interroger sur les facultés d'abstraction de l'être humain et des animaux (cf. canon de Morgan, chap. 1).

5.1 Les bases de la résolution de problèmes

a) Problématique

Chaque fois qu'un animal résout un problème, il faut étudier la manière dont cette résolution a lieu. S'agit-il d'un processus aveugle d'**apprentissage par essai et erreur** ? Si oui, l'animal ne fait que reconnaître des associations entre objets ou événements et guide sa conduite sur ces régularités. Si au contraire il s'agit de **raisonnement**, alors l'animal a su reconnaître des catégories ou des propriétés abstraites et établir des relations à partir de ces abstractions. Dans ce cas, il construit des représentations, élabore des hypothèses, en tire des déductions et réalise des inférences (en psychologie, on parlerait de raisonnement). Il est parfois ardu de distinguer expérimentalement entre ces mécanismes. On a longtemps considéré que si l'individu résout un problème en un nombre très limité d'essais, alors c'est qu'il a probablement raisonné sur les données du problème. Cependant, certaines espèces peuvent apprendre très vite (en quelques essais) et ce qui pourrait ressembler à du raisonnement ne serait en fait que de l'apprentissage. Thorndike a montré que certains comportements qui paraissent intelligents, ne sont bien souvent que le résultat d'un conditionnement ou d'apprentissages associatifs classiques (cf. chap. 2 et aussi chap. 4 pour une réflexion similaire sur les apprentissages sociaux).

ATTENTION !

Selon Thorndike, il est crucial que l'interprétation des comportements observés se fasse sur un principe de parcimonie. Lorsque deux interprétations sont possibles avec des niveaux de complexité cognitive différents, l'interprétation la plus simple doit être privilégiée. C'est ce qu'on appelle le **canon de Morgan**. Cette rigueur scientifique a longtemps été jugée nécessaire pour éviter le risque d'anthropomorphisme (cf. chap. 1).

Résoudre des problèmes en un seul essai en faisant appel à un raisonnement abstrait a été proposé par Wolfgang Köhler dès le début du xx^e siècle. Köhler a testé des chimpanzés captifs. Il accrochait une banane hors de portée des chimpanzés (en hauteur par exemple) et laissait à disposition dans l'enclos des bâtons et différentes structures sur lesquelles ils pouvaient grimper. Après quelques essais infructueux en se redressant ou sautant pour attraper la banane, les chimpanzés parvenaient subitement à positionner de manière appropriée les structures présentes dans l'enclos pour ensuite récupérer la banane (**Fig. 2.25**). Ils pouvaient également spontanément se servir d'un bâton pour faire tomber la nourriture au sol. Ce faisant, les chimpanzés n'ont jamais subi de conditionnement. Köhler propose même qu'ils aient pu résoudre ce problème grâce à l'**insight**, ou compréhension soudaine des éléments à utiliser pour résoudre le problème. Le même type de résolution de problème a été décrit récemment chez l'éléphant d'Asie.



Figure 2.25 – Illustration de résolution de problème par « compréhension soudaine » chez les chimpanzés d'après les études de Wolfgang Köhler.

Après quelques manipulations infructueuses les chimpanzés s'arrêtent quelques instants puis produisent la solution soudainement, comme s'ils avaient raisonné sur les données du problème.

C'est également à cette époque que certains chercheurs comme Edward Tolman ont suggéré que certains apprentissages interviennent chez le rat sans renforcement. En effet, les animaux ne se déplacent pas au hasard et sont capables de prendre des raccourcis entre un point A et un point B, même si leur expérience se limite à des trajets entre A et C ou B et C, donc même s'ils n'ont jamais eux-mêmes expérimenté ces raccourcis. C'est la notion de **carte cognitive** (cf. chap. 2 § 1 et § 3).

b) Attribution d'une valeur causale :
modèle associationniste classique et réévaluation rétrospective

De nombreuses recherches ont été menées sur les apprentissages associatifs et ont montré que les humains et d'autres espèces animales sont capables d'évaluer la pertinence d'un stimulus dans leurs apprentissages. Parmi les modèles associatifs, le modèle de **Rescorla-Wagner** est le plus connu (voir chap. 2 § 1). Pour illustrer ce modèle, revenons sur la notion de cause et de conséquence. Imaginons un individu qui mange du chocolat puis tombe malade (il est allergique). L'événement « être malade » est précédé d'un facteur « manger du chocolat ». Suivant le modèle, ce facteur sera jugé être la cause de l'événement plutôt que n'importe quel autre facteur qui se sera produit bien avant. Si cette association se répète, alors la personne sera sûre que c'est bien le chocolat qui la rend malade.

Imaginez maintenant que la personne consomme une barre de céréales au chocolat et aux amandes. Deux cas de figures sont proposés par le modèle : soit la personne a auparavant consommé du chocolat seul et le chocolat aura déjà été identifié comme à forte valeur toxique, ce qui laisse peu de valeur causale attribuable aux amandes ; soit la personne n'a jamais consommé de chocolat auparavant et, dans ce cas, chacun des deux éléments, le chocolat et les amandes, peuvent être considérés comme dangereux tant que chacun n'a pas été testé seul. Ils ont tous les deux une valeur causale potentielle.

Ce modèle tient compte de l'ordre de présentation des facteurs (et le fait qu'ils puissent être combinés) sur la manière dont ils sont évalués en termes de valeur causale. Toutefois, les données expérimentales montrent que la réalité peut être plus complexe et que ce modèle ne suffit pas à expliquer certaines observations expérimentales.

En effet, les amandes perdent également leur valeur causale si du chocolat (déclenchant l'allergie) est présenté après la barre de céréale chocolat amande. Il est intéressant de noter qu'un stimulus même « absent » peut perdre sa valeur causale. C'est ce qu'on appelle le **discounting** ou phénomène de **dévaluation**. L'amande n'est plus une candidate allergène aussi valable que le chocolat, même si l'individu ne l'a jamais testée seule. De manière complémentaire, si des amandes sont présentées seules après une réaction allergique à la barre chocolat-amande, et que la personne ne tombe pas malade, alors le stimulus non présenté (le chocolat) gagne en valeur causale. C'est le phénomène d'**augmentation**. Ces deux effets sont des cas de **réévaluation rétrospective**. L'évaluation de la valeur causale d'un stimulus peut donc être modifiée *a posteriori* par d'autres expériences en présence ou absence de ce stimulus. On a donc proposé une révision du modèle Rescorla-Wagner qui explique mieux ces effets d'augmentation et de diminution. À partir du moment où deux stimuli (chocolat + amande) surviennent quasiment en même temps, une association se crée et la réévaluation de l'un affecte la réévaluation de l'autre.

La réévaluation du modèle ne suffit pas cependant à expliquer toutes les données expérimentales observées. En effet, des réévaluations se produisent même lorsque deux stimuli n'ont pu être associés auparavant, mais sont connectés par des associations intermédiaires.

• **Exemple** On fait consommer à plusieurs individus une barre céréale chocolat-amandes (allergie), puis chocolat-cacahuète (allergie). Ensuite on leur donne de l'amande (extinction : pas d'allergie). Les sujets attribuent une valeur causale plus faible à la cacahuète que les individus qui n'ont pas reçu l'information sur l'amande. Or ces deux aliments n'ont jamais été expérimentés en même temps.

Des chaînes associatives de second ordre joueraient donc un rôle dans la manière de répondre à un stimulus donné. Une association de premier ordre relierait le chocolat aux amandes et le chocolat aux cacahuètes, elles-mêmes devenant automatiquement liées entre elles par une association de second ordre. C'est l'hypothèse du comparateur étendu.

c) Raisonnement causal : les inférentialistes

Selon les théories associationnistes décrites ci-dessus, l'attribution d'une valeur causale à un stimulus devrait pouvoir s'expliquer exclusivement sur la base d'apprentissages associatifs (plus ou moins complexes). D'autres théories comme les théories normatives de Cheng (1997) étudient la nature délibérée et rationnelle de ces jugements de causalité. Selon Cheng, a) les éléments ne sont pas simplement suivis d'effets mais ils génèrent ces effets ; b) les humains n'infèrent pas systématiquement de relation causale entre un stimulus et la situation qui le suit s'ils n'ont pas déjà connaissance d'un mécanisme susceptible d'expliquer cette relation (dans notre exemple, l'individu imagine qu'il a une réaction allergique, plutôt qu'une indigestion par exemple et réévalue donc la valeur causale des stimuli) ; c) les individus doivent déterminer dans quelle mesure le stimulus peut affecter la probabilité de la survenue de l'effet (la conséquence). Selon Cheng, seul l'effet d'augmentation devrait être observé car, dans le cas de la dévaluation, les individus n'ont pas suffisamment d'informations sur les conséquences possibles en l'absence d'un stimulus. Bien que séduisante, cette théorie n'explique cependant pas l'intégralité des phénomènes observés expérimentalement. Toutefois, aucun modèle associatif actuel n'explique de manière satisfaisante ces effets de niveau supérieur concernant des stimuli qui n'ont jamais été présentés ensemble. Selon les partisans des théories inférentialistes, ces effets ne peuvent qu'être sous-tendus par des facultés de raisonnement de haut niveau. L'individu, après avoir goûté les amandes, infère que le chocolat et non les amandes était responsable de l'allergie, et en infère ensuite de manière déductive que c'est également le chocolat et non les cacahuètes qui était responsable de l'allergie suivante. Ces travaux ont été en grande majorité réalisés sur des rats, ils montrent que chez certaines espèces au moins, les individus peuvent envisager, parmi plusieurs possibilités, l'élément qui semble avoir la valeur causale la plus forte.

DÉFINITIONS

Le **raisonnement inférentiel** représente un mécanisme par lequel l'individu utilise et combine des informations anciennes et nouvelles d'une manière innovante afin de résoudre des problèmes. Les **inférences** se distinguent des associations car dans ces dernières, l'individu a déjà rencontré une configuration particulière, ou bien la solution n'est qu'une généralisation basée sur un accroissement des connaissances

à propos d'un stimulus particulier et suivant une dimension perceptible particulière (par exemple, savoir que le jaune clair est récompensé et avoir à choisir entre un bleu et un jaune foncé, le jaune foncé étant la bonne réponse). Les **inférences causales** se réalisent sur la base d'une information à propos de la relation entre deux éléments. Les solutions basées sur ce mécanisme se produisent généralement au premier essai, sans apprentissage par essai et erreur.

d) Facultés d'abstraction des animaux et savoir causal faible ou fort

Un débat persiste à propos des différents types de raisonnements à la portée des animaux. La majorité des chercheurs s'accorde pour dire que l'attribution d'une valeur causale à un stimulus repose toujours sur des connaissances acquises au préalable. Cela signifie que lorsque les individus raisonnent sur des relations abstraites, lorsqu'ils recherchent une cause à un événement, ces relations s'appuient sur des associations (ou des associations entre associations) familières. Ce serait également le cas pour l'insight : les chimpanzés avaient déjà probablement appris à déplacer des objets et à grimper dessus lorsqu'ils ont été confrontés pour la première fois au test de Köhler. Même si l'attribution de causalité est le résultat d'une interaction entre plusieurs apprentissages associatifs plus ou moins élaborés, il n'en reste pas moins qu'ils sont capables de raisonnement, c'est-à-dire de rechercher une explication, observable ou non, aux effets constatés, et d'émettre des hypothèses.

Chez l'animal, on parle généralement de savoir causal « faible » lorsque l'on montre que ses comportements ne sont qu'une réponse à un apprentissage associatif élémentaire (l'association répétée entre un événement A et un événement B). On parlera cependant de savoir causal « fort » quand on peut prouver que l'animal a reconnu certaines propriétés des relations entre un stimulus et la conséquence, et formule à partir de cette reconnaissance des catégories abstraites et des représentations. Dans ce cas, l'animal comprend (ou imagine) comment les événements sont liés entre eux, construit des représentations mentales et peut faire des inférences à propos des éléments impliqués. Puisque l'animal ne peut verbaliser à propos de ses raisonnements, tout l'enjeu consiste à déterminer expérimentalement ou sur la base de ses comportements ce qu'il est capable de comprendre de son environnement. Pour cela il existe plusieurs approches : l'animal peut être capable d'**inférences** ou bien il peut aussi émettre ses propres hypothèses par exemple sur l'**agent causal** ou la **force** à l'origine de tel ou tel phénomène (le vent qui fait tomber les feuilles, ou, pour un être humain instruit, la gravité qui fait tomber la pomme).

5.2 Approches mises en œuvre pour étudier le raisonnement

a) Raisonnement par inférences transitives

L'une des méthodes utilisées pour explorer plus avant les capacités d'abstraction des animaux est la tâche d'inférence transitive (cf. chap. 4). Dans ce type de tâche, l'individu apprend une association entre plusieurs paires d'éléments, puis on lui demande de raisonner sur ce savoir initial en inférant la position relative (et non familière) d'éléments les uns par rapport aux autres.

• **Exemple** On entraîne un individu à préférer la boîte A (qui contient des graines) à la
 • boîte B (qui n'en contient pas), l'animal apprend donc que $A > B$. Puis on lui apprend
 • de la même manière que $B > C$... On demande ensuite à l'individu de «classer» A par
 • rapport à C. S'il est capable d'inférence transitive, il devrait classer $A > C$.

Beaucoup d'espèces comme les rats, les pigeons, les oies, les corneilles, les singes de l'ancien ou du nouveau monde, ainsi que les grands singes réussissent dans ce genre de tâche. Cependant, les individus pourraient très bien évaluer la force relative des associations les unes par rapport aux autres, un type de résolution qui ne nécessite pas une compréhension de causalité de haut niveau.

b) Raisonnement inférentiel par exclusion

Une autre approche consiste à étudier si les animaux peuvent inférer la bonne solution à partir de l'absence d'un stimulus. Cette tâche considérée comme plus «chargée» cognitivement fait appel à un **raisonnement inférentiel par exclusion**, elle consiste à ne donner à l'individu qu'une connaissance partielle sur la localisation d'une récompense alimentaire. L'absence d'information doit être considérée en soi comme une information par l'animal.

• **Exemple 1** Une récompense peut être localisée dans deux boîtes possibles (A et B) et on informe l'animal de la position où ne se trouve pas la récompense. C'est l'absence d'information (pas de récompense dans B) qui doit inciter l'animal à choisir la boîte alternative, la boîte A. Dans une version «information visuelle» de cette tâche, on montre au sujet la boîte vide, il doit donc inférer que c'est l'autre qui est remplie (Fig. 2.26).

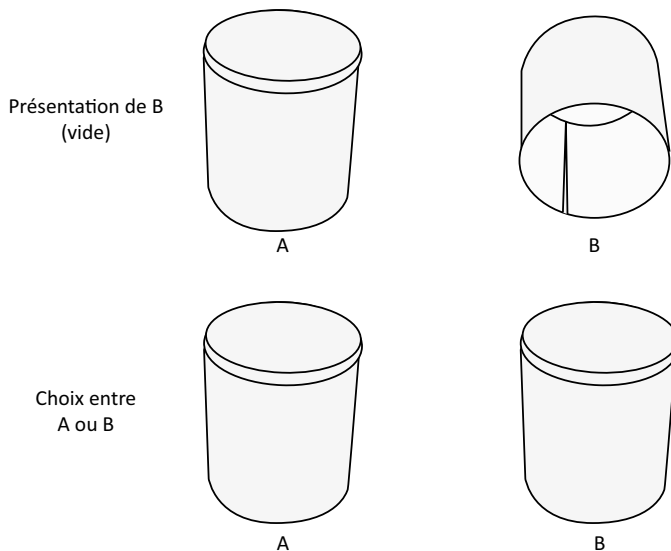


Figure 2.26 – Inférence par exclusion dans la modalité visuelle.

Deux boîtes A et B sont visibles, seule A contient de la nourriture. On montre au sujet que B est vide. Le sujet doit en déduire que la nourriture est dans A.

Exemple 2 Dans une version auditive, on secoue la boîte vide (sans montrer l'intérieur), et l'individu doit déduire que l'absence de bruit indique l'absence de nourriture et qu'il doit donc favoriser la boîte alternative (**Fig. 2.27**).

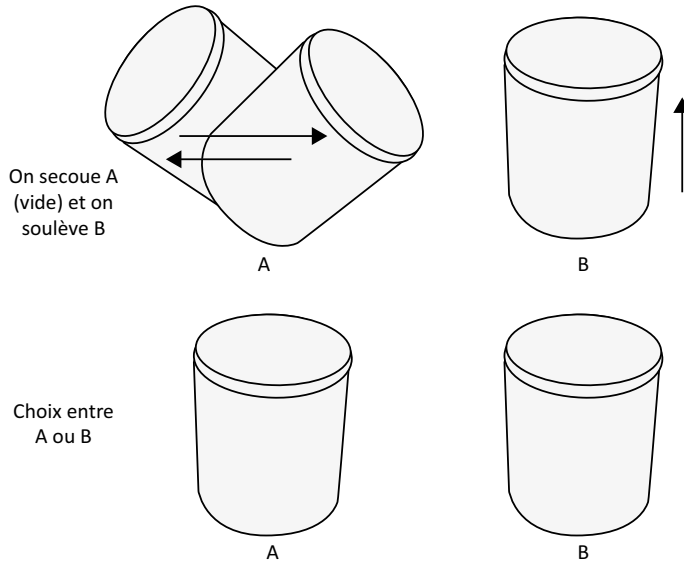


Figure 2.27 – Inférence par exclusion dans la modalité auditive.

Deux boîtes A et B sont visibles, seule B contient de la nourriture. On secoue A (pas de bruit) et on soulève B. Le sujet doit en déduire que la nourriture est dans B.

Ce type de test ne devrait pas faire intervenir d'apprentissages associatifs élémentaires lorsqu'un nombre très limité d'essais est proposé. Chez les primates non humains, les chiens, les corvidés, les perroquets et dans une certaine mesure les pigeons, on observe de bonnes performances dans la modalité « information visuelle ». Les performances dans la modalité visuelle ne sont pas si surprenantes quand on sait que les individus ont besoin de chercher de la nourriture qui peut parfois être cachée ou protégée par des coques (comme les noix). À part peut-être chez les grands singes, les performances sont moindres dans la modalité « information auditive ». D'autres modalités ont également été étudiées. On a montré que des singes capucins sont capables de discriminer entre une noix pleine et une noix vide en se basant sur le poids et aussi le bruit émis lorsque la noix est secouée. Ce type d'expérience suggère que des espèces non humaines peuvent raisonner à partir d'éléments de leur environnement qu'elles ne perçoivent pas visuellement ou auditivement.

c) Reconnaissance de l'agent causal

On s'est également intéressé à la capacité des animaux à reconnaître l'agent causal d'une transformation (chez des chimpanzés et des macaques rhésus). Une étude récente chez les corvidés a porté sur leurs comportements de vigilance lors d'une activité où ils pouvaient pêcher des larves d'insectes dans une boîte. Un bâton pouvait être actionné

derrière un rideau, son extrémité frôlant alors la boîte contenant les larves (**Fig. 2.28**). Dans la première condition, le bâton était actionné par un expérimentateur invisible, puis l'expérimentateur sortait du rideau. Dans la deuxième condition, le bâton était actionné automatiquement et aucun expérimentateur ne sortait. Les oiseaux ont présenté beaucoup plus de comportements de vigilance dans cette condition que dans la condition précédente. Ce faisant, ils auraient reconnu l'expérimentateur pourtant invisible comme agent causal du mouvement du bâton, réduisant ainsi leurs comportements de vigilance dès lors que l'expérimentateur s'éloignait.

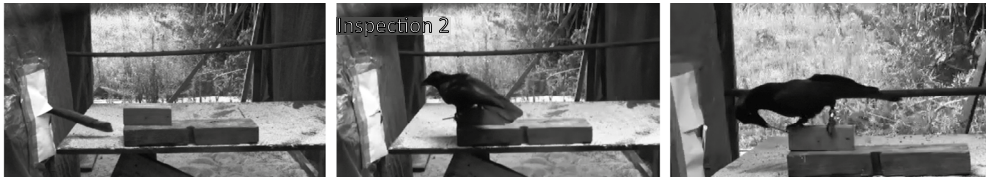


Figure 2.28 – Reconnaissance d'agent causal chez le corbeau de Nouvelle-Calédonie.

Un bâton est actionné de manière à frôler une boîte où se trouvent des larves d'insectes. Pour pêcher les insectes avec une brindille, l'oiseau doit se placer dans la zone où le bâton est apparu précédemment et est susceptible de surgir à nouveau. Dans la condition « humain », le bâton est actionné par un humain qui sort ensuite de derrière le rideau et s'éloigne. Dans la condition « test », le bâton est actionné par un mécanisme. Les comportements d'inspection (coups d'œil vers le rideau) sont plus fréquents dans la condition « test », lorsqu'aucun humain n'est sorti de derrière le rideau, comme si un humain était encore présent derrière le rideau. En revanche, dans la condition « humain », où l'oiseau a vu un humain sortir et s'éloigner, les comportements d'inspection sont moins nombreux.

Extrait du film tiré d'Alex H. Taylor et al. (2012), *PNAS*, doi:10.1073/pnas.1208724109

d) Rechercher une explication et faire des hypothèses

On continue à s'interroger sur la manière dont les animaux s'expliquent comment et pourquoi des éléments sont liés entre eux, si tant est qu'ils le fassent. Les animaux semblent capables de raisonner sur des **forces observables** ou des éléments observables – même s'ils sont momentanément absents. Ils peuvent aussi comprendre l'aspect séquentiel d'une relation : un événement A est toujours suivi de B, lui-même suivi de C, etc., ou encore, si on observe B alors c'est que A s'est produit (juste) avant. Cependant, les animaux ne seraient pas capables de concevoir qu'une **force non observable** (la gravité par exemple) ou une entité théorique (le temps) puisse être à l'origine des phénomènes observés. Chez les chimpanzés, le niveau de raisonnement impliqué fait débat. Pour certains, prouver un savoir causal « fort » nécessiterait de montrer que les raisonnements sont bien basés sur des forces intermédiaires non observables. C'est ce qu'on appelle la « **physique populaire** » (*folk physics*) que Daniel Povinelli définit comme le type de compréhension du monde physique qui se développe naturellement et spontanément chez les enfants et qui, chez l'adulte, imprègne ses conceptions sur le fonctionnement de l'univers. On parle de théories intuitives chez les enfants qui sont capables, très jeunes, d'émettre des hypothèses faisant intervenir des forces ou éléments non observables.

Exercice d'application

Reprenons le test d'inférence par exclusion dans sa version auditive. Plusieurs niveaux de raisonnement peuvent entrer en jeu. **Proposez des exemples d'inférence par exclusion basée sur** 1) un apprentissage précédent associatif simple, 2) une anticipation de résultat à partir d'une force perceptible, 3) une hypothèse faisant intervenir un agent causal erroné, 4) une hypothèse faisant intervenir un agent causal correct, 5) une hypothèse faisant intervenir une force non perceptible.

SOLUTION. Réponse 1 : L'animal peut avoir acquis un apprentissage associatif simple : nourriture égale bruit. Lorsque la boîte vide est secouée, aucun son n'est émis. L'animal ne porte donc aucun intérêt à cette boîte et choisit la boîte alternative.

Réponse 2 : L'animal peut se baser sur le fait que le bruit précède toujours la nourriture, selon sa propre expérience. L'inférence se fait donc sur une force (le bruit) qui est observable, c'est-à-dire perceptible physiquement et en l'occurrence audible.

Réponse 3 : L'animal pourrait considérer (à tort) que le bruit est un agent causal de la présence de nourriture : le son produit la nourriture. S'il n'y a pas de bruit, il n'y a pas de nourriture. Il s'agirait alors d'une tentative d'explication incorrecte, voire d'hypothèse erronée, mais qui permet de résoudre la tâche avec succès.

Réponse 4 : L'animal pourrait à raison considérer la nourriture comme l'agent causal de la production du bruit, et inférer que « sachant que la nourriture fait du bruit dans la boîte, je devrais entendre un bruit quand la boîte est secouée. Je n'entends pas de bruit, ce n'est donc pas la bonne boîte. » **Réponse 5 :** L'animal pourrait postuler que des forces liées à la solidité des surfaces sont en jeu. La boîte et la nourriture sont deux éléments solides, la nourriture devrait donc produire un bruit lorsqu'elle est frappée contre la boîte.

Ces propositions ne sont pas exclusives, elles illustrent notre difficulté à identifier la manière dont les animaux conçoivent les relations de causalité.

5.3 Éléments et forces invisibles

a) Définition et enjeu

La compréhension du rôle de notions abstraites et de forces invisibles comme la gravité, la solidité, la flottabilité, la connectivité ou les forces de transmission, a été étudiée chez plusieurs espèces animales. La question principale est de comprendre si, comme les enfants, les animaux sont capables d'imaginer des forces invisibles comme agent causal. La majorité des recherches semble montrer une absence de théorisation à propos de mécanismes causaux purement abstraits tels que la gravité ou la notion de support (Fig. 2.29).

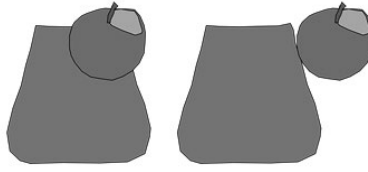


Figure 2.29 – Illustration de la notion de support.

À gauche, la pomme est sur une couverture et le sujet peut l'attraper à lui en tirant sur la couverture. À droite, la pomme est au contact de la couverture mais ne peut être rapprochée. Lorsqu'on leur donne le choix entre ces deux options, les sujets de la plupart des espèces choisissent au hasard pendant les premiers essais, y compris chez le chimpanzé.

b) Le test du tube, version initiale, inversée, sans outil

Pour tester la compréhension de concepts tels que la solidité, la gravité ou la connectivité, Elisabetta Visalberghi et ses collaborateurs ont employé la tâche du tube avec trappe dans les années 1990 (*trap-tube task*; **Fig. 2.30**). L'objectif est d'évaluer si les individus testés comprennent les mécanismes causaux mis en jeu lors de l'utilisation d'un outil.

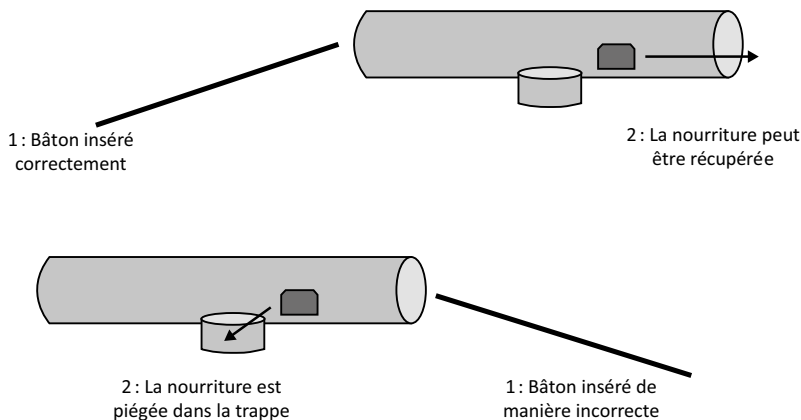


Figure 2.30 – Test du tube.

Un individu doit extraire une nourriture d'un tube en poussant cette nourriture avec un bâton. Cependant, il y a une «trappe», un piège dans lequel la nourriture peut tomber et devenir inaccessible pour l'individu.

Dans cette tâche, l'individu doit anticiper qu'une force non perceptible, la gravité, peut faire tomber le morceau de nourriture dans la trappe, et que seul l'objet qui reste solide de manière continue (le support) peut être utilisé. Pour résoudre le problème, l'individu doit introduire le bâton dans la bonne extrémité du tube afin de pousser la nourriture sans qu'elle tombe dans la trappe. Les chimpanzés et les capucins peuvent réussir ce test de manière très limitée (peu d'individus y parviennent), mais si on oriente le tube de manière à ce que la trappe ne soit plus fonctionnelle (rotation de 180°, plaçant la trappe au «plafond» du tube), ceux qui avaient réussi continuent à résoudre la tâche comme si la trappe était encore là. La résolution initiale était donc basée sur l'acquisition d'une

règle comme par exemple « toujours introduire le bâton par le côté où la distance est la plus longue entre ce bord et la nourriture », et ils continuent d'appliquer cette règle même lorsque celle-ci n'est plus nécessaire. Les deux espèces n'auraient donc pas fait appel à un savoir causal fort.

Si l'on modifie les données du problème et que l'on permet à des chimpanzés, des orangs-outans ou des oiseaux comme des géospizes pique-bois (*Camarhynchus pallidus*) de déplacer sans outil la nourriture pour la faire sortir, alors ils réussissent mieux dans le test initial et n'évitent plus la trappe dans la version inversée. L'obligation d'utiliser un outil (un bâton à manipuler correctement) aurait rendu la tâche trop complexe. Cependant il est intéressant de noter que les humains continuent eux aussi à éviter la trappe dans la version inversée du test initial avec outil. Il apparaît que le test du tube ne produit pas des résultats assez précis pour nous permettre de conclure quant aux facultés de raisonnement des animaux.

c) Test de la table trappe

Pour mieux explorer ces facultés, d'autres études proposent une version où un raisonnement similaire peut être mis en jeu (choisir la surface continue) mais qui se présente différemment de la tâche du tube. C'est le test de la table trappe (**Fig. 2.31**).

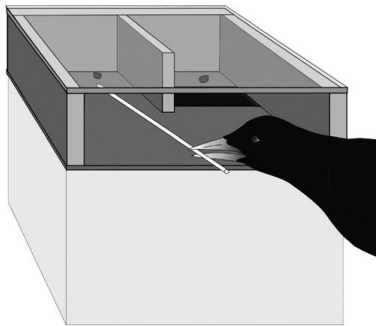


Figure 2.31 – Test de la table trappe.

Les individus peuvent ramener à eux une nourriture (avec un râteau ou un bâton).

Deux aliments sont visibles, mais une trappe inévitable se trouve sur la trajectoire de l'un d'entre eux. Tiré d'A. H. Taylor et al. (2009), *Proceedings of the Royal Society*, doi: 10.1098/15pb.2008.1107

Les résultats obtenus dans ce test sont mitigés : singes capucins, tamarins et singes vervets font beaucoup d'erreurs, les gibbons se révèlent un peu plus performants, mais seuls les grands singes réussissent généralement bien la tâche, y compris au premier essai pour la moitié des sujets testés. Cela suggère qu'ils seraient sensibles aux relations causales proposées dans ce test, toutefois cette étude n'a pas vérifié si les individus n'avaient pas déjà une prédisposition à éviter les trous. Cette vérification a été faite chez des corbeaux de Nouvelle-Calédonie : certains individus réussissent parfaitement la tâche du tube initiale, ainsi que la tâche de la table ; cependant, les corvidés ne résolvent pas la tâche initiale de manière satisfaisante quand deux trappes sont appâtées, l'une d'entre elles permettant pourtant de récupérer la nourriture qui tombe au sol (**Fig. 2.32**).

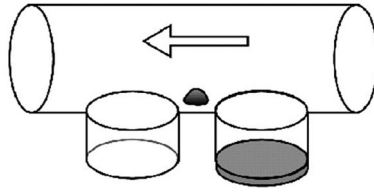


Figure 2.32 – Test du tube à deux trappes.

Ici, les individus doivent éviter la trappe piège (en gris), mais pas la seconde trappe (à gauche sur la figure) car celle-ci n'a pas de fond. Les aliments tombent donc à portée des animaux. Les corvidés qui ont appris à éviter la trappe piège dans le test classique, n'arrivent pas à résoudre cette tâche car ils essaient d'éviter les deux trappes. Source: idem figure 2.31.

Les oiseaux qui réussissent le test initial auraient transféré leur savoir «éviter la trappe» au test de la table-trappe. Il ne s'agirait pas de savoir causal fort. Ils auraient cependant adapté un savoir initial lié à un problème similaire mais présenté de manière structurellement différente (les matériaux utilisés, la forme des trappes etc., sont en effet très différents entre les deux tests). Selon les auteurs, cela resterait cohérent avec la mise en œuvre d'un raisonnement analogique.

ATTENTION !

Selon certains, le raisonnement analogique serait le propre de l'humain. Daniel Povinelli (2007) remarque que le raisonnement analogique est fréquemment utilisé pour faire comprendre des notions abstraites aux enfants ou aux non-experts : « la structure de l'atome par exemple est souvent décrite par analogie au système solaire, l'électricité est souvent comparée à un flux liquide ». Si les travaux sur les corvidés se voyaient répliqués, alors cette étude serait peut-être l'une des premières à permettre de contredire la nature exclusivement humaine du raisonnement analogique.

d) Évaluation de la compréhension de concept de flottabilité chez les corvidés

Un autre élément invisible dont l'action peut être familière pour un grand nombre d'espèces est la flottabilité. En effet, de nombreuses espèces ont pu avoir l'occasion d'observer des objets flotter à la surface de l'eau. On a montré que, face à un tube contenant de l'eau et dans lequel une larve appétante flotte, hors d'atteinte, des corvidés sont capables quasiment dès les premiers essais de faire remonter le niveau d'eau en sélectionnant parmi deux objets similaires en apparence, l'objet approprié. Cet objet pouvait être un objet plus ou moins flottant ou plus ou moins dense (**Fig. 2.33**).

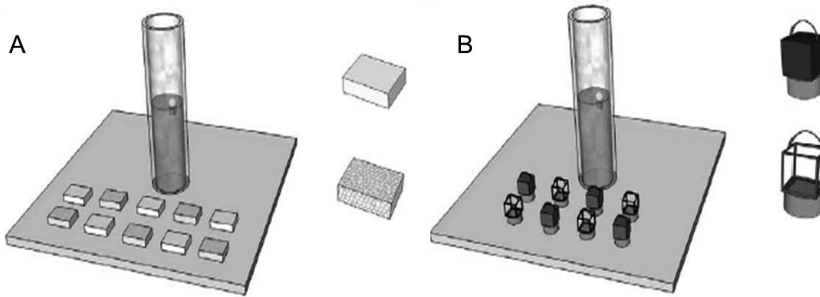


Figure 2.33 – Exemple de test employé pour évaluer la compréhension du concept de flottabilité. **A)** L'oiseau peut choisir entre une gomme blanche (efficace car ne flotte pas, en haut) et un morceau de polystyrène (non efficace car flotte, en bas) afin de faire remonter la larve à portée de bec. **B)** L'oiseau peut choisir entre deux formes métalliques similaires, l'une évidée (qui se remplit d'eau, coule mais ne déplace que peu de volume, en bas), l'autre pleine (efficace car déplace un plus grand volume d'eau, en haut).

D'après R. Miller et al. (2016), PLoS ONE, doi: 10.1371/journal.pone.0168056

Ces résultats impressionnants, qui laissent supposer que les oiseaux ont une compréhension (même partielle) de la notion de flottabilité, de densité ou de poids, ont cependant été récemment remis en question. Dans une expérience témoin, on a montré que la plupart des oiseaux avaient une préférence initiale pour l'objet efficace et que si l'on modifiait la préférence initiale des individus en associant plutôt les objets inefficaces à de la nourriture appétante en amont du test, alors ce sont ces objets inefficaces qu'ils sélectionnaient en premier. Des enfants de 8 ans, exposés aux mêmes choix n'ont, eux, pas fait ces erreurs.

5.4 Espèces utilisatrices d'outils : raisonnement causal fort ou apprentissage ?

Une grande majorité des recherches sur l'utilisation d'outil ont été réalisées chez les primates. Mais depuis peu, d'autres espèces qui utilisent spontanément les outils dans le milieu naturel ont attiré l'attention. Parmi ces espèces, on peut citer les loutres de mer, les ours, les cétacés, les éléphants, et les mangoustes pour les mammifères. Chez les invertébrés, les poulpes vont parfois se déplacer en transportant des noix de coco (une forme de protection ou de camouflage). Plusieurs espèces d'oiseaux comme les perroquets, certaines chouettes et les corvidés (par exemple, le corbeau de Nouvelle-Calédonie) manipulent également des objets.

DÉFINITION

Il existe plusieurs définitions d'un **outil**. En cognition comparée, Benjamin Beck (1980) a proposé que pour être qualifié d'outil, un objet doit être détaché de son substrat et se trouver à l'extérieur du corps de celui qui l'emploie. L'utilisateur doit tenir ou porter l'outil au moment de l'utiliser ou juste avant, et doit l'orienter correctement par rapport au but. La mise en œuvre d'un outil doit comporter un changement dans la forme, dans la position ou dans la condition d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même (**Fig. 2.34**). Ce type de définition exclut le fait de lâcher des aliments d'une certaine hauteur pour les casser (œufs ou noix par exemple).

Certaines espèces de corvidés ne sont pas utilisatrices d'outil dans le milieu naturel mais peuvent le devenir en captivité, et c'est le cas du corbeau freux. Cela pose la question des capacités naturellement présentes (mais pas forcément exprimées) dans ce groupe d'espèces en termes de raisonnement. Que ce soit chez le corbeau de Nouvelle-Calédonie ou le corbeau freux, les deux espèces d'oiseaux les plus testées en captivité, les chercheurs ont montré qu'ils sont capables d'adapter la sélection d'un outil au type de tâche requise. Dans une expérience où ils doivent insérer un objet dans un tube pour faire basculer une plateforme située en dessous et ainsi obtenir une récompense, les corvidés sélectionnent l'outil le mieux adapté à la forme du tube en un nombre d'essais très limité (la pierre la plus lourde pour un tube large, un long bâton pour un tube fin, etc.). Les corvidés sont donc attentifs aux propriétés des objets qu'ils utilisent. Un corbeau freux s'est même montré capable de façonner un crochet à partir d'un fil métallique long et droit afin de récupérer un panier par ailleurs hors d'atteinte qui contenait une récompense alimentaire. Toutefois, ces performances exceptionnelles, y compris en comparaison de ce qui est observé chez les primates non humains, trahissent parfois des apprentissages extrêmement rapides plus que de raisonnements cognitivement complexes.

Employer un outil ne signifie donc pas toujours en comprendre l'usage ou les propriétés.

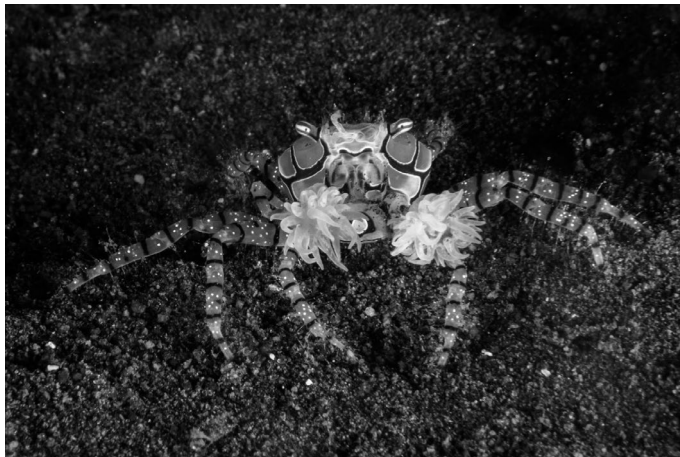


Figure 2.34 – Le crabe boxeur, *Lybia* sp., détache des anémones urticantes de leur substrat et les tient entre ses pinces pour éloigner ses prédateurs lorsqu'il est menacé. Photographie: Andrea Izzotti – Fotolia.com.

Dans de nombreuses situations et chez beaucoup d'espèces, l'utilisation d'outils est une spécialisation peu flexible et limitée à un seul domaine d'application, comme la décoration d'un nid ou l'accès à un aliment autrement inaccessible. Chez d'autres espèces (comme les quelques corvidés utilisateurs d'outil et les grands singes), l'usage de l'outil s'ajuste rapidement à de nouvelles conditions. Cette capacité est donc généraliste. Il n'en reste pas moins que si elle repose sur un raisonnement causal, ce raisonnement ne fait probablement pas intervenir des forces non perceptibles comme phénomène explicatif.



Testez-vous

2.21 Qu'est-ce que l'insight :

- ☐ a. une compréhension soudaine de la manière de résoudre un problème
- ☐ b. une résolution de problèmes qui repose uniquement sur des apprentissages de type essai et erreur

2.22 Dans les propositions suivantes, quelle(s) option(s) représente(nt) un cas de réévaluation rétrospective ?

- ☐ a. présentation du stimulus X qui agit (+), puis présentation de XA (+). Le sujet ne forme pas de jugement sur la valeur causale de A
- ☐ b. présentation du stimulus XA (+), puis présentation de X (+). La valeur causale de A est jugée nulle
- ☐ c. présentation de AX (+), puis de XY (+), puis de Y (qui n'agit pas). La valeur causale de A est jugée nulle

2.23 Choisissez la proposition qui convient :

- ☐ a. le raisonnement revient à imaginer que des forces ou des éléments invisibles sont à l'œuvre
- ☐ b. le raisonnement revient à faire une hypothèse sur la cause d'un phénomène visible ou invisible
- ☐ c. le raisonnement revient à faire l'hypothèse qu'une force ou un élément visible ou invisible est responsable d'un phénomène

2.24 Dans le test du bâton actionné par l'expérimentateur, choisissez (les) bonne(s) proposition(s) :

- ☐ a. le bâton est un agent causal probable pour les corvidés parce qu'il peut heurter l'oiseau inattentif
- ☐ b. la vigilance décroît en présence de l'expérimentateur caché derrière un rideau
- ☐ c. c'est l'expérimentateur qui est reconnu comme agent causal dans cette expérience

2.25 Dans le test du tube, les animaux résolvent généralement la tâche en :

- ☐ a. comprenant que la trappe va piéger l'aliment
- ☐ b. en apprenant que la trappe piège l'aliment
- ☐ c. en appliquant une règle de décision basée sur des essais et erreurs

Entraînez-vous



- 2.21** Qu'est-ce que le canon de Morgan ?
- 2.22** Qu'a mis en évidence l'expérience de Wolfgang Köhler ?
- 2.23** Un apprentissage associatif fait-il toujours intervenir une relation de cause à effet ?
- 2.24** Donnez la définition d'inférence.
- 2.25** En dehors de l'être humain, les autres animaux sont-ils capables d'émettre des hypothèses ?
- 2.26** Le lâcher de noix aux feux rouges par les corvidés est-il un exemple d'utilisation d'outil ? Pourquoi ?
- 2.27** Donnez deux expériences de raisonnement inférentiel par exclusion, imaginez une troisième expérience.
- 2.28** Le raisonnement inférentiel peut-il être basé sur des apprentissages associatifs ?
- 2.29** Les animaux sont-ils capables de raisonnement analogique ?

● Solutions



2.21 L'insight c'est :

- a. une compréhension soudaine de la manière de résoudre un problème. Cela n'exclut pas que la compréhension se base sur des éléments de réponse déjà présents dans le répertoire de l'animal ou familiers. L'insight reste cependant une réponse adaptée à un problème nouveau.

2.22 Les options représentant un cas de réévaluation rétrospective sont :

- b. la valeur causale de A est jugée nulle car celle de X est avérée. Il s'agit d'un cas de dévaluation (*discounting*). Et c. le sujet ne peut déterminer dans un premier temps qui de A ou de X a la plus forte valeur causale. Le fait que Y, auparavant associé à X, soit dévalué comparé à X, entraîne également une dévaluation de A même si A et Y n'ont jamais été associés directement.

2.23 Ce raisonnement causal revient à :

- c. faire l'hypothèse qu'une force visible ou invisible est responsable d'un phénomène.

2.24 La seule bonne proposition est :

- c. c'est l'humain et non le bâton qui est l'agent causal reconnu comme responsable du mouvement du bâton par les oiseaux. Tant que les oiseaux supposent que l'humain reste caché derrière le rideau (condition test), ce dernier reste en possibilité d'actionner le bâton, la vigilance est maintenue.

2.25 La majorité des animaux réussit la tâche du tube trappe selon :

- b. et c. grâce à une répétition d'essais-erreurs, ils apprennent que la trappe piège les aliments, et utilisent le plus souvent une règle de décision : toujours introduire le bâton par le côté où la distance entre la nourriture et ce bord est la plus longue.



2.21 Le canon de Morgan est un principe de parcimonie, jugé nécessaire lorsqu'on cherche en toute rigueur à interpréter une observation dans le domaine du comportement ou de la cognition animale. Selon ce principe, lorsque deux interprétations d'un phénomène sont plausibles, l'explication la plus simple sur le plan des mécanismes impliqués devrait être privilégiée. Par exemple, si l'hypothèse d'un apprentissage par essai-erreur ne peut être exclue, on ne peut favoriser l'hypothèse alternative d'un raisonnement causal fort.

2.22 L'expérience de Wolfgang Koehler a mis en évidence un phénomène d'insight, défini à l'époque comme un phénomène de compréhension soudaine.

2.23 Non, deux éléments peuvent se produire au même moment et seront alors associés sans pour autant qu'une valeur causale soit attribuée à l'un ou l'autre des stimuli. Cependant, il est probable que certaines associations de stimuli, si elles se produisent toujours dans le même ordre puissent être interprétées par l'animal selon une relation de cause à effet.

- 2.24** Une inférence causale se fait sur la base d'une information à propos de la relation entre deux objets. Les solutions basées sur ce mécanisme se produisent généralement au premier essai, sans apprentissage par essais erreur. Les inférences se distinguent des associations car dans ces dernières, l'individu a déjà rencontré une configuration particulière, ou encore, la solution n'est qu'une généralisation basée sur des connaissances préalables.
- 2.25** Les tests d'inférences par exclusion et les tests faisant intervenir une reconnaissance d'agent causal pourraient indiquer que les animaux font des hypothèses. Cependant, rien ne permet de démontrer que ces hypothèses font intervenir des forces invisibles ou des éléments imperceptibles comme des concepts de gravité, etc.
- 2.26** Un outil est un élément de l'environnement de l'animal ou une combinaison d'éléments mise en œuvre pour altérer la position ou la forme d'un autre élément (objet ou individu). Lâcher une noix ne comporte pas cette mise en œuvre.
- 2.27** Deux tests classiques sont l'inférence par exclusion faisant intervenir la modalité visuelle, ou l'inférence par exclusion faisant intervenir la modalité auditive. On pourrait imaginer tester les capacités d'inférence par exclusion avec d'autres modalités comme la modalité olfactive ou la modalité tactile. La modalité olfactive pourrait être pertinente chez les espèces pour lesquelles ce sens est très développé.
- 2.28** Oui. Le raisonnement inférentiel fait intervenir des connaissances préalables de l'individu. Mais il ne s'agit pas juste d'un apprentissage associatif, puisque l'individu extrait de ces apprentissages préalables, une règle, une régularité, une relation, qu'il peut utiliser pour résoudre un problème nouveau, non familier.
- 2.29** Une seule étude propose que des corvidés soient capables de raisonnement analogique. Cela ne suffit pas à démontrer son existence. Pour cela, il serait nécessaire de répliquer et élargir ces travaux à d'autres espèces.

6 Prise de décision et neuroéconomie

La prise de décision concerne tous les mécanismes cognitifs liés au traitement de l'information par des agents et qui conduisent à la production d'une réponse, d'un choix, ou d'une action. La prise de décision peut ne concerner qu'un seul individu ou au contraire un collectif d'individu, on parlera alors de décision collective. Dans ce chapitre nous aborderons principalement les décisions individuelles produites et étudiées dans le cadre de la neuroéconomie. La neuroéconomie est une approche interdisciplinaire qui intègre les neurosciences, la psychologie et la microéconomie. Encore inexistante dans les années 1990, elle connaît un développement florissant depuis le début des années 2000. À travers la microéconomie, un lien direct s'est mis en place entre l'économie et les neurosciences. La microéconomie étudie la prise de décision à différentes échelles : du neurotransmetteur aux décisions de consommation et d'épargne en passant par les décisions inter-temporelles. Les différentes composantes de la prise de décision participent d'un phénomène complexe qualitativement et quantitativement ce qui rend son analyse ardue. La microéconomie utilise les développements méthodologiques et mathématiques issus de la théorie de la décision. Plusieurs modèles ont été développés de manière à prédire les choix des individus, et c'est cette valeur prédictive qui est mise à l'épreuve en la confrontant aux données expérimentales issues de la recherche en neurosciences. Ces modèles reposent sur plusieurs postulats et axiomes fondamentaux en microéconomie que nous allons aborder plus loin dans ce chapitre.

6.1 Rappel des concepts fondateurs en microéconomie

a) Notion de préférence et axiomes fondateurs

Tout choix est basé sur des préférences propres à chaque individu. Pour tenter de prédire les choix il faut donc prendre en compte ces préférences. C'est l'approche des préférences révélées (*revealed preferences*) proposée par Paul Samuelson (1939). Ces préférences peuvent être « faibles » si A est préféré ou équivalent à B ($A \geq B$), ou bien « strictes » si A est strictement préféré à B ($A > B$). Un individu ne peut à la fois préférer strictement A à B, et B à A. Tout individu violant cette règle possède des préférences qui ne peuvent être modélisées mathématiquement. Ce premier axiome est l'**axiome de préférence**. Un autre axiome implique une transitivité entre les préférences : Si $A > B$ et $B > C$, Alors $A > C$. On se réfère souvent à cet axiome en parlant de d'**axiome de transitivité**.

⋮ **Exemple** Un individu qui préfère une pomme à une orange et une orange à une poire,
⋮ doit aussi préférer la pomme à la poire (inférence transitive).

Si un individu montre ce type de transitivité dans ses préférences, alors il est probable qu'une fonction mathématique unique sous-tende ses choix. Comprendre quel type de fonction sous-tend ces choix est au cœur des questionnements en microéconomie.

b) Valeur espérée et fonction d'utilité

Imaginer une formulation mathématique qui permette de comprendre les choix des individus, c'est ce qu'avait déjà fait Blaise Pascal au XVIII^e siècle. En effet ce philosophe tentait de comprendre la logique des choix chez les joueurs dans des jeux de hasard. Considérez le choix suivant : un individu qui possède 45 € devrait-il tenter sa chance et miser cet argent sachant qu'il a 1/2 chance de gagner 200 € ou bien devrait-il conserver ses 45 € ? Si l'on multiplie la valeur de chaque résultat final par ses chances de l'obtenir ($200 * 0,5 = 100$ € : option 1 ou $45 * 1 = 45$ € : option 2), la **valeur espérée (EV)** pour la première option (miser) est supérieure à celle obtenue pour la seconde (conserver sa mise). Le joueur devrait choisir l'option 1, selon Pascal.

Exercice d'application

Considérons le choix suivant : un individu peut miser une somme de 4 € sachant qu'il a 50 % de chances de gagner 6,25 € et 50 % de chances de ne gagner qu'un euro. Calculez la valeur espérée (EV) de chacune des alternatives (miser ou conserver 4 €). Quelle alternative devrait-il choisir ?

SOLUTION. Conserver (c) lui rapportera 4 € dans 100 % des cas donc $EV_c = 4$ €. S'il mise (m), l' $EV_m = \frac{1}{2} * 6 + \frac{1}{2} * 4 = 5$ €. Il devrait miser car $EV_m > EV_c$.

Cependant, cette formulation ne suffit pas à modéliser efficacement les préférences des individus. En effet, elle ne tient pas compte de leur expérience ou de leur richesse. Pour tenir compte de cette remarque, la **fonction d'utilité** a été proposée par Daniel Bernoulli (1700-1782). Elle permet, en outre, de résoudre certains paradoxes comme « le paradoxe de l'eau ». Considérons un marché sur lequel on ne trouve qu'un seul litre d'eau à vendre. Sa valeur d'échange va être très élevée. Cependant, chaque fois qu'un autre litre d'eau est mis sur le marché, la valeur de celui-ci dépend du nombre de litres déjà en possession de l'acheteur. Le premier litre a une valeur plus élevée que le second litre qui aura lui-même une valeur plus élevée que le 1 000^e litre d'eau. La différence marginale d'un litre d'eau entre le 2^e et le 1^{er} litre sera donc plus élevée qu'entre le 999^e et 1 000^e litre (on parlera de décroissance de l'utilité marginale). La valeur marginale diminue donc au fur et à mesure que le nombre de litres d'eau en possession de l'acheteur potentiel augmente (**Fig. 2.35**).

L'explication pourrait provenir du fait que l'acheteur tire plus de satisfaction lors de l'achat du 2^e litre d'eau que du 1 000^e. Il agirait de manière à maximiser sa satisfaction. Une autre façon de formuler ceci est de proposer qu'il maximise l'utilité de son achat. Par conséquent, une variation de l'utilité d'un bien, va se répercuter sur le prix que les acheteurs sont prêts à payer pour ce bien et donc sur leurs choix. Cette notion d'utilité est fondamentale en microéconomie et s'appuie donc sur trois notions : les individus cherchent à maximiser l'utilité de leur choix ; les individus évaluent l'utilité d'un choix en fonction de ce qu'ils possèdent déjà ou en fonction des biens déjà consommés ; la valeur d'utilité est une fonction marginale décroissante.

Les économistes ont modélisé ces propriétés dans une expression mathématique unique : la fonction d'utilité qui permet de lier la satisfaction (donc le prix) et la quantité d'un bien.

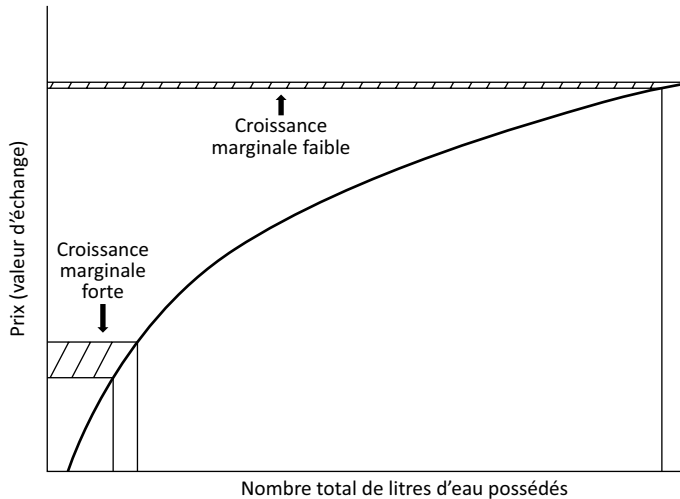


Figure 2.35 – Valeur marginale du litre d'eau.

On Remarque que plus le nombre de litres d'eau possédés augmente, plus la valeur marginale de chaque litre est faible.

DÉFINITION

Fonction d'utilité : pour qu'une décision soit idéale pour un individu, il faut considérer que l'utilité d'un euro est une fonction non linéaire mesurant de combien cet euro augmente la richesse initiale de l'individu (ω).

$$u(1 + \omega)$$

u indique que la valeur pour chaque individu est une fonction mathématique des termes entre parenthèses qui incluent la richesse initiale de l'individu. C'est la fonction d'utilité. Bernoulli propose que la forme de cette fonction d'utilité soit logarithmique. Cela signifie que la satisfaction totale retirée pour chaque nouveau dollar obtenu décroît en fonction du nombre de dollars déjà en possession de l'individu. On obtient des courbes d'utilité ressemblant à la figure 2.35.

c) La théorie d'espérance d'utilité (EUT)

La fonction d'utilité peut être appliquée ou testée dans un univers sans risque, comme dans l'exemple du paradoxe du prix de l'eau. Mais bien souvent, le choix peut se faire dans un univers risqué, et la fonction d'utilité doit alors être adaptée à cet univers.

Remarque Le terme de risque ne signifie pas qu'il y ait une quelconque dangerosité, mais fait référence à un univers où la probabilité de l'issue de chaque choix est connue, comme dans les jeux de paris sur l'issue d'un lancer de pièce de monnaie ou de dé, par exemple.

Des économistes, Von Neumann & Morgenstern (1944), ont repris et adapté la fonction d'utilité à un univers risqué en formulant la **théorie de l'utilité espérée** (EUT, *Expected Utility Theory*). Cette théorie vise à mieux comprendre les choix entre deux loteries. Par exemple, un individu qui préfère les pommes aux poires, va-t-il préférer une loterie avec 50 % de chances de gagner une poire, ou 28 % de chances de gagner une pomme ?

Cette théorie se base sur les axiomes de préférences et de transitivité, déjà évoqués et inclut trois axiomes supplémentaires. Le premier axiome est l'**axiome de non-saturation** : l'individu peut toujours augmenter sa satisfaction sans arriver à saturation. Le deuxième axiome supplémentaire est l'**axiome de continuité** qui permet de s'assurer qu'il n'y a pas de changement abrupt de préférences lorsqu'une modification même faible de probabilité est apportée. Le dernier axiome est l'**axiome d'indépendance** : l'idée ici est qu'il ne devrait pas y avoir de changement de préférence entre deux loteries si un terme « moyen », une troisième loterie, est ajouté à chacune des deux options (cf. paradoxe de Allais ci-dessous pour un exemple).

ATTENTION !

Pour un micro-économiste, être rationnel signifie chercher à maximiser l'utilité espérée. Cela revient à respecter les axiomes précités : avoir des préférences constantes et transitives (même si ces préférences paraissent absurdes pour n'importe quel autre individu), sans saturation possible de satisfaction, et en respectant les axiomes de continuité et d'indépendance.

Si un individu fait des choix qui respectent ces axiomes, alors cet individu possède une fonction d'utilité et évalue la désirabilité d'une loterie en multipliant l'utilité des prix présentés dans les loteries par les chances de les obtenir. Reprenons l'exemple sur les pommes et les poires, et imaginons, à un instant t , qu'une pomme soit trois fois préférable à une poire pour cet individu. Les valeurs d'utilité du choix de la poire sont $0,5 * 1 = 0,5$ et de la pomme de $0,28 * 3 = 0,84$. L'individu devrait choisir l'option où il n'a que 28 % de chances d'obtenir la pomme, car la valeur d'utilité de cette option est la plus grande.

Remarque Ce cadre théorique permet d'aborder de manière quantitative les préférences. L'une des faiblesses de cette approche est que l'utilité d'un objet ne reste mesurable que relativement à un autre objet. Cependant, elle a permis de grandes avancées dans la réflexion sur les meilleurs modèles prédictifs et leur formulation pour mieux comprendre les choix des individus en univers risqué.

d) Le paradoxe d'Allais, le paradoxe d'Ellsberg et la théorie des perspectives

Nous l'avons vu, l'efficacité des modèles précédents repose sur différents axiomes qui définissent ce qu'est un **choix rationnel**. Cependant, un économiste français, prix nobel d'économie, Maurice Allais (1953), a pu mettre en évidence une certaine constance dans les préférences des individus (donc les choix), constance qui viole les axiomes de base de la théorie de l'utilité espérée, et plus particulièrement l'axiome d'indépendance (**Fig. 2.36**).

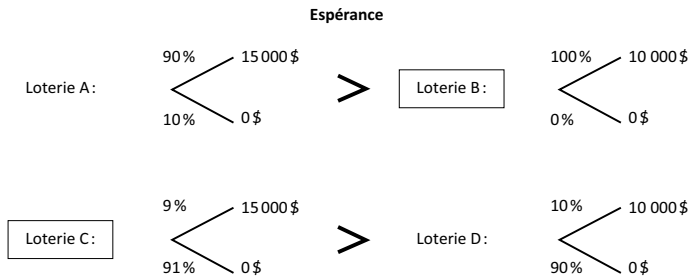


Figure 2.36 – On propose tout d’abord aux individus de dire s’ils préfèrent la loterie A ou la loterie B. L’espérance de la loterie A est supérieure (13500 €) cependant une grande majorité des individus préfèrent la loterie B (encadré) qui correspond à un gain certain de montant pourtant inférieur, 10 000 €. Puis on demande aux individus de choisir entre les loteries C et D. L’axiome d’indépendance prédit que si $B > A$, alors $D > C$. En effet, la loterie C (respectivement D) représente une réduction de 90% de la probabilité du gain le plus élevé de A (respectivement B). Mais en pratique on observe parfois $B > A$ et $C > D$ ce qui remet en cause l’axiome d’indépendance.

En fonction de la manière dont sont présentées les loteries, les décisions des individus peuvent devenir irrationnelles (en ce sens qu’elles ne respectent pas les axiomes fondamentaux de la théorie de l’utilité espérée). D’autres paradoxes ont été mis en évidence, comme le **paradoxe d’Ellsberg** (1961) qui a montré que les individus préféreraient une loterie risquée (où les probabilités de perdre et gagner sont connues) à une loterie dans laquelle les probabilités sont incertaines (situation d’ambiguïté).

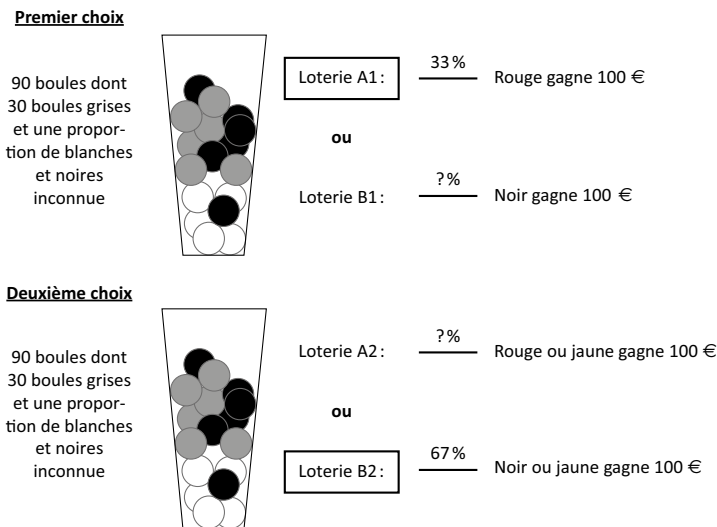


Figure 2.37 – Le paradoxe d’Ellsberg.

Considérez une urne dans laquelle on place 90 boules, dont 30 sont grises. Les boules restantes sont blanches ou noires, leur proportion respective est inconnue. Les personnes doivent choisir entre la loterie A1 : 33 % de chances de gagner (probabilité connue) et la

loterie B1 : entre 1 % et 67 % de chances de gagner (probabilité ambiguë). Les individus choisissent la loterie A1 (**Fig. 2.37 haut**).

Dans un deuxième temps, on propose un choix entre A2 : au moins 30 % de chance de gagner (probabilité ambiguë) et B2 : 67 % de chance de gagner. La plupart des individus choisissent la loterie B2. Cette décision est paradoxale car choisir A1 signifie qu'on imagine qu'il y a moins de boules noires que de grises. A2 devrait donc être préférée lors du deuxième choix. Les individus choisissent les options pour lesquelles une probabilité exacte est spécifiée et évitent les options plus ambiguës (**Fig. 2.37 bas**).

Selon Ellsberg les individus auraient tendance à éviter l'**incertitude**. D'autres économistes célèbres tels que Daniel Kahneman et Amos Tversky (1982) ont également montré expérimentalement que de nombreuses incohérences pouvaient régulièrement être détectées dans les choix des individus. Par exemple les individus sont sensibles à la manière dont sont présentées les loteries, et ne réaliseront pas le même choix si la description insiste sur les chances de gains, plutôt que sur la valeur inverse, les chances de pertes. C'est ce qu'on appelle l'**effet de présentation**.

Le défi lancé aux micro-économistes a donc consisté à réviser les modèles d'utilité espérée de telle sorte qu'ils puissent tenir compte de l'irrationalité apparente de certains des choix. Par exemple dans les travaux sur la décision dans un contexte risqué (où toutes les probabilités de gagner ou de perdre sont connues), Kahneman et Tversky ont proposé la **théorie des perspectives**. Dans ce modèle, les individus cherchent à maximiser la satisfaction retirée de leur choix mais la manière dont ils évaluent les différentes loteries tient compte d'un **point de référence** qui leur est propre. Ce point de référence peut être leur richesse initiale ou une richesse qu'ils espéraient obtenir. Si on ne gagne que 10 € à la loterie, alors qu'on espérait en gagner 100 €, le gain réel peut parfois ne pas être ressenti comme un gain. De plus, ils ont montré que chez l'être humain, on observait une **aversion à la perte** prononcée. On observe en général une asymétrie dans la réponse aux gains et aux pertes, la sensibilité aux pertes étant plus prononcée que la sensibilité aux gains. Le poids d'une perte est ressenti 1,5 à 2 fois plus fortement qu'un gain. Enfin, les probabilités sont perçues de façon subjective. Par exemple si on joue au loto, alors que l'on sait qu'il n'existe qu'une seule chance de gagner le gros lot sur 14 millions environ, c'est qu'on est sujet à une **distorsion des probabilités**, puisqu'on surestime largement ses chances de gains tout en sous-estimant les chances de perdre le prix de la grille (probabilité de l'ordre de 98 %). Ce modèle propose aussi que les individus ne sont pas forcément capables de calculs très compliqués mais vont chercher à simplifier la décision en utilisant des **heuristiques**, parfois nommées intuitions statistiques. Selon Kahneman, chaque décision combine les influx de deux systèmes selon un processus à double sens (*dual process theory*) : un premier système intuitif, automatique et rapide et faisant intervenir des heuristiques de décision («Système 1») et un système reposant sur la mise en œuvre d'efforts de rationalisation explicite («Système 2»).

Remarque De nombreuses anomalies sont régulièrement détectées dans l'expression du choix chez les humains. En dehors de l'aversion à la perte, de la distorsion de probabilité et

du biais de présentation déjà évoqués plus haut, on connaît aussi l'**effet dotation** (*endowment effect*). Cette erreur consiste à attribuer plus de valeur à un bien que l'on a en sa possession, que ce que l'on serait prêt à payer pour l'acquérir. Ces anomalies, parmi de nombreuses autres décrites, sont autant de facteurs qui limitent la précision des modèles économiques en termes de prédiction.

6.2 L'apport des théories économiques pour la neuroéconomie

a) Approche normative et approche descriptive

Une question fondamentale concerne l'applicabilité des modèles issus de la microéconomie au domaine des neurosciences. Deux approches ont coexisté pendant plusieurs années. L'**approche normative** de la théorie économique tente de modéliser les décisions et propose des théories explicatives des choix d'un individu intégralement rationnel, capable de calculer les probabilités. La théorie d'utilité espérée en est un parfait exemple car elle s'intéresse à la manière dont les individus «devraient» prendre des décisions. Elle joue donc un rôle dans l'aide à la prise de décision dans la gestion de la vie publique (par exemple des politiques publiques ou une nouvelle stratégie industrielle), sans avoir besoin d'exposer la population concernée aux coûts résultant d'une mise en œuvre réelle.

En revanche, l'**approche descriptive** issue de l'économie expérimentale s'attache à décrire les comportements observés empiriquement mais en gardant à l'esprit que l'individu se comporte selon des règles cohérentes (même si elles sont parfois propres à l'individu, ou à un groupe d'individu). Cette approche n'exclut pas un cadre théorique basé sur l'utilité espérée mais comprend des indicateurs et des paramètres supplémentaires qui permettent de tenir compte des déviations observées par rapport à une rationalité parfaite. Les prédictions proposées permettent d'être testées empiriquement. Un aller-retour constant existe entre les théoriciens économistes, psychologues et les neuroscientifiques. La neuroéconomie est souvent considérée comme un prolongement naturel de l'approche descriptive. Son but est de comprendre les processus mis en œuvre lorsqu'un individu doit prendre une décision. Le comportement observé est le résultat des diverses informations perçues et traitées par le cerveau, et non uniquement d'abstractions mathématiques. Cependant, ce comportement met en œuvre des prédictions, des choix avec des erreurs éventuelles et des récompenses qui peuvent être modélisées.

b) Implications neurologiques dans les processus décisionnels

Selon Platt et Plasman, le processus décisionnel comprend trois étapes qui peuvent chacune faire intervenir différents systèmes ou aires cérébrales (**Fig. 2.38**).

La première étape comprend la capacité à évaluer les différentes options afin d'en extraire un **signal de valeur prédite** (*predicted valuation signal*). Les cortex orbito-frontal et ventro-médian seraient largement impliqués dans l'intégration de ces différentes perceptions en un système de «valeur». L'étude des patients humains atteints de lésions

au niveau du cortex préfrontal ventro-médian a montré qu'ils présentaient des déficits importants de la prise de décision. Ils ne savent plus attribuer de valeur de préférence cohérente à de la nourriture. Des patients lésés au niveau du cortex orbitofrontal montrent des comportements anormaux dans des jeux de hasard ou dans leurs comportements sociaux. Des études d'imagerie cérébrale (IRMf) ont montré que les zones du cortex activées diffèrent selon le contexte de décision, comme par exemple en situation risquée (cortex insulaire / orbitofrontal) ou en situation d'incertitude (cortex dorso-médian). Une autre aire semble impliquée dans cette première étape d'évaluation intégrée de la valeur des options c'est le cortex préfrontal dorsolatéral (dl PFC) qui est impliqué dans l'encodage des préférences entre deux options même lorsque ces options ne seront disponibles que plus tard. Le niveau d'activation correspond bien avec l'option qui est effectivement choisie après les expériences. Michael Platt et Paul Glimcher (1999) ont montré que certains neurones situés dans le cortex pariétal inférieur des macaques rhésus étaient sensibles à la valeur d'une récompense et à la probabilité d'obtenir cette récompense. Ce signal pourrait indiquer que les macaques cherchent bien à maximiser leurs gains. On sait aussi que le cortex cingulaire postérieur peut jouer un rôle dans l'évaluation subjective de la valeur de la récompense. Les mêmes observations concernent l'implication d'une dernière aire, le striatum, dans l'évaluation des options.

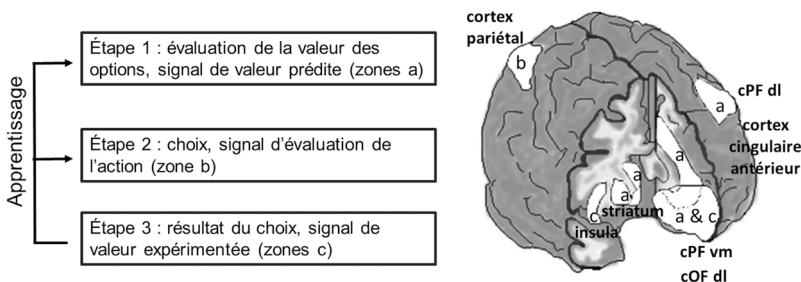


Figure 2.38 – Résumé schématique des trois étapes de la prise de décision basées sur la valeur des options et structures cérébrales principales impliquées (extrait et traduit de Platt & Plassman 2013, 2nd ed, in Glimcher et al. *Neuroeconomy and the brain*, p. 239).

La deuxième étape constructrice de la décision c'est le choix et le **signal d'estimation de l'action** (*action valuation signal*). Le choix se traduit souvent par une action motrice. Hare et ses collaborateurs ont montré que les signaux prédictifs évalués au niveau du cortex préfrontal ventro-médian étaient ensuite transmis au niveau du cortex préfrontal dorso-médian ainsi que dans le sulcus intra-pariétal. Les neurones de cette dernière région permettent d'intégrer la sensation afférente pour la transformer en décision à l'action.

La dernière étape est la confrontation au résultat du choix qui envoie un signal de valeur expérimentée. Cela revient à tenir compte de la valence et de l'intensité de la perception des individus face au résultat de leur choix et notamment de la satisfaction qu'ils en retirent (par exemple lorsqu'ils consomment la glace à la fraise qu'ils ont préféré acheter plutôt que de la glace au chocolat). C'est ce que l'on peut considérer comme l'utilité réelle du

choix. Les recherches n'en sont encore qu'au commencement mais il semble que là encore le cortex préfrontal ventro-médian et le cortex orbito-frontal soient largement impliqués dans le traitement des stimuli « plaisants ». Le système d'évaluation du résultat serait aussi sensible à des processus cognitifs de plus haut niveau où les croyances (on dit par exemple au sujet que la glace provient du meilleur glacier de la ville) peuvent influencer l'intensité de la satisfaction, intensité qui suscitera une plus grande activation cérébrale.

c) Rôle du système dopaminergique

Plusieurs études ont montré l'implication du système dopaminergique dans l'évaluation des récompenses selon l'hypothèse de l'**erreur de prédiction de la récompense** (*Reward Prediction Error Hypothesis*). En effet, il existe parfois un décalage entre la prédiction initiale (cette glace au chocolat est la meilleure de la ville) et l'issue du choix (finalement cette glace n'a rien d'exceptionnel). Suite à ce décalage, qu'on appelle donc erreur de prédiction, l'individu corrige ses prédictions/attentes futures. On sait que des effets de renforcements interviennent, et que cette erreur de prédiction tend à diminuer avec la répétition des essais et donc l'apprentissage mis en jeu. C'est le modèle d'apprentissage par renforcement. La correction des prédictions sera plus lourdement influencée par le poids des derniers essais comparés aux essais plus anciens. Des modèles théoriques comme le **modèle d'apprentissage Rescorla-Wagner** tentent de simuler et prédire les dynamiques de correction de l'erreur. On sait que les neurones dopaminergiques sont sensibles à cette erreur de prédiction. Ces neurones localisés dans le cortex médian envoient des projections dans différentes aires du cerveau comme le striatum, l'amygdale et le cortex cérébral. Cependant, les réponses du système dopaminergique semblent modulables par d'autres facteurs comme par exemple l'effet de surprise ou la saillance de certains éléments du choix comparés à d'autres. Il n'en reste pas moins que la dopamine semble jouer un rôle dans le contrôle des mouvements et dans la motivation lorsque des récompenses sont impliquées. De fait, une grande majorité des substances addictives agissent *via* le système dopaminergique, ce qui expliquerait pourquoi les jeux de hasard peuvent parfois devenir addictifs pour ceux qui les pratiquent.

Des ponts existent désormais entre les modes de décisions mis en œuvre et certains des phénomènes décrits par les modèles descriptifs. Par exemple, l'aversion à l'incertitude mise en évidence par Ellsberg aurait un corollaire cérébral. D'autres anomalies de décision comme l'aversion aux pertes peuvent être détectées par une activité particulière dans le striatum et cortex préfrontal médian. On détecte également des activations importantes dans le cortex préfrontal médian lorsqu'un individu expérimente l'effet de dotation. Lorsqu'un individu se sépare d'un bien, la perte d'utilité perçue semble plus importante que le gain d'utilité pour une acquisition équivalente. L'imagerie cérébrale suggère que ceci n'est pas dû à une estimation exagérée de la valeur du bien, mais que la vente du bien en question provoque une sensation intense de perte.

Remarque Il reste nécessaire de pondérer l'enthousiasme suscité par cette nouvelle approche. Comme toute discipline expérimentale, la neuroéconomie comporte un certain

nombre de limites d'ordre méthodologique (appareillage complexe, nombre de sujets restreints, etc.). De plus, l'interprétation des données d'imagerie cérébrale ou neurobiologiques est complexe. Par exemple, les processus cognitifs ne peuvent pas toujours être inférés par des données de neuro-imagerie, au vu de la multiplicité des fonctions d'une même zone cérébrale. Il n'est donc pas toujours pertinent de vouloir établir des correspondances univoques entre les régions particulières du cerveau et un ensemble de processus cognitifs particuliers.

6.3 Prise de décision risquée chez l'animal

a) Tests expérimentiels chez l'animal

• Tests expérimentiels standard

Dans les tests dits **expérimentiels**, on laisse des sujets pratiquer un « jeu » et expérimenter les différentes données du problème. Ils sont donc censés apprendre les probabilités associées aux options qui leur sont proposées au fur et à mesure que l'expérience se déroule. Puisqu'on ne peut pas donner d'instructions écrites ou orales aux animaux, il faut adapter les protocoles classiquement utilisés chez les êtres humains. Un paradigme communément utilisé est un test de choix entre deux variances. Il consiste à proposer au sujet une série de choix entre deux options : l'option sûre, où la récompense est obtenue en quantité constante (par exemple toujours 4 grains de raisin) et une option risquée, où la récompense est obtenue en quantité variable (par exemple soit 1 soit 7 grains de raisins) mais équiprobable d'un test à l'autre. En moyenne, chaque option propose donc une quantité équivalente de récompense. Les individus qui préfèrent l'option certaine sont qualifiés de prudents face au risque (*risk averse*), ceux qui préfèrent l'option risquée sont dits attirés par le risque, et enfin, ceux qui n'expriment pas de préférence sont qualifiés de neutres face au risque. De nombreuses espèces animales (étourneaux, oiseaux mouches, macaques et grands singes) ont été testées de cette manière. Plusieurs facteurs influencent l'attitude face au risque des espèces testées : le budget énergétique des animaux, la manière dont sont présentées les récompenses, etc. Comme les êtres humains, les animaux ne maximisent pas toujours leurs gains. Une grande partie des recherches s'intéressent donc aux attitudes face au risque et à leur origine évolutive éventuelle. Une autre partie, particulièrement chez les grands singes, consiste à vérifier s'ils pourraient présenter les mêmes anomalies de décision que chez l'être humain.

• Cas particulier des grands-singes

Au cours des dernières décennies, les biologistes ont montré un intérêt grandissant pour l'étude des origines évolutives de la prise de décision en situation risquée. En effet, comparer le comportement humain à celui des grands-singes dans ce domaine permet aux chercheurs de proposer différents scénarios sur les pressions socio-écologiques (passées ou présentes) qui ont pu influencer les prises de décision chez des espèces proches de la nôtre. Testés dans un paradigme de type expérimentiel (**Fig. 2.39**), les bonobos évitent le risque alors que les chimpanzés sont au contraire attirés.

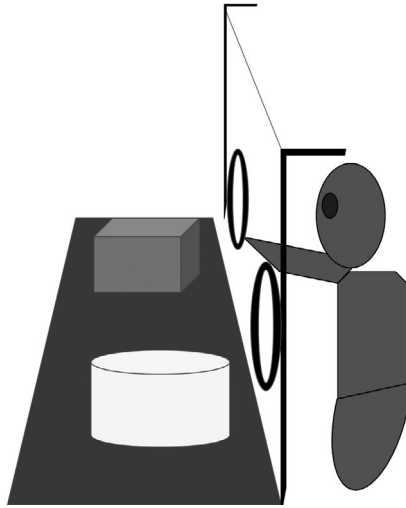


Figure 2.39 – Protocole expérimental permettant de tester le choix entre deux options chez les grands singes.

L'option 1 (couvercle clair) est constante, et cache toujours quatre grains de raisin.

L'option 2 (couvercle foncé) est dite risquée car la récompense est obtenue en quantité variable (par exemple soit 1 soit 7 grains de raisins) d'un test à l'autre. Ici le sujet désigne l'option 2.

Les bonobos et les chimpanzés sont deux espèces étroitement apparentées mais présentant des écologies assez différentes : les bonobos se nourrissent principalement de végétation herbacée terrestre, une source de nourriture abondante et fiable tandis que les chimpanzés sont principalement frugivores et pratiquent parfois la chasse, ce qui peut être assimilé à une source de nourriture variable. Aux vu des différences de préférences observées entre les deux espèces, on a proposé que ces différences interspécifiques témoignent sans doute de l'influence respective des pressions écologiques sur la prise de décision pour chaque espèce. Les chimpanzés qui sont plus souvent face à des sources de nourritures imprévisibles auraient ainsi un attrait pour les situations risquées plus fort que les bonobos.

• *L'iowa gambling task*

Le ***Iowa Gambling Task*** (IGT) ou test du jeu de casino est également un test expérimentiel standard généralement utilisé chez les humains adultes et enfants (**Fig. 2.40**).

Récemment, des capucins, des chimpanzés et des humains adultes ont été testés avec un paradigme basé sur l'Iowa Gambling Task. Dans une première expérience répliquant classiquement l'IGT, les capucins et les chimpanzés se sont comportés comme les humains, et étaient capables de maximiser leurs gains en évitant la variance. La difficulté ici était de savoir si les individus évitaient « par défaut » la variance ou s'ils visaient véritablement à maximiser leurs gains. En modifiant légèrement le paradigme initial pour distinguer entre ces deux possibilités, on a montré que les capucins s'attachaient uniquement aux gains sans tenir compte de la variance, la plupart des chimpanzés et des humains évitaient

aux principalement la variance. Ces résultats chez les chimpanzés contrastent avec des études précédentes (chap. 2 § 5). L'hypothèse avancée est que la fréquence et la saillance des gains pourraient expliquer les différences de résultats entre études.

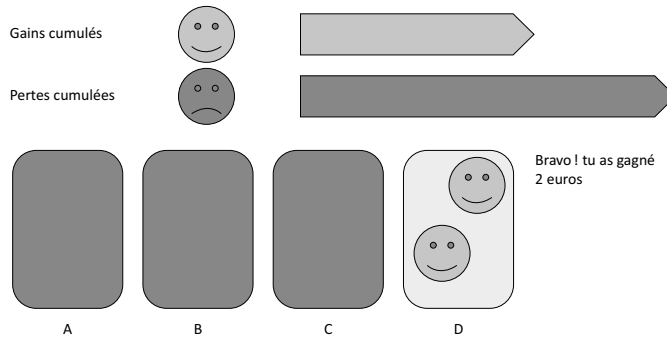


Figure 2.40 – Test du jeu du casino, version enfant.

L'expérimentateur demande aux participants d'essayer de gagner autant d'argent que possible. L'enfant doit sélectionner, parmi différents tas, des cartes auxquelles sont associées selon des proportions variables des probabilités de bénéfices et de coûts dont l'importance est elle aussi très variable. Les caractéristiques des piles de cartes ne sont pas divulguées. Les probabilités de gains et de pertes associées à chaque pile de cartes doivent donc être déduites à partir des résultats des tirages obtenus au cours du jeu. Dans l'exemple proposé, on présente aux enfants quatre piles de cartes qui diffèrent dans leurs caractéristiques. Les piles A et B sont attrayantes à court terme mais désavantageuses sur le long terme (probabilités de gains et de pertes importantes), tandis que les piles C et D (petits gains mais réguliers) sont les plus avantageuses sur le long terme.

b) Tests non expérimentiels

D'autres tests permettent aux sujets d'évaluer visuellement leurs chances de gains et de pertes. Les individus participent par exemple à un jeu informatique et doivent effectuer à chaque essai un choix entre une option sûre et une option risquée. L'objectif est d'étudier la capacité des sujets à estimer les probabilités et à évaluer les récompenses. Contrairement à l'*Iowa Gambling Task*, aucune information n'a besoin d'être mémorisée ou déduite des essais précédents. Les macaques ont reçu une attention particulière dans ce genre de tests, notamment de la part des neurophysiologistes, qui ont cherché à savoir quels mécanismes neuronaux étaient impliqués. Dans une grande majorité de ces études, les macaques ont préféré l'option risquée, et ont été considérés comme attirés par le risque. Dans une autre étude, leurs choix ont été analysés en utilisant le modèle EUT basé sur la théorie de l'espérance d'utilité. Les résultats ont montré que les sujets exprimaient globalement une aversion au risque ce qui contraste avec les conclusions des études antérieures.

Haun et collègues ont étudié la capacité des grands singes à choisir entre une option sûre et une option risquée en se basant sur la valeur espérée (EV, pour rappel, la probabilité de recevoir la récompense multipliée par la valeur de la récompense ; **Fig. 2.41**).

Dans l'ensemble, tous les grands singes – y compris les bonobos – ont préféré l'option risquée, et leurs choix étaient influencés par la valeur espérée. Les chimpanzés et les bonobos testés avec ce paradigme étaient les mêmes individus que ceux précédemment testés par Heilbronner et ses collaborateurs. Encore une fois, les réponses diffèrent pour une même espèce selon les modalités de tests. Il s'agit donc d'être prudent si l'on souhaite retracer l'histoire évolutive de ces attitudes face au risque.

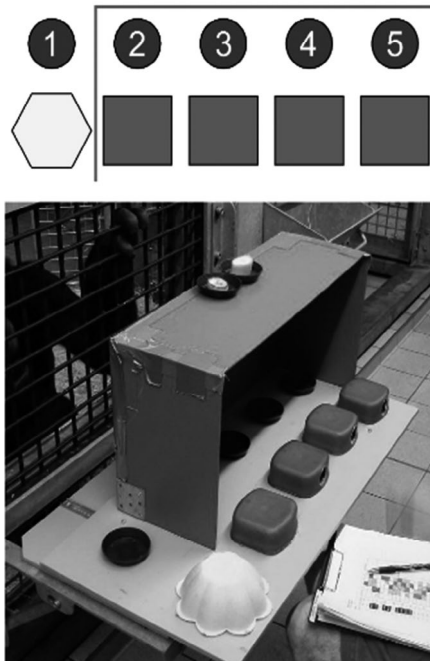


Figure 2.41 – Expérience de Haun et ses collègues

Quatre espèces de grands singes (orangs-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos) peuvent choisir entre une option sûre matérialisée par un couvercle clair contenant un petit bout de banane, et une option risquée matérialisée par des coupelles renversées. Une seule de ces coupelles contient un grand morceau de banane. À chaque essai, l'expérimentateur commence par présenter les deux morceaux de bananes, place le petit sous le couvercle clair et le grand morceau sous l'une des coupelles. Le sujet a le choix entre désigner l'une des coupelles, ou le couvercle clair (option sûre). S'il désigne une coupelle qui ne cache rien, le sujet n'obtient rien.

Tiré de Haun DBM, Nawroth C., Call J. (2011) Great Ape's Risk-Taking Strategies in a Decision Making Task, PLoS ONE, doi: 10.1371/journal.pone.0028801).

c) Tâche d'échange chez les primates

Le paradigme de la tâche d'échange met en œuvre un test non expérimentiel et ne nécessite pas d'instructions verbales. Les sujets peuvent évaluer visuellement leurs chances de gagner et de perdre. Les récompenses sont matérialisées par des aliments appétents (des biscuits). À chaque essai, le sujet reçoit un gâteau de taille moyenne, et peut choisir

soit de le garder soit de l'échanger avec le chercheur. S'il l'échange, il reçoit le contenu de l'une des six coupelles présentées devant lui (déterminée aléatoirement au préalable). Le contenu des coupelles est variable selon les loteries, ce qui permet de faire varier les probabilités de gains et de pertes proposées (**Fig. 2.42**). Cette tâche a été utilisée pour tester des capucins bruns, des macaques à longue queue et des orangs-outans.



Figure 2.42 – Mise en œuvre de la tâche d'échange avec un orang-outan. La loterie proposée comporte deux récompenses plus grandes, et quatre plus petites que celle déjà en possession de l'orang-outan (donc une chance sur trois de gagner, et deux chances sur trois de perdre). Celui-ci juge cette loterie favorable et procède à l'échange en rendant son gâteau de taille moyenne au chercheur. Il reçoit en échange l'une des six récompenses possibles. Photographie : A. Romain.

Les individus ont su tenir compte des probabilités de gains et de pertes avant de prendre leur décision, et plus la probabilité de gains diminuait, moins ils jouaient. Les sujets ont également été influencés par les récompenses obtenues aux essais précédents ce qui peut être interprété comme un « effet main chaude » (plus je gagne, plus je joue), une attitude souvent observée chez les joueurs de casino. D'autre part, les réponses des sujets ont été analysées en se basant sur les modèles économiques EUT et CPT. Une distorsion des probabilités et une aversion aux pertes marquées ont été observées chez les capucins et les orangs-outans, mais pas chez les macaques.

d) Anomalies et erreurs de jugement chez les primates non humains

Au vu des erreurs de jugement documentées chez l'humain, la question de l'origine évolutive de ces erreurs a été soulevée, et quelques études ont cherché à retracer leur présence chez des primates non humains. Par exemple, l'effet de présentation a été rapporté chez des capucins. Les capucins, les macaques ainsi que les orangs-outans semblent également sujets à l'effet « main chaude ». Les capucins et les orangs-outans ont également été décrits comme étant repoussés par les pertes (*loss aversion*).

L'effet de dotation a également été rapporté chez les singes capucins puis a été plus largement étudié chez les grands singes. Globalement, les grands singes sont sensibles à

l'effet de dotation quand il s'agit de nourriture (récompense immédiate) mais pas lorsqu'il s'agit d'objets, qu'ils peuvent échanger pour de la nourriture ensuite. De plus, cet effet peut être réversible notamment chez les chimpanzés. Toute la question est donc désormais de savoir comment s'expriment ces erreurs en fonction des contextes expérimentaux proposés et dans quelle mesure cela pourrait traduire une réponse sélectionnée au cours de l'Évolution pour prendre les meilleures décisions possibles en termes de survie des individus, des populations et des espèces.

6.4 Théorie des jeux et neuroéconomie

a) Principes et exemple le plus connu : le dilemme du prisonnier

La théorie des jeux s'intéresse à la manière dont l'incitation (comme la perspective d'un gain par exemple) influence la décision d'agents placés dans un environnement stratégique. Un environnement est dit stratégique lorsque la décision d'un joueur influence les gains ou choix potentiels des autres joueurs. Plus précisément, la théorie des jeux cherche à modéliser mathématiquement les décisions lorsque des joueurs rationnels et intelligents sont placés en situation de conflit ou de coopération. Comparée aux travaux décrits ci-dessus, la théorie des jeux s'intéresse donc non pas à un seul individu mais à un système comprenant deux joueurs ou plus. L'intérêt est de mieux prédire la dynamique des réponses collectives de plusieurs individus. Ils existent plusieurs types d'approches. Dans la théorie de jeux non coopératifs, les individus agissent indépendamment sans être contraints de coopérer. La coopération n'apparaît donc que si c'est dans l'intérêt des individus. Dans les jeux coopératifs, la formation de coalitions entre les joueurs peut leur permettre d'obtenir de meilleurs résultats pour les membres de cette coalition. Ce sont les facteurs responsables de ces coalitions que l'on étudie. Ce chapitre ne traitera cependant que des jeux non coopératifs.

La théorie des jeux repose sur l'**équilibre de Nash** qui est une stratégie selon laquelle chaque joueur qui peut prévoir le choix des autres, parvient à gagner le maximum possible étant donné la manière dont joue l'autre. Un exemple classique est le **dilemme du prisonnier** qui met chaque joueur face à un dilemme social : l'intérêt du groupe peut être mis en péril par la décision égoïste d'un seul joueur (qui ne joue que dans son propre intérêt).

• **Principe du dilemme du prisonnier** Chaque joueur doit décider s'il coopère ou non. Mais les gains qu'il reçoit dépendent de la stratégie de l'autre joueur. Si les deux choisissent de coopérer ils reçoivent 20 € chacun par exemple. Si un seul des deux joueurs coopère, il ne gagne rien tandis que l'autre joueur gagne 30 €. Si aucun des deux individus ne coopère, ils reçoivent chacun 10 €. Pour être sûr de gagner, la meilleure stratégie est donc de ne pas coopérer (10 ou 30 € valent mieux que 0 ou 20 €) ; mais comme cette stratégie vaut pour les deux joueurs, l'équilibre de Nash le plus adapté à cet environnement est lorsque les deux joueurs refusent la coopération.

Lorsque ce jeu est joué, la coopération se produit dans 50 % des cas, et même lorsque le jeu est répété et que la coopération décroît fortement elle reste cependant supérieure à 0. De nombreux travaux portant sur la coopération chez l'animal s'inspirent de ce modèle théorique pour tenter de prédire les actes coopératifs chez l'animal (voir chap. 5).

b) Jeu de l'ultimatum

D'autres jeux existent et permettent de tester l'impact de l'inégalité d'une décision sur le comportement des receveurs. C'est le cas du **jeu de l'ultimatum**.

- **Principe du jeu de l'ultimatum** Dans ce jeu, chaque individu est informé qu'il n'y aura qu'un seul essai. Les deux partenaires sont appariés de manière aléatoire et l'un d'entre eux reçoit une somme d'argent qu'il peut diviser à sa convenance pour en offrir une partie à l'autre. Le receveur après avoir examiné l'offre peut l'accepter (chacun reçoit alors la part proposée par les termes de l'offre) ou bien la refuser, et dans ce cas-là, personne ne reçoit rien.

La théorie économique suggère que les offrants devraient proposer le minimum et les receveurs devraient accepter toutes les offres car n'importe quelle offre vaut mieux que 0. Cependant, ce n'est pas ce qui est observé. La plupart des offres constituent 40 à 50 % de la somme initiale, et lorsqu'elles se situent juste en dessous de 20 % elles sont rejetées la moitié du temps par les humains. Des études ont montré que les offres jugées injustes entraînent une activation plus importante dans le cortex insulaire bilatéral antérieur, le cortex cingulaire antérieur, et le cortex préfrontal dorso-latéral. Des chimpanzés testés dans ce jeu se comportent différemment des humains, et suivent mieux les prédictions du modèle : le donneur fait des offres les plus basses possibles, offres qui sont souvent acceptées par le receveur.

c) Le trust game

Le **trust game** permet de voir comment les individus donnent leur confiance et honorent cette confiance en retour.

- **Principe du trust game** Dans ce jeu, un investisseur peut donner une partie de l'argent qu'il possède à un autre agent. La somme que reçoit l'agent est alors triplée. En retour, l'agent peut redonner à l'investisseur une partie de l'argent qu'il a reçu. Si l'investisseur donne beaucoup d'argent, on peut évaluer la confiance qu'il a dans l'agent, et si l'agent rend beaucoup d'argent à l'investisseur, on peut évaluer la manière dont il répond à cette confiance.

Les données montrent que les investisseurs investissent la moitié de la somme à leur disposition alors que les agents tendent à ne renvoyer que la somme qu'ils ont reçue, voire beaucoup moins.

Des expériences ont testé la réponse de sujets humains dans un trust game au cours duquel on surveillait l'activation du cortex préfrontal (une région impliquée dans la compréhension des intentions de l'autre) lorsque les sujets jouaient contre un humain ou contre un ordinateur. Les sujets étaient informés avant chaque test de la condition dans laquelle ils jouaient. Les sujets coopératifs (7 sur 12) avaient des niveaux d'activation du cortex préfrontal médian qui différaient selon qu'ils jouaient contre un humain ou contre l'ordinateur. Cette réponse n'était pas observée chez les individus non coopératifs.

La confiance pourrait en fait être sous-tendue par deux systèmes différents, l'un faisant intervenir le cortex paracingulaire antérieur dans les premiers essais du jeu, une réponse qui s'amoindrit alors que l'activation de la région septale semble prendre le relais au fur et à mesure des essais. Ces régions sont riches en récepteurs de l'ocytocine. Ces résultats confirmeraient ceux d'une étude dans laquelle on modifiait artificiellement le niveau d'ocytocine des individus impliqués dans un trust game. Les investisseurs traités avec de l'ocytocine envoyaient plus d'argent aux agents que ceux traités avec un placebo. Récemment, des chimpanzés ont été testés dans une version adaptée de ce trust game. Les auteurs ont montré que 30 % des démonstrations de confiance par l'investisseur étaient suivies d'un retour par l'agent.

Ces jeux offrent l'avantage d'étudier la prise de décision dans un contexte plus social et donc plus proche des contextes économiques initialement mis en place par les humains, où il s'agissait avant tout de faire du troc avec des partenaires plus ou moins récalcitrants ou exigeants. Étudier la manière dont l'interaction sociale peut affecter les préférences est un autre des nombreux challenges qui attendent les chercheurs en neuroéconomie.



2.26 En microéconomie, un individu rationnel est un individu :

- ☐ a. qui a toujours un raisonnement logique
- ☐ b. dont les préférences respectent les cinq axiomes fondamentaux
- ☐ c. qui cherche toujours à être le plus satisfait possible de ses choix

2.27 Le modèle EUT concerne :

- ☐ a. la manière dont les individus calculent et comparent la valeur espérée entre deux options
- ☐ b. la manière dont les individus calculent et comparent la valeur d'utilité entre deux options

2.28 Le système dopaminergique est impliqué :

- ☐ a. dans l'évaluation de la valeur des récompenses avant le choix
- ☐ b. dans l'évaluation des probabilités associées à chaque option
- ☐ c. dans l'évaluation de la valeur expérimentée, notamment lorsqu'une erreur de prédiction se produit

2.29 Un test est dit expérientiel lorsque :

- ☐ a. l'individu peut en comprendre les modalités avant de commencer le test
- ☐ b. l'individu en découvre les modalités au fur et à mesure du test



Entraînez-vous

- 2.30** Donnez les noms des cinq axiomes de préférence fondamentaux.
- 2.31** Expliquez la différence entre un contexte risqué et un contexte ambigu (ou incertain).
- 2.32** Donnez un exemple de test expérimental et un exemple de test non expérimental mis en œuvre pour tester la décision en contexte risqué chez les grands singes.
- 2.33** Décrivez le principe du jeu du trust game et un résultat chez les grands singes.



2.26 En microéconomie, un individu rationnel est un individu :

- ☐ b. dont les préférences respectent les cinq axiomes fondamentaux.

2.27 Le modèle EUT concerne :

- ☐ b. la manière dont les individus calculent et comparent la valeur d'utilité entre deux options.

2.28 Le système dopaminergique est impliqué :

- ☐ c. dans l'évaluation de la valeur expérimentée, notamment lorsqu'une erreur de prédiction se produit.

2.29 Un test est dit expérimentiel lorsque :

- ☐ b. l'individu en découvre les modalités au fur et à mesure du test.



2.30 L'axiome de préférence, de transitivité, de non-saturation, de continuité et d'indépendance.

2.31 Un contexte risqué est un contexte dans lequel les probabilités associées à l'issue de chaque action ou choix sont connues. Par exemple, lancer un dé avec une probabilité connue d'1 chance sur 6 d'obtenir chaque face. L'ambiguïté (aussi considérée comme incertitude dans ce chapitre) est un contexte dans lequel les probabilités associées à l'issue d'une action ou choix ne sont pas connues, ou ne sont que partiellement connues (par exemple, entre 0 et 1 chance sur 2 d'obtenir un résultat espéré).

2.32 Le test de variance est un test expérimentiel classique dans lequel l'individu expérimente la variance associée à chaque option au fur et à mesure du test. Il a été mis en œuvre chez de nombreuses espèces animales y compris les grands singes. Un test non expérimentiel est la tâche d'échange au cours duquel l'individu peut visualiser avant de jouer ses chances d'obtenir une récompense plus appétante que celle qu'il a déjà en sa possession.

2.33 Le trust game consiste pour un joueur investisseur à envoyer un certain montant à un agent. Le montant est (généralement) triplé, et l'agent a alors la possibilité d'en renvoyer une partie à l'investisseur.

Les points clés du chapitre

- 1 Les apprentissages permettent aux individus de s'adapter à un environnement changeant.
- 2 Il existe différents types d'apprentissages : associatifs, élémentaires et non élémentaires, et non associatifs. Les apprentissages associatifs élémentaires peuvent être mis en évidence par le biais de conditionnements : classique, ou pavlovien, et instrumental, ou opérant.
- 3 Les apprentissages associatifs sont liés à la plasticité synaptique.
- 4 Chaque espèce possède son propre univers sensoriel appelé Umwelt.
- 5 D'après la théorie de la Gestalt, le système visuel organise, interprète et classe les éléments afin de simplifier la complexité visuelle de son environnement. Cette simplification s'effectue en regroupant les entités qui possèdent des caractéristiques communes.
- 6 Il existe une différence entre ce que le système visuel perçoit et ce que le système nerveux interprète.
- 7 Les stratégies spatiales égocentrées reposent sur des règles simples, elles sont peu flexibles. Les stratégies spatiales exocentrées sont indépendantes des mouvements de l'individu, ce qui apporte une grande flexibilité comportementale.
- 8 De nombreuses espèces animales apprennent en parallèle différentes informations environnementales, même si elles sont redondantes. Ceci leur permet de changer de stratégie de manière flexible en cas de modifications des conditions environnementales.
- 9 Les apprentissages temps-lieu (*time-place learning*) font intervenir : l'existence d'un cycle circadien et une mémoire associative (association d'un lieu dans l'environnement, avec un moment de la journée).
- 10 Trois théories expliquent les mécanismes permettant la perception des intervalles de temps : la théorie scalaire de l'attente, l'existence des oscillateurs endogènes, les théories comportementales de l'estimation du temps.
- 11 Étudier la résolution de problème chez l'animal revient souvent à évaluer si la résolution repose sur des apprentissages associatifs de 1^{er} ordre ou sur du raisonnement.
- 12 On utilise plusieurs approches pour tester la capacité d'abstraction des animaux : sont-ils capables de raisonnements inférentiels ? peuvent-ils identifier un agent causal ? sont-ils capables d'imaginer une force imperceptible comme mécanisme/agent causal potentiel ?
- 13 Le test du tube est un test classique de raisonnement basé sur une utilisation d'outil. Les résultats des différentes espèces restent peu concluants.
- 14 La microéconomie cherche à modéliser les choix des individus. Les modèles normatifs (comme l'EUT) sont basés sur cinq axiomes fondamentaux en termes de préférences des individus.
- 15 Ces modèles sont ensuite confrontés aux données issues des neurosciences. Les préférences exprimées révèlent cependant des anomalies de jugement.
- 16 Les neurosciences s'attachent à identifier les aires cérébrales et les systèmes impliqués dans la prise de décision généralement en contexte risqué.

Manipulation de règles logiques

Introduction

Ce chapitre aborde les questions d'abstraction chez l'animal. Dans un premier temps, il présente les différentes méthodes de mise en évidence des compétences numériques chez l'animal, de l'estimation des quantités à la résolution d'opérations arithmétiques. Il abordera ensuite les phénomènes de catégorisations perceptives et conceptuelles, exemples de processus de traitement et d'intégrations sensoriels complexes.

Objectifs

Connaître les notions de subitizing, estimation, dénombrement et opération ; catégorisation perceptive et fonctionnelle, généralisation et concepts.

Identifier les situations dans lesquelles ces processus interviennent dans le milieu naturel.

Définir la numérosité et la catégorisation.

Expliquer la valeur adaptative des processus décrits.

Plan

- 1 Numérosité
- 2 Catégorisation et formation de concepts

1 Numérosité

Après la « chute » du **béhaviorisme** et l'avènement de la psychologie cognitive, la question des compétences numériques est devenue l'un des champs de recherche dominants de la cognition comparée. Si les études sur la cognition numérique chez l'animal connaissent un essor considérable depuis les deux dernières décennies, la question de la capacité des animaux à savoir compter est ancienne et a toujours suscité la curiosité. Ainsi, au début des années 1900, un mathématicien allemand prétendait avoir appris à son cheval à compter et exposait le bien nommé « Hans le malin » (*Clever Hans* en anglais) sur la place publique pour en faire la démonstration (**Fig. 3.1**). Ce cheval, très malin, ne savait pas compter mais avait simplement appris à cesser de taper avec son sabot par terre quand il percevait des petits mouvements inconsciemment émis par le public ou son propriétaire, qui eux connaissaient la réponse. L'effet « Clever Hans » illustre donc une interaction directe entre l'animal et l'expérimentateur et le fait de répondre à des

indices donnés de façon involontaire par un expérimentateur qui n'est pas naïf ; c'est un biais bien connu en psychologie expérimentale et en éthologie.



Figure 3.1 – Wilhelm von Osten avec à son cheval Hans, appelé « Hans le malin » ou *Clever Hans*. Illustration Hélène Dickel.

Au-delà de cette anecdote, la capacité à utiliser des informations numériques peut s'avérer utile dans nombre de contextes écologiques pour les animaux, et pas seulement les primates. En effet, il n'y a aucune raison de penser que les pressions sélectives pour traiter les informations quantitatives ne se soient exercées que sur les primates. Les compétences numériques ont été étudiées en laboratoire et en milieu naturel chez un nombre d'espèces de plus en plus important avec une grande variété d'approches.

1.1 Qu'est-ce que les compétences numériques ?

DÉFINITION

Le **dénombrement** est l'action de déterminer le nombre d'éléments d'un ensemble fini d'objets.

Cela suppose d'attribuer un symbole (correspondant aux chiffres) différent à chaque élément ; c'est le principe de correspondance terme à terme. Compter représente plus que le simple fait de détecter une différence entre deux nombres. Cela a été montré chez les grands singes et en particulier les chimpanzés qui sont à la fois capables d'associer des chiffres arabes avec une quantité d'objets jusqu'à 9 et de classer des objets ou des chiffres les représentant par ordre croissant ou décroissant. Le fameux perroquet gris du Gabon Alex possédait ces capacités. Pendant 30 ans, ce perroquet a été l'objet de

nombreuses études. Elles ont montré qu'il était capable de dénombrer jusqu'à six objets, en les énumérant en anglais, ou encore d'utiliser des informations cardinales et ordinales (**Fig. 3.2**). Les performances étonnantes de cet oiseau ont été largement médiatisées et ont permis d'attirer l'attention sur l'intelligence des oiseaux.



Figure 3.2 – Alex en train de réaliser une tâche de compréhension numérique. La question qui lui est posée est «What color six?» («Quelle est la couleur de l'ensemble formé de six pièces?»). À chaque essai de cette expérience, les objets sont de tailles différentes de façon à éviter un apprentissage associatif. Photographie : Arlene Levin-Rowe, Fondation Alex.

DÉFINITION

La subitisation ou «**subitizing**» représente la reconnaissance immédiate et globale des petites quantités, jusqu'à 3 ou 4, sans avoir accès à une représentation d'un nombre en particulier et sans avoir à compter.

Toutefois, selon Charles Gallistel et Rochel Gelman, le subitizing est un dénombrement, même s'il est très rapide, car il y a quand même une augmentation de temps entre les dénombrements de 1 et 2. Il s'expliquerait par l'utilisation d'étiquettes non verbales (ce qui explique les résultats chez les animaux et les bébés). Le subitizing ne se réalise pas seulement automatiquement ; le sujet traite l'information, ce n'est donc pas un phénomène purement perceptif. C'est un processus qui est limité par les capacités attentionnelles et la mémoire de travail du sujet (voir chap. 1).

DÉFINITION

L'**estimation** est la capacité d'évaluer approximativement la numérosité d'un grand ensemble d'éléments sans les compter.

Pour les lots plus grands (contenant plus de 3 ou 4 éléments), la discrimination des quantités repose donc sur un système qui permet une estimation approximative des **grandeurs** numériques. Cette capacité suit la **loi de Weber** selon laquelle la représentation de l'estimation est de plus en plus imprécise à mesure que les quantités augmentent. Elle n'est pas dépendante de la différence absolue entre les quantités mais de leur **ratio**.

À quelques exceptions près, toutes les études menées en laboratoire ont montré que les primates peuvent discriminer deux quantités sans nécessairement utiliser d'informations numériques ; en effet, plusieurs quantités continues non numériques covarient avec les nombres, et les humains ainsi que les primates non humains utilisent parfois ces quantités plutôt que les nombres, mais peuvent aussi utiliser les nombres. Les deux stratégies seraient cognitivement aussi coûteuses l'une que l'autre pour les primates.

1.2 Données issues du milieu naturel

Pendant longtemps, les études ont porté sur les primates non humains, probablement en raison d'une longue tradition qui consiste à associer les compétences numériques avec la cognition humaine, basée, elle, sur le langage. Cette vision est aujourd'hui remise en question, puisqu'il a été montré que les enfants en bas âge et d'autres espèces animales possèdent des compétences numériques. Ce sont les observations de terrain qui ont d'abord mis en évidence l'existence de capacités numériques chez les animaux leur permettant de résoudre différents problèmes dans leur milieu naturel. Par exemple, les chimpanzés, les lions et les lycaons sont plus prompts à s'engager dans un **conflit** quand ils sont en supériorité numérique face à l'adversaire. Les fourmis sont également capables d'évaluer la taille de leur groupe et sont plus enclines à attaquer des compétiteurs lorsqu'elles font partie d'un plus grand groupe.

L'évaluation du nombre est également importante dans les **stratégies anti-prédatrices** car la probabilité d'être capturé par un prédateur est plus faible lorsque l'on rejoint un grand groupe d'individus, c'est ce que l'on appelle « l'effet de dilution » (**Fig. 3.3**). Du point de vue du prédateur, il est plus difficile de repérer les individus (« effet de confusion ») alors que du point de vue des proies la probabilité de détecter un prédateur augmente (« *many eyes effect* »). Les prédateurs piscivores vont préférentiellement s'attaquer à des proies isolées ou des petits groupes ; ceci suggère que les prédateurs ainsi que les proies sont capables de discriminer les grands et les petits bancs de poissons.

Pour les **stratégies reproductrices**, les campagnols mâles vont produire plus de sperme en présence de plusieurs compétiteurs et augmenter ainsi leurs chances de se reproduire. S'agissant des **soins parentaux**, la foulque d'Amérique, *Fulica americana*, est capable de se protéger du parasitisme de couvées par des conspécifiques en estimant le nombre d'œufs reconnus comme les siens et en ignorant les intrus, ce qui permet d'augmenter leur propre fitness et de réduire le coût associé au parasitisme.

Les compétences numériques peuvent également avoir un intérêt dans la **recherche de nourriture**. En effet, selon la théorie de la recherche optimale de nourriture (*Optimal Foraging Theory*), un animal doit tirer un maximum de bénéfices de la nourriture qui lui

aura demandé un moindre coût. Ces décisions seront donc influencées par l'évaluation des quantités relatives disponibles ; par exemple, les sites d'approvisionnement seront choisis en fonction de l'abondance des ressources. C'est comme cela que procèdent les macaques rhésus et le miro rubisole (*Petroica australis*) pour optimiser leur prise alimentaire.



Figure 3.3 – Attaque d'un banc de sardines, au cours de leur migration vers le nord le long de la côte Est de l'Afrique du Sud, par des requins.
Photographie : widestanimal – Fotolia.com.

1.3 Nombres vs. quantités continues

La question qui se pose est la suivante : ces animaux comptent-ils ? estiment-ils les quantités ? Ont-ils une idée précise du nombre ou est-ce une évaluation relative ?

La plupart des études mentionnées ci-dessus ont été conduites en milieu naturel, une condition nécessaire pour saisir la pertinence écologique des informations numériques. Toutefois, des études contrôlées en laboratoire sont nécessaires pour comprendre les mécanismes cognitifs sous-tendant les capacités numériques des animaux.

MÉTHODE

En laboratoire, une façon d'étudier les compétences numériques consiste à proposer des tests de choix entre deux compartiments ou deux récipients contenant le plus souvent des congénères ou de la nourriture en quantité différente. Ces tests sont basés sur les préférences spontanées des individus.

Par exemple, les macaques rhésus vont préférer le bol qui contient le plus de prunes. Ainsi, si les animaux sont capables de discriminer entre deux quantités, on s'attend à ce qu'ils choisissent l'option la plus avantageuse en termes de prise alimentaire (dans l'exemple ci-dessus, la plus grande quantité). Quand le choix s'effectue entre deux groupes différant d'une unité jusqu'à quatre items (1 vs. 2, 2 vs. 3, 3 vs. 4 mais pas 4 vs. 5), les guppys, *Poecilia reticulata*, et les poissons-moustiques, *Gambusia holbrooki*, passent plus de temps près du compartiment contenant le plus grand nombre de congénères (**Fig. 3.4**). Les grandes

quantités peuvent aussi être discriminées en augmentant le **ratio** entre les deux compartiments. Ces mêmes poissons vont discriminer les quantités jusqu'à un ratio de 1:2 (0,5 ; e.g. 8 vs. 16) mais pas pour un ratio de 2:3 (0,67 ; e.g. 8 vs. 12) ; le poisson ange, *Pterophyllum scalare*, peut discriminer jusqu'à un ratio de 0,56 (5 vs. 9). Chez toutes ces espèces, la précision à discriminer des nombres supérieurs à 4 semble diminuer quand le ratio entre les tailles du petit et du grand groupe augmente. Ceci est en accord avec la **loi de Weber**.

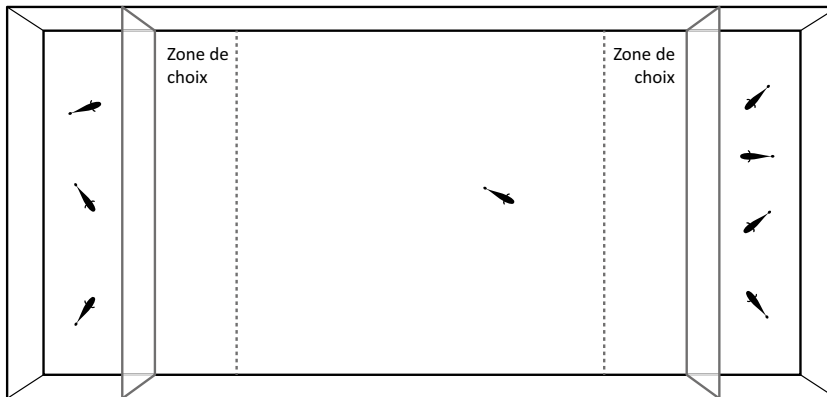


Figure 3.4 – Dispositif expérimental utilisé pour tester les compétences numériques chez les poissons basées sur les préférences spontanées.

Les congénères sont présents en quantité différente dans les compartiments situés aux extrémités de l'aquarium. La préférence du poisson testé est évaluée en mesurant le temps passé dans l'aire de choix (choice area) d'un côté ou de l'autre de l'aquarium. Illustration Tyrone Lucon-Xiccato.

ATTENTION !

Si le congénère est un partenaire sexuel, les mâles poissons-moustiques préfèrent les groupes où les femelles sont les plus nombreuses ou lorsqu'il n'y a pas de mâles, mais n'ont pas de préférence, même si le *sex-ratio* est favorable, quand le nombre de mâles varie (e.g. 3 femelles et 2 mâles vs. 3 femelles et 4 mâles). Ceci suggère que les poissons ne seraient pas capables d'évaluer simultanément la quantité de mâles et de femelles dans un groupe.

MÉTHODE

Une autre méthodologie consiste à entraîner les individus à discriminer des items à l'aide des conditionnements instrumental ou classique (cf. chap. 2 § 1).

Les poissons moustiques peuvent être entraînés à discriminer des nombres de points, proies ou congénères présentés sur deux écrans ou panneaux (**Fig. 3.5**). Une fois que les individus ont appris à se diriger vers la quantité renforcée positivement (la plus grande ou la plus petite ; e.g. 4 vs. 8, 5 vs. 10 et 6 vs. 12), un test de transfert est effectué, dans lequel deux nouvelles paires sont présentées mais composées de quantités numériques jamais rencontrées auparavant (e.g. 15 vs. 30 et 100 vs. 200).

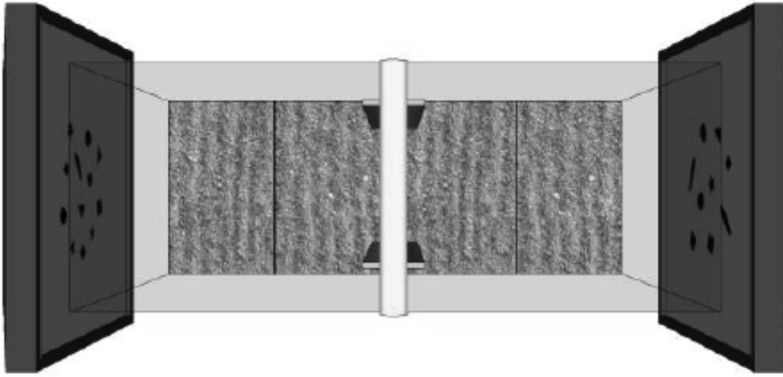


Figure 3.5 – Dispositif expérimental utilisé pour tester les compétences numériques chez les poissons basées sur l'apprentissage.

Deux écrans sont positionnés à chaque extrémité d'un aquarium et affichent des quantités d'items différentes. Le poisson est testé individuellement et doit se diriger vers la quantité renforcée positivement. Illustration Michela Giovagnoni.

ATTENTION !

Si ces expériences montrent que les individus sont capables de discriminer deux quantités, elles ne contrôlent pas s'ils utilisent des informations numériques ou non.

a) Contrôle du mouvement

Des salamandres vont spontanément se diriger vers la boîte qui contient le plus de grillons. En revanche, si l'on présente aux sujets des grillons vivants, des vidéos de grillons vivants ou des images animées par ordinateur (ce qui permet un contrôle du mouvement), les salamandres ne font plus de choix dans ce dernier cas. Ce résultat montre que le **mouvement** est une caractéristique prédominante pour la discrimination des quantités chez cet amphibien.

Dans les expériences précédentes sur les poissons, les congénères utilisés comme stimuli sont visibles au moment du choix ; ainsi les sujets ont pu comparer et baser leur choix sur l'activité totale au sein de chaque banc, la densité de poissons ou encore la surface totale du banc. Chez les hétérothermes (reptiles poissons, amphibiens), il est possible de modifier l'activité totale en modulant la température extérieure. Ainsi, les poissons zèbres, *Danio rerio*, préfèrent le plus gros banc (2 vs. 4) quand les deux compartiments sont à la même température mais n'ont plus de préférence lorsque la température de l'eau est abaissée pour le groupe le plus nombreux (car cela entraîne une diminution d'activité ; **Fig. 3.6**).

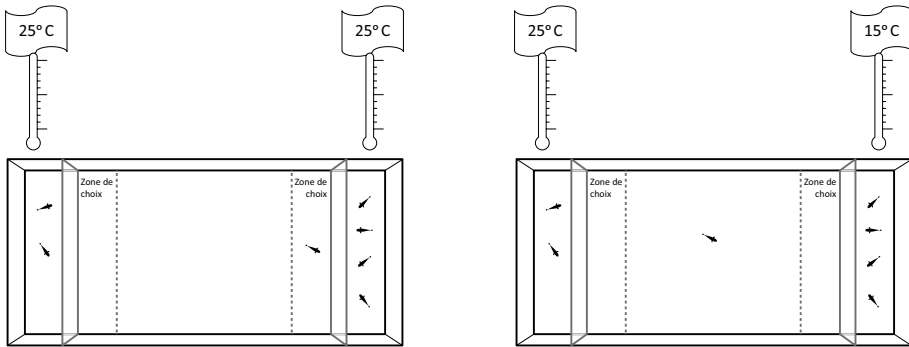


Figure 3.6 – Mise en évidence expérimentale de l'importance de l'activité dans la discrimination des quantités.

Dans la situation de gauche les deux compartiments sont à la même température, le poisson testé préfère passer plus de temps près du banc de poisson le plus nombreux ; à droite, la température du compartiment contenant le plus de poissons est abaissée de 10 °C par rapport à celui contenant deux poissons, le poisson test n'a plus de préférence.

b) Contrôle de la surface

La quantité de mouvement serait cependant moins importante lorsqu'il s'agit de discriminer des grandes quantités (e.g. 4 vs. 8). Si l'on contrôle la surface totale du banc en proposant un choix entre des poissons plus petits par rapport au sujet mais en plus grand nombre et des poissons relativement plus gros et moins nombreux, il n'y a plus de préférence pour les grandes quantités chez les poissons moustiques et les poissons anges. Chez ces derniers, la variable surface totale semble d'autant plus pertinente qu'à nombre identique (e.g. 3 vs. 3), ils vont choisir le banc composé des plus gros poissons (**Fig. 3.7**).

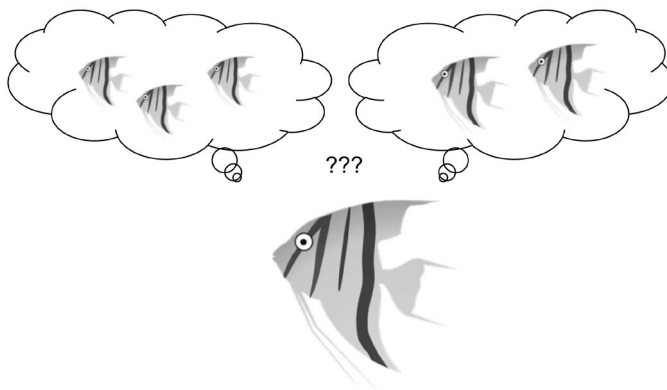


Figure 3.7 – Le poisson ange ne fera pas de choix entre trois congénères de petite taille et deux congénères de grande taille, alors qu'à taille égale, il choisira le banc le plus nombreux.

Le même résultat est retrouvé chez les chats qui vont choisir une image sur laquelle il y a 3 points par rapport à 2, mais qui ne manifesteront plus de préférence si la surface

totale des stimuli est contrôlée en présentant aux chats 2 gros points noirs et 3 plus petits. Le dauphin à bec peut être entraîné à choisir la plus grande quantité d'objets présentés à la surface de l'eau par un système de récompense. Il a été démontré que le dauphin n'utilisait pas des informations numériques mais plutôt la configuration des objets ou leur luminosité pour effectuer leur choix. En revanche si ces variables sont contrôlées, le dauphin est capable d'utiliser les quantités numériques en dernier recours s'ils ne peuvent utiliser d'autres attributs des stimuli.

c) Contrôle de la densité

La densité joue également un rôle dans la discrimination des grandes quantités. Les poissons anges n'ont pas de préférence entre un compartiment contenant 5 poissons et un compartiment deux fois plus grand en contenant 10. Encore une fois, cette variable continue n'a que peu d'effet sur les petites quantités (2 vs. 3).

Remarque Jusqu'à présent seuls les primates et certains oiseaux ont montré une utilisation spontanée de la numérosité. La question se pose de savoir si les compétences numériques sont plus coûteuses d'un point de vue cognitif que l'utilisation de quantités continues.

Un premier élément de réponse provient des invertébrés qui possèdent un système nerveux plus simple que celui des vertébrés. Les araignées, *Portia africana*, les abeilles, les fourmis ou encore les seiches, *Sepia officinalis* (**Fig. 3.8**), vont sélectionner des grandes quantités préférentiellement sur la base d'informations numériques dans des conditions où les quantités continues sont contrôlées.

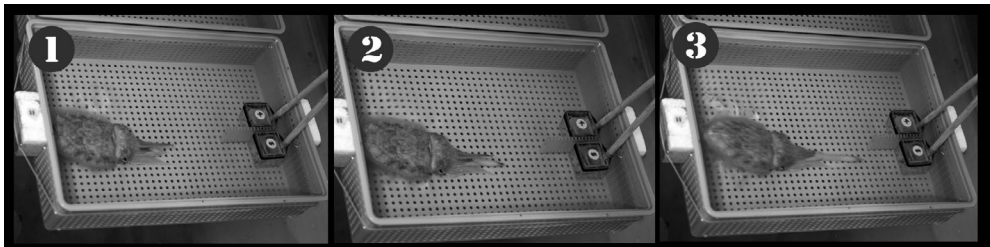


Figure 3.8 – Choix d'une seiche *Sepia pharaonis* face à deux boîtes contenant quatre crevettes (à gauche) et cinq crevettes (à droite).

- ❶ La seiche s'oriente vers le compartiment de droite en position d'attaque;
- ❷ elle commence à se diriger vers les proies les plus nombreuses;
- ❸ elle éjecte ses tentacules préhenseurs (phase finale de la capture).

Photographies: Pr C.C. Chiao.

Toutefois, plusieurs facteurs rendent les conclusions sur la maîtrise de compétences numériques absolue ou préférentielle difficiles. Le premier est la **variabilité entre les espèces**. En effet, comme nous l'avons vu chez la salamandre, là où la quantité de mouvement va être un facteur prédominant dans le choix des quantités, les informations numériques seront plus pertinentes pour d'autres. Ceci suggère que les systèmes cognitifs, perceptifs et attentionnels sont modelés par l'Évolution sur la base de pressions sélectives

différentes. Deuxièmement, la pertinence des informations numériques est **stimulus-dépendante**. Par exemple, des enfants âgés d'un an vont choisir deux biscuits salés plutôt qu'un, et trois plutôt que deux, mais lorsque les biscuits sont plus gros, leur choix va être basé sur la surface totale ou le volume occupé. Il est tentant de conclure que les enfants de cet âge vont discriminer des petites quantités en utilisant des quantités continues. Cependant, lorsqu'il s'agit de nourriture, le choix d'un item qui maximise l'apport de calories plutôt que le nombre d'items correspond peut-être à un choix optimal d'après la théorie de l'optimal foraging. À l'inverse, quand un poisson choisit de rejoindre un grand banc de poisson pour échapper à un prédateur, le nombre de conspécifiques présents dans le banc semble être une information plus pertinente que la surface qu'ils occupent ou bien leur mouvement. Enfin, la pertinence des informations numériques dépend de la **procédure expérimentale** choisie. Nous avons vu que les tests de choix nécessitent un contrôle rigoureux des quantités continues puisque les sujets peuvent à tout moment comparer les deux situations présentées. Des individus capables de discriminer des quantités sur la base d'informations numériques, n'en sont plus capables quand les items sont présentés les uns après les autres. Par ailleurs, la diversité des protocoles utilisés entre les différentes espèces rend les comparaisons difficiles.

1.4 Opérations

L'étude des opérations chez les animaux a connu un essor vigoureux ces vingt dernières années, en s'intéressant particulièrement aux additions, soustraction et la compréhension de l'ordinalité.

Le temps de regard peut être utilisé pour savoir si un individu perçoit une différence entre deux situations ou détecte une nouveauté, ce qui entraînera un temps d'observation plus long.

• **Exemple** Des chercheurs ont présenté à des macaques rhésus deux aubergines, puis les ont placées derrière un écran opaque ; l'écran est ensuite soulevé et laisse apparaître 2 ou 3 aubergines. Cette manipulation revient à additionner $1+1$ aubergines et le résultat logique est 2 alors que 3 est un résultat impossible. Les macaques vont regarder significativement plus longtemps cette dernière situation. Ceci ne peut pas être expliqué par une préférence pour la plus grande quantité car les macaques ne regardent pas plus longtemps les 3 aubergines que les 2 pendant les tests de familiarisation. Au contraire, les macaques sont capables de former des représentations du nombre exact d'objets présents derrière l'écran. D'autres combinaisons leur ont été présentées, comme un petit + un petit = deux petits vs. un gros (résultat impossible), $2+1 = 3$ vs. 2 vs. 4 (2 et 4 étant les résultats impossibles). À chaque fois, les macaques regardaient plus longuement le résultat impossible. En revanche, ils échouaient dans les conditions $2+1+1 = 4$ vs. 3 vs. 5 et $1+1+1 = 2$ vs. 3 . Ces résultats s'expliquent par le fait que le ratio 4:5 dépasse ce que les singes peuvent discriminer et par un défaut de mise en mémoire à court terme des symboles (addition de 3 nombres plus difficile que 4).

- Sur le même principe, les macaques sont capables d'avoir une représentation du résultat possible d'une soustraction et regarderont plus longtemps la boîte contenant 2 aubergines
- alors qu'une a été retirée ($2-1 = 2$ vs. $2-1 = 1$).

Ces capacités sont aussi présentes chez plusieurs espèces de lémuriens, chez les oiseaux (pigeons, poussins), les chimpanzés et les enfants de 5 mois.

Les études décrites dans les sections précédentes et ci-dessus suggèrent que les animaux ont une représentation des nombres selon une échelle ordinale (préférence pour la plus grande quantité) mais les comportements observés dans certaines tâches peuvent aussi être interprétés comme une représentation sur une échelle nominale. Par exemple, si un individu est entraîné à choisir la plus grande numérosité des deux présentées, il peut très bien avoir appris une règle de contingence telle que «choisis 3 quand il est apparié à 2 ; choisis 4 quand il est apparié à 3, etc.». Un moyen plus direct de tester cela est de présenter aux sujets des combinaisons différentes de celles apprises pendant l'entraînement.

- **Exemple** Des macaques rhésus ont été entraînés à classer par ordre croissant des matrices constituées de 1 à 4 éléments sur un écran tactile, les éléments changeant de forme, de configuration et de place à chaque essai. Une fois cette tâche acquise, de nouveaux essais contenant des matrices nouvelles (composées de 5 à 9 éléments) étaient proposés, mais cette fois seulement par paires (e.g. 7 et 9). Même avec de nouvelles paires, les macaques répondaient correctement. Leur temps de réponse et la précision suivaient la loi de Weber. La limite de ces expériences repose sur le fait qu'il faille apprendre la consigne aux singes ; à part une exception, il n'a pas été montré que les singes classent les grandeurs spontanément.

1.5 Concept de « zéro »

D'un point de vue cognitif, la compréhension du concept de « zéro » se situe au-delà de la capacité à dénombrer des éléments. En effet, il s'agit pour le cerveau de transformer « rien » en un nombre tangible, 0, qui se situe juste avant le 1, au plus bas de l'échelle numérique. Ce concept est néanmoins essentiel dans le développement historique des mathématiques modernes car il est impossible d'envisager des nombres négatifs par exemple sans passer par le zéro. La notion d'« ensemble vide » peut être perçue et appréhendée par l'animal de façon plus ou moins sophistiquée. Un premier niveau d'interprétation est la simple absence de stimulation sensorielle. Ainsi, des pigeons, des rats ou encore des singes rhésus ont pu apprendre à presser une touche donnée dans le cas où une stimulation visuelle ou auditive est présente et une autre touche lorsque la stimulation est absente. Des protocoles plus élaborés sont nécessaires pour mettre en évidence la capacité d'un animal à interpréter un ensemble vide comme une quantité nulle, où il n'y a donc rien à dénombrer. Ainsi une femelle chimpanzé ainsi que le perroquet Alex se sont montrés capables d'utiliser un signe algébrique ou le vocable « none » pour désigner un ensemble vide dans des tâches de dénombrement d'objets. Le chimpanzé est en outre capable de résoudre

correctement des additions avec utilisation du nombre 0 ($2 + 0 = 2$ par exemple) une fois la signification du symbole acquise. Cependant, Alex s'est avéré incapable de généraliser le sens de « none » dans de nouvelles situations et le chimpanzé n'a pas pu placer correctement le symbole 0 avant le symbole 1 sans entraînement supplémentaire lorsqu'on lui a demandé de classer les différents symboles correspondant aux nombres appris par ordre croissant. Il semble donc que le 0 signifiait tout simplement « rien » plutôt qu'un nombre. Il faut d'ailleurs savoir que les enfants en dessous de l'âge de 6 ans présentent les mêmes limites : ils vont ignorer un ensemble vide dans des tâches de numération. Si on leur demande quel est le plat contenant le moins d'objets, ils vont proposer systématiquement celui avec 1 objet en ignorant celui sans objet par exemple. L'utilisation correcte du zéro dans des tâches de soustraction ou d'addition ne permet donc pas de révéler la présence d'un concept réel de zéro car ces tâches peuvent être résolues en ignorant tout simplement le zéro qui n'a pas d'incidence sur le résultat de la somme ou la soustraction.

ATTENTION !

Il est généralement considéré que l'unique façon de démontrer l'interprétation du zéro comme un nombre est de mettre en évidence ce qu'on appelle un effet « distance » : plus des nombres sont espacés et plus il est facile (moins d'erreurs, réponse plus rapide) de les classer par ordre croissant ou décroissant ainsi que de les discriminer. C'est un effet partiellement dû à des limitations perceptives et que l'on retrouve chez toutes les espèces capables de compter : il est toujours plus facile de différencier un ensemble de 6 objets d'un ensemble de 2 objets que de 5 objets. Le zéro ou ensemble vide sera exclu de cette règle s'il est considéré comme une absence de quantité plutôt qu'un nombre. Il sera alors aussi facile de différencier 0 de 2 que de 10 car il sera traité comme une catégorie à part : « rien ». À ce jour, seuls des humains de plus de 4 ans et des macaques rhésus ont démontré un effet distance incluant le nombre zéro.

1.6 Développement des capacités numériques

Très peu d'études se sont intéressées au développement des capacités numériques chez les espèces animales. Des données longitudinales sont disponibles chez l'enfant mais sont principalement limitées à la discrimination des grandes numérosités. Dans l'ensemble ces études montrent que cette compétence est présente à la naissance et devient plus précise au cours du développement. S'agissant des espèces animales, le poussin s'avère être un modèle privilégié pour ce type d'étude car c'est un oiseau nidifuge au développement précoce. Ceci permet de questionner les individus dès la naissance et d'assurer un suivi longitudinal qui va tenir compte des processus de maturation sensori-motrice et de l'expérience de l'individu.

• **Exemple** Des poussins ont donc été entraînés à picorer toujours à la même position (e.g. la 4^e) parmi un alignement de 10 emplacements équidistants présentés longitudinalement par rapport aux sujets (**Fig. 3.9**). Une fois la tâche acquise, si l'on bascule les emplacements horizontalement, les poussins vont toujours se rendre à la 4^e position, et spontanément plus vers la 4^e en partant de la gauche que la 4^e en partant de la droite.

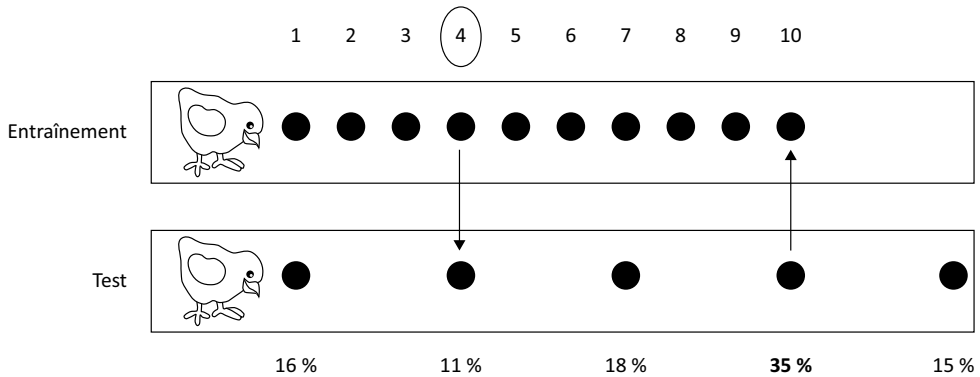


Figure 3.9 – Étude de la représentation de la position ordinale chez le poussin. (En haut) le poussin est d'abord entraîné à picorer dans le 4^e trou. Une fois cette tâche acquise, un test est effectué dans lequel on espace les trous de telle sorte que le 4^e trou (du haut) se situe en 2^e position (en bas) alors que la 4^e position du bas correspond à la 10^e position du haut. L'étude montre que les poussins vont aller picorer à la bonne position en ignorant les distances (pourcentages approximatifs du nombre de coups de bec dans chaque trou).

Ceci montre que la capacité à prendre en compte des informations ordinales est présente dès la naissance. Les poussins de 5 jours sont également capables d'effectuer des additions et soustractions. Les guppys présentent les mêmes avantages que les poussins en termes de développement et ont été utilisés pour étudier l'ontogenèse de la capacité à discriminer les petits et grands nombres. À l'instar des adultes, les guppys nouveau-nés sont capables de discriminer des groupes différant d'une unité dans une gamme allant de 1 à 4 (i.e. 1 vs. 2, 2 vs. 3, etc.) mais pas au-delà (i.e. ils ne différencient pas 4 vs. 5 ni 5 vs. 6). En revanche, ils ne sont capables de discriminer des ratios 1:2 et 1:3 qu'à partir de l'âge de 40 jours quand ils sont élevés en isolement et de 20 jours quand ils sont maintenus en contexte social. Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse selon laquelle il existe deux systèmes numériques : le système des petits nombres présent à la naissance et le système des grands nombres qui se développe plus tardivement sous la dépendance de la maturation et de l'environnement.

Remarque Il n'est pas aisé de tirer des conclusions générales de toutes ces études. En effet, la comparaison entre espèces est difficile en raison de la diversité des procédures utilisées pour étudier la numérosité. D'avantage d'études sont nécessaires avec une harmonisation des méthodes tout en tenant compte des contraintes liées à chaque espèce. Enfin, beaucoup d'espèces ne sont jamais étudiées, comme les reptiles. Des investigations sur ces espèces sont cependant indispensables. Elles permettront de déterminer si les compétences numériques observées actuellement ont pu évoluer à partir d'ancêtres communs aux espèces actuelles qui possèdent des compétences numériques (il y a quelques millions d'années) ou si elles ont émergé indépendamment dans les différents groupes.



Testez-vous

- 3.1** Les mammifères sont les seuls à avoir des compétences numériques :
- ☐ a. vrai
 - ☐ b. faux
- 3.2** Le subitizing est la capacité à :
- ☐ a. compter
 - ☐ b. évaluer les quantités
 - ☐ c. reconnaître immédiatement les petites quantités
- 3.3** À taille égale, les poissons vont préférer spontanément :
- ☐ a. le compartiment contenant le plus de congénères
 - ☐ b. le compartiment dans lequel il y a le moins de mouvement
 - ☐ c. le compartiment le moins dense
- 3.4** Lequel de ces animaux sait compter :
- ☐ a. le dauphin
 - ☐ b. la salamandre
 - ☐ c. le macaque rhésus
- 3.5** Le concept de « zéro » :
- ☐ a. consiste à considérer le 0 comme un ensemble vide
 - ☐ b. consiste à considérer le 0 comme un nombre
 - ☐ c. est maîtrisé par tous les animaux qui savent compter

Entraînez-vous



- 3.1** Quels sont les avantages adaptatifs de savoir évaluer des quantités ?
- 3.2** Qu'est-ce que la loi de Weber ?
- 3.3** Quelles sont les deux méthodes principales utilisées pour évaluer les compétences numériques chez les animaux ?
- 3.4** Quels sont les facteurs qu'il faut contrôler pour vérifier que les individus possèdent bien des compétences numériques ?
- 3.5** Les adultes sont-ils les seuls à avoir des compétences numériques ? donnez des exemples.

● Solutions



- 3.1** Les mammifères sont les seuls à avoir des compétences numériques :
- ☐ b. faux. De nombreuses études montrent que beaucoup d'espèces vertébrées et invertébrées possèdent des compétences numériques (poissons, oiseaux, fourmis, abeilles, seiches).
- 3.2** Le subitizing est la capacité à :
- ☐ c. reconnaître immédiatement les petites quantités. Cela concerne les quantités inférieures ou égales à 4.
- 3.3** À taille égale, les poissons vont préférer spontanément :
- ☐ a. le compartiment contenant le plus de congénères. C'est le compartiment également le plus dense et dans lequel il y a le plus de mouvement.
- 3.4** Lequel de ces animaux sait compter :
- ☐ c. le macaque rhésus.
- 3.5** Le concept de « zéro » :
- ☐ b. consiste à considérer le 0 comme un nombre. Sa mise en évidence chez l'animal est compliquée car il ne doit pas juste être considéré comme une absence de quelque chose mais comme le nombre le plus bas de l'échelle numérique avant le 1.



- 3.1** La capacité à discriminer des quantités confère un certain nombre d'avantages adaptatifs, tels que rejoindre un plus grand groupe en cas de conflit, éviter les prédateurs, localiser les endroits les plus riches en ressources ou encore prodiguer des soins parentaux uniquement à sa progéniture.
- 3.2** La loi de Weber s'applique lorsqu'il s'agit de discriminer des grandes quantités. Elle stipule que plus le ratio de l'ensemble le plus grand sur l'ensemble le plus petit se rapproche de 1 (les deux ensembles se ressemblent), plus la discrimination devient difficile alors que lorsque le ratio augmente (les deux ensembles sont très différents) plus cela devient facile.
- 3.3** Les études sur les compétences numériques chez les animaux ont eu recours à des tests de préférence spontanée, dans lesquels l'animal se dirige vers le compartiment préféré (exemple poisson, seiche). Il est également possible d'entraîner l'animal à choisir la plus grande quantité et d'effectuer ensuite un test de transfert avec des stimuli nouveaux.
- 3.4** Il faut être vigilant quant aux conclusions tirées des expériences de discrimination de quantités car les quantités continues covarient avec d'autres facteurs tels que la surface ou la densité. Il faut donc contrôler ces facteurs.
- 3.5** Des études chez le poussin et le guppy montrent que les jeunes individus possèdent des compétences numériques, en particulier la discrimination entre deux quantités, des opérations rudimentaires (addition, soustraction) ou encore l'utilisation d'informations ordinales.

2 Catégorisation et formation de concepts

L'organisation hiérarchique de nos expériences et des objets de notre environnement en catégories et sous-catégories est un trait principal de notre système cognitif. On pourra reconnaître notre animal de compagnie en tant qu'« animal », « mammifère », « félin », « chat », « Félix »... mais aussi par ses caractéristiques physiques : « poilu », « noir », « petite taille », etc. L'existence de toutes ces catégories pour classer un objet nous permet une compréhension du monde, des liens entre les événements et objets, relativement simple et fonctionnelle, plus simple que si nous considérions chaque expérience avec un objet singulier comme totalement indépendante des expériences précédentes avec d'autres objets similaires.

DÉFINITION

Les catégories peuvent être définies par des similarités physiques, perceptives (ex : objet rouge) mais aussi par des critères fonctionnels (ex : nourriture) ou relationnels (ex : grand) (**Fig. 3.10**). Ainsi tout objet répondant aux critères appartiendra à la catégorie.

La capacité de former des catégories constitue une économie cognitive en termes d'informations mémorisées : on peut regrouper toutes nos expériences avec des objets différents mais appartenant à une même catégorie en une seule information (ex : un objet sphérique rouge). Cette faculté nous permet d'anticiper le comportement physique ou la fonction d'un objet inconnu en le classant dans des catégories déjà établies à partir d'objets connus.

Bien que très utile, cette capacité a longtemps été considérée comme spécifique de l'espèce humaine et ce, grâce au langage. En effet, le fait de pouvoir utiliser un même mot pour plusieurs objets sous-entend que notre monde perceptif est catégorisé, dès le plus jeune âge. Le langage favoriserait cette capacité de regroupement d'objets en fonction de leurs points communs, en ignorant les spécificités de chaque objet. L'enfant sera ainsi aidé par l'utilisation d'un même mot (par exemple : « camion ») pour toute une variété d'objets pour établir un schéma général des caractéristiques d'un camion. Cependant, même si l'humain est un expert de l'organisation du monde en catégories, de nombreux exemples démontrent que cette faculté est aussi présente chez d'autres espèces animales, ce qui semble indiquer une utilité universelle de cette façon d'appréhender l'environnement. Capacités de catégorisation et langage auraient pu évoluer de façon synergique dans l'espèce humaine.

Différents niveaux cognitifs sont classiquement décrits selon le niveau d'abstraction nécessaire pour la définition de la catégorie (**Fig. 3.10**). Les « catégories perceptives » sont basées sur des similarités physiques entre des objets (ex : couleur rouge ou objets circulaires). Dans ce type de catégorisation, le cerveau détecte les points communs (physiques ou perceptifs) entre les différents objets d'une catégorie en ignorant leurs autres caractéristiques. Une similarité physique au sein d'une catégorie sous-entend une superposition partielle de l'activation cérébrale lors de la perception de différents objets appartenant à une même catégorie. La catégorisation conceptuelle intervient à un niveau

cognitif supérieur. Ce type de catégorisation n'est pas basé sur une similarité physique entre des objets, mais sur des similarités fonctionnelles (par exemple un marteau en bois et une clef à molette en métal seront catégorisés en « outils »). Ce type de catégorisation sous-entend des capacités de représentation de relations abstraites, fonctionnelles ou logiques entre des objets très différents, l'animal doit être alors capable d'élaborer des « concepts » : placer dans une même catégorie un marteau et une clef à molette sous-entend que nous avons élaboré le concept fonctionnel d'outil.

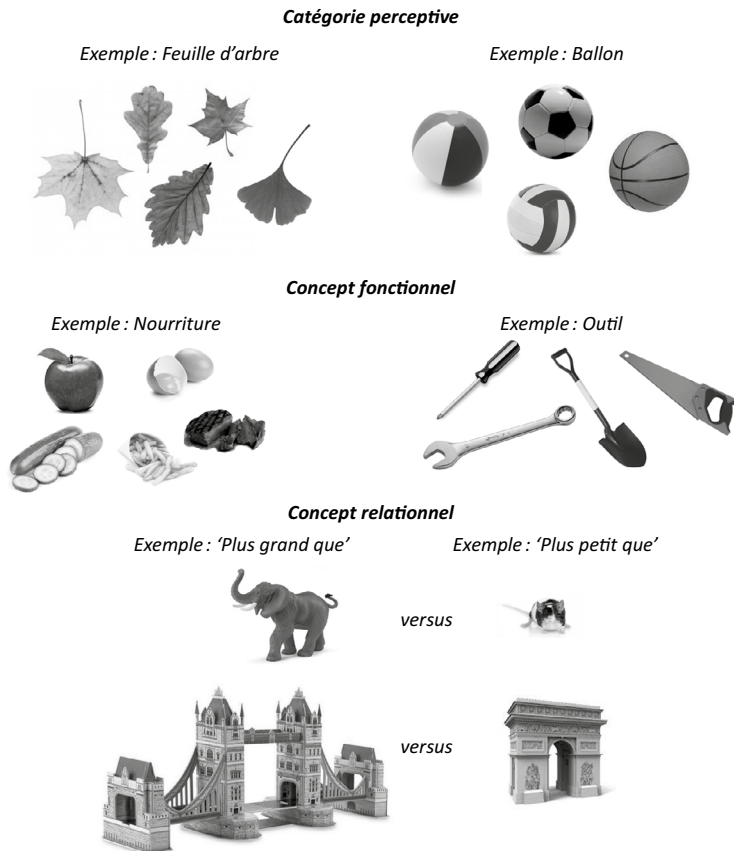


Figure 3.10 – Exemples des trois niveaux possibles de catégorisation.

Les catégories dites perceptives reposent sur un certain nombre de critères perceptifs communs entre les membres de la catégorie. Ainsi, toutes les feuilles sont plates, avec un pédoncule, etc. et les ballons sont tous de forme sphérique (sauf exception, e. g. le rugby). Les catégories reposant sur des critères fonctionnels ou relationnels sont appelées conceptuelles du fait du degré d'abstraction nécessaire pour leur définition. Un concept fonctionnel repose uniquement sur la fonction de l'objet (nourriture, outil...) et non sur des critères de similarité perceptive. Enfin, les concepts relationnels nécessitent une comparaison entre objets. La classification dans telle ou telle catégorie (ex : « plus grand que ») est ainsi totalement dépendante de l'objet utilisé en comparaison et indépendante des propriétés de l'objet. Ainsi, un éléphant pourra être placé dans la catégorie « plus grand que » s'il est comparé à une souris mais serait dans la catégorie 'plus petit que' s'il était comparé à l'Arc de Triomphe.

DÉFINITION

Un concept peut se baser soit sur un critère fonctionnel («outil», «animal»...), et dépend donc alors de l'expérience vécue avec ces objets (pour les exemples donnés) ou non (cas de la catégorisation des prédateurs ou des proies chez certaines espèces). Un concept peut être également un critère relationnel («grand», «au-dessus de»), ce qui implique alors une comparaison entre objets, préalable à la classification. Le niveau d'abstraction nécessaire à l'établissement d'un concept relationnel tel que «au-dessus de» est alors très élevé car bien que ne pouvant être définie que par une comparaison entre objets, la détection de la relation doit être totalement indépendante des propriétés physiques des objets. En effet, un même objet peut être catégorisé comme au-dessus ou en dessous selon le référent ou la situation considérée.

2.1 Catégorisation perceptive

a) Méthodes expérimentales

La catégorisation implique un traitement perceptif équivalent de tous les objets de la catégorie. Elle induit aussi un **transfert positif** de réponse face à chaque nouvel élément rencontré répondant aux caractéristiques de la catégorie. Elle se distingue d'une autre stratégie de réponse face à des stimuli nouveaux, la **généralisation**. Dans le cas de la **généralisation**, le sujet apprend un comportement adapté face à un objet-cible et diminue progressivement sa réponse face à des objets dont la similarité par rapport à l'objet appris diminue aussi progressivement tout au long d'une échelle perceptive. Dans le cas d'une catégorisation par contre, la réponse doit rester identique pour tous les stimuli remplissant les critères d'appartenance à la catégorie même s'ils diffèrent fortement du stimulus appris pour d'autres paramètres.

La première étude historique sur la faculté de catégorisation d'un animal date de 1964 avec une étude d'Herrnstein et Loveland sur les pigeons. Par un protocole classique de type «go/no-go», les pigeons devaient apprendre à donner un coup de bec pour obtenir une récompense alimentaire uniquement lorsque l'écran placé en face d'eux présentait une photographie d'un humain. La moitié des photographies utilisées faisait partie de cette catégorie. Les cinq pigeons testés ont montré une capacité à répondre de façon sélective aux photographies d'êtres humains après un entraînement d'environ 1 000 essais. L'acquisition de la tâche semble très lente mais il faut savoir que plus de 1 200 photographies différentes ont été utilisées et que les humains différaient par leur posture (debout, couché...), leurs habits, leur position au sein de la photographie... Ils pouvaient aussi être partiellement cachés par un objet comme une voiture ou un arbre, etc.

Bien que les résultats de cette étude puissent suggérer l'existence du concept d'«humain» chez le pigeon, il est fort probable que les pigeons aient pu résoudre la tâche par une faculté de catégorisation basée sur des critères perceptifs uniquement. En effet, le problème soulevé par les études avec des photographies réelles est la grande difficulté

à prédire les indices qui peuvent être utilisés par les animaux testés. Ainsi, des pigeons entraînés à classer des visages humains entre deux catégories (hommes et femmes) ont utilisé uniquement la légère différence de couleurs entre les visages d'hommes et de femmes. En effet, si le taux de réussite restait très élevé avec des images à la résolution fortement réduite, les performances des pigeons tombaient à zéro lorsqu'on leur proposait des photographies en noir et blanc. De même, il a été par la suite reconnu que les pigeons utilisaient la présence de taches roses sur la photographie pour catégoriser les images contenant un être humain.

Remarque En plus de l'analyse des corrélations entre les erreurs et les paramètres des images, il est souvent judicieux de proposer aux animaux après entraînement des images modifiées (altération des couleurs, brouillage de telle ou telle partie de l'image, etc.) pour accéder aux critères utilisés. Dans ce cas précis il est souvent préférable, dans les études de cognition visuelle chez l'animal, d'avoir recours à des stimuli artificiels dont les caractéristiques physiques sont contrôlables avec plus de rigueur.

L'animal est capable d'utiliser une combinaison d'indices perceptifs pour définir une catégorie.

• **Exemple** Von Fersen et Léa (1990) ont entraîné des pigeons à former deux catégories à partir de photographies de scènes naturelles. Les stimuli ont été choisis de façon à présenter toutes les combinaisons possibles de critères binaires parmi les cinq suivants : le bâtiment pris en photographie, le niveau d'ensoleillement, la distance, la hauteur de prise de vue ainsi que l'inclinaison de l'image. Une valeur de chacune de ces dimensions a été choisie arbitrairement comme positive avant le début de l'expérience. Durant la phase d'apprentissage, les stimuli qui comportaient au minimum trois critères de valeur positive sur les cinq étaient récompensés de façon à ce qu'aucun des critères seuls ne permette de prédire avec certitude la présence de récompense, c'est-à-dire la catégorie d'appartenance (+ ou -) des stimuli. Les pigeons ont utilisé les cinq caractéristiques dans les **tests de transfert** et ce avec un effet cumulatif (taux de réponse d'autant plus élevé que les stimuli présentaient un plus grand nombre de critères positifs).

Suite à ces travaux pionniers, de nombreuses études ont confirmé la capacité de catégorisation perceptive chez le pigeon en utilisant de nombreux critères différents (présence d'un arbre ou d'eau par exemple) voire en triant les photographies en 16 classes d'objets simultanément (chien, chaussure, bouteille, arbre, chapeau...).

De nombreuses autres espèces animales ont, par la suite, démontré des capacités similaires, des primates non humains (singes rhésus, gorilles, babouins, capucins, chimpanzés...) au rat ou encore les ours. De façon *a priori* plus étonnante, les abeilles sont aussi capables de catégorisation perceptive en se basant par exemple sur la présence d'un axe de symétrie dans l'image, sur un arrangement de figures géométriques en « smiley » ou encore sur des peintures de Monet ou de Picasso.

La plupart des études porte sur la catégorisation visuelle car elle est sans doute plus facilement accessible à l'expérimentateur humain. Cette capacité a néanmoins aussi pu être étendue à une catégorisation basée sur des critères acoustiques. Ainsi, des pigeons ont pu être par exemple entraînés à répondre à des extraits de Bach mais pas à des extraits de Stravinsky, et des carpes à répondre à des extraits de blues mais pas à des concertos de Bach.

Bien que les protocoles expérimentaux puissent varier selon les espèces notamment sur la procédure d'enregistrement des choix des animaux testés et sur les renforcements utilisés, il existe trois constantes indispensables pour pouvoir conclure à une faculté de catégorisation (ou capacité de « discrimination inter-classes ») :

- Variété des stimuli de la catégorie récompensée afin de faciliter l'extraction par l'animal du ou des critères de regroupement ;
- Discrimination par les animaux des stimuli au sein de la catégorie (« discrimination intra-classe »). Les animaux doivent parfaitement percevoir les différents items de la catégorie comme étant des objets différents ;
- Transfert instantané de la réponse acquise avec les items de la catégorie lors de l'entraînement à de nouveaux stimuli répondant à la définition de la catégorie mais n'ayant jamais été renforcés ou perçus auparavant par les animaux testés (test de transfert).

b) Mécanismes

Plusieurs théories s'affrontent à propos de la façon dont les catégories sont élaborées par le cerveau des animaux.

Une première théorie suppose que la détection d'un élément commun à l'ensemble de la catégorie (par exemple la symétrie) active un détecteur neuronal préexistant (par exemple un détecteur ne s'activant que lorsque des objets symétriques sont détectés). Ainsi, le fait d'associer à un renforcement positif toute image activant ce détecteur permet d'établir un lien associatif similaire à ce qu'on obtient par apprentissage associatif de type pavlovien. Grâce à un grand nombre d'essais d'entraînement et d'images différentes, les autres caractéristiques des images ne sont pas associées de façon constante et prédictible au renforcement et seront donc ignorées en pratique par l'animal.

Une autre théorie qui pourrait s'appliquer tout particulièrement aux pigeons, présentant des capacités de mémorisation exceptionnelles, consiste en la mémorisation de tous les items récompensés. Le fait que les animaux puissent ensuite transférer leur choix à de nouveaux items jamais présentés serait alors dû à un simple phénomène de **généralisation**. Il est en effet probable dans la plupart des études que les stimuli utilisés lors du test de transfert se rapprochent d'un ou plusieurs stimuli utilisés lors de l'entraînement. De plus, on observe classiquement une légère baisse de performance lors du **test de transfert** qui serait alors tout à fait compatible à ce qu'on observera en cas de réponse par **généralisation**.

Enfin, il est possible en théorie que les animaux forment un prototype de la catégorie en moyennant tous les items de la catégorie puis répondent en fonction du degré de similarité de l'image proposée avec ce prototype (**généralisation**). Cette théorie semble néanmoins difficile à expliquer précisément en termes de mécanismes neurobiologiques.

2.2 Catégorisations conceptuelles

Au-delà des catégories perceptives basées sur une ou plusieurs caractéristiques physiques communes, les **concepts** ne sont pas définis par des similarités perceptives et impliquent donc un plus grand degré d'**abstraction**. Ils ne peuvent donc pas se baser sur l'utilisation de mécanismes de type apprentissages associatifs. Au sein des catégories conceptuelles, on peut distinguer les concepts reposant sur la fonction ou la nature de l'objet (exemple : outil – animal – véhicule...) dont il a été en partie question plus haut et ceux définis par les relations entre des objets (exemple : identité – quantité – relations spatiales...).

a) Catégories fonctionnelles

La capacité de regrouper des objets en catégories « fonctionnelles » est difficile à mettre en évidence. En effet, comme il a été montré plus haut, dans de nombreux cas, les différents exemplaires de la catégorie (ex : humain) présentent aussi certaines similarités perceptives. Ils peuvent aussi induire une réaction innée similaire qui peut être éventuellement utilisée comme critère de classification (ex : salivation en présence de nourriture). Lorsque l'on travaille avec des animaux, il peut être nécessaire d'utiliser des objets réels plutôt que des photographies car il est difficile de savoir si l'animal fait le lien entre la représentation de l'objet et l'objet lui-même.

Une réelle catégorisation fonctionnelle implique une reconnaissance de chaque objet, une expérience préalable avec cet objet ou avec un objet similaire pour que l'animal puisse déterminer sa fonction. Il est néanmoins possible que le cerveau soit capable de catégoriser de façon innée ou acquise très précocement des grandes classes d'objets telles que « animaux de mon espèce » ou « être vivant », « prédateur » ou encore « nourriture », il s'agit de « **catégories naturelles** » dans ces cas. Cela pourrait expliquer que des primates gardés en captivité et n'ayant donc qu'une expérience très limitée du monde extérieur soient capables de catégoriser des photographies selon la présence d'un animal ou non et ce, sans éventuelles similarités perceptives entre ces photographies qui auraient pu faciliter l'élaboration de classes et de catégories perceptives. Néanmoins, des études chez l'humain et d'autres primates non humains démontrent que ce type de catégorisation peut être très rapide ; elle est possible avec une présentation des photographies pendant seulement 50 ms. Cela suggère une classification perceptive plutôt qu'une reconnaissance préalable de l'objet. On peut penser que celle-ci nécessiterait un traitement cérébral plus long.

La meilleure façon de tester l'existence de catégories fonctionnelles chez l'animal reste peut-être le **transfert entre modalités sensorielles**. Ainsi, des babouins sont capables de faire un lien direct entre des photographies de babouins ou d'humain et des cris de babouin ou un enregistrement de la voix d'un homme. Ce résultat suggère que les babouins « possèdent » le concept d'« humain » ou de « babouin ».

b) Catégories relationnelles

Dans le cas de concepts relationnels, des relations définissent à elles seules l'appartenance à une catégorie sans intervention des caractéristiques perceptives des objets. La méthode classique d'étude de la présence de ces concepts chez des animaux est de tester

leur habileté dans l'apprentissage d'une règle permettant d'accéder à une récompense (par exemple : « choisir le stimulus identique à celui que l'on vient de te présenter ») et à l'appliquer au cours de la présentation de nouveaux stimuli, différents des stimuli utilisés dans l'entraînement. Cette capacité de transfert montre l'indépendance de la règle par rapport à la nature physique des stimuli. L'un des premiers concepts mis en évidence chez l'animal est celui d'identité ou d'équivalence.

MÉTHODE

Le protocole le plus souvent employé consiste à présenter à chaque essai à l'animal un stimulus-échantillon. Après un court délai, on lui demande de faire un choix entre deux stimuli cibles, dont un est identique au stimulus-échantillon qui vient d'être présenté. L'animal reçoit alors une récompense lorsqu'il choisit le stimulus identique (protocole dit de « *Delayed-Matching-To-Sample* ») (DMTS = appariement différé à la cible). Une variante consiste à entraîner l'animal à maîtriser la règle opposée, c'est-à-dire à choisir le stimulus-cible différent de l'échantillon proposé (*Delayed-Non-Matching-To-Sample* (DNMTS)).

Primates, dauphins ou pigeons, entre autres, sont capables d'une telle tâche. D'autres relations ont bien sûr été testées comme des relations spatiales ou de numérosité (cf. chap. 3 § 1). Il a été par ailleurs particulièrement étonnant de découvrir ces dernières années que des Invertébrés aussi étaient capables de former et d'utiliser des concepts relationnels. Ainsi, les abeilles peuvent utiliser les concepts d'« identité », « droite/gauche », « au-dessus/en dessous », de taille relative ou encore de nombre (avec une limite à 5 objets) (Fig. 3.11 ; cf. chap. 3 § 1).

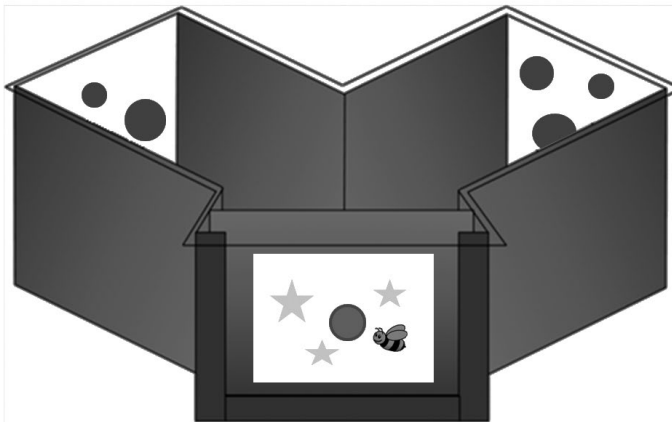


Figure 3.11 – Dispositif pour tester l'existence de concepts de nombre chez l'abeille.

Les abeilles peuvent apprendre à choisir la branche d'un labyrinthe en Y proposant le même nombre d'éléments que l'image vue à l'entrée du labyrinthe afin d'obtenir une récompense sous forme de solution sucrée. Les formes géométriques utilisées diffèrent par leur taille, leur forme, leur couleur ou encore leur disposition relative afin de s'assurer que les abeilles ne peuvent pas utiliser d'autres critères d'appariement que le nombre d'objets. D'un essai à l'autre, les images sont totalement modifiées, ce qui empêche une mémorisation par l'abeille de telle ou telle image. Grâce à ce protocole, les abeilles ont démontré une capacité à dénombrer jusqu'à quatre objets sans baisse de performance.

Les études les plus convaincantes sur l'utilisation de concepts chez l'animal impliquent un transfert automatique, sans entraînement supplémentaire, entre modalités sensorielles, preuve définitive que l'animal ne se base pas sur des similarités perceptives pour résoudre la tâche.

• **Exemples** Des abeilles entraînées dans une procédure de DMTS avec des stimuli visuels sont capables de transférer la règle apprise à des stimuli olfactifs. De même, des rats ont pu transformer un nombre de sonneries entendues en un nombre identique de pressions sur un levier. Le fameux perroquet Alex (cf. chap. 3 § 1) a lui aussi été capable d'associer un nombre d'objets avec des mots ou des symboles numériques.

c) Mécanismes neurobiologiques

Les études sur les mécanismes neurobiologiques à l'origine du codage de concepts ont principalement porté sur les primates non humains et ont mis en évidence le rôle essentiel des neurones du **cortex préfrontal**. Le cortex préfrontal, structure particulièrement développée chez les primates et les humains en particulier, est situé en fin de chaîne du traitement des informations motrices et sensorielles, et le siège des facultés cognitives les plus élaborées telles que la prise de décision ou la conscience de soi (cf. chap. 4). Des enregistrements électrophysiologiques de neurones individuels dans cette région lors d'une tâche de catégorisation conceptuelle montrent que des neurones peuvent répondre sélectivement à toute image présentant un chien par exemple mais pas à celles représentant un chat. Ils répondent également au cours de l'élaboration d'un concept d'identité exclusivement ou encore pour un nombre d'éléments donnés. Ces neurones seraient impliqués dans l'élaboration des concepts et de catégorisation fonctionnelle ou naturelle. Ils interviendraient dans les processus de reconnaissance des objets et dans leurs associations avec un renforcement. D'autres structures en amont du traitement de l'information possèdent des neurones qui modifient leur activité au cours du temps pour répondre de plus en plus sélectivement aux objets de la catégorie apprise. Toutefois, le taux de réponse reste basé sur des critères perceptifs, et ne concerne donc pas toutes les formes de catégorisation. Ainsi, certains neurones du cortex inféro-temporal, impliqué dans la reconnaissance visuelle, vont progressivement répondre à telle ou telle particularité physique saillante pour la classification de l'objet mais pas à l'ensemble des critères. De même, les neurones du cortex pariétal peuvent répondre sélectivement à un nombre donné de stimuli mais uniquement au sein d'une même modalité sensorielle (certains neurones répondent pour 2 objets visuels et d'autres pour une succession de 2 sons identiques). Les neurones du cortex préfrontal peuvent répondre quant à eux au nombre 2 quelle que soit la modalité sensorielle, démontrant une capacité de transfert nécessaire à la définition d'un concept. Chez les corbeaux, il est intéressant de noter que c'est dans la structure considérée comme analogue au cortex préfrontal des mammifères que l'on trouve des neurones répondant sélectivement à un nombre d'éléments donné. Il reste néanmoins à déterminer comment la réponse de ces neurones acquiert cette haute sélectivité à une relation ou une catégorie d'objets donnée.

ATTENTION !

Les études neurobiologiques sur les mécanismes de catégorisation perceptive et conceptuelle ne se sont focalisées, à ce jour, que sur les primates ou les corvidés. Leur cerveau est particulièrement développé à la fois en complexité et en nombre de neurones. Les capacités de catégorisation nécessitent certaines capacités d'abstraction. On les recherche donc chez des espèces proches de l'humain ou connues pour leurs capacités cognitives développées. Or, il est maintenant admis que de telles capacités se retrouvent chez l'abeille. Bien que le cerveau de l'abeille présente un fort développement de la zone dédiée aux apprentissages et à la prise de décision par rapport à l'immense majorité des insectes, il n'en reste pas moins constitué que d'un million de neurones (100 000 fois moins que le cerveau humain) et avec un volume d' 1 mm^3 . Ses capacités computationnelles et de traitement de l'information sont donc infiniment plus faibles que celles du cerveau d'un primate ou d'un corvidé. L'abeille démontre donc qu'un « gros » cerveau n'est pas nécessaire pour résoudre de telles tâches cognitives. L'avenir nous dira, grâce à des investigations plus poussées en neurobiologie, si le cerveau de l'abeille représente une solution évolutive « sophistiquée ». Par analogie, un smartphone réalise beaucoup plus d'opérations et de fonctions, en consommant moins d'énergie, avec un volume infiniment plus petit, et avec moins d'erreurs qu'un ordinateur ultra-perfectionné des années 1970.



Testez-vous

- 3.6** Trouvez l'affirmation fausse, la catégorisation perceptive :
- ☐ a. peut être acoustique, visuelle ou chimique
 - ☐ b. sous-entend que l'animal est capable de relier mentalement une odeur et une image
 - ☐ c. est basée sur la combinaison d'indices physiques ou chimiques entre des objets
- 3.7** Dans les catégorisations conceptuelles on distingue :
- ☐ a. la catégorisation perceptive et la catégorisation fonctionnelle
 - ☐ b. la catégorisation relationnelle et la catégorisation fonctionnelle
 - ☐ c. la catégorisation perceptive et la catégorisation naturelle
- 3.8** Un concept relationnel est :
- ☐ a. une capacité de discrimination intra-classe
 - ☐ b. un transfert de discrimination au cours d'un test de rappel
 - ☐ c. l'établissement mental d'une relation entre deux objets
- 3.9** Dans la tâche d'appariement différé à la cible, le sujet :
- ☐ a. doit choisir un stimulus cible identique à l'échantillon
 - ☐ b. doit choisir un stimulus cible différent de l'échantillon
 - ☐ c. doit choisir un stimulus cible en même temps qu'un échantillon
- 3.10** À propos des objets de l'environnement, les catégories « vivant »/« non vivant » chez l'animal sont :
- ☐ a. le résultat d'une catégorisation perceptive
 - ☐ b. le résultat d'une catégorisation fonctionnelle
 - ☐ c. la catégorisation peut être perceptive ou fonctionnelle, dépendante de l'espèce étudiée et des objets présentés

Entraînez-vous



- 3.6** Quelle est la différence entre une catégorie perceptive et une catégorie définie par un concept ?
- 3.7** Comment montre-t-on expérimentalement qu'un animal est capable de catégorisation ?
- 3.8** À quel biais expérimental doit-on être particulièrement attentif lorsque l'on étudie l'existence de concepts chez l'animal ? Quel est le meilleur moyen d'y remédier ?

● Solutions



- 3.6** Trouvez l'affirmation fautive, la catégorisation perceptive :
- ☐ b. sous-entend que l'animal est capable de relier mentalement une odeur et une image
- 3.7** Dans les catégorisations conceptuelles on distingue :
- ☐ b. la catégorisation relationnelle et la catégorisation fonctionnelle
- 3.8** Un concept relationnel est :
- ☐ c. l'établissement mental d'une relation entre deux objets (plus petit que, plus grand que...).
 - ☐ a. doit choisir un stimulus cible identique à l'échantillon
- 3.10** À propos des objets de l'environnement, les catégories « vivant »/« non vivant » chez l'animal sont :
- ☐ c. la catégorisation peut être perceptive ou fonctionnelle dépendante de l'espèce étudiée et des objets présentés. L'animal peut considérer comme vivant tout objet qui bouge (catégorisation perceptive) ou tous les objets qu'il sait vivants ou entre lesquels il aura construit mentalement une relation fonctionnelle (corail, mouche, chimpanzé), c'est une catégorisation fonctionnelle ou naturelle. On pourra tester ces hypothèses (non exclusives) expérimentalement.



- 3.6** Dans le cas d'une catégorie dite « perceptive », tous les objets de la catégorie possèdent une **caractéristique physique commune** (couleur, forme...), ce qui n'est pas nécessairement le cas pour une catégorie définie par un concept. Dans ce cas, le critère de regroupement est basé sur la **fonction** des objets (concept fonctionnel, exemple : nourriture) ou sur la **relation** qui lie ces objets (concept relationnel ; exemple : nombre – relation spatiale).
- 3.7** La capacité de catégorisation se définit par la capacité à traiter de manière équivalente différents objets ou stimuli perçus comme différents mais possédant une caractéristique commune (**équivalence intra-catégorie**). Lors d'une étude chez l'animal, il convient tout d'abord de vérifier que tous les objets ou stimuli de l'étude sont bien différenciables par l'animal par des protocoles d'apprentissage discriminatif (**discrimination intra-catégorie**). Ensuite, grâce à l'utilisation d'un renforcement associé uniquement aux objets répondant à la définition de la catégorie, l'animal est entraîné à choisir les items appartenant à la catégorie lors de **tests de choix**. À la suite de l'entraînement, il est indispensable de montrer lors d'un **test de transfert** que l'animal peut étendre son choix face à de nouveaux objets non utilisés lors de l'entraînement afin d'éliminer toute possibilité de mémorisation de chaque objet associé préalablement au renforcement.
- 3.8** Lors d'études mettant en jeu des concepts fonctionnels ou relationnels, il est souvent difficile de s'affranchir totalement d'un certain degré de **similarité perceptive** entre les différents items de ces catégories. La tâche se résume alors à une catégorisation perceptive nécessitant un niveau de traitement cognitif moins élevé. La meilleure façon d'y remédier est de mettre en place, à la suite de l'entraînement lors duquel

différents items de la catégorie ont été sélectivement associés à un renforcement positif, un **test de transfert** dans une nouvelle **modalité sensorielle** non utilisée lors de l'entraînement. Si l'animal testé est capable de faire le bon choix directement, sans entraînement supplémentaire, la possibilité de l'utilisation d'un critère perceptif uniquement peut être écartée.

Les points clés du chapitre

- 1 Les mammifères, d'autres vertébrés (oiseaux, poissons, salamandre) et certains invertébrés (insectes, certaines araignées et la seiche) ont la capacité à utiliser des informations numériques.
- 2 La plupart des espèces citées ci-dessus sont capables d'estimer des petites quantités (inférieures ou égales à 4); c'est ce qu'on appelle le *subitizing*.
- 3 L'autre système de représentation des nombres est l'estimation. Il est valable pour les grandes quantités et obéit à la loi de Weber.
- 4 Il est essentiel de contrôler les quantités continues qui co-varient avec le nombre (mouvement, surface, densité).
- 5 Le dénombrement vrai (tel qu'il est défini chez l'humain) n'existerait que chez les chimpanzés et le perroquet gris du Gabon Alex.
- 6 Des études ont montré que certaines compétences numériques sont présentes tôt dans la vie des individus (chez les poussins et les guppys).
- 7 La catégorisation est le regroupement perceptif d'objets différents dans une même classe, elle sous-entend des capacités de généralisation entre ces objets.
- 8 Lorsque les objets sont catégorisés sur la base de leurs caractéristiques physiques, on parle de catégorisation perceptive.
- 9 Lorsque la catégorisation intervient entre des objets qui peuvent être très différents mais produisent des réponses comportementales ou physiologiques similaires (innées ou apprises), elle est dite naturelle ou fonctionnelle, respectivement.
- 10 Lorsque différents objets sont catégorisés sur la base de relations abstraites entre eux (comme leurs propriétés géométriques ou leurs positions relatives dans l'espace), on parle de catégorisation conceptuelle.

Introduction

Tous les animaux, quelle que soit leur organisation sociale, interagissent et communiquent entre eux. Ils font face au dilemme de devoir trouver un équilibre entre entrer en compétition pour des ressources limitées et coopérer efficacement pour l'accès à ces ressources, ceci avec les mêmes partenaires. Ils doivent être capables de reconnaître les congénères et non-congénères, de distinguer entre individus familiers et non familiers, et de lire et interpréter les comportements des autres. Cette capacité à interpréter et prédire le comportement d'autres êtres vivants est essentielle pour la survie des individus et définit le domaine de la cognition sociale. La cognition sociale s'intéresse à la reconnaissance individuelle, au choix des partenaires d'interaction, au développement et au maintien des liens sociaux, à la communication, aux apprentissages sociaux, à la théorie de l'esprit, à la coopération ou bien encore à la manipulation d'informations.

Objectifs

- Connaître** les notions de conscience de soi et des autres, de coopération, et d'apprentissage social.
- Identifier** les stratégies sociales des individus.
- Définir** les mécanismes et fonctions des comportements sociaux.
- Expliquer** les coûts et bénéfices de la vie sociale.

Plan

- 1 Conscience de soi et des autres
- 2 Neuro-éthologie des stimuli sociaux
- 3 Stratégies de compétition
- 4 Stratégies de coopération
- 5 Apprentissage social, culture et tradition
- 6 Communication référentielle

1 Conscience de soi et des autres

Le développement des capacités des individus à naviguer dans leur monde social ne peut se faire sans une forme de **conscience** de soi et des autres. Le terme de « conscience » est ici utilisé au sens du terme anglo-saxon *awareness* (**Encart 4.1**), qui peut se traduire par « connaissance, savoir ». Il s'agit donc de posséder et exprimer des connaissances sur soi et les autres dans le contexte social. Cela englobe donc les capacités à interpréter et prédire le comportement des autres, par exemple connaître sa place dans la hiérarchie de dominance et agir en conséquence.

1.1 Le test du miroir

Il a longtemps été considéré que la conscience de soi et des autres était une faculté limitée à l'humain. Dans les années 1970, les recherches vont remettre en question cet état de fait en démontrant que les grands singes aussi sont capables de se reconnaître dans un miroir, de répondre à l'état attentionnel et intentionnel d'un expérimentateur humain et de coopérer de manière sophistiquée. Le test du miroir atteste des capacités des individus à la reconnaissance de soi par l'intermédiaire de comportements spontanés d'exploration de son propre corps et de comportements dirigés directement envers une marque placée sur une zone du corps non visible (voir **Méthode**, **Fig. 4.1**). La reconnaissance de soi est considérée comme un des prérequis à la conscience de soi.

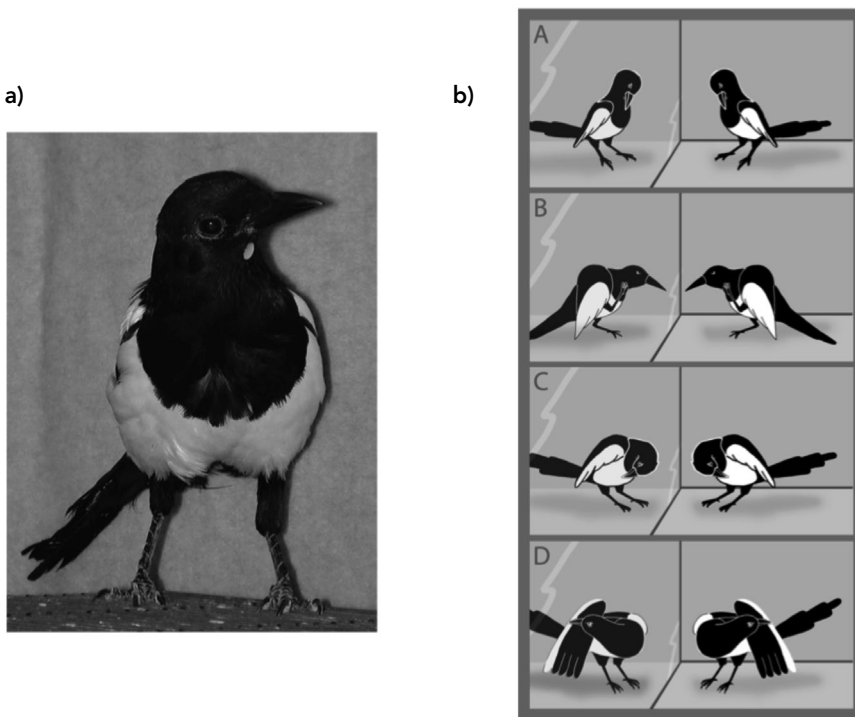


Figure 4.1 – Test du miroir chez la pie (*Pica pica*).

a) Photographie de la marque faite sur un endroit du corps de la pie qu'elle ne peut pas voir normalement (sous le bec); b) séquences de quelques-uns des comportements observés en réaction au miroir: A, la pie essaie d'atteindre la marque directement sur elle-même avec son bec; B, elle touche la marque avec le pied; C, elle touche une zone de la poitrine à côté de la marque; D, elle touche d'autres parties de son corps. Tiré de Prior, Schwarz, & Güntükün (2008). *PLoS Biology*, 6(8):e202, doi.org: 10.1371/journal.pbio.0060202.g002.

Licence de copyright CC-BY.

MÉTHODE

Le test du miroir est l'exemple type du test des capacités de reconnaissance (et donc de conscience) de soi. Le protocole expérimental est le suivant : **phase 1** : mettre l'individu en présence d'un miroir, le laisser se familiariser et observer son comportement spontané ; **phase 2** : marquer l'individu (d'un point, d'une croix...) à un endroit du corps normalement invisible et inaccessible, par exemple le visage ou le dos, sans qu'il en soit conscient, c'est-à-dire soit sous anesthésie soit au milieu d'autres procédures de manipulation comme un nettoyage ou un soin ; **phase 3** : mettre de nouveau l'individu en présence du miroir et observer sa réaction à la marque. Si l'individu touche la tache directement sur son visage par exemple cela signifierait qu'il reconnaît que l'image dans le miroir (**image spéculaire**) correspond à son reflet, et donc que l'individu dans le miroir correspond à lui-même. Souvent, les animaux mis en présence d'un miroir passent aussi par plusieurs phases, des interactions sociales avec leur image spéculaire à l'inspection de zones du corps auxquelles ils n'ont normalement pas accès visuellement. La transition de réponses sociales à des réponses auto-dirigées signifierait que les animaux apprennent à reconnaître leur image spéculaire (**Fig. 4.1**).

Depuis ces études pionnières, beaucoup d'auteurs ont recherché les fondamentaux de la reconnaissance de soi chez de nombreux animaux, avec plus ou moins de succès, notamment les grands singes, les singes, mais aussi les dauphins, les éléphants, les corvidés (voir **Méthode**), et certains poissons. Le poisson cichlidé *Astatotilapia burtoni* par exemple, montre des réactions agressives en face d'un miroir mais ses réponses cérébrales dans cette situation diffèrent de celles dans la situation où ils rencontrent un vrai poisson, suggérant qu'il reconnaît quelque chose de particulier dans son image spéculaire. Les cochons domestiques et les corbeaux de Nouvelle-Calédonie peuvent utiliser des miroirs pour trouver des objets cachés, preuve qu'ils comprennent et utilisent les propriétés d'un miroir. Deux pies sur les six sujets testés expérimentalement dans le test classique du miroir (voir **Méthode**) montrent tous les « signes » de la reconnaissance de soi avec des comportements spontanés d'exploration de leur propre corps et de comportements dirigés vers une marque placée sur une zone du corps non visible naturellement.

ATTENTION !

Ces études restent néanmoins anecdotiques. Tous les individus testés, comme chez la pie, ne « réussissent » pas le test du miroir. Un effort de réplication doit être fait pour conclure à l'origine ancestrale ou la convergence évolutive des capacités de reconnaissance de soi. De plus, malgré les nombreuses adaptations de ce test à différentes espèces et conditions, il peut être argumenté que réussir le test du miroir n'indique qu'une reconnaissance de son apparence physique actuelle et non pas forcément des capacités cognitives indiquant une théorie de l'esprit.

De nombreux auteurs pensent que le test de la reconnaissance de l'image spéculaire n'est pertinent que pour un nombre limité d'espèces. Pour ne citer que ces exemples, lorsque des indices non visuels (pour les chiens par exemple) sont impliqués dans la reconnaissance des congénères ou lorsque le sens du regard rentre dans les rituels de communication de l'espèce (par exemple pour le chat ou certains primates), l'utilisation d'un miroir biaise l'interprétation des réponses de l'animal à son image spéculaire.

1.2 La théorie de l'esprit

La reconnaissance de soi est envisagée comme un des prérequis à la conscience de soi (sens *self awareness*, **Encart 4.1**), sur laquelle peut se baser la conscience des autres. Le développement de cette idée amènera les chercheurs à considérer un lien entre la conscience de soi et l'attribution d'états mentaux aux autres, par exemple, des envies, des besoins, ou des croyances. Lorsqu'un individu est conscient de lui, il pourrait utiliser son expérience pour attribuer l'existence d'expériences comparables chez les autres. C'est le développement de la théorie de l'esprit.

DÉFINITION

La **théorie de l'esprit** est la capacité d'attribuer des états mentaux, non observables, comme des désirs, des buts, des croyances ou des intentions, à d'autres individus. Elle est désormais vue comme une propriété émergente ou «variable intervenante» dans les capacités cognitives des animaux plutôt qu'une compétence spécialisée, avec différentes composantes liées aux types et niveaux de représentations mentales et aux facteurs contextuels.

Encart 4.1 Distinction entre awareness et conscience

• L'*awareness* est la « conscience primaire » ou « conscience phénoménologique ». Elle est produite par l'expérience et les sensations/émotions directes ressenties par l'organisme. Ce type de « conscience » correspond à une expérience subjective de l'environnement, ou de l'individu lui-même (*self-awareness*). Par opposition on parle de « conscience réflexive » (*self-consciousness*) lorsque l'organisme a la capacité de penser à propos de ses propres pensées, de ses jugements. Ce type de conscience implique que l'organisme peut savoir que le réel n'est pas le seul à exister (il doit pouvoir imaginer différents scénarios pour une situation). Cette « conscience » sous-entend l'intervention du langage et de la verbalisation, au moins pour la mettre en évidence. Elle est donc, dans l'état actuel des connaissances, circonscrite à l'espèce humaine. Cette distinction entre « conscience de soi » phénoménologique (chez l'humain et l'animal) et « conscience réflexive » (uniquement chez l'humain) est très discutée : comment montrer que l'animal ne vit que dans l'accompli ? est-il capable d'imaginaire ? de maîtriser l'inaccompli ? d'élaborer des systèmes moraux ?

Pour tester la capacité des chimpanzés à attribuer des états mentaux à d'autres individus, le premier paradigme expérimental utilisé a été de mettre les singes en situation d'aider un humain à atteindre un but, par exemple, ouvrir une porte ou atteindre de la nourriture. Le chimpanzé femelle testé choisissait correctement une solution adéquate aux problèmes rencontrés par l'expérimentateur humain dans la plupart des cas, indiquant qu'elle semblait inférer des buts et des intentions à l'humain. Il est cependant fort possible que la femelle se base sur sa propre expérience de chimpanzé captif pour ouvrir des portes ou atteindre de la nourriture pour résoudre ces problèmes sans pour autant inférer des états mentaux à l'humain. Les individus peuvent en effet « comprendre les intentions des autres » au sens « prédire » ce que les autres se préparent à faire ou essaient

de faire à partir de signaux comportementaux comme les regards, la position du corps ou les mouvements directionnels sans pour autant avoir une connaissance spécifique des états mentaux sous-jacents. Selon le canon de Morgan (principe de parcimonie, cf. chap. 1), ces capacités d'anticipation peuvent intervenir chez un sujet après qu'il a appris à associer certaines postures des congénères à leurs conséquences (positives ou négatives) pour lui-même. L'interprétation et la prédiction des comportements des autres, aussi complexes soient-elles, caractérisent ainsi l'intelligence sociale et pas forcément la capacité de l'animal à élaborer des formes de représentation sociale (« cognition » sociale, cf. chap. 1). Toute une batterie de tests existe désormais pour évaluer les capacités des animaux à l'interprétation et à la prédiction des comportements des autres, que les chercheurs se placent dans le paradigme de la théorie de l'esprit ou non. Les composantes de la théorie de l'esprit regroupent ainsi les capacités à suivre le regard des autres (*gaze following*), à prendre la perspective des autres (*perspective taking*), à lire l'attention (*attention reading*) et l'intention (*intention reading*) des autres ainsi que de repérer les fausses croyances (*false beliefs*).

a) Suivre le regard des autres (*gaze following*)

Le *gaze following* consiste à suivre la direction du regard, ou l'orientation de la tête et du corps, d'un autre individu. Connu aussi sous les termes d'attention conjointe (*joint attention*) ou de regard référentiel (*referential looking*), ce comportement permet d'acquérir de nombreuses informations sur ce qui intéresse potentiellement les autres, un avantage certain dans la détection des prédateurs par exemple. Cela pourrait aussi permettre de renseigner sur leurs prochains comportements. Ce serait un comportement réflexe simple mais qui pourrait être un prérequis pour d'autres formes d'interactions sociales plus complexes. Cette capacité à suivre le regard de l'autre est commune à de nombreux animaux, des tortues aux chimpanzés, en passant par les chèvres.

b) Prendre la perspective des autres (*perspective taking*)

Prendre la perspective des autres signifie discerner ce qu'un autre individu peut ou ne peut pas percevoir ou voir, soit de son propre point de vue soit du point de vue de l'autre ou d'un autre point de vue en général. Par exemple, mis dans une situation de compétition pour de la nourriture, où une partie de la nourriture est cachée du compétiteur mais pas du sujet test, les chimpanzés, les macaques de Tonkean, les capucins et les marmousets récupèrent la nourriture cachée du compétiteur d'abord, avant de récupérer, ou non, la nourriture visible. Ces résultats indiquent que les primates prennent la perspective du compétiteur avant de faire leur propre choix, une stratégie compétitive potentiellement avantageuse.

ATTENTION !

Il se peut aussi que les sujets testés se basent sur les signaux comportementaux du compétiteur pendant le test ou bien sur leur propre expérience avec de la nourriture cachée ou visible plutôt que sur une vraie prise de perspective (voir aussi plus loin l'exemple des geais cacheurs de nourriture).

c) Lire l'attention des autres (*attention reading*)

C'est la capacité de déterminer où se dirige l'attention des autres, par exemple en suivant leur regard. Cela peut permettre de juger de l'état d'activité d'un prédateur par exemple. Cela rend aussi la communication entre congénères plus efficace car cela permet aux individus de repérer le meilleur moment pour commencer à communiquer ou faire quelque chose en direction des congénères. Ainsi, les chèvres naines prennent en compte la direction de la tête ainsi que la visibilité des yeux d'un expérimentateur humain lors d'un test d'anticipation de nourriture et modifient en conséquence leurs comportements d'alerte et d'anticipation. De nombreux animaux testés avec des expérimentateurs humains ou des congénères modifient leurs comportements de communication en fonction de leur état attentif (par exemple, orienté dans la direction du sujet test) vs. non attentif (tête tournée sur le côté ou de dos), exagérant leurs gestes ou leurs vocalisations dans la condition «non-attentif».

d) Lire les intentions des autres (*intention reading*)

La capacité à comprendre les buts et les intentions des autres semble présente chez les animaux. On peut souligner, ici également, les débats d'interprétations qui animent la communauté scientifique : les animaux lisent et interprètent-ils des comportements ou des signaux ou sont-ils capables de se représenter la perspective, l'état «mental» des autres ? C'est la différence entre récupérer de la nourriture invisible parce qu'on voit que l'autre ne regarde pas dans cette direction ou parce que l'on sait qu'il ne sait pas qu'il y a de la nourriture cachée là. Par exemple, les geais sont des oiseaux qui cachent leur nourriture (sous des pierres, dans des troncs d'arbre creux, dans des trous du sol). Ils se rappellent ce qu'ils ont caché, où et quand (cf. chap. 2 § 4). Ils se rappellent également où leurs congénères ont caché de la nourriture, et se servent de ces connaissances pour piller la nourriture des autres. Dans une expérience, on donne la possibilité à des geais de cacher de la nourriture en privé (sans observateur) ou en public (en présence d'un observateur) puis de changer la localisation de leur nourriture. En privé, la plupart des geais ayant déjà pillé changent leur nourriture de place lorsqu'ils ont été observés mais pas lorsqu'ils sont seuls, alors que les geais «naïfs», sans expérience de pillage, ne déplacent pas leur nourriture, qu'ils aient été observés ou non. De même, les écureuils ayant été pillés vont aller visiter des cachettes vides en présence d'un congénère observateur. Ces résultats peuvent être interprétés comme une indication de la capacité à lire les intentions des autres mais aussi comme une preuve du concept de la projection d'expérience (*experience projection*) où les animaux projettent chez les autres les intentions qu'ils ont eux-mêmes et agissent en conséquence.

e) L'attribution de fausses croyances (*false beliefs*)

Un des jalons les plus importants dans le développement de la théorie de l'esprit est l'attribution de fausses croyances, c'est-à-dire la reconnaissance que les autres peuvent avoir une expérience du monde qui les entoure différente de celle qu'on a soi-même. Cette capacité reposerait sur la compréhension de la manière dont les connaissances sont générées, sur le fait que les croyances des autres sont basées sur leurs connaissances,

que les états mentaux peuvent être différents de la réalité et que le comportement des autres peut être prédit à partir de leurs états mentaux. Tout ceci semble très compliqué et l'attribution de fausses croyances a été expérimentalement mise en évidence uniquement chez l'humain : les enfants acquièrent cette capacité vers l'âge de quatre ans (**Fig. 4.2**). Les macaques et les chimpanzés testés dans un paradigme adapté du test de la poupée (**Fig. 4.2**) peuvent apparemment se représenter les états de connaissance ou d'ignorance des autres mais ne leur attribuent pas de croyances.

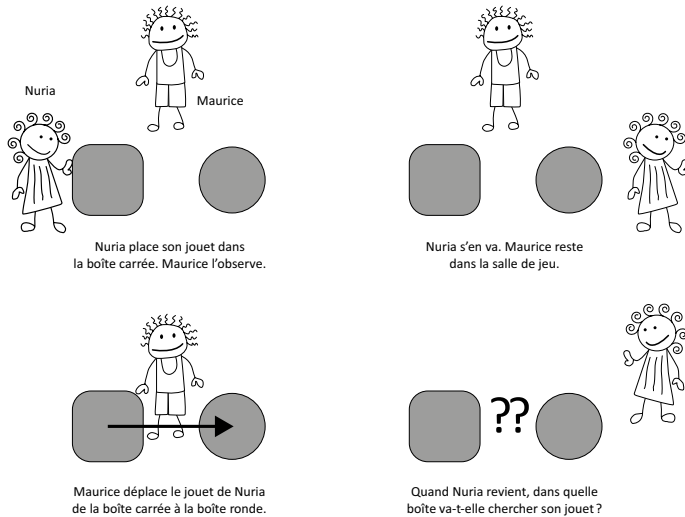


Figure 4.2 – Test expérimental classique des fausses croyances chez les enfants. On montre à un enfant une série d'images racontant l'histoire de Nuria et Maurice (classiquement dans la littérature Sally et Anne) en train de jouer. Au cours du jeu, Nuria place son jouet dans la boîte carrée alors que Maurice l'observe. Nuria quitte ensuite la salle de jeu un court instant. Maurice déplace le jouet de Nuria de la boîte carrée vers la boîte ronde. Dans la dernière phase de l'histoire, Nuria revient dans la salle de jeu et Maurice quitte la pièce. On demande alors à l'enfant dans quelle boîte il pense que Nuria va chercher son jouet. Si l'enfant maîtrise les fausses croyances, il choisira la boîte carrée, parce qu'il comprend que c'est l'endroit où Nuria a vu son jouet en dernier avant de quitter la pièce; sinon, s'il attribue strictement ce qu'il sait du monde aux autres, il choisira la boîte ronde.

Une étude récente semble contredire ces résultats. Les paradigmes expérimentaux utilisés ont été spécifiquement conçus pour induire des actions d'anticipation spontanées potentiellement naturellement exprimées par les grands singes (chimpanzés, bonobos, orang-outans) : dans une première expérience, une agression est théâtralisée entre un humain d'apparence normale et un humain déguisé en grand singe (type King-Kong, KK). KK a ensuite la possibilité de se cacher derrière une botte de foin, une placée à droite et l'autre à gauche d'une porte centrale dans l'enclos des grands singes. Dans le premier cas, KK se cache à gauche puis change de cachette et se cache à droite alors que l'humain est encore au centre de l'enclos et le regarde faire. L'humain quitte ensuite l'enclos puis KK quitte sa cachette. Lorsque l'humain revient au centre de l'enclos, celui-ci et le grand singe

qui observe la scène d'une plateforme ont tous les deux la même information : KK a changé de cachette et devrait se trouver à droite. Dans le deuxième cas, en revanche, KK attend que l'humain soit sorti de l'enclos pour changer de cachette puis partir. Lorsque l'humain revient, il croit donc que KK est toujours à gauche alors que le grand singe observateur sait qu'il devrait être à droite. Le regard des singes est suivi automatiquement par un traceur. Comme dans le test de l'histoire de Sally et Anne, s'ils comprennent que, dans le deuxième cas, l'humain a une autre croyance que la leur, ils devraient regarder plus longtemps là où l'humain s'attend à trouver KK, c'est-à-dire à gauche. Les résultats montrent sans ambiguïté que les grands singes regardent d'abord là où l'humain s'attend à trouver KK dans les deux cas, le cas où il possède une croyance correcte et le cas où il possède une croyance fausse. Les grands singes sont donc capables implicitement d'anticiper les comportements dirigés vers un but précis d'un agent qui a de fausses croyances.

Quels que soient les mécanismes sous-jacents à la conscience de soi et des autres, ces études permettent de mettre en perspective comment les individus gèrent leurs relations sociales, coopératives ou compétitives, de façon stratégique ou opportuniste, et font preuve de ce qui pourrait ressembler à de l'empathie, ou tout du moins de la compassion (*sympathetic concern*), d'un point de vue anthropomorphique.

2 Neuro-éthologie des stimuli sociaux

Une autre façon de mettre en perspective le comportement social des animaux est d'étudier s'il existe des zones du cerveau dédiés aux stimuli et comportements sociaux, et si oui, lesquelles et comment elles fonctionnent. Il est en effet remarquable que des organismes possédant relativement peu de neurones ou un cerveau relativement peu développé montrent des comportements et des capacités cognitives complexes. Par exemple, les guêpes polistes *Polistes fuscatus* reconnaissent individuellement leurs congénères et se rappellent de l'identité des individus avec lesquelles elles interagissent, même après une succession d'interactions avec des individus différents.

Il a été démontré que des zones cérébrales spécifiques sont mises en jeu, par exemple dans la reconnaissance faciale (notamment le **cortex inféro-temporal** dans le **gyrus fusiforme**, la *fusiform face area* (FFA)), la conformité sociale (**striatum ventral**), l'attention sélective (**gyrus cingulaire antérieur**) ou bien la reconnaissance et la réponse appropriée aux émotions telles que la peur et la colère (**complexe amygdalien**, voir aussi **amygdale**). Par exemple, des macaques rhésus ayant un dysfonctionnement du gyrus cingulaire antérieur perdent tout intérêt pour les interactions sociales avec les autres. L'activation de l'**amygdale** est particulièrement importante dans le traitement des informations sociales. Des humains qui présentent des lésions au niveau de cette structure sont ainsi incapables de reconnaître des émotions comme la peur sur le visage des autres. Cela serait dû à l'incapacité de focaliser son regard et son attention visuelle sur les caractéristiques faciales nécessaires à la reconnaissance des émotions, comme les yeux par exemple. Encore plus remarquable, des rats observant des congénères en train de subir des stimuli aversifs (chocs

électriques) dans des tests de conditionnement pavlovien (voir chap. 2 § 1), sans en faire l'expérience eux-mêmes, présentent néanmoins une activation spécifique de l'amygdale lorsqu'ils interagissent ensuite avec ces mêmes congénères, comme s'ils avaient ressenti les mêmes émotions (peur/douleur). Une deuxième structure importante, le **cortex préfrontal ventro-médian** (VPMC), est liée à l'interprétation des informations sociales non verbales, comme les expressions faciales, les gestes ou les positions du corps. Des humains présentant des lésions du VPMC montrent des déficits dans ces capacités. Ils ont de plus régulièrement du mal à reconnaître les faux pas ou un ton sarcastique, et à montrer de l'empathie pour les autres. Enfin, chez les primates humains et non humains, un groupe de neurones dans le cortex prémoteur et postérieur pariétal est activé non seulement dans les actions exécutives à but défini, par exemple attraper un objet, le manipuler et le porter à la bouche, mais également lorsque les individus observent un autre exécuter ces mêmes actions ou des actions similaires ou liées (par exemple, lorsque quelqu'un place de la nourriture sur la table et que quelqu'un d'autre attrape cette nourriture et la mange). Cette activation lors de l'observation de gestes similaires aux siens chez les autres, comme dans un miroir, est la raison pour laquelle ces neurones ont été nommés **neurones miroirs**. Ces neurones sont également activés lorsque les informations à la disposition du sujet testé ne sont que partielles, par exemple lorsque l'individu voit le bras de l'expérimentateur avancer vers l'objet à attraper mais ne voit pas l'action d'attraper elle-même ou bien lorsqu'il ne peut percevoir que le son de l'objet attrapé (parce que celui-ci fait du bruit par exemple). Ces neurones constituent finalement une explication neurologique mécanistique relativement simple à la reconnaissance des actions des autres et pourraient par exemple être impliqués dans l'imitation (voir ci-après, les apprentissages sociaux).

3 Stratégies de compétition

La **vie sociale** apporte un certain nombre de bénéfices aux individus, tels qu'une meilleure défense contre les prédateurs ou une recherche optimale de nourriture. Elle génère aussi cependant une forte compétition entre individus pour l'accès à certaines ressources, comme la nourriture et les partenaires de reproduction. Cette compétition peut s'étendre au domaine social. Chaque individu en effet dispose d'un temps limité pour chaque activité et doit distribuer son temps et son énergie de façon optimale. Passer du temps à **toiletter** Maurice est autant de temps en moins pour toiletter Nuria, d'autant plus que d'autres individus seraient aussi potentiellement intéressés pour toiletter Maurice. Pour que le **groupe** reste cohésif et la vie sociale bénéfique, les individus vont donc devoir synchroniser et coordonner leurs différentes motivations et besoins tout en évitant les conflits d'intérêt qui ne manquent pas de faire surface. L'une des expressions les plus évidentes de ces conflits d'intérêt sont les agressions. Elles sont coûteuses en temps et en énergie, et risquées pour la santé et le bien-être des individus. Les individus vont donc développer des stratégies de gestion des **conflits**.

3.1 La hiérarchie

Parmi les stratégies de compétition, l'établissement d'une hiérarchie (voir **Méthode, Fig. 4.3**) basée sur les comportements de **dominance** ou de **soumission** permet à chacun de connaître sa place et celles des autres dans le groupe, de réagir de façon appropriée en face d'une menace de confrontation et ainsi éviter de coûteux conflits ouverts risquant de perturber la cohésion du groupe. Chez les macaques rhésus, un individu qui découvre ses dents dans une sorte de sourire crispé (*bared-teeth face*) face à l'approche d'un autre, signale clairement qu'il reconnaît le statut de dominance plus élevé de celui-ci et que celui-ci n'a donc pas à le renforcer en l'attaquant directement. De même, chez les chiens, les postures couchées à plat ventre et le léchage de museau sont efficaces pour signaler sa soumission à l'autre et éviter toute agression directe. Ces comportements de soumission – mais aussi de dominance, comme les attaques directes ou les supplantations (actes de déplacer un individu pour prendre sa place sans agression ouverte) – sont systématiquement dirigés envers des individus en particuliers et pas les autres, de telle sorte qu'il est presque toujours possible de désigner qui est dominant qui est subordonné. La plupart des signaux de communication en relation avec les relations agonistiques entre congénères sont peu plastiques dans les informations qu'ils portent pour une espèce et très bien conservés au cours de l'Évolution (postures de menace, de retrait, de soumission...). Ils sont d'ailleurs en général facilement reconnaissables par un observateur humain, même naïf, chez un grand nombre d'espèces sociales vivant dans des groupes indépendants (des insectes aux primates). Charles Darwin a proposé en 1871 (« The expression of the emotions in man and animals ») que ces comportements ritualisés sont apparus en fonction des contraintes évolutives intervenues au cours de l'histoire des espèces sociales (voir aussi les travaux d'Eibl-Eibesfeldt, 1970, chez l'humain à ce sujet).

Remarque Parfois, il n'est pas possible d'établir une hiérarchie de dominance soit parce que les comportements sont rares, soit parce qu'ils ne sont pas invariablement dirigés envers les mêmes individus. Il existe d'autres manières pour les animaux de s'organiser, par exemple par la règle du « premier arrivé premier servi » comme chez les lionnes autour d'une carcasse.

En observant ces comportements, l'observateur (humain et non humain !) peut classer en quelque sorte les individus dans l'ordre descendant ou ascendant des rangs de dominance. Chez de nombreuses espèces, les individus sont capables de reconnaître qui est plus bas ou plus haut placé dans la hiérarchie qu'eux-mêmes. Les babouins par exemple reconnaissent le lien de cause à effet dans les échanges de cris agressifs et de cris affiliatifs : une femelle dominante qui donne un cri agressif reçoit systématiquement en retour un cri affiliatif de la femelle subordonnée mais jamais l'inverse.

MÉTHODE

La détermination des rangs de dominance des individus et la classification des individus en fonction de leurs rangs de dominance a préoccupé, et préoccupe encore, les chercheurs en éthologie. En effet, plusieurs méthodes sont à disposition, chacune avec ses avantages et ses inconvénients. Deux des plus utilisées sont basées sur des

matrices d'interactions, la méthode I&SI (*Inconsistencies & Strength of Inconsistencies*) et *David's scores*; une autre, l'*Elo-rating*, est basée sur l'analyse des séquences d'interactions. Dans tous les cas, les interactions agonistiques ou de soumission doivent être sans ambiguïté, c'est-à-dire avoir un initiateur et un receveur. Si le conflit n'est pas décidé, c'est-à-dire sans gagnant ni perdant, le «point» du conflit peut soit être attribué aux deux opposants, soit être divisé par deux et chacun gagne la moitié. L'Elo-rating est souvent considéré plus versatile que les méthodes basées sur les matrices parce que la séquence d'interaction est continue dans le temps, peu importe que des individus disparaissent ou intègrent le groupe pendant la période d'observation ou qu'il y ait des périodes de non-observation ou des données assez rares. Cette méthode de «notation» basée sur les réussites des individus dans leurs interactions compétitives est développée en 1978 par Arpad Emrik Elo et est désormais classiquement utilisée pour classer les joueurs d'échec au niveau mondial, car il permet d'apprécier le niveau de tous sans que chaque joueur ait à affronter tous les autres joueurs un à un. Les *ratings* des individus sont mis à jour au fur et à mesure de leurs interactions les uns avec les autres en fonction de leur *rating* de départ, du *rating* de leur opposant, et d'une constante k qui peut être modifiée par exemple en fonction de l'intensité du conflit. Les individus gagnent d'autant plus de points qu'ils affrontent et remportent des conflits face à des individus forts. La possibilité de suivre la dynamique d'évolution des *ratings* dans le temps est très utile pour déterminer si un individu est en train de monter ou de descendre dans la hiérarchie et *a posteriori* permet d'analyser les facteurs entourant ces événements (**Fig. 4.3**).

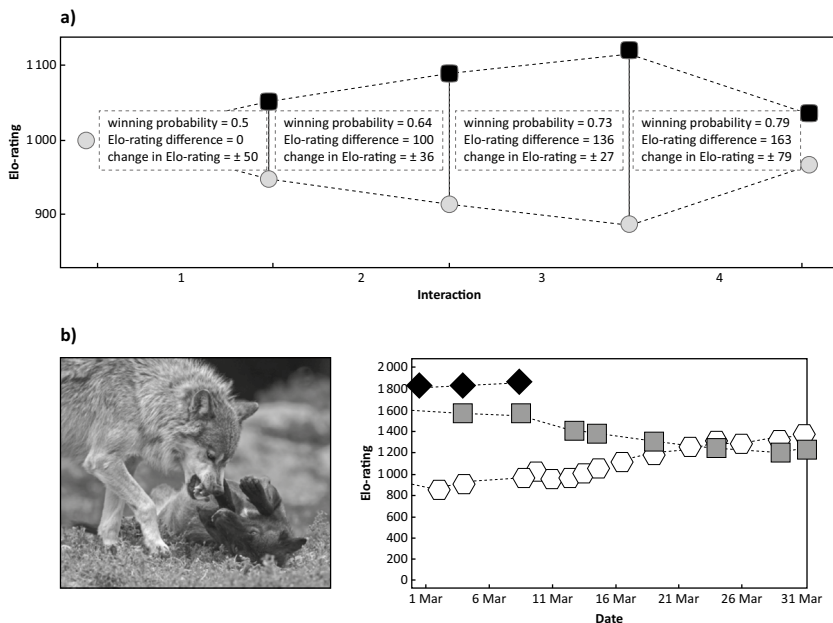


Figure 4.3 – Illustration de la méthode de l'Elo-rating.

a) Calcul continue des Elo-ratings; b) Évolution des Elo-ratings de trois individus sur un temps donné (ici un mois). Sur la même période, on peut suivre que Maurice (carré noir) a quitté le groupe (sa «ligne» s'interrompt), Nuria (hexagone blanc) monte résolument dans la hiérarchie tandis que Haruki (carré gris) descend. Modifié de Neumann et al. 2011.

Remarque Même si la notion de hiérarchie est une formalisation humaine des rapports entre les animaux, plusieurs études ont montré que les animaux eux-mêmes classent leurs congénères en plus ou moins dominants. Chez les macaques ou les poules par exemple, un individu ne se contente pas de savoir qui le domine et qui il domine lui-même, ils savent reconnaître les relations de dominance entre deux autres membres du groupe. Ces animaux vivent en groupe hiérarchisé et sont donc capables de construire et d'utiliser des représentations du groupe, parfois très complexe. Ces processus sous-entendent des capacités de reconnaissance fine des congénères. Il est très probable également que l'attribution d'un rang plus ou moins élevé de dominance soit liée à la capacité à réaliser des inférences transitives (cf. chap. 2 § 5). En effet, cela nécessite de comprendre que si $A > B > C > D > E$ alors $B > E$, $A > D$, etc... Les primates, mais également les oiseaux (corvidés, oies) et certains carnivores sont capables de réaliser expérimentalement ces inférences transitives. Cela n'est pas surprenant lorsque l'on sait que les relations de dominance ont un impact très fort sur la manière dont le groupe s'organise. Chez les macaques, qui s'organisent en clan matrilineaire, c'est souvent tout un clan qui en domine un autre (clan alpha > clan beta > clan gamma). Chez les macaques rhésus, plus particulièrement, la disparition de la femelle la plus dominante du clan alpha conduit souvent à une chute dans le classement de tout le clan au profit d'un autre clan. Le processus peut se faire parfois en quelques heures et avec un nombre très restreint de conflits.

3.2 La dissimulation d'information et la manipulation

D'autres stratégies plus insidieuses sont le signe d'une perception fine et d'une anticipation des comportements des autres ainsi que des dynamiques sociales à l'œuvre au sein du groupe. Afin d'éviter les conflits ou la compétition en général, les individus peuvent dissimuler des **informations** et tromper ou manipuler leurs compagnons par des comportements dits « malhonnêtes ».

Remarque Les comportements dits malhonnêtes peuvent être des rituels de communication issus de la sélection naturelle et n'impliquent pas nécessairement des capacités cognitives élaborées ni d'intentionnalité. Le faux cri d'alarme émis par une mésange qui éloigne ses voisins d'une source de nourriture convoitée peut en être un exemple. Ces comportements s'expriment chez la majorité des individus, indépendamment de leur population d'origine. Ils peuvent être également basés sur des apprentissages associatifs classiques (voir chap. 2 § 1) dont l'apparition serait facilitée chez de nombreux individus dans différents groupes, en réponse à des contraintes environnementales et sociales similaires.

Par exemple, les corbeaux qui cachent leur nourriture vont changer de cachette lorsqu'ils ont été observés par d'autres corbeaux et vont même attendre que ces autres individus soient hors de vue pour le faire. Chez les primates non humains, il est également question de tromperie ou duperie stratégique ; cela sous-entend l'implication de mécanismes cognitifs sophistiqués. Ces tactiques de manipulation de partenaires sont pourtant aussi présentes chez des animaux au développement cérébral ou nerveux relativement moins complexe comme les poissons.

DÉFINITION

La **tromperie** est le fait d'exprimer un comportement naturel du répertoire comportemental normal dans un contexte différent de celui dans lequel il est normalement exprimé et qui a pour conséquence de manipuler le comportement d'autres individus pour le propre bénéfice de l'émetteur et aux dépens de celui des receveurs.

Parler de manipulation et de dissimulation est donc plus parcimonieux que parler de tromperie mais cela identifie le même phénomène. Un exemple typique est celui de deux individus de rangs de dominance différents, un subordonné et un dominant, mis en compétition pour un morceau de nourriture caché mais ayant accès à des informations différentes sur la localisation ou la disponibilité de cette nourriture. En général, le subordonné est bien informé sur la localisation de la nourriture et sur les comportements et mouvements du dominant, alors que le dominant n'a aucune information ou des informations fausses. Des expériences avec des chimpanzés et des macaques de Tonkean montrent que les subordonnés osent plus souvent récupérer la nourriture cachée lorsque le dominant n'a aucune information ou de fausses informations comparé aux situations où celui-ci a aussi des informations correctes. Ces résultats montrent que les individus testés peuvent exploiter des situations où ils semblent reconnaître ce que les autres savent et ne savent pas.

4 Stratégies de coopération

La vie en groupe stable à composition permanente ou peu changeante permet l'établissement de **relations sociales** sophistiquées entre individus sur la base d'interactions affiliatives et agonistiques répétées et prédictives. Les stratégies sociales que les animaux mettent en place pour naviguer dans leur monde social complexe fait parfois penser à un *soap opera*. Les individus les plus faibles sont exploités ; des alliances sont formées puis décousues ; des dynasties sont établies et éventuellement déchues. Les liens entre une vie sociale complexe, des **capacités cognitives** sophistiquées et un cerveau bien développé sont souvent analysés et mis en relation avec des facteurs écologiques, sociaux et techniques pour mieux en comprendre les pressions de sélection et l'évolution. Selon l'hypothèse du cerveau social (*social brain hypothesis*), il devrait donc y avoir un lien entre la taille du cerveau ou des aires dédiées (absolues ou relatives) et la taille du groupe social, puisqu'un groupe plus large demande plus de pouvoir computationnel en termes cognitifs, soi-disant pour pouvoir gérer un nombre plus large de relations sociales. Cette hypothèse est beaucoup débattue parmi les scientifiques (voir **Encart 4.2**), notamment parce qu'il est difficile de déterminer une relation causale : est-ce qu'une augmentation de la complexité sociale a permis le développement de capacités cognitives sophistiquées ou bien est-ce que le développement de capacités cognitives sophistiquées a permis l'évolution d'une société plus complexe ? On a également vu plus haut, dans la partie neuro-éthologie, que des comportements sociaux complexes ne nécessitent pas forcément beaucoup de neurones ou un cerveau très développé (voir aussi **Encart 4.2** et chap. 2 § 1).

Quel que soit le degré de complexité des sociétés animales et les facteurs sous-jacents, les relations sociales formées entre individus d'un même groupe peuvent être caractérisées par leur nature (positive – négative), leur force (forte – faible), leur symétrie (équilibrée – asymétrique) et leur durabilité (stable – instable). Des liens positifs, forts, symétriques et stables peuvent constituer l'équivalent des « amitiés » chez les humains. Ces affinités peuvent également être sélectives en cela qu'un individu n'entretient généralement que quelques affinités fortes parmi son réseau complet de partenaires au sein du groupe. Ces partenariats préférentiels et leurs caractéristiques sont souvent liés aux similitudes des partenaires, par exemple en âge, en rang de dominance, en personnalité, ou en motivation.

Remarque La variation existant dans l'établissement et le maintien de ces partenariats préférentiels peut être associée à la variation observée dans de nombreux autres aspects de la vie en groupe, par exemple : la formation de coalitions lors des conflits, la réconciliation après un conflit, la tolérance autour de la nourriture et la protection contre des stress environnementaux et sociaux en général. Ces comportements sont extrêmement répandus dans le règne animal.

4.2 Modèles théoriques de coopération

L'un des facteurs les plus influents est la **parenté génétique** entre les partenaires. En effet, la théorie de la **sélection de parentèle** dit qu'un comportement désavantageux (c'est-à-dire risqué) pour l'individu mais avantageux pour ses apparentés peut favoriser la survie ou la reproduction de ces derniers et donc indirectement de l'individu en lui-même puisqu'ils partagent un certain nombre de gènes ou allèles identiques. Les « bénéfices » et les « coûts » liés à la coopération avec les apparentés sont modélisés selon la règle d'Hamilton (1964) et l'équation $rB > C$, où r est le coefficient de parenté entre deux individus, B représente les bénéfices à la coopération et C les coûts. Les bénéfices d'un acte coopératif, et donc la décision de coopérer ou pas, est une fonction du degré de parenté entre deux individus, plus il est grand plus le ratio coût/bénéfice peut être élevé.

Les actes coopératifs entre individus non apparentés, cette fois, ont posé un problème pour les scientifiques pendant longtemps parce qu'ils apparaissent contradictoires à la **théorie de l'Évolution par sélection naturelle** de Darwin, qui correspond à la lutte individuelle pour la reproduction. Celui-ci avait bien mentionné la sélection familiale pour expliquer l'**altruisme** ou la coopération entre apparentés, mais il n'expliquait pas comment des individus non apparentés étaient amenés à coopérer. Finalement, Trivers résolut le paradoxe en formulant la théorie de l'altruisme réciproque, ou **réciprocité**, en 1971. La réciprocité est un type de coopération où les « bénéfices » sont échangés entre deux individus de manière réciproque, souvent équitable. Les actes de coopération peuvent être échangés pour eux-mêmes (souvent appelé *reciprocity in kind*) – Maurice soutient Nuria dans ses conflits et Nuria soutient Maurice dans ses conflits – mais aussi entre eux (souvent appelé *interchange*) – Maurice tolère que Nuria se nourrisse de la même ressource que lui et Nuria soutient Maurice dans ses conflits. Par exemple, les

chauves-souris vampires qui ont chassé avec succès régurgitent une partie de leur repas de sang aux individus de leur colonie qui n'ont pas pu s'alimenter. Ces repas de sang sont absolument nécessaires à la survie des individus mais sont coûteux en ressources et en énergie pour les donneurs. Pourtant, un système d'échange très performant majoritairement basé sur le don spontané de sang est mis en place. Ces dons sont aussi influencés par la qualité des relations sociales et le degré de parenté entre individus mais le coût associé au don est bien moindre par rapport aux bénéfices (rapports sang donné – sang reçu).

Remarque Il a souvent été argumenté que ces échanges requièrent des capacités de rétention à plus ou moins long terme des interactions, des partenaires et de la valeur de chaque acte donné vs. acte reçu au-delà de ce que les animaux sont capables. Cependant, ces échanges peuvent être gouvernés par de simples règles, par exemple «aide quiconque a donné de l'aide», ou bien «aide celui qui m'a déjà aidé récemment» ou plus généralement, «aide celui qui aide». Lorsque les individus interagissent de façon régulière et répétée les uns avec les autres, ces règles sont simples à suivre.

Dans le cas des échanges mutuellement réciproques, ou **mutualisme**, les bénéfices sont partagés équitablement voire également entre les deux acteurs. Les individus peuvent même ne pas forcément réaliser qu'ils sont dans une interaction mutualiste si les bénéfices sont une sorte de produits dérivés ou de corollaires (*byproduct*) des comportements normaux ou usuels. On trouve de nombreux exemples de coopération mutualiste non seulement entre congénères mais également entre espèces différentes. Par exemple, les poissons *Labroides dimidiatus* mangent les ectoparasites et autres débris sur les écailles d'autres espèces de poissons, les clients, comme les raies, les mérous, les poissons globes, etc., offrant un service de nettoyage qui leur apporte aussi leur nourriture. Cependant, leur nourriture préférée est le mucus recouvrant les écailles ou la peau des clients, un acte qui peut être douloureux pour le poisson client. La coopération est régulée par des mécanismes simples de punition des “tricheurs” qui mangent la peau (le client s'en va et ne revient pas) ou par le contrôle de la réputation des nettoyeurs. En effet, le nettoyage se fait en public, au vu et au su de tous, parfois à des endroits spécifiques du récif corallien, les stations de nettoyage, de telle sorte que tout autre poisson peut observer un nettoyeur en train de s'occuper d'un client et donc le choisir, ou non, en tant que nettoyeur si celui-ci a l'air de faire «du bon travail».

Ces actes de coopération peuvent aussi être modélisés mathématiquement par exemple sous l'angle de la théorie des jeux (voir chap. 2 § 6). On peut citer le dilemme du prisonnier (voir chap. 2 § 6), mais dans sa version itérative c'est-à-dire avec interactions répétées comme dans la vraie vie, où la stratégie «coopérer lors de la première rencontre puis toujours copier ce que l'individu fait» (sorte de «un prêté» pour «un rendu» ou de donnant-donnant, le *tit-for-tat*) est toujours plus avantageuse que les stratégies «toujours refuser la coopération» ou «toujours coopérer». Le développement mathématique de la théorie des jeux et des différents jeux est exponentiel. Les récents développements s'attachent à essayer de modéliser l'occurrence de situations coopératives spontanées, comme dans la vraie vie. Par exemple, un mâle babouin peut approcher une femelle pour

toiletter, pour recevoir du toilettage, pour copuler ou pour l'attaquer. Avant l'interaction, le jeu n'est pas déterminé et la situation est ambiguë. Une des avancées théoriques est de se placer dans la perspective de la **compétence sociale** des individus, c'est-à-dire la capacité d'un individu à adapter ses comportements sociaux en fonction des informations sociales reçues ou perçues afin d'optimiser ses interactions sociales. Dans cette perspective, les pressions de sélection sur les individus mettent à disposition le « jeu » approprié à la situation, avec sa structure et la matrice de gains associée (voir chap. 2 § 6.4). Cette perspective est assez flexible pour modéliser la coopération à l'échelle de l'individu ou à l'échelle évolutive.

Enfin, la théorie du **marché biologique** voit plutôt les échanges sous l'angle économique, selon la politique de l'offre et de la demande. Par exemple, les femelles vervets, babouins, et mangabeys toilettent plus longuement une femelle avec un nouveau-né afin d'obtenir le « droit » d'interagir avec ce nouveau-né. Moins il y a de nouveau-nés dans le groupe, plus le toilettage dure longtemps. Le « prix à payer » est fixé par le refus de la mère fait aux autres d'interagir avec son jeune.

Encart 4.2

Socialité, cognition et taille du cerveau : une histoire de la poule et de l'oeuf

Quid de la socialité complexe ou des capacités cognitives sophistiquées est apparue en premier sur l'échelle des temps évolutifs ? Cette question a fait couler beaucoup d'encre notamment parce qu'elle s'intéresse à l'origine évolutive de « l'intelligence » humaine. Les débats à ce sujet sont donc très largement animés par les spécialistes des primates (non humains). D'un côté, une revue des recherches existantes argumente que la taille du cerveau est plus rationnellement expliquée par le besoin de créer des groupes sociaux cohésifs, fonctionnels et affiliatifs comme un moyen de résoudre un ou des défis écologiques : un problème écologique est résolu socialement par un processus coopératif et un cerveau développé est nécessaire pour le faire. Cette méta-analyse (qui intègre également quelques articles sur des mammifères non primates et des oiseaux) semblerait montrer que la pression de prédation agit sur la taille des groupes, qui elle-même agirait comme facteur de pression évolutive sur l'architecture cognitive des individus pour qu'ils soient capables de gérer la vie sociale. Ces phénomènes impacteraient la taille de certaines structures du cerveau (comme le néocortex). Cependant, une autre analyse récente, prenant en compte l'origine ancestrale des espèces étudiées, démontre que les primates frugivores ont, toutes choses égales par ailleurs, un cerveau plus développé que les folivores. Elle conclut que la taille du cerveau des primates pourrait être expliquée en grande partie par le régime alimentaire. De même, certains hyménoptères (qui regroupent les fourmis, les abeilles ou les guêpes) ont atteint le niveau de socialité le plus avancé connu chez l'animal, avec division des rôles (polyéthisme, y compris dans la fonction de reproduction !), spécialisations anatomiques (polymorphisme). D'autres insectes de ce groupe ont des modes de vie solitaires. Chez ces insectes, comme chez tous les insectes, les **corps pédonculés** (*mushroom bodies*) sont les centres cérébraux supérieurs associés à l'apprentissage associatif olfactif, l'apprentissage spatial ou l'intégration sensorielle.

- L'étude comparée des espèces d'hyménoptères montre que la taille relative de ces corps pédonculés n'est pas liée au degré de socialité des espèces mais plutôt au mode de vie parasitoïde, qui implique des apprentissages spatiaux et associatifs complexes en vue de trouver un hôte adéquat. Chez les primates, les ongulés, et les carnivores pris ensemble, on retrouve une relation positive entre la taille du cerveau et la socialité des espèces au cours de leurs évolutions respectives. Ce résultat ne suggère qu'une co-évolution entre socialité (notamment la taille des groupes) et taille du cerveau. Il existe cependant des différences majeures entre primates, ongulés et carnivores concernant la période de transition entre non social/petit cerveau et social/gros cerveau qui indiquent que les deux variables peuvent être découplées. Certains animaux sociaux ont donc soit subi d'autres pressions de sélection soit élaboré des stratégies différentes en réponse aux mêmes pressions. Par exemple, une relation positive a été montrée entre la taille du cerveau des carnivores et celui de leurs proies ongulées au cours de l'Évolution, chaque incrémentation de la taille du cerveau des ongulés étant suivie d'une augmentation correspondante de la taille de celui des prédateurs. De la même façon, la taille relative du cerveau et celle du néocortex des ours (peu social) sont plus grandes que celles des carnivores sociaux. Les comportements des ours ne sont pas moins flexibles que ceux des canidés ou des hyènes. La question de la relation vie sociale / intelligence n'a probablement de sens qu'en cognition comparée (lorsque la cognition humaine sert de balise). Le naturaliste insistera de son côté sur le polymorphisme de la cognition ou de l'intelligence (cf. chap. 1). Par exemple, « l'intelligence sociale » et l'architecture cognitive d'un primate qui possède des milliards de neurones et « l'intelligence collective » peuvent-elle être comparées aux stratégies collectives (on ne parle pas de cognition supra-individuelle en l'état actuel des connaissances) d'une société d'abeilles qui ne possèdent chacune que moins de 1 000 000 de neurones ?
- La question des différentes formes de cognitions qui peuvent exister chez des animaux exprimant une grande variété de systèmes sociaux constituent de véritables défis pour la biologie, les sciences cognitives et computationnelles.

4.3 La réconciliation

DÉFINITION

La **réconciliation** est le rétablissement d'un contact ou d'une interaction positive, comme une étreinte ou une mimique faciale positive (*lipsmacking* ou claquement des lèvres, *play face* ou mimique de jeu) après une agression entre deux individus.

Parmi les comportements les plus coopératifs et les plus liés aux qualités de la relation sociale entre deux partenaires figurent la réconciliation (**Fig. 4.4a**) i - iii). C'est un phénomène extrêmement coopératif puisqu'il implique une sorte de pacte de non-agression et un apaisement des deux protagonistes à la fois qui doivent donc synchroniser et coordonner leurs comportements et leurs émotions. Elle a surtout été mise en évidence chez les primates non humains mais aussi chez les chèvres, les corbeaux ou encore les chiens. La réconciliation peut avoir plusieurs fonctions, du simple signal d'apaisement que tout peut revenir à la normale à la réduction du stress dû à l'agression et la réparation de la relation endommagée. C'est une stratégie efficace de gestion des conflits.

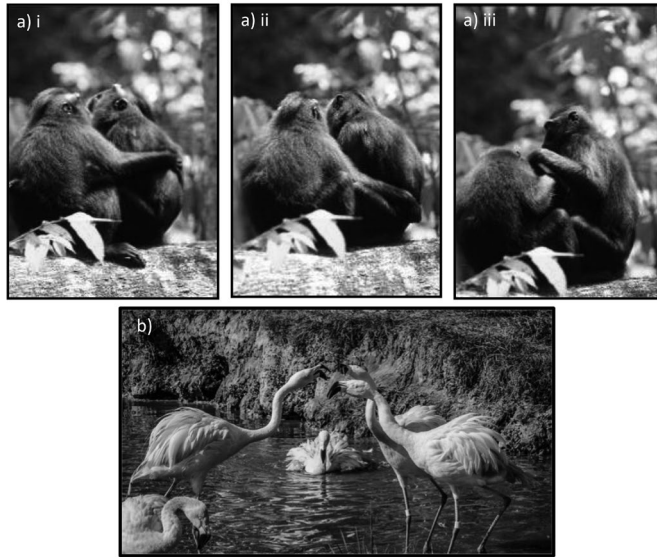


Figure 4.4 – Les stratégies de gestion et résolution des conflits chez deux espèces de primates.

a) Séquence d'un conflit suivi d'une réconciliation chez les macaques à crête. i. fin du conflit; ii. apaisement; iii. réconciliation. Photographies: Dr Julie Duboscq [Macaca Nigra Project]; b) Coalition de deux mâles adultes contre deux autres chez les flamands roses. Photographies: James DeMers [CC0 Creative Commons]

4.4 La pacification

DÉFINITION

La **pacification** est l'intervention d'un individu dans le conflit de deux autres, de manière positive c'est-à-dire en dirigeant des comportements affiliatifs vers l'un ou l'autre des opposants voire les deux. La pacification en général arrête le conflit.

D'une certaine façon, la pacification est une forme de réconciliation par procuration. Le pacificateur a une variété de comportements à sa disposition, des mimiques faciales affiliatives aux étreintes et autres contacts directs, et peut les diriger vers un des partenaires seulement ou les deux. La pacification, comme les coalitions présentées ci-après, est représentative de la conscience ou de la sensibilité que les individus ont des autres et des dynamiques sociales. Ses fonctions ne sont pas clairement établies mais pourraient englober un soutien marqué à un partenaire préféré (si la pacification est dirigée de façon évidente vers un des partenaires), ou le moyen de renforcer une relation sociale avec un des partenaires (ou les deux), ou une manière d'atteindre d'autres objectifs comme une augmentation du statut ou de la réputation sociale.

- **Exemple** Chez les macaques de Tonkéoan, le pacificateur cible plutôt l'initiateur du
- conflit originel et est souvent plus haut placé dans la hiérarchie que les deux opposants
- initiaux. Une telle intervention est souvent suivie par une interaction positive entre le

- ⋮ pacificateur et sa cible, de ce fait apaisant le conflit et protégeant les relations formées
- ⋮ entre les trois parties.

4.5 Les coalitions

DÉFINITION

Une **coalition** est majoritairement agonistique et peut être définie comme une association de deux ou plusieurs membres d'un même groupe joignant leurs forces dans leur attaque contre un ou plusieurs autres individus.

L'autre forme d'intervention est agressive et représente une coalition (**Fig. 4.4 b**). Ces coalitions sont l'exemple typique d'un comportement coopératif : intervenir agressivement dans un conflit est risqué pour celle ou celui qui intervient en termes de blessures physiques, de dépense en temps et en énergie. En même temps, les coalitions sont bénéfiques à celle ou celui qui reçoit l'aide parce que cela augmente ses chances de gagner. Ces interventions sont donc intimement liées à la qualité de la relation sociale entre les individus concernés (en termes de lien de parenté ou d'amitié par exemple), à l'enjeu derrière le conflit (en termes d'accès à un partenaire de reproduction ou de statut social) et aux circonstances probablement opportunistes offertes par la situation (proximité physique, disponibilité, effet d'audience). Elles ont été beaucoup étudiées chez les primates non humains et ont parfois été considérées comme uniques à ces animaux puisque requérant des capacités cognitives élevées, mais elles existent aussi chez de nombreuses autres espèces, par exemple les hyènes tachetées, les loups, les coatis, etc. Chez les dauphins, deux types de coalitions ou alliances ont été démontrés. Un premier niveau (*first-order alliances*) consiste en des paires ou trios de mâles qui coordonnent leurs comportements pour maintenir les femelles près d'eux et se reproduire avec elles. Un deuxième niveau (*second-order alliances*) consiste au regroupement de plusieurs *first-order alliances* en *super-alliances* pour voler des femelles d'autres *super-alliances*.

Remarque Les interventions pacifiques et agonistiques peuvent toutes deux être considérées comme des coalitions en cela qu'elles constituent des interactions tripartites. Lorsqu'elles sont répétées de façon cohérente, c'est-à-dire qu'un individu en soutient systématiquement un autre dans ses conflits, et que les interventions sont réciproques et durables dans le temps, elles peuvent alors être considérées comme des alliances.

5 Apprentissage social, culture et tradition

L'un des avantages remarquables de la vie sociale est de pouvoir observer et interagir avec ses congénères. Les relations sociales peuvent servir de base à une transmission sociale – de tâches, de techniques, d'habitudes, de traditions – de parents à juvéniles (transmission verticale), d'adultes à juvéniles non apparentés (transmission oblique)

ou entre individus d'une même classe d'âge (transmission horizontale). Ce peut être comment trouver et manger un certain type de nourriture, où installer un nid, comment s'occuper d'un jeune, ou quel type de partenaire choisir par exemple.

5.1 L'apprentissage social

DÉFINITION

L'**apprentissage social** constitue l'acquisition de connaissances sur l'environnement (écologique, social, biologique) à travers l'observation, l'imitation ou l'enseignement d'autres individus.

Par définition, l'apprentissage social dépend des dynamiques sociales qui régissent les relations entre individus. En effet, puisque l'acquisition d'informations sur l'activité des autres est influencée par la proximité spatiale entre les individus, toutes choses étant égales par ailleurs, la tolérance sociale des individus qui savent (les « experts ») pour les individus qui ne savent pas (les « naïfs ») affectent la probabilité qu'un individu naïf acquiert le comportement de l'individu expert. De nombreuses recherches s'intéressent aux caractéristiques des individus experts et naïfs et à leur influence sur la transmission sociale des comportements. Par exemple, chez les mésanges, les jeunes femelles et les mâles subalternes ayant de plus grandes capacités à innover sont susceptibles d'acquérir plus de nouveaux comportements que les autres. Il n'y a cependant pas d'effet des caractéristiques des individus experts sur la probabilité d'apprentissage des individus naïfs. Chez les singes vervets en revanche, les femelles adultes, qui passent leur vie dans le groupe où elles sont nées, sont les modèles les plus copiés comparé aux mâles adultes ou subadultes. Leur technique de nourrissage est donc plus susceptible de se propager dans leur groupe.

Un des exemples les plus marquants de transmission sociale est celui des mésanges ayant appris à retirer l'opercule des bouteilles de lait laissées sous les porches des maisons dans le sud de la Grande-Bretagne au début du ^{xx}^e siècle (**Fig. 4.5**). Une fois acquis au sein d'une population, ce comportement s'est propagé rapidement à toute l'Angleterre suggérant un effet d'apprentissage social. Ces comportements se sont répandus par ailleurs chez d'autres espèces d'oiseaux dans le même temps (notamment des corvidés). Chez les macaques japonais, la transmission de techniques de nettoyage de nourriture, de techniques de toilettage ou bien de jeu avec des pierres est influencée par les relations de parenté entre individus ainsi que leur différence en âge ou en sexe. Il existe des modèles statistiques visant à quantifier la part d'apprentissage social par rapport à la part d'apprentissage individuel dans l'acquisition d'un nouveau comportement au sein d'une population, par exemple le NBDA ou *Network-Based Diffusion Analysis*, une analyse des réseaux sociaux à travers lesquels ces comportements sont transmis. La fréquence, la vitesse ou les voies de transmission peuvent aussi être caractérisées par l'analyse des réseaux sociaux. Ces techniques sont maintenant bien développées et plus efficaces que les simples courbes d'apprentissage qui étaient utilisées auparavant.

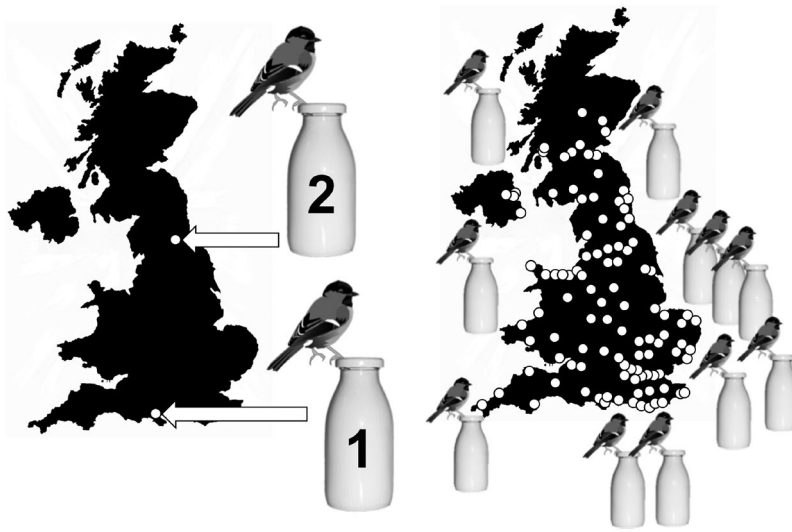


Figure 4.5 – Cartes des origines (gauche) et de la propagation (droite) du comportement d'ouverture des bouteilles de lait par les mésanges en Grande-Bretagne entre 1935 et 1947 (modifié à partir de Hinde & Fischer 1949 *British Birds* 42: 347-357 et Lefebvre 1995 *Behavioral Processes* 34: 43-53).

Cette transmission sociale peut se faire selon plusieurs voies d'apprentissage ou d'acquisition : l'attraction, la facilitation, l'émulation, l'imitation, ou l'enseignement. Ces processus se divisent principalement en deux catégories, ceux qui mènent directement à un apprentissage et ceux qui ne font que faciliter indirectement un apprentissage.

Parmi les processus qui ne font que faciliter indirectement un apprentissage social, on trouve l'attraction par le stimulus (*stimulus enhancement*) ou l'attraction locale (*local enhancement*). Ces deux processus reposent sur l'attraction des individus naïfs soit pour le stimulus (l'objet manipulé, ou le produit de la manipulation de l'objet, par exemple des graines vides), soit pour le lieu où la manipulation a eu lieu (par exemple, le porche des maisons en Grande-Bretagne). Les exemples sont nombreux : les oiseaux charognards comme les vautours sont bien connus pour repérer un site de nourriture en observant d'autres oiseaux voler au-dessus d'une carcasse. De même, les hyènes tachetées sauvages à qui on présente une boîte fermée contenant de la nourriture sont plus susceptibles de manipuler les systèmes d'ouverture de la boîte lorsqu'elles ont observé d'autres individus le faire mais elles n'ont pas forcément plus de succès à innover et à ouvrir la boîte elles-mêmes (voir **Méthode**, **Fig. 4.6**). L'attraction permet donc d'orienter le comportement des individus naïfs vers un objet, un résultat de manipulation ou un événement, mais l'apprentissage est plutôt individuel.

Parmi les processus menant directement à de l'apprentissage social, on peut citer d'abord le conditionnement social des préférences alimentaires dont les études sur les rats sont des exemples désormais classiques. Un individu naïf peut ainsi acquérir une préférence pour un aliment nouveau après avoir été exposé à un individu qui vient juste de manger cet aliment. Un contact direct entre les deux individus n'est pas forcément

nécessaire pour que le conditionnement social se produise. Il repose en fait sur un signal olfactif présent dans l'haleine de l'autre individu. Un autre processus, l'émulation, consiste à copier le résultat de l'action d'un individu plutôt que de reproduire son action *per se*. Il existe plusieurs formes d'émulation, l'une d'entre elles étant ce que l'on appelle *affordance learning*, c'est-à-dire ce qu'il est possible de réaliser avec un objet. Ce phénomène est illustré avec l'exemple d'un chimpanzé qui, en observant un autre individu casser des noix ouvertes à l'aide d'une pierre, peut apprendre que ces noix 1/ peuvent être cassées et 2/ contiennent un cœur comestible.

Remarque Les comportements les plus complexes peuvent être basés sur des mécanismes cognitifs relativement simples comme le montrent les recherches sur les insectes sociaux. Les mécanismes de l'apprentissage social développés ici peuvent être analogues à ceux détaillés pour les apprentissages non sociaux décrits dans le chapitre 2. Par exemple, les bourdons sont capables de changer de préférence de fleurs en choisissant la même couleur de fleurs à butiner que celle des fleurs butinées par des congénères. Ce changement est réalisé dès le premier essai expérimental où le bourdon « naïf » observe le bourdon « expert » butiner une fleur d'une certaine couleur non familière. Cette attraction pour une nouvelle ressource non familière par rapport à une autre plus familière sous l'influence de la simple présence de congénères (attraction par le stimulus (*stimulus enhancement*) ou attraction locale (*local enhancement*)) repose certainement sur des informations visuelles et olfactives. En effet, les bourdons ne recrutent pas directement leurs congénères comme les abeilles. Cette étude indique aussi que les bourdons, avec un petit cerveau, et par des mécanismes simples, utilisent les informations sociales à disposition pour faire des choix plus efficaces, en termes de stratégie optimale de recherche de nourriture, qu'une exploration individuelle. De plus, il est fréquemment démontré que l'apprentissage social covarie avec l'occurrence d'apprentissages non sociaux, certaines espèces peu sociales sont aussi capables d'apprentissage social (la pieuvre par exemple).

Encart 4.3

Qui, quand, quoi, que copier et les compromis évolutifs entre information et désinformation

• Fake news ! Ce terme *trendy* 2016-2017 a fait le tour des médias et réseaux sociaux.
• Les mécanismes de prise de décision quant à qui, quand, quoi, et que copier, imiter ou émuler est un sujet de recherche sérieux. En général, la transmission d'informations et l'apprentissage social sont considérés comme adaptatifs pour les individus, c'est-à-dire à forte valeur pour la survie et la reproduction. Néanmoins, dans certaines situations, la transmission sociale peut être défavorable à certains individus, par exemple lorsque l'information est fausse, incomplète ou périmée. De plus, l'information provenant du comportement des autres peut entrer en conflit avec ses informations personnelles.
• Les damiers communs, ou capucin damier – un petit passereau, modifient leur choix de site de nourrissage lorsque le nombre d'individus observés activement en train de manger sur ce même site est plus grand. L'influence sociale est plus grande dans ces choix que l'expérience directe des individus sur la richesse d'un site (un site pauvre

- contenant beaucoup de congénères en train de se nourrir sera préféré à un site riche
- dépeuplé). De façon similaire, des guppys qui ont appris une longue route sinueuse
- jusqu'au site de nourriture en suivant un individu expert continuent à suivre cette
- route malgré l'existence d'une route plus courte, moins coûteuse en énergie, alors
- que les poissons seuls apprennent rapidement à choisir la route la plus courte. Les
- individus ont donc tout intérêt à essayer de comparer les informations qu'ils acquièrent
- socialement à celles qu'ils acquièrent par eux-mêmes. *No easy task indeed* pour les
- humains quand les informations sont aussi nombreuses, éphémères, et de sources
- aussi variées qu'aujourd'hui.

a) L'imitation

Le processus le plus controversé dans la littérature sur l'apprentissage social chez les animaux reste probablement celui de l'imitation. Il y a peu de consensus sur ce que constitue la vraie imitation, sur le degré d'exactitude avec lequel l'individu naïf doit recopier ce que l'individu expert fait et sur le fait de pouvoir caractériser l'imitation à travers des comportements innovants ou à travers des comportements déjà existants. L'imitation peut être contextuelle, c'est-à-dire qu'un individu effectuera un geste ou une action dans un contexte spécifique plus fréquemment après avoir observé directement un autre individu faire le même geste ou action dans ce même contexte. Par exemple, dans une série d'expériences, les pigeons apprennent à appuyer sur une pédale pour obtenir de la nourriture ; avec le bec lorsqu'une lumière blanche s'allume ou avec la patte lorsqu'une lumière verte s'allume ou inversement. Deux groupes de pigeons sont formés et chacun est entraîné pour une des deux conditions (lumière blanche – patte et lumière verte – bec, ou lumière blanche – bec et lumière verte – patte). Des pigeons entraînés à réaliser l'une des deux tâches ont la possibilité de regarder un autre individu effectuer la même tâche de façon congruente ou non congruente par rapport à ce qu'ils ont déjà appris. Ils sont ensuite entraînés à faire la tâche inverse de celle qu'ils ont déjà apprise. Les pigeons qui ont observé un congénère entraîné à la tâche inverse seront plus performants dans la tâche que les autres. Il y a donc une imitation spécifique au contexte chez les pigeons. Il peut aussi y avoir une imitation dite de production, c'est-à-dire concernant la production par apprentissage d'un comportement qui n'est pas déjà dans le répertoire de l'individu. Ce peut être aussi dans la production d'une nouvelle séquence d'actions à effectuer, bien que les actions uniques qui la composent soient déjà connues.

Le dispositif expérimental classique est celui du fruit artificiel (voir **Méthode, Fig. 4.6**). Le fruit artificiel peut être ouvert de plusieurs façons différentes par une combinaison de deux actions, par exemple tirer la tige métallique puis presser la poignée vers le bas, ou pousser la tige métallique et pousser la poignée vers le haut. Bien que toutes les combinaisons soient possibles et ouvrent la boîte, des chimpanzés soumis à ce dispositif copient fidèlement la séquence d'actions qui leur est montrée.

MÉTHODE

Le fruit artificiel consiste en une boîte contenant de la nourriture et dont l'ouverture est bloquée par plusieurs systèmes de verrous, par exemple des tiges métalliques et des poignées ou des boutons de différentes couleurs et une ouverture pousser/

tirer (**Fig. 4.6**). Il existe plusieurs façons d'ouvrir cette boîte afin d'accéder à la nourriture.

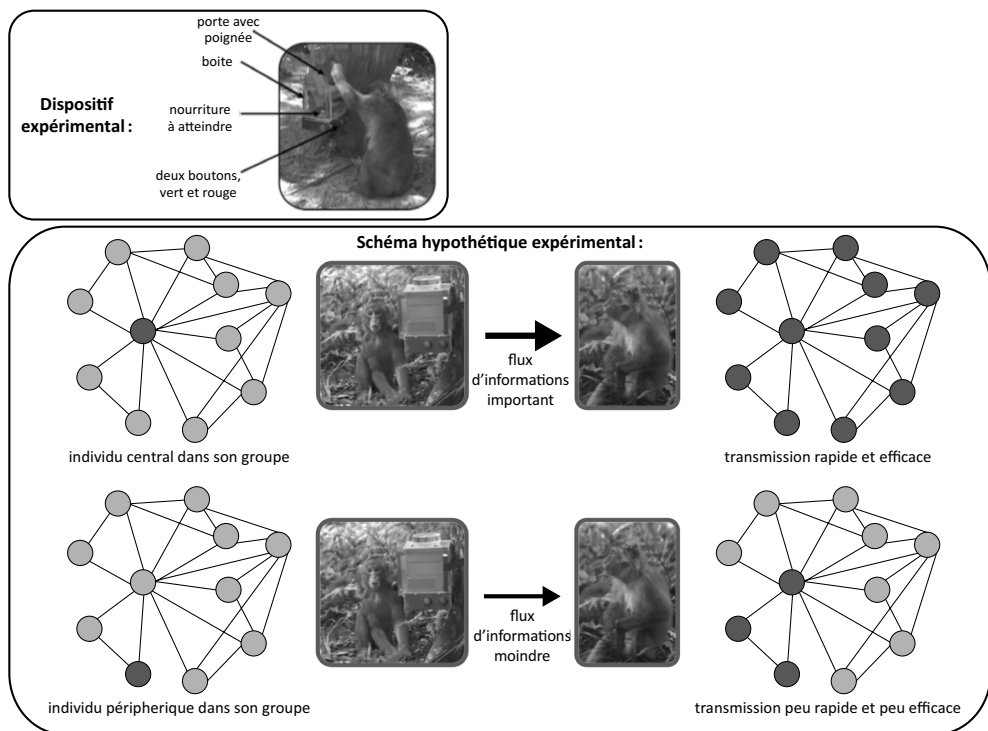


Figure 4.6 – Dispositif et expérience de diffusion culturelle.

a) Exemple de fruit artificiel. Le dispositif consiste en une boîte fermée par une porte contrôlée par deux boutons. La porte s'ouvre en tirant ou en glissant sur le côté (cadre du haut) après avoir appuyé sur un des deux boutons pour débloquer le mécanisme de fermeture ; **b)** Schéma d'hypothèses d'expérience (cadre du bas). Le choix d'un individu expert (socialement important ou non) influence respectivement positivement ou négativement la vitesse et l'efficacité de la transmission du comportement au reste du groupe. Photographies: Dr Christof Neumann; IPHC-DEPE-CNRS-Université de Strasbourg et Kyoto University Primate Research Institute & Wildlife Research Centre.

L'idée des expériences de diffusion culturelle est d'importer artificiellement une innovation comportementale au sein de plusieurs groupes. Par exemple, un ou plusieurs individus sont entraînés à ouvrir cette boîte à l'écart des autres afin qu'elle ou il soit l'unique expert. Il s'agit ensuite de laisser l'expert produire ce comportement à la vue de tous et de traquer la diffusion de ces innovations. Il est nécessaire de comparer la diffusion du comportement à la diffusion qui peut potentiellement exister dans des groupes naïfs, c'est-à-dire sans expert. Les prédictions sont que les groupes avec des individus experts vont acquérir les nouvelles techniques d'acquisition de nourriture plus rapidement et efficacement que les groupes naïfs. On peut même analyser le rôle social des individus

dans la diffusion des techniques, par exemple en comparant un individu expert important socialement par rapport à un individu plus périphérique dans le groupe (**Fig. 4.6**).

b) L'enseignement

Bien entendu, différents processus peuvent être en jeu en même temps lors des apprentissages et il est souvent très difficile, expérimentalement ou à travers l'observation, de déterminer le ou lesquels guide(nt) majoritairement l'apprentissage des individus. Une modalité d'apprentissage, bien définie et très commune chez les humains et de plus en plus explorée chez les animaux, est l'enseignement. **L'enseignement** est caractérisé par la participation active d'un individu expert dans la facilitation de l'apprentissage d'individus naïfs. Cette définition répond à trois critères : 1/ l'individu expert modifie son comportement en présence de l'individu naïf ; 2/ l'individu expert encourt un coût ou ne reçoit pas de bénéfice immédiat ; et 3/ l'individu naïf acquiert une connaissance ou une technique plus rapidement et efficacement suite à l'enseignement que ce qu'il ne ferait sans son intervention. Certains chercheurs argumentent que l'enseignement nécessite d'anticiper, de montrer un certain degré d'**intentionnalité**, et de pouvoir attribuer des états mentaux aux autres (en l'occurrence l'expert attribue une ignorance au naïf). Cette perspective semble circonscrire les capacités d'enseignement aux humains. De nombreux chercheurs proposent de suivre une perspective plus adaptative ou fonctionnelle selon laquelle l'enseignement ne requiert pas nécessairement des capacités d'anticipation et d'intentionnalité particulière. Ainsi, les fourmis *tandem running* cherchent souvent la nourriture à deux, un individu derrière l'autre. Les individus qui connaissent la localisation de nourriture et qui mènent la route modifient leur vitesse de telle façon qu'ils n'avancent bien que lorsqu'ils sentent le mouvement des antennes de l'individu naïf sur eux, indiquant qu'il suit bien. Cela réduit drastiquement la vitesse du tandem mais les suiveurs apprennent la route à suivre plus vite que s'ils étaient seuls et peuvent ensuite devenir meneurs à leur tour. Ces comportements s'inscrivent dans le cadre très large des comportements altruistes chez les hyménoptères sociaux. Chez les suricates, ce sont les individus plus âgés qui apprennent aux jeunes comment attraper et manipuler les scorpions, proies dangereuses car venimeuses (**Fig. 4.7**). Ils commencent par donner des scorpions morts puis des scorpions aux capacités réduites (sans queue empoisonnée) jusqu'aux scorpions vivants, au fur et à mesure que les jeunes grandissent et améliorent leurs techniques de chasse. Cependant des chercheurs de l'Université de Cambridge ont montré que ces comportements considérés originellement comme « pédagogiques » sont peu flexibles et interviennent chez le suricate sans que les adultes n'aient à attribuer des états mentaux aux plus jeunes, en réponse aux seuls cris des jeunes dans le terrier. Chez les cratéropes bicolores, les adultes émettent des vocalisations ressemblant à des ronronnements (*purr*) accompagnées de battements des ailes quand ils reviennent au nid pour nourrir les jeunes, un comportement sans bénéfice apparent et plutôt risqué en termes de détection par les prédateurs et uniquement émis en présence de jeunes. Les jeunes associent très vite ces vocalisations à l'alimentation. Dans des conditions non expérimentales, ils répondent aux vocalisations dès l'âge de 13 jours. Lorsque la

fréquence de ces cris est artificiellement augmentée *via* des expériences de repasse (voir **Méthode**, Fig. 4.8), ils sont capables d'exprimer cette réponse conditionnée dès 11 jours. De plus, les jeunes sont moins susceptibles de répondre à ces vocalisations dès 11 jours si elles sont émises en dehors des temps de nourrissage. Ces résultats montrent donc que les adultes enseignent aux jeunes l'association vocalisations – nourriture de manière bien spécifique.

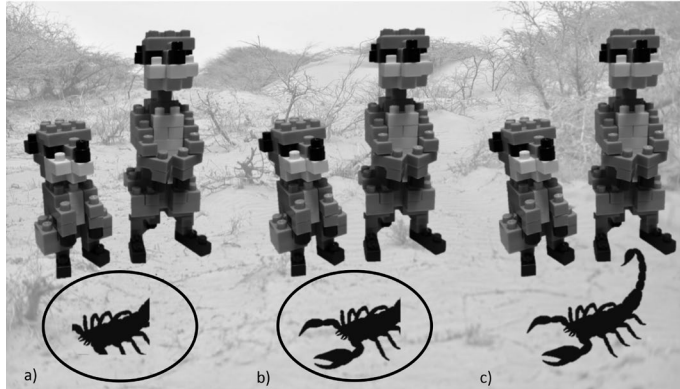


Figure 4.7 – Suricate adulte «enseignant»
à un jeune comment manipuler un scorpion.

- a) le scorpion est d'abord présenté mort et dépourvu de ses appendices dangereux; b) le scorpion est ensuite présenté vivant mais sans sa queue venimeuse; c) le scorpion est enfin présenté en vie et entier.

5.2 Culture et tradition

La culture se définit par la transmission stable de comportements ou de connaissances entre individus d'un groupe ou population au sein d'une génération ou entre les générations. L'apprentissage social est essentiel à la culture et aux traditions, mais n'est pas suffisant pour les démontrer. Les comportements acquis peuvent en effet être transmis d'un individu à l'autre mais ne pas perdurer au cours du temps ou d'une génération à l'autre. Pour que ces éléments deviennent des traditions, la transmission doit être culturelle. La transmission culturelle peut mener à une différenciation des groupes/populations en sous-groupes/populations partageant une même variante d'une entité ou comportement. Certains chercheurs argumentent que la définition de la culture doit comprendre des concepts plus complexes comme des innovations de technicité augmentée et cumulées dans le temps ainsi que dans plusieurs domaines différents; d'autres suggèrent que tout comportement peut être qualifié de culturel à partir du moment où il est transmis socialement. Dépendamment de la définition utilisée, la culture est circonscrite, ou pas, à l'espèce humaine.

Malgré ces controverses, les exemples avérés sont certainement nombreux chez les animaux. Les rats noirs en Israël, par exemple, sont extrêmement doués pour ouvrir les pommes de pin et en extraire les pignons, mais c'est une tâche délicate qu'ils ne

peuvent probablement pas apprendre seuls par essai-erreur. Une série d'expériences a démontré que non seulement l'apprentissage social est essentiel à l'acquisition de cette capacité mais qu'elle est apparemment uniquement transmise et héritée de la mère à son jeune, c'est-à-dire verticalement, et non horizontalement entre adultes. Des jeunes élevés par une mère « experte » en extraction de pignons acquièrent la technique d'extraction à l'âge de trois mois alors que des jeunes élevés par une mère « naïve » n'acquièrent jamais la technique. Des jeunes nés d'une mère experte mais élevés par une mère naïve n'apprennent jamais la technique alors que des jeunes nés d'une mère naïve mais élevés par une mère experte arrivent à extraire les pignons de pin. Les jeunes apprennent la technique spécifique de l'expert. Les rats adultes peuvent aussi apprendre à décortiquer les pommes de pin si on leur présente des indices de la tâche à accomplir. Sur 51 rats testés, 35 individus mis en présence de cônes semi-décortiqués arrivent finalement après 4 semaines à décortiquer le reste du cône et à en extraire les pignons et 90 % d'entre eux finissent par pouvoir décortiquer complètement et efficacement des cônes intacts. Ce qui est intéressant, c'est que les rats forment deux sous-populations distinctes en fonction de la nourriture qu'ils exploitent dans les forêts de conifères : les rats qui sont très efficaces pour ouvrir les cônes de pin semblent incapables d'ouvrir les cônes de cyprès et inversement. Il y a donc une transmission culturelle spécifique de l'extraction de graines de cônes et une division en sous-populations selon le variant culturel utilisé et disséminé. Un autre exemple typique est celui de la transmission transgénérationnelle des vocalisations chez les oiseaux et les cétacés, comme les baleines. Les orques vivant au large de l'île de Vancouver sont réparties en deux groupes distincts, les *residents* (celles qui restent dans la zone toute leur vie toute l'année) et les *transients* (celles qui quittent la zone). Les *residents* vivent en groupes (ou *pods*) d'une douzaine d'individus, centrés autour des matriarches et de leurs descendantes femelles. Ces individus n'ont jamais été observés changer de groupes alors que les *transients* forment des agrégations d'en moyenne 3 individus et peuvent voyager en dehors de leur zone natale avec d'autres *transients*. La variation des vocalisations entre les différents *resident pods* est considérable. Chaque *pod* a entre 7 et 17 sets de vocalisations distincts. Ces dialectes sont maintenus malgré les interactions fréquentes entre individus des différents *pods* et malgré le fait que certains *pods* partagent certaines vocalisations et peuvent être regroupés au sein de « clans acoustiques ». Ces clans acoustiques sont principalement formés sur la base d'une transmission horizontale entre adultes ou entre jeunes interagissant fréquemment. D'autres variations entre *pods* existent comme le régime alimentaire : les *residents* se nourrissent principalement de poissons alors que les *transients* chassent aussi des phoques et des manchots. La culture chez les cétacés s'étend à d'autres domaines comme l'utilisation de l'environnement, les techniques de chasse ou les signaux sociaux. Les différents *pods* et clans forment clairement des sous-populations dites culturelles.

6 La communication référentielle

DÉFINITION

La **communication référentielle** est l'utilisation de signaux de communication – dits signaux à fonction référentielle – qui font référence à /ou communiquent des informations pertinentes sur un objet ou un événement et qui permettent aux receveurs de sélectionner une réponse comportementale appropriée à une situation donnée.

La communication référentielle est un des éléments principaux du langage chez l'humain. Les signaux à fonction référentielle s'appliquent non seulement à la production linguistique mais aussi aux gestes, aux expressions faciales, et aux postures du corps. Pour qu'un **signal** soit considéré comme référentiel, il doit remplir au moins deux critères liés à la fois à sa production et à sa perception : d'abord, il doit y avoir une association claire et non ambiguë entre le signal et le contexte qui le déclenche de sorte que le signal puisse « signifier » l'événement ou l'objet par procuration. Ensuite, le signal d'un événement doit entraîner une réponse comportementale chez les receveurs comme si l'événement avait lieu.

Un des exemples les plus connus concerne la réaction aux prédateurs chez les singes vervets. Les singes vervets produisent systématiquement une vocalisation différente en fonction de l'identité du prédateur rencontré, un aigle (aérien), un léopard (terrestre très dangereux) ou un serpent (terrestre un peu dangereux). Les chercheurs ont observé et testé par des expériences de repasse acoustique, (voir **Méthode, Fig. 4.8**) que les congénères qui entendent ces vocalisations adoptent le comportement approprié au prédateur « signalé » : ils regardent au ciel et se réfugient au sol ou sous les arbres en réponse au cri « aigle », grimpent dans les arbres immédiatement si c'est un cri « léopard », et scannent les alentours au sol en adoptant une posture de vigilance en cas de cri « serpent ». Ces expériences ont donc révélé que les vocalisations peuvent contenir des informations pertinentes sur le type de prédateur rencontré et que les singes ont une bonne capacité à attribuer un sens aux vocalisations émises puisque les réponses comportementales sont appropriées.

Remarque Une étude récente nuance ces résultats en montrant que ces vocalisations sont en fait un signal gradué qui peut provoquer plusieurs réactions en fonction du contexte et de l'émetteur.

La communication référentielle semble plus sophistiquée encore chez les suricates. Non seulement leurs cris d'alarme indiquent quel type de prédateur est en vue mais ils signalent aussi le degré d'imminence du danger. Des analyses acoustiques détaillées de ces cris montrent qu'au lieu de coder pour l'un ou l'autre, les cris d'alarme des suricates ont un double encodage, un encodage référentiel renvoyant aux événements ou objets externes et un encodage émotionnel communiquant l'état motivationnel interne de l'émetteur. Cela permet aux individus de répondre de façon adaptée aux prédateurs tout en prenant des décisions rapides et précises : décision d'interrompre ses autres activités,

comme la recherche de nourriture, par exemple. La communication référentielle existe aussi chez les abeilles. Les individus qui reviennent à la ruche ou à la colonie après avoir trouvé et butiné une nouvelle ressource effectuent une danse de recrutement (*waggle dance*) destinée à informer les autres abeilles des caractéristiques de cette nouvelle ressource. Cette danse indique non seulement la direction et la distance de cette nouvelle ressource, mais elle permet aussi de sensibiliser les abeilles « naïves », qui ne connaissent pas la ressource, à l'odeur des nouvelles fleurs visitées par les « experts », qui viennent de butiner la ressource. De cette façon, chaque abeille n'a pas besoin de d'explorer par elle-même la région autour de la ruche ou colonie mais peut aller directement butiner une ressource profitable.

MÉTHODE

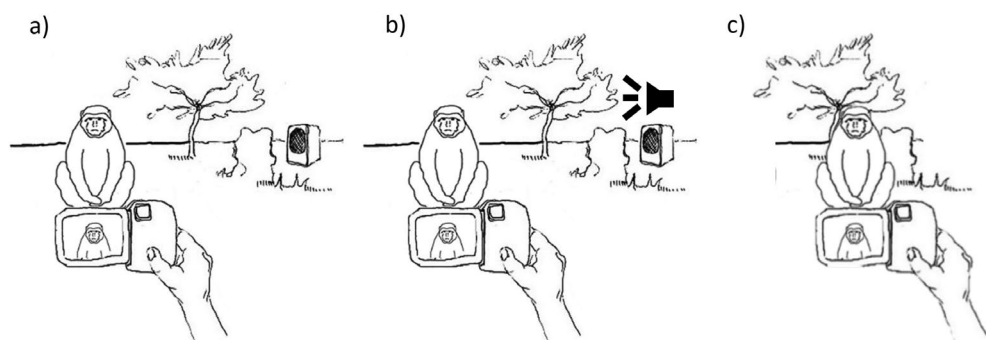


Figure 4.8 – Dispositif et expérience de repasse acoustique.

a) Les conditions idéales d'expérience sont remplies : l'individu test est seul, dans une position et une activité relativement neutres et le haut-parleur est bien positionné par rapport à l'individu et bien dissimulé ; b) le haut-parleur diffuse la vocalisation test préalablement enregistrée ; c) l'individu a réagi : il a approché le haut-parleur montrant son intérêt pour la vocalisation. Celui-ci a été dissimulé complètement à l'approche de l'individu test pour éviter une éventuelle habitude au dispositif. Crédit dessin, modifié pour cette figure : Fischer et al. 2013.

La méthode décrite dans la figure ci-dessus a permis de découvrir que beaucoup d'animaux sont capables de reconnaître individuellement leurs partenaires, leur rang de dominance ainsi que les individus appariés pour la reproduction. Elle est donc idéale pour déterminer si les animaux reconnaissent les types de vocalisations qui sont émis par leurs congénères. Le suivi de la réaction des receveurs permet en effet de manipuler la production et de tester les réponses du récepteur. Idéalement, sur le terrain, les chercheurs travaillent à deux, l'un s'occupe du haut-parleur qui va diffuser le cri préalablement enregistré, l'autre s'occupe d'enregistrer les réponses de l'individu testé (avec une caméra vidéo par exemple). Il va s'assurer que les conditions de repasse sont idéales. En effet, il est crucial de remplir certaines conditions pour que la situation reste pertinente pour l'animal : le haut-parleur doit se situer à 90 degrés du sujet testé, bien dissimulé par un buisson ou autre (**Fig. 4.8a**), il doit émettre la vocalisation dans une direction plausible par rapport au sujet (par exemple, si c'est un cri de prédateur ailé, il est peu probable que cela vienne du sol) ; le sujet doit se trouver

dans une position et montrer une activité plutôt neutre (par exemple assis au repos sans dormir) pour éviter qu'un comportement entamé n'interfère avec la réponse au son; si les vocalisations émises sont celles de prédateurs spécifiques ou d'individus particuliers, ceux-ci ne doivent pas être dans le champ de vision de l'individu testé ni soudainement apparaître dans la direction opposée d'où a été émise la vocalisation (Fig. 4.8).

Les signaux référentiels ont aussi été étudiés dans le contexte de la recherche de nourriture et des interactions sociales. Cependant, les études sont complexes : d'une part, beaucoup des vocalisations utilisées dans un contexte alimentaire, par exemple, sont aussi utilisées dans d'autres contextes (comme les interactions sociales). D'autre part, dans le cas des vocalisations liées au contexte social, il n'est pas facile de déterminer si elles sont associées à l'état affectif de l'émetteur ou au congénère qui provoque la vocalisation. Un exemple assez clair concerne les macaques rhésus qui émettent cinq cris agressifs (*screams*) acoustiquement distincts associés à l'intensité de l'agression et au rang de dominance de l'agresseur. La repasse expérimentale de *screams* de jeunes à leur mère déclenchent aussi des réponses comportementales différentes : les mères réagissent plus fortement aux *screams* indiquant que leur jeune a été attaqué sévèrement et/ou par un individu de rang bas qu'à ceux indiquant que le jeune a subi une attaque moins sévère mais par un individu de rang haut. Cette capacité à réagir à l'intensité de l'agression et au rang de l'agresseur permet aux individus d'adapter finement leur réponse et d'évaluer la pertinence ou l'efficacité d'une éventuelle intervention.

De façon plus générale, la communication référentielle est fondamentalement sociale. D'une part, les signaux en relation avec des événements extérieurs sont presque toujours émis en interaction avec une **audience**. L'effet d'audience est ainsi défini comme la modification des comportements de communication en fonction de la présence et des caractéristiques d'autres individus à proximité. Ces modifications peuvent amener à retarder, amplifier ou supprimer les comportements de communication ou bien à changer la forme du signal. Les effets d'audience sont d'autant plus intenses que les individus présents à proximité ont de l'importance sociale (par exemple, individus au rang de dominance élevé, femelles fertiles, juvéniles). Ainsi, les femelles singes vervets produisent plus de cris d'alarme quand elles sont avec leur propre juvénile que lorsqu'elles sont avec un jeune non apparenté. Les mâles en produisent plus lorsqu'ils sont en présence de femelles que lorsqu'ils sont en présence d'autres mâles. Un autre élément fondamental de la communication référentielle est le fait que les individus émetteurs, en essayant d'atteindre un objectif précis, chercheraient à manipuler le comportement des receveurs. Les grands singes – chimpanzés, bonobos, orangs-outans, gorilles – sont connus pour leurs capacités à ajuster les modalités de production de leurs signaux gestuels en fonction du niveau d'attention du receveur supposé. Les bonobos utilisent moins de gestes audibles vs. silencieux lorsque leur partenaire de communication est attentif que lorsqu'il est inattentif. Les bonobos arrêtent d'émettre des signaux dès qu'ils ont atteint leur but (recevoir de la nourriture dans ce cas). Ils répètent leur signal (répétition) ou en utilisent de nouveaux (élaboration) lorsque les signaux sont inefficaces. Un exemple très parlant

est aussi celui de chimpanzés plus susceptibles d'émettre des cris d'alarme à la vue d'un serpent si leurs congénères sont ignorants de la présence du danger.

La communication référentielle, au moins telle que définie chez les humains, est donc non seulement caractérisée par une prise de conscience de l'audience mais aussi par l'évaluation des états « mentaux » (attention, état des connaissances) de cette audience. Tout le débat est de savoir si ce cadre théorique peut s'appliquer à l'étude de la communication animale.

Les points clés du chapitre

- 1 Certains animaux possèdent probablement des capacités cognitives sociales liées à la théorie de l'esprit; ils sont en tout cas capables de lire, interpréter et réagir aux comportements des autres individus.
- 2 Les animaux sont capables de se reconnaître les uns les autres.
- 3 Ils (re)connaissent leur rang et ceux des autres au sein du groupe, et qui est apparenté à qui.
- 4 Cela leur permet d'élaborer des stratégies de compétition et de coopération qui réduisent les coûts et optimisent les bénéfices de la vie sociale.
- 5 Par stratégies de compétition on entend établir une hiérarchie de dominance, contrôler et manipuler les autres.
- 6 Par stratégies de coopération on entend s'allier à des congénères, se réconcilier après un conflit, ou échanger réciproquement des services.
- 7 Des animaux sont capables d'apprendre de leurs congénères en observant leurs comportements.
- 8 Il existe de nombreux mécanismes d'apprentissages sociaux en fonction du contexte social ou environnemental.
- 9 Un de ces mécanismes, l'enseignement, semble assez rare chez les animaux.
- 10 La perpétuation de comportements dans un groupe au cours du temps et des générations peut indiquer l'existence de traditions culturelles. Des sous-populations peuvent se différencier selon ces « traditions ».
- 11 La communication référentielle intervient lorsque des animaux communiquent entre eux sur des événements (par exemple présence d'un danger ou d'une ressource alimentaire).



Testez-vous

- 4.1** Il existe une batterie de tests permettant d'évaluer les capacités cognitives sociales des individus dans le domaine de la théorie de l'esprit. Ce sont des tests qui mesurent :
- ☐ a. le suivi du regard, la prise de perspective et la reconnaissance dans le miroir
 - ☐ b. la reconnaissance dans le miroir, le suivi du regard, la prise de perspective, la lecture de l'attention et l'intention, et l'attribution de fausses croyances
 - ☐ c. les examens cognitifs d'Addenbrooke
- 4.2** Une hiérarchie est établie sur la base de :
- ☐ a. comportements de dominance ou de soumission
 - ☐ b. tirage au sort
 - ☐ c. l'ordre de naissance
- 4.3** Les chiens ont la capacité de reconnaître qu'un autre individu est dominant ou subordonné par rapport à eux :
- ☐ a. oui
 - ☐ b. non
- 4.4** La réconciliation est l'échange de comportements positifs :
- ☐ a. juste après avoir trouvé de la nourriture
 - ☐ b. juste avant de s'endormir
 - ☐ c. juste après un conflit
- 4.5** Les paires ou trios de mâles dauphins qui s'allient pour se reproduire avec des femelles sont appelés :
- ☐ a. first-order alliances
 - ☐ b. second-order alliances
 - ☐ c. game of thrones
- 4.6** Les mésanges apprennent à retirer l'opercule des bouteilles de lait par un mécanisme d'apprentissage social lié à :
- ☐ a. l'imitation
 - ☐ b. l'attraction locale
 - ☐ c. l'émulation
- 4.7** L'enseignement à proprement parler est très discuté chez les animaux :
- ☐ a. vrai
 - ☐ b. faux
- 4.8** Le fruit artificiel est un dispositif classique des expériences de :
- ☐ a. repasse acoustique
 - ☐ b. diffusion culturelle
 - ☐ c. transmission acoustique

4.9 Quelle(s) est(sont) la(les) combinaison(s) de vocalisation-réaction correcte(s) :

- ☐ a. cri « léopard » / posture de vigilance
- ☐ b. cri « aigle » / grimper dans les arbres
- ☐ c. cri « serpent » / se réfugier sous les arbres
- ☐ d. aucune



Entraînez-vous

- 4.1** Pourquoi le test du miroir est-il utilisé pour montrer les capacités d'attribution d'états mentaux aux autres ?
- 4.2** Quels sont les avantages et les inconvénients de la vie en groupe ?
- 4.3** Expliquer quels sont les différents comportements qui permettent aux individus de signaler leur dominance ou leur subordination aux autres membres du groupe. Cela signifie-t-il qu'ils reconnaissent leur place dans la hiérarchie ?
- 4.4** Décrivez les mécanismes les plus répandus intervenant dans les actes coopératifs. Donnez des exemples.
- 4.5** Quel est le rôle joué par la pacification ? Quel(s) est(sont) le(s) avantage(s) pour celui qui intervient ?
- 4.6** Est-ce que la transmission d'information est toujours adaptative ? Réfléchissez à la façon dont les individus peuvent faire en sorte de compenser ces inconvénients.
- 4.7** Imaginer des expériences de diffusion culturelle pour tester l'influence des caractéristiques individuelles ou dyadiques sur la transmission.
- 4.8** Les animaux ont-ils une culture ?
- 4.9** Comment peut-on définir des règles de communication animale si les animaux n'ont pas de langage à proprement parler ?



- 4.1** Il existe une batterie de tests permettant d'évaluer les capacités cognitives sociales des individus dans le domaine de la théorie de l'esprit. Ce sont des tests qui mesurent :
- b. la reconnaissance dans le miroir, le suivi du regard, la prise de perspective, la lecture de l'attention et de l'intention, et l'attribution de fausses croyances. Les examens cognitifs d'Addenbrooke sont utilisés pour tester la susceptibilité à la démence.
- 4.2** Une hiérarchie est établie sur la base de :
- a. comportements de dominance ou de soumission. Chez les chevaux, le poulain acquiert le rang de sa mère -1.
- 4.3** Les chiens ont la capacité de reconnaître qu'un autre individu est dominant ou subordonné par rapport à eux :
- a. oui. Beaucoup d'animaux sociaux ont cette capacité, mais elle peut être basée sur des critères plus simples, tels que l'âge (plus vieux = plus dominant) ou la morphologie (plus grand/gros = plus dominant) qui ne nécessitent pas forcément de savoir interpréter et prédire le comportement des autres.
- 4.4** La réconciliation est l'échange de comportements positifs :
- c. juste après un conflit. Elle n'est pas automatique et son occurrence peut être influencée par le contexte ou la sévérité du conflit et l'identité du partenaire opposant par exemple.
- 4.5** Les paires ou trios de mâles dauphins qui s'allient pour se reproduire avec des femelles sont appelés :
- a. first-order alliances. On ne connaît pas la façon dont les dauphins « décident » lequel obtient ensuite le droit ou l'opportunité de se reproduire.
- 4.6** Les mésanges apprennent à retirer l'opercule des bouteilles de lait par un mécanisme d'apprentissage social lié à :
- b. l'attraction locale. La diffusion de cette innovation est partiellement due au fait que les bouteilles de lait à l'opercule en aluminium étaient laissées sur le perron des maisons. Elle a complètement disparu lorsque l'opercule a été remplacé par des bouchons en plastique.
- 4.7** L'enseignement à proprement parler est très discuté chez les animaux :
- a. vrai. Il n'a pour l'instant été démontré que dans trois études publiées sur trois espèces différentes, mais qui sont discutables. Et chez les humains bien sûr !
- 4.8** Le fruit artificiel est un dispositif classique des expériences de :
- b. diffusion culturelle. Plusieurs études utilisent des vidéos de congénères exhibant un comportement particulier pour étudier sa diffusion, et donc ne nécessitent pas d'entraîner des « experts », ce qui peut demander du temps.
- 4.9** Quelle(s) est(sont) la(les) combinaison(s) de vocalisation-réaction correcte(s) :
- d. aucune. À vous de reconstituer les bonnes !



- 4.1** Le test du miroir atteste des capacités des individus à la reconnaissance de soi par l'intermédiaire de comportements d'exploration de son propre corps et de comportements dirigés directement vers une marque placée sur une zone du corps non visible. La reconnaissance de soi est considérée comme un des prérequis nécessaires à la conscience de soi et donc des autres.
- 4.2** Les avantages peuvent être une meilleure défense contre les prédateurs ou une optimisation de la recherche de nourriture ; les inconvénients sont une forte compétition entre individus pour l'accès à certaines ressources, comme la nourriture et les partenaires de reproduction.
- 4.3** Deux exemples sont la grimace avec dents découvertes des macaques rhésus et la position couchée des chiens. Ces comportements sont systématiquement dirigés vers des individus particuliers et pas d'autres, montrant que les individus reconnaissent leur place dans la hiérarchie.
- 4.4** La théorie de la sélection de parentèle dit qu'un comportement désavantageux (par exemple risqué) pour l'individu mais avantageux pour ses apparentés peut favoriser la survie ou la reproduction de ces derniers. L'individu altruiste serait avantagé indirectement dans la propagation des gènes qu'il a en commun avec le bénéficiaire de l'altruisme. Les échanges peuvent aussi être basés sur la réciprocité entre deux individus, souvent équitables, ou selon la politique de l'offre et de la demande (appelée « marché biologique »). Par exemple, un individu « paie » un prix (aider un congénère à se défendre) pour un « service » (être aidé pour se défendre) en fonction de la loi de l'offre et de la demande.
- 4.5** La pacification a pour rôle d'arrêter les conflits en cours. Celui qui intervient apaise les conflits, protège ou renforce les relations formées entre les individus. En prenant partie, il peut potentiellement augmenter sa réputation sociale.
- 4.6** La transmission d'informations peut ne pas être toujours adaptative si l'information est fausse, incomplète ou périmée. Les individus peuvent essayer de comparer les informations qu'ils acquièrent socialement à celles qu'ils acquièrent par eux-mêmes, et évaluer leur valeur adaptative en fonction de la situation environnementale et sociale dans laquelle ils se trouvent.
- 4.7** Il s'agirait d'élaborer un fruit artificiel qui contient de la nourriture et qui peut s'ouvrir de deux façons, par exemple en poussant ou en tirant une porte. Un individu central apprend la technique « pousser », un individu périphérique apprend la technique « tirer ». La diffusion des deux techniques au sein du groupe est suivie après que les deux individus ont eu l'occasion d'utiliser leur technique devant les autres. Plus un individu est proche (proximité spatiale, ou d'affiliation) d'un individu expert, plus il aura l'opportunité d'apprendre facilement ou efficacement.



- 4.8** Cette question est débattue et dépend de la définition que l'on a de la culture, et des capacités cognitives que l'on pense liées à l'apprentissage social. Pour les chercheurs, la définition de la culture doit comprendre des concepts plus complexes comme des innovations de technicité augmentée et cumulée dans le temps ainsi que dans plusieurs domaines différents ; d'autres pensent que tout comportement peut être qualifié de « culturel » à partir du moment où il est socialement transmis.
- 4.9** La communication référentielle existe chez plusieurs espèces animales. Les signaux à fonction référentielle s'appliquent à la production linguistique et aux gestes, aux expressions faciales, et aux postures du corps. Les vocalisations chez certaines espèces constituent cependant un instrument de communication référentielle efficace.

Cognition, statut et bien-être de l'animal

La recherche en éthologie cognitive est mue par et, parfois, confrontée aux questions et attentes d'un public fasciné par « l'intelligence » animale. L'avidité du public en connaissances dans le domaine reflète bien l'évolution de notre relation à l'animal. Celle-ci a évolué lentement en Occident de l'Antiquité à la révolution industrielle : durant cette très longue période les espaces humains (villes, villages, espaces ruraux) sont complètement animalisés. Pendant plus d'un millénaire, l'humain vit en contiguïté spatiale et en continuité sensorielle avec les animaux domestiques (chevaux, bovins, ovins, chiens, chats, rongeurs...). Depuis la sédentarisation des populations, leur présence est indispensable au développement économique des sociétés. Cette situation a été bouleversée à partir du XVIII^e siècle avec l'apparition des moyens de transport, des engrais synthétiques, de la pétrochimie... Toutes ces découvertes « déqualifient » les animaux et les éloignent des espaces où vivent les humains. Dans la seconde moitié du XX^e siècle, la représentation du monde animal change probablement chez l'humain en quelques générations. Les humains ont maintenant une représentation fortement anthropomorphisée et affective de leurs animaux domestiques, la faune sauvage est mystifiée et idéalisée par les médias. Les autres animaux sont « utilitaires » (animaux de rente ou de laboratoire), ils constituent une faune « invisible ». Cette évolution rapide est bien illustrée en France et en Europe par le développement des dispositions juridiques concernant le bien-être des animaux de rente, de la loi Gramont en 1850 qui sanctionne les mauvais traitements aux animaux domestiques jusqu'à la reconnaissance de l'animal comme être sensible dans le code civil en 2015. L'éthologie cognitive naît dans ce contexte un peu passionnel où la perception que l'humain a de l'animal est en partie guidée par les relations affectives qu'il entretient avec ses animaux domestiques.

Un des enjeux de la discipline est d'apporter au législateur des données objectives qui lui permettront de mieux cerner le **statut juridique de l'animal**, sauvage ou domestique. Le chercheur se questionne sur l'expérience mentale que l'animal peut avoir de la souffrance, de l'anxiété, de l'émotion, de l'attachement social... On peut se demander si la frontière que le législateur place entre les êtres sensibles et non sensibles correspond à une « **frontière cognitive** ». Le cas échéant, est-il scientifiquement justifiable de placer cette frontière en fonction de la seule position phylétique des espèces ? (Elle est globalement placée, actuellement dans la loi, entre vertébrés et invertébrés.) L'éthologie cognitive peut aider à résoudre cette question ; nous avons vu dans le chapitre 3 que l'abeille construit des représentations mentales, elle élabore des concepts et peut montrer certaines formes simples d'apprentissage social avec un cerveau minuscule. Le fait d'avoir montré ces capacités remarquables chez des invertébrés n'implique pas

qu'elles existent chez tous les amphibiens ou les reptiles, ni chez les autres insectes. En l'état actuel de nos connaissances, nous n'avons aucune raison de postuler que les émergences cognitives des animaux correspondent aux emplacements des espèces sur l'arbre phylétique, ni même qu'elles soient en relation avec leur taux d'encéphalisation, au moins lorsqu'on compare des espèces de différents phyla (cf. chap. 2 § 2). Un cerveau miniature n'est pas une miniature de cerveau.

Lorsqu'on transpose ces raisonnements à l'éthique et au statut des différentes espèces, on est cependant confronté à certaines difficultés : d'un côté le principe de parcimonie pourrait amener le chercheur à prendre ces résultats avec prudence, en discutant des méthodes et des concepts utilisés, en particulier lorsque les expériences sont effectuées en conditions complètement contrôlées, sur de petits effectifs, avec des stimuli artificiels (cf. chap. 1). D'un autre côté le principe de précaution amène le législateur à postuler que ça n'est pas parce qu'un phénomène n'a pas été montré chez un animal qu'il n'existe pas. Le législateur peut donc considérer selon ce principe que toutes les espèces qui n'ont pas été encore sujettes aux investigations sur la cognition doivent être potentiellement traitées comme « sensibles ». Pour ne rien simplifier, la littérature rapporte très souvent qu'un animal possède telle ou telle capacité cognitive. Il est plus rare de trouver des travaux qui montrent qu'une espèce ne la possède pas. Par exemple on peut mettre en évidence qu'un animal a des capacités de catégorisation conceptuelle (cf. chap. 3 § 2), il serait beaucoup plus difficile, voire impossible, de montrer qu'il n'en possède pas. Avec ces contraintes délicates à contourner, les « **frontières cognitives** » qui pourraient définir si une espèce est sensible ou non sont difficiles à tracer dans le monde animal avec des arguments scientifiques. Cette perspective constitue cependant un des grands challenges des sciences de la cognition animale pour l'avenir.

Une illustration de l'influence des résultats de la recherche en éthologie cognitive sur la législation nous est donnée par l'évolution récente de la réglementation européenne sur le bien-être des animaux en expérimentation (Directive 2010/63/UE). Avec cette directive appliquée depuis 2013, l'Union Européenne rejoint le Canada et la Nouvelle-Zélande en intégrant les mollusques céphalopodes, donc pas moins de 700 nouvelles espèces (!), dans la liste des espèces « sensibles », donc soumises à la réglementation. Ces invertébrés ont changé de statut en Europe essentiellement sur la base de données qui concernent leurs capacités cognitives et comportementales, tant au cours de tests d'apprentissage, de mémoire (cf. chap. 2 § 3) que par la richesse de leur répertoire moteur et sensoriel. Les seules données de la physiologie des céphalopodes n'apportaient pas encore d'évidence indiscutable de leur capacité à percevoir la douleur. Cet exemple montre que l'éthologie cognitive peut fournir rapidement des informations précieuses et objectives sur les capacités de certaines espèces, par exemple à ressentir ou anticiper la douleur ou l'inconfort. Ces sujets de recherche se développent d'ailleurs rapidement dans le cadre de différents programmes européens en éthologie appliquée sur les animaux de rente.

ATTENTION !

La question d'un classement des espèces en fonction de leur « **statut cognitif** » est directement posée par la Directive 2010/63/UE elle-même : il y est indiqué notamment que l'espèce modèle utilisée au cours d'une expérience doit être choisie de telle sorte qu'elle soit le moins à même de ressentir de la douleur, de la souffrance et de l'anxiété (Dispositions Générales, articles 12 et 13). À la lumière des différents travaux reportés dans le présent manuel, le chercheur qui envisage une expérimentation animale peut se demander s'il doit choisir parmi les espèces les plus éloignées phylétiquement de l'humain (cette disposition de la Directive est souvent interprétée comme cela) ou parmi celles qui montrent les capacités cognitives les plus rudimentaires. Dans ce dernier cas, quelle espèce choisir pour ce type d'expérimentation entre une grenouille, vertébrée, et une pieuvre, invertébrée ? Le principe de parcimonie ou le principe de précaution ne sont pas d'une grande aide pour le chercheur confronté à ce choix. Seules des études rigoureuses de l'architecture cognitive de ces espèces peut apporter des éléments de réponses à cette question. On peut cependant rappeler ici, qu'il existe environ deux millions d'espèces d'invertébrés et quelques dizaines de milliers de vertébrés à qui l'on peut attribuer une position phylétique aisément, mais dont on ne connaît encore pas grand-chose sur l'architecture ou les capacités cognitives...

En plus d'amener quelques arguments scientifiques et éthiques sur le statut juridique à attribuer à différentes espèces, l'éthologie cognitive peut apporter des outils efficaces pour améliorer le **bien-être** des animaux en élevage, en captivité ou en expérimentation. Pour ne citer que deux exemples, l'étude des **biais cognitifs**, bien connus chez l'humain, est de plus en plus utilisée chez l'animal. Un biais cognitif est une modification de la représentation mentale d'une situation par rapport à la réalité. Le biais cognitif peut-être induit par de nombreux facteurs internes ou externes à l'organisme qui modifieront la représentation que le sujet se construit d'une situation. Par exemple, un sujet soumis à un choix ambigu (un exemple de méthode est donné dans le chap. 1) optera pour un comportement « pessimiste » ou « optimiste » en fonction de son expérience mentale préalable, de son état émotionnel et de sa personnalité. Chez l'humain, des comportements optimistes seront observés plus fréquemment chez des sujets ayant ou exprimant des émotions positives (voir la synthèse de Paula Hertel et Andrew Mathews, dans *Perspectives and Psychological Science*, 2011, 6(6), 521-536). Avec certaines limites (cf. chap. 1), différents arguments amènent maintenant les chercheurs à proposer ce type de test chez l'animal (voir par exemple le travail pionnier de Harding et collaborateurs en 2004, *Nature* 427, 312 sur le rat). Ces tests ont été réalisés avec succès sur différentes espèces (des mammifères aux insectes) ; par exemple les effets de la séparation animal-maître semblent entraîner des décisions pessimistes chez le chien (voir Mendl et collaborateurs en 2010, dans *Current Biology* 20(19) 839-840), mais la densité d'animaux en élevage ne semble par contre pas induire de biais cognitifs au cours de tests chez le cochon (voir Scolloa et collaborateurs en 2016, dans *Applied Animal Behaviour Science*, 153, 26-35). Ces travaux ouvrent de larges perspectives sur un plan appliqué pour mieux évaluer l'adéquation de conditions d'élevage avec les contraintes des espèces.

L'éthologie cognitive permet également d'aborder des comportements très riches en informations, mais autrefois délaissés par l'éthologie « classique » et par les psychologues comparatistes pour des problèmes de méthodes (cf. chap. 1). Parmi ces comportements, le **jeu** est très emblématique. En faisant une synthèse de l'état des connaissances dans le domaine Gordon Burghardt (2004) a proposé de définir précisément et d'étudier les mécanismes et les origines évolutives des comportements de jeu chez l'animal. Très schématiquement les comportements de jeu sont définis comme incomplètement fonctionnels dans le contexte où ils s'expriment. Ils peuvent intervenir de façon spontanée et correspondent à des exagérations ou des modifications des comportements adaptatifs de l'adulte (chasse, défense, communication...). Ils interviennent de façon répétée mais non stéréotypée. Ils sont exprimés plus fréquemment chez les juvéniles et plus fréquemment chez les mâles que chez les femelles chez les mammifères. Ils peuvent être dirigés vers des objets, peuvent être sociaux ou peuvent simplement correspondre à de l'exercice physique. Burghardt souligne un point extrêmement important : le jeu n'intervient que chez des animaux en bonne santé et non stressés. Ces comportements sont donc d'excellents moyens non invasifs d'évaluer rapidement le bien-être de nombreuses espèces. Le jeu a été décrit chez des mammifères, des oiseaux, des reptiles, des poissons, des mollusques, des crustacés, des insectes, des arachnides.

Nikolaas Tinbergen écrivait à propos du jeu (1963) qu'il « [...] ne pouvait pas être défini de façon scientifiquement objective » car il « sous-entendait trop d'anthropomorphisme et d'états subjectifs ». En devenant cognitive, l'éthologie dispose maintenant des moyens théoriques d'aborder scientifiquement les comportements de jeu et les états mentaux qui leurs sont associés (cf. chap. 1).

Les modèles animaux pour l'étude de la cognition, longtemps circonscrits aux espèces proches de l'humain se diversifient et continueront à se diversifier rapidement, les différents exemples abordés dans cet ouvrage et les quelques perspectives exposées ci-dessus en sont de bonnes illustrations.

Ludovic Dickel

Bibliographie

Chapitre 1

- Burghardt G.M. *The genesis of animal play: testing the limits*. 2004. The MIT Press
- Darwin C. *The expression of the emotions in man and animals*. 1872. Murray London Ed.
- Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection on the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1859. London J. Murray Ed. [L'origine des espèces au moyen de la Selection naturelle, ou la lutte pour l'existence dans la nature. (Trad. de la 5e et 6e édition anglaise). 1873. C. Reinward et Cie Paris Ed.]
- Gallistel C.R. *The organization of learning*. 1990, The MIT Press
- Gardner H. *Frames of Mind, The theory of multiple intelligence* 3e Ed. Basic Books New-York. 2011
- Griffin D.R. *The question of animal awareness*. 1976, (réédition 1981). Rockefeller University Press USA
- Eibl-Eibesfeldt I. *Ethology, the biology of behavior*. 1970, Holt-Rinehart and Winston London
- Kölher W. *The mentality of apes* (traduit de la seconde édition (1931) par E. Winter). 1925. K Paul Trench btrubner & Co new York.
- Legg, S., & Hutter, M.A. Collection of definitions of intelligence. In *Proceeding of the 2007 Conference on Advances in Artificial Intelligence*. 17-24. ISBN: 978-1-58603-758-1
- Morgan L. *An Introduction to companion psychology*, 1894 (2nd edition 1903), London W. Scott Ed.
- Romanes G.J. *Mental Evolution in animals*. 1883. London Kegan Paul Trench & Co Eds.
- Romanes G.J. *Animal Intelligence*. 1881 (2nd ed.). D. Appleton and company New York Ed.
- Thorndike E.L. *Animal Intelligence*, An experimental study of the associative processes in animals, 1898, The Macmillan Company London New-York Ed.
- Tinbergen N. *The study of instinct* 1951 (2^e réédition 1989). Clarendon press London
- Tinbergen N. *On aims and methods of ethology*. 1963. Zeitschrift für Tierpsychologie, 20, 410-433.
- Tolman E. *Cognitive maps in rats and men*. 1948. Psychological review, 55: 189-208.
- Treisman M. *Motion sickness: an evolutionary hypothesis*. 1977. Science, 197(4302): 493-495.
- Vauclair, J. *L'intelligence de l'Animal*. Éditeur Seuil Paris. 1995
- von Uexküll J. (traduit de l'allemand par C.H. Schiller, introduction K.S. Lashley, contribution K. Lorenz, N. Tinbergen DJ Kuenen). *À stroll through the worlds of animals and men*. 1934. International Universities Press New-York.
- Watson J.B. *Psychology as the behaviorist views it*, 1913, Psychological Reviews, 20:158-177.

Chapitre 2, partie 1

- Aceves-Pina, E., Booker, R., Duerr, J., Livingstone, M., Quinn, W., Smith, R., et al. (1983). *Learning and memory in Drosophila, studied with mutants*. Paper presented at the Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology.
- Boisseau, R. P., Vogel, D., & Dussutour, A. (2016). Habituation in non-neural organisms: evidence from slime moulds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1829). doi: 10.1098/rspb.2016.0446
- Brenowitz, E. A., & Beecher, M. D. (2005). Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. *Trends Neurosci*, 28(3), 127-132.
- Carew, T. J., Pinsker, H. M., & Kandel, E. R. (1972). Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in Aplysia. *Science*, 175(4020), 451-454.
- Carew, T. J., Walters, E. T., & Kandel, E. R. (1981). Classical conditioning in a simple withdrawal reflex in Aplysia californica. *Journal of Neuroscience*, 1(12), 1426-1437.
- Darmaillacq, A.-S., Chichery, R., & Dickel, L. (2006). Food imprinting, new evidence from the cuttlefish Sepia officinalis. *Biology Letters*, 2(3), 345-347.
- Devaud, J.-M., Papouin, T., Carcaud, J., Sandoz, J.-C., Grünwald, B., & Giurfa, M. (2015). Neural substrate for higher-order learning in an insect: Mushroom bodies are necessary for configural discriminations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112(43), E5854-E5862.
- Dudai, Y., Jan, Y.-N., Byers, D., Quinn, W. G., & Benzer, S. (1976). dunce, a mutant of Drosophila deficient

- in learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 73(5), 1684-1688.
- Garcia, J., & Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic science*, 4(1), 123-124.
- Hawkins, R. D., Abrams, T. W., Carew, T. J., & Kandel, E. R. (1983). A cellular mechanism of classical conditioning in Aplysia: activity-dependent amplification of presynaptic facilitation. *Science*, 219(4583), 400-405.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior: A neuropsychological theory*. New York: Wiley.
- Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J Orn*, 83, 289-413.
- Lotto, R. B., & Chittka, L. (2005). Seeing the light: Illumination as a contextual cue to color choice behavior in bumblebees. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102(10), 3852-3856. doi: 10.1073/pnas.0500681102
- Loukola, O. J., Perry, C. J., Coscos, L., & Chittka, L. (2017). Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior. *Science*, 355(6327), 833-836. doi: 10.1126/science.aag2360
- Malinow, R., & Miller, J. P. (1986). Postsynaptic hyperpolarization during conditioning reversibly blocks induction of long-term potentiation. *Nature*, 320(6062), 529-530.
- Murphy, G. G., & Glanzman, D. L. (1997). Mediation of classical conditioning in Aplysia californica by long-term potentiation of sensorimotor synapses. *Science*, 278(5337), 467-471.
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex*. New-York, U.S.A.: Dover.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black, & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: current research and theory* (pp. 64-99). New-York: Appleton-Century-Crofts.
- Sandoz, J.-C. (2011). Behavioural and neurophysiological study of olfactory perception and learning in honeybees. [Review]. *Front Syst Neurosci*, 5. doi: 10.3389/fnsys.2011.00098
- Schneider, N. Y., Datiche, F., Wilson, D. A., Gigot, V., Thomas-Danguin, T., Ferreira, G., et al. (2016). Brain processing of a configural vs elemental odor mixture in the newborn rabbit. *Brain Structure and Function*, 221(5), 2527-2539.
- Squire, L. R., & Kandel, E. R. (2000). *Memory: From mind to molecules* (Vol. 69): Macmillan.
- Thorpe, W. H. (1958). The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100(4), 535-570.
- Tolman, E. C., & Honzik, C. H. (1930). Introduction and removal of reward, and maze performance in rats. *University of California publications in psychology*.
- Tryon, R. C. (1942). Individual differences. In F. Moss (Ed.), *Comparative Psychology*. New-York: Prentice-Hall, Inc.

Chapitre 2, partie 2

- Fagot, J., Barbet, I., Parron, C. & Deruelle, C. (2006). Amodal completion by baboons (*Papio papio*): contribution of background depth cues. *Primates*, 47, 145-150.
- Forkman, B. & Vallortigara, G. (1999). Minimization of modal contours. An essential cross-species strategy in disambiguating relative depth. *Animal Cognition*, 4, 181-185.
- Fujita, K. (2004). How do nonhuman animals perceptually integrate figural fragments. *Japanese Psychological Research*, 46(3), 154-169.
- Lin, I.R. & Chiao, C.C. (2017). Visual Equivalence and Amodal Completion in Cuttlefish. *Front. Physiol.* 8,40.
- Kanizsa, G., Renzi, P., Conte, S., Compostela, C. & Guerani, L. (1993). Amodal completion in mouse vision. *Perception*, 22, 713-721.
- Kelley, L.A. & Endler, J.A. (2012). Male great bowerbirds create forced perspective illusions with consistently different individual quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109(51), 20980-20985.
- Kellman, P.J. & Spelke, E.S. (1983). Perception of partly occluded objects in infancy. *Cognitive Psychology*, 15(4), 483-524.
- Martin-Malivel, J. (2011). Discrimination of contour-deleted images in baboons (*Papio papio*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition*, 14, 415-426.
- Miller, C.T., Dibble, E. & Hauser, M.D. (2001). Amodal completion of acoustic signals by a nonhuman primate. *Nature Neuroscience*, 4(8), 783-784.
- Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *Journal of Comparative Physiology A*, 188, 249-260.

- Regolin, L. & Vallortigara, G. (1995). Perception of partly occluded objects by young chicks. *Perception & Psychophysics*, 57, 971-976.
- Sato, A., Kanazawa, S & Fujita, K. (1997). Perception of object unity in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Japanese Psychological Research*, 39, 191-199.
- Sekuler, A.B., Lee, J.A.J. & Shettleworth, S.J. (1996). Pigeons do not complete partly occluded figures. *Perception*, 25, 1109-1120.
- Sovrano, V.A. & Bisazza, A. (2008). Recognition of partly occluded objects by fish. *Animal Cognition*, 11(1), 161-166.
- Sugita, Y. (1999). Grouping of image fragments in primary visual cortex. *Nature*, 401, 269-272.
- Tvardikova, K. & Fucjs, R. (2010). Tits use amodal completion in predator recognition: a field experiment. *Animal Cognition*, 13, 609-615.
- Zylinski, S., Darmaillacq, A.S. & Shashar, N. (2012). Visual interpolation for contour completion by the European cuttlefish (*Sepia officinalis*) and its use in dynamic camouflage. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 2386-2390.

Chapitre 2, partie 3

- David R. Brodbeck (1994). Memory for spatial and local cues: A comparison of a storing and a nonstoring species. *Animal Learning & Behavior*, 22(2), 119-133.
- Ken Cheng (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23(2), 149-178.
- Cinzia Chiandetti, Lucia Regolin, Valeria A. Sovrano, Giorgio Vallortigara (2007). Spatial reorientation: the effects of space size on the encoding of landmark and geometry information. *Animal cognition*, 10(2), 159-168.
- Nicola S. Clayton, John R. Krebs (1994). Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 174(3), 371-379.
- Paul J. Colombo, Jennifer. J., Brightwell, Renee A. Countryman (2003). Cognitive strategy-specific increases in phosphorylated cAMP response element-binding protein and c-Fos in the hippocampus and dorsal striatum. *Journal of Neuroscience*, 23(8), 3547-3554.
- S.J. Gaulin, R.W. FitzGerald, M.S. Wartell (1990). Sex differences in spatial ability and activity in two vole species (*Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 104(1), 88.
- Paul Graham, Virginie Durier, Thomas Collett (2004). The binding and recall of snapshot memories in wood ants (*Formica rufa* L.). *Journal of Experimental Biology*, 207(3), 393-398.
- Tim Guilford, Dora Biro (2014). Route following and the pigeon's familiar area map. *Journal of Experimental Biology*, 217(2), 169-179.
- Linda Hermer, Elizabeth S. Spelke (1994). A geometric process for spatial reorientation in young children. *Nature*, 370(6484), 57.
- Andrew T. Hurly, Susan D. Healy (1996). Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Animal Behaviour*, 51(5), 1149-1157.
- Christelle Jozet-Alves, Julien Modéran, Ludovic Dickel (2008). Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1646), 2049-2054.
- Roberta L. Klatzky, Andrew C. Beall, Jack M. Loomis, Reginald G. Golledge, John W. Philbeck (1999). Human navigation ability: Tests of the encoding-error model of path integration. *Spatial Cognition and Computation*, 1(1), 31-65.
- Anne Lobecke, Roland Kern, Martin Egelhaaf (2018). Taking a goal-centred dynamic snapshot as a possibility for local homing in initially naïve bumblebees. *Journal of Experimental Biology*, 221(2), jeb168674.
- David Macquart, L. Garnier, M. Combe, G. Beugnon (2006). Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(3), 221-234.
- Lucy Odling-Smee, Victoria Braithwaite (2003). The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in the three-spined stickleback. *Animal Behaviour*, 65(4), 701-707.
- Mark G. Packard, James L. McGaugh (1992). Double dissociation of fornix and caudate nucleus lesions on acquisition of two water maze tasks: further evidence for multiple memory systems. *Behavioral neuroscience*, 106(3), 439.
- Valérie Séguinot, Jennifer Cattet, Simon Benhamou. (1998). Path integration in dogs. *Animal Behaviour*, 55(4), 787-797.

Rüdiger Wehner, Sibylle Wehner (1986). Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation. *Monitore Zoologico Italiano – Italian Journal of Zoology*, 20, 309-331.

Chapitre 2, partie 4

Clarissa de Almeida Moura, Jéssica Polyana da Silva Lima, Vanessa Augusta Magalhães Silveira, Mário André Leocadio Miguel, Ana Carolina Luchiari (2017) Time place learning and activity profile under constant light and constant dark in zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioural Processes*, 138, 49-57.

Herbert Biebach, Helene Falk, John R. Krebs (1991). The effect of constant light and phase shifts on a learned time-place association in garden warblers (*Sylvia borin*): hourglass or circadian clock? *Journal of Biological Rhythms*, 6(4), 353-365.

Guy Bloch, Noam Bar-Shai, Yotam Cyttter, Rachel Green (2017). Time is honey: circadian clocks of bees and flowers and how their interactions may influence ecological communities.

Michael J. Boissvert, David F. Sherry (2006). Interval timing by an invertebrate, the bumble bee *Bombus impatiens*. *Current biology*, 16(16), 1636-1640.

Nicola S. Clayton, Timothy J. Bussey, Anthony Dickinson (2003). Can animals recall the past and plan for the future? *Nature Reviews Neuroscience*, 4(8), 685.

Nicola S. Clayton, Anthony Dickinson (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395(6699), 272.

Hans G. Erkert, Ursula Schardt (1991). Social entrainment of circadian activity rhythms in common marmosets, *Callithrix j. jacchus* (Primates). *Ethology*, 87(3-4), 189-202.

Michael H. Ferkin, Amy Combs, Javier delBarco-Trillo, Andrew A. Pierce, Stan Franklin (2008). Meadow

Matthias Wittlinger, Rüdiger Wehner, R., Harald Wolf (2006). The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science*, 312(5782), 1965-1967.

voles, *Microtus pennsylvanicus*, have the capacity to recall the “what”, “where”, and “when” of a single past event. *Animal cognition*, 11(1), 147-159.

Brigitte Frisch, Jürgen Aschoff (1987). Circadian rhythms in honeybees: entrainment by feeding cycles. *Psychological entomology*, 12(1), 41-49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1987.tb00722.x>

James L. Gould (1987). Honey bees store learned flower-landing behaviour according to time of day. *Animal Behaviour*, 35(5), 1579-1581.

Jonathan Henderson, T. Andrew Hurly, Melissa Bateson, Susan D. Healy (2006). Timing in free-living rufous hummingbirds, *Selasphorus rufus*. *Current Biology*, 16(5), 512-515.

Christelle Jozet-Alves, Marion Bertin, Nicola S. Clayton (2013). Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology*, 23(23):R1033-1035.

Gema Martin-Ordas, Daniel Haun, Fernando Colmenares, Josep Call (2010). Keeping track of time: evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal cognition*, 13(2), 331-340.

Cornelis K. Mulder, Gerlof A.R. Reckman, Menno P. Gerkema, Eddy A. Van der Zee (2015). Time-place learning over a lifetime: absence of memory loss in trained old mice. *Learning & Memory*, 22(5), 278-288.

Jeffrey D. Plautz, Maki Kaneko, Jeffrey C. Hall, Steve A. Kay (1997). Independent photoreceptive circadian clocks throughout *Drosophila*. *Science*, 278(5343), 1632-1635.

Chapitre 2, partie 5

Patricia W. Cheng (1997). From covariation to causation: A causal power theory. *Psychological Review*, 104, 367-405.

Clare L. Cunningham, James R. Anderson, & Alan R. Mootnick (2006). Object manipulation to obtain a food reward in hoolock gibbons, *Bunopithecus hoolock*, *Animal Behaviour*, 71, 3621-629. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.013>.

Anthony Dickinson (1996). Within-compound associations mediate the retrospective reevaluation of causality judgments. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, B, 49, 60-80.

Preston Foerder, Marie Galloway, Tony Barthel, Donald E. Moore III, Diana Reiss (2011). Insightful Problem Solving in an Asian Elephant. *PLOS ONE* 6(8): e23251. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023251>.

- Antje Girndt, T. Meier & Josep Call (2008). Task constraints mask great apes' ability to solve the trap-task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 34(1), 54-62. <http://dx.doi.org/10.1037/0097-7403.34.1.54>.
- Linda J. Van Hamme & Edward A. Wasserman (1994). Cue competition in causality judgments: the role of nonpresentation of compound stimulus elements. *Learning and motivation*, 25, 127-151, ISSN 0023-9690, <https://doi.org/10.1006/lmot.1994.1008>.
- Marc Hauser & Bailey Spaulding. (2006). Wild rhesus monkeys generate causal inferences about possible and impossible physical transformations in the absence of experience. *Proceedings of the national academy of science*, B, 103, 7181-7185, doi: 10.1073/pnas.0601247103.
- Sarah A. Jelbert, Alex H. Taylor AH, Lucy G. Cheke, & Russell D. Gray (2014). Using the Aesop's Fable Paradigm to Investigate Causal Understanding of Water Displacement by New Caledonian Crows. *PLoS ONE*, 9(3): e92895. doi: 10.1371/journal.pone.0092895
- Rachael Miller, Sarah A. Jelbert, Alex H. Taylor AH, Lucy G. Cheke, Russell D. Gray, Elsa Loissel, & Nicola S. Clayton (2016). Performance in Object-Choice Aesop's Fable Tasks Are Influenced by Object Biases in New Caledonian Crows but not in Human Children. *PLoS ONE*, 11(12): e0168056. doi: 10.1371/journal.pone.0168056.
- Elizabeth V. Lonsdorf, Stephen R. Ross, & Tetsuro Matsuzawa (2010). *The Mind of the Chimpanzee: Ecological and Experimental Perspectives*. University of Chicago Press. Page 75.
- Derek C. Penn & Daniel J. Povinelli (2007). Causal Cognition in Human and Nonhuman Animals: A Comparative, Critical Review. *Annual Review of Psychology*, 58, 97-118.
- Odile Petit, Valérie Dufour, Marie Herrenschildt & Josep Call (2015). Inferences about food location in three cercopitheciine species: an insight into the socioecological cognition of primates. *Animal Cognition*, 18: 821. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0848-2>
- David Povinelli (2003). *Folk Physics for Apes: The Chimpanzee's Theory of How the World Works*, Oxford University Press. 2e edition.
- Crickette M. Sanz, Josep Call, Christophe Boesch (2013). *Tool use in animals*. Cambridge University Press.
- Amanda M. Seed, Josep Call, Nathan J. Emery, & Nicola S. Clayton (2009). Chimpanzees solve the trap problem when the confound of tool-use is removed. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 35, 23-34. <http://dx.doi.org/10.1037/a0012925>
- Dan Sperber, David Premack, & Ann James Premack (1995). *Causal Cognition: A Multidisciplinary Debate*. New York: Oxford University Press.
- Alex H. Taylor, Rachael Miller, & Russell D. Gray (2012). New Caledonian crows reason about hidden causal agents. *Proceedings of the national academy of science*, B, 109 (40). 16389-16391. doi: 10.1073/pnas.1208724109
- Sabine Tebbich & Redouan Bshary (2004). Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida*. *Animal Behaviour*, 67, 689-697. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.003>
- Elisabetta Visalberghi & Luca Limongelli (1994). Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(1), 15-22. <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7036.108.1.15>
- Elisabetta Visalberghi & Cecile Neel (2003). Tufted Capuchins (*Cebus apella*) Use Weight and Sound to Choose Between Full and Empty Nuts. *Ecological Psychology*, 15, 215-228. https://doi.org/10.1207/S15326969ECO1503_2
- Edward A. Wasserman & Lyndon R. Berglan (1998). Backward blocking and recovery from overshadowing in human causal judgement: The role of within-compound associations. *The quarterly journal of experimental psychology*, B, 51, 121-138
- Brigitte M. Weiß, Sophia Kehmeier, & Christian Schloegl (2010). Transitive inference in free-living greylag geese, *Anser anser*. *Animal Behaviour*, 79, 1277-1283. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.029>

Chapitre 2, partie 6

- Allais, M., 1953. Le Comportement de l'Homme Rationnel devant le Risque: Critique des Postulats et. *Econometrica* 21, 503-546.

- Bateson, M., 2002. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Anim. Behav.* 64, 251-260. doi: 10.1006/anbe.2002.3059

- Bernoulli, D., 1954. Exposition of a New Theory on the Measurement of Risk. *Econometrica* 22, 23–36.
- Blanchard, T.C., Wilke, A., Hayden, B.Y., 2014. Hot-hand bias in rhesus monkeys. *J. Exp. Psychol. Anim. Learn. Cogn.* 40, 280–286. doi: 10.1037/xan0000033
- Boesch, C., Hohmann, G., Marchant, L., 2002. Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos. Cambridge University Press.
- Brosnan, S.F., Jones, O.D., Gardner, M., Lambeth, S.P., Schapiro, S.J., 2012. Evolution and the expression of biases: Situational value changes the endowment effect in chimpanzees. *Evol. Hum. Behav.* 33, 378–386. doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2011.11.009
- Camerer, C.F., Loewenstein, G., Prelec, D., 2004. Neuroeconomics: Why economics needs brains. *Scand. J. Econ.* 106, 555–579. doi: 10.1111/j.1467-9442.2004.00378.x
- Chen, M.K., Lakshminarayanan, V., Santos, L.R., 2006. How Basic Are Behavioral Biases? Evidence from Capuchin Monkey Trading Behavior. *J. Polit. Econ.* 114, 517–537. doi: 10.1086/503550
- Delgado, M.R., Frank, R.H., Phelps, E.A., 2005. Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game. *Nat. Neurosci.* 8, 1611–1618. doi: 10.1038/nn1575
- Ellsberg, D., 1961. Risk, ambiguity, and the Savage axioms. *Q. J. Econ.* 75, 643–669.
- Glimcher, P.W., 2003. Decisions, Uncertainty, and the Brain: The Science of Neuroeconomics, MIT Press. ed.
- Hare, T.A., Schultz, W., Camerer, C.F., O'Doherty, J.P., Rangel, A., 2011. Transformation of stimulus value signals into motor commands during simple choice. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 18120–18125.
- Haun, D.B.M., Nawroth, C., Call, J., 2011. Great Apes' risk-taking strategies in a decision making task. *PLoS One* 6. doi: 10.1371/journal.pone.0028801
- Hayden, B.Y., Platt, M.L., 2009. Gambling for Gatorade: Risk-sensitive decision making for fluid rewards in humans. *Anim. Cogn.* 12, 201–207. doi: 10.1007/s10071-008-0186-8
- Heilbrunner, S.R., Rosati, A.G., Stevens, J.R., Hare, B., Hauser, M.D., 2008. À fruit in the hand or two in the bush? Divergent risk preferences in chimpanzees and bonobos. *Biol. Lett.* 4, 246–9. doi: 10.1098/rsbl.2008.0081
- Hsu, M., Camerer, C., 2004. Ambiguity aversion and the brain.
- Hsu, M., Krajbich, I., Zhao, C., Camerer, C., 2009. Neural response to reward anticipation under risk is nonlinear in probabilities. *J. Neurosci.* 29, 2231–7. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5296-08.2009
- Jensen, K., Call, J., Tomasello, M., 2007. Chimpanzees are rational maximizers in an ultimatum game. *Science* 318, 107–109. doi: 10.1126/science.1145850
- Kahneman, D., Tversky, A., 1982. The psychology of preferences. *Sci. Am.* 160–173.
- Kahneman, D., Tversky, A., 1979. Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econom. J. Econom. Soc.* 47, 263–292.
- Knutson, B., Wimmer, G.E., Rick, S., Hollon, N.G., Prelec, D., Loewenstein, G., 2008. Neural antecedents of the endowment effect. *Neuron* 58, 814–22. doi: 10.1016/j.neuron.2008.05.018
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P.J., Fischbacher, U., Fehr, E., 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature* 435, 673–676. doi: 10.1038/nature03701
- Krueger, F., McCabe, K., Moll, J., Kriegeskorte, N., Zahn, R., Strenziok, M., Heinecke, A., Grafman, J., 2007. Neural correlates of trust. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 20084–20089.
- Levy, I., Snell, J., Nelson, A.J., Rustichini, A., Glimcher, P.W., 2010b. Neural representation of subjective value under risk and ambiguity. *J. Neurophysiol.* 103, 1036–47. doi: 10.1152/jn.00853.2009
- Long, A.B., Kuhn, C.M., Platt, M.L., 2009. Serotonin shapes risky decision making in monkeys. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 4, 346–56. doi: 10.1093/scan/nsp020
- McCabe, K., Houser, D., Ryan, L., Smith, V., Trouard, T., 2001. À functional imaging study of cooperation in two-person reciprocal exchange. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 11832–11835.
- Mccoy, A.N., Platt, M.L., 2005. Risk-sensitive neurons in macaque posterior cingulate cortex. *Nat. Neurosci.* 8, 1220–1227. doi: 10.1038/nn1523
- Monosov, I.E., Hikosaka, O., 2013. Selective and graded coding of reward uncertainty by neurons in the primate anterodorsal septal region. *Nat. Neurosci.* 16, 756–62. doi: 10.1038/nn.3398
- O'Neill, M., Schultz, W., 2010. Coding of reward risk by orbitofrontal neurons is mostly distinct from coding of reward value. *Neuron* 68, 789–800. doi: 10.1016/j.neuron.2010.09.031
- Pelé, M., Broihanne, M.H., Thierry, B., Call, J., Dufour, V., 2014. To bet or not to bet? Decision-making under risk

- in non-human primates. *J. Risk Uncertain.* 49, 141–166. doi: 10.1007/s11166-014-9202-3
- Platt, M.L., Glimcher, P.W., 1999. Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature* 400, 233–238.
- Platt, M.L., Plassmann, H., 2014. Multistage valuation signals and common neural currencies, in: *Neuroeconomics* (Second Edition). Elsevier, pp. 237–258.
- Poldrack, R.A., 2006. Can cognitive processes be inferred from neuroimaging data? *Trends Cogn. Sci.* 10, 59–63. doi: 10.1016/j.tics.2005.12.004
- Proctor, D., Williamson, R. a., Latzman, R.D., de Waal, F.B.M., Brosnan, S.F., 2014. Gambling primates : Reactions to a modified Iowa Gambling Task in humans, chimpanzees and capuchin monkeys. *Anim. Cogn.* 17, 983–995. doi: 10.1007/s10071-014-0730-7
- Samuelson, P.A., 1938. À note on the pure theory of consumer's behaviour. *Economica* 5, 61–71.
- Sanfey, A.G., Rilling, J.K., Aronson, J.A., Nystrom, L.E., Cohen, J.D., 2003. The Neural Basis of Economic Decision Making in the Ultimatum Game. *Science* (80-.). 300, 1755–1758. doi: 10.1126/science.1082976
- Smith, K., Dickhaut, J., McCabe, K., Pardo, J. V., 2002. Neuronal Substrates for Choice Under Ambiguity, Risk, Gains, and Losses. *Manage. Sci.* 48, 711–718. doi: 10.1287/mnsc.48.6.711.194
- So, N.-Y., Stuphorn, V., 2012. Supplementary eye field encodes reward prediction error. *J. Neurosci.* 32, 2950–63. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4419-11.2012
- Stevens, J.R., 2010. Rational decision making in primates : the bounded and the ecological. *Primate Neuroethol.* 96–116.
- Tom, S.M., Fox, C.R., Trepel, C., Poldrack, R.A., 2007. The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science* (80-.). 315, 515–518. doi: 10.1126/science.1134239
- Von Neumann, J., Morgenstern, O., 1944. *Theory of Games and Economic Behavior*.
- Yamada, H., Tymula, A., Louie, K., Glimcher, P.W., 2013. Thirst-dependent risk preferences in monkeys identify a primitive form of wealth. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 15788–93. doi: 10.1073/pnas.1308718110
- Zink, C.F., Pagnoni, G., Martin, M.E., Dhamala, M., Berns, G.S., 2003. Human Striatal Response to Salient Nonrewarding Stimuli. *J. Neurosci.* 23, 8092–8097. doi: 0270-6474/03/238092-06.00/0

Chapitre 3, partie 1

- Agrillo, C. & Bisazza, A. (2017). Understanding the origin of number sense : a review of fish studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 373, 20160511.
- Foster, W.A. & Treherne, J.E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293, 466–467.
- Garland, A., Low, J. & Burns, K.C. (2012). Large quantity discrimination by North Island robins (*Petroica longipes*). *Animal Cognition*, 15(6), 1129–1140.
- Gomez-Laplaza, L.M. & Gerlai, R. (2011). Can angelfish (*Pterophyllum scalare*) count? Discrimination between different shoal sizes follows Weber's law. *Animal Cognition*, 14(1), 1–9.
- Gomez-Laplaza, L.M. & Gerlai, R. (2016). Discrimination of large quantities : Weber's law and short-term memory in angelfish, *Pterophyllum scalare*. *Animal Behaviour*, 112, 29–37.
- Gross, H.J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2009). Number- based visual generalisation in the honeybee. *PLoS One* 4 (1), e4263.
- Hauser, M.D., Carey, S. & Hauser, L.B. (2000). Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267 (1445), 829–833.
- Jaakkola, K., Fellner, W., Erb, L., Rodriguez, M. & Guarino, E. (2005). Understanding of the concept of numerically less by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119, 286–303.
- Krebs, J.R. (1978). Optimal foraging : decision rules for predators. In : Krebs, J.R., Davies, N.B. (Eds.), *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.
- Ledesma, J.M. & McRobert, S.P. (2008). Shoaling in juvenile guppies : the effects of body size and shoal size. *Behavioural Processes*, 77(3), 384–388.
- Pahl, M., Si, A. & Zhang, S. (2013). Numerical cognition in bees and other insects. *Frontiers in Psychology*, 4, 162.
- Rugani, R. (2017). Towards numerical cognition's origin : insights from day-old domestic chicks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 373, 20160509.

Skorupski, P., MaBouDi, H.D., Galpayage Dona, H.S. & Chittka, L. (2017). Counting insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 373: 20160513.

Chapitre 3, partie 2

Aust, U., & Huber, L. (2001). The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus nonpeople images by pigeons. *Animal Learning & Behavior*, 29(2), 107-119.

Avarguès-Weber, A., d'Amato, D., Metzler, M., & Dyer, A. G. (2014). Conceptualization of relative size by honeybees. *Front Behav Neurosci*, 8, 80. doi: 10.3389/fnbeh.2014.00080

Avarguès-Weber, A., Dyer, A. G., Combe, M., & Giurfa, M. (2012). Simultaneous mastering of two abstract concepts with a miniature brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109(19), 7481-7486.

Avarguès-Weber, A., Dyer, A. G., & Giurfa, M. (2011). Conceptualization of above and below relationships by an insect. *Proc R Soc B*, 278, 898-905.

Avarguès-Weber, A., Portelli, G., Benard, J., Dyer, A. G., & Giurfa, M. (2010). Configural processing enables discrimination and categorization of face-like stimuli in honeybees. *J Exp Biol*, 213(4), 593-601. doi: 10.1242/jeb.039263

Brooks, D. I., Ng, K. H., Buss, E. W., Marshall, A. T., Freeman, J. H., & Wasserman, E. A. (2013). Categorization of photographic images by rats using shape-based image dimensions. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 39(1), 85.

Chase, A. R. (2001). Music discriminations by carp (*Cyprinus carpio*). *Animal Learning & Behavior*, 29(4), 336-353.

Chittka, L., & Geiger, K. (1995). Can honey bees count landmarks? *Anim Behav*, 49(1), 159-164.

Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). The numerical attribute of stimuli. In H. L. Roitblat, T. G. Bever, & H. S. Terrace (Eds.), *Animal Cognition* (pp. 445-464): Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Cook, R. G., Levison, D. G., Gillett, S. R., & Blaisdell, A. P. (2005). Capacity and limits of associative memory in pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(2), 350-358.

D'Amato, M. R., Salmon, D. P., & Colombo, M. (1985). Extent and limits of the matching concept in monkeys

Yang, T.I. & Chiao, C.C. (2016). Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 283, 20161379.

(*Cebus apella*). *J Exp Psychol Anim Behav Process*, 11(1), 35-51.

D'Amato, M. R., & van Sant, P. (1988). The person concept in monkeys (*Cebus apella*). *J Exp Psychol Anim Behav Process*, 14(1), 43-55.

Dacke, M., & Srinivasan, M. V. (2008). Evidence for counting in insects. *Anim Cogn*, 11(4), 683-689.

Delorme, A., Richard, G., & Fabre-Thorpe, M. (2000). Ultra-rapid categorisation of natural scenes does not rely on colour cues: a study in monkeys and humans. *Vision Research*, 40(16), 2187-2200. doi: [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00083-3](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00083-3)

Dépy, D., Fagot, J., & Vauclair, J. (1999). Processing of above/below categorical spatial relations by baboons (*Papio papio*). *Behav Process*, 48(1-2), 1-9.

Ditz, H. M., & Nieder, A. (2015). Neurons selective to the number of visual items in the corvid songbird end-brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(25), 7827-7832.

Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T., & Miller, E. K. (2001). Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex. *Science*, 291(5502), 312-316.

Giurfa, M., Eichmann, B., & Menzel, R. (1996). Symmetry perception in an insect. *Nature*, 382(6590), 458-461.

Giurfa, M., Zhang, S., Jenett, A., Menzel, R., & Srinivasan, M. V. (2001). The concepts of 'sameness' and 'difference' in an insect. *Nature*, 410(6831), 930-933.

Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J., & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalisation in the honeybee. *PLoS ONE*, 4(1), e4263.

Herman, L. M., & Gordon, J. A. (1974). Auditory delayed matching in the bottlenose dolphin. *J Exp Analys Behav*, 21, 19-26.

Herrnstein, R. J., & Loveland, D. H. (1964). Complex visual concept in the pigeon. *Science*, 146(3643), 549-551. doi: 10.1126/science.146.3643.549

Herrnstein, R. J., Loveland, D. H., & Cable, C. (1976). Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2(4), 285.

- Howard, S. R., Avarguès-Weber, A., Garcia, J., & Dyer, A. G. (2017). Free-flying honeybees extrapolate relational size rules to sort successively visited artificial flowers in a realistic foraging situation. *Anim Cogn*, 20(4), 627-638. doi: 10.1007/s10071-017-1086-6
- Huber, L. (2001). Visual categorization in pigeons. In R. G. Cook (Ed.), *Avian visual cognition*: Available on-line: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/huber.
- Huber, L., roje, N. F., Loidolt, M., Aust, U., & Grass, D. (2000). Natural categorization through multiple feature learning in pigeons. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Section B*, 53(4), 341-357.
- Kilian, A., Yaman, S., Von Fersen, L., & Güntürkün, O. (2003). À bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Learn Behav*, 31, 133-142.
- Martin-Malivel, J., & Fagot, J. (2001). Cross-modal integration and conceptual categorization in baboons. *Behav Brain Res*, 122, 209-213.
- Mercado, E. I., Killebrew, D. A., Pack, A. A., Macha, I. V. B., & Herman, L. M. (2000). Generalization of "same-different" classification abilities in bottlenosed dolphins. *Behav Process*, 50, 79-94.
- Miller, E. K., Nieder, A., Freedman, D. J., & Wallis, J. D. (2003). Neural correlates of categories and concepts. *Curr Opin Neurobiol*, 13, 198-203.
- Nieder, A. (2012). Supramodal numerosity selectivity of neurons in primate prefrontal and posterior parietal cortices. *Proc Natl Acad Sci*, 109(29), 11860-11865.
- Nieder, A., Freedman, D. J., & Miller, E. K. (2002). Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex. *Science*, 297(5587), 1708-1711. doi: 10.1126/science.1072493
- Pepperberg, I. M. (2006). Grey parrot numerical competence: a review. *Anim Cogn*, 9, 377-391.
- Porter, D., & Neuringer, A. (1984). Music discriminations by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10(2), 138.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). À theory of Pavlovian conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black, & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: current research and theory* (pp. 64-99). New-York: Appleton-Century-Crofts.
- Sigala, N., & Logothetis, N. K. (2002). Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex. *Nature*, 415, 318-320.
- Spinozzi, G., Lubrano, G., & Truppa, V. (2004). Categorization of above and below spatial relations by tufted capuchins monkeys (*Cebus apella*). *J Comp Psychol*, 118(4), 403-412.
- Troje, N. F., Huber, L., Loidolt, M., Aust, U., & Fieder, M. (1999). Categorical learning in pigeons: the role of texture and shape in complex static stimuli. *Vision Res*, 39(2), 353-366.
- Vauclair, J., & Fagot, J. (1996). Categorization of alpha-numeric characters by baboons (*Papio papio*): within and between class stimulus discrimination. *Curr Psychol Cogn*, 15, 449-462.
- Vogels, R. (1999a). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 1: behavioural study. *European Journal of Neuroscience*, 11(4), 1223-1238.
- Vogels, R. (1999b). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 2: single-cell study. *European Journal of Neuroscience*, 11(4), 1239-1255.
- von Fersen, L., & Lea, S. E. G. (1990). Category discrimination by pigeons using five polymorphous features. *J Exp Analys Behav*, 54, 69-89.
- Vonk, J., Jett, S. E., & Mosteller, K. W. (2012). Concept formation in American black bears, *Ursus americanus*. *Anim Behav*, 84(4), 953-964.
- Vonk, J., Jett, S. E., Mosteller, K. W., & Galvan, M. (2013). Natural category discrimination in chimpanzees (*Pan troglodytes*) at three levels of abstraction. *Learning & Behavior*, 41(3), 271-284.
- Vonk, J., & MacDonald, S. E. (2002). Natural concepts in a juvenile gorilla (*Gorilla gorilla*) at three levels of abstraction. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 78(3), 315-332.
- Wallis, J. D., Anderson, K. C., & Miller, E. K. (2001). Single neurons in prefrontal cortex encode abstract rules. *Nature*, 411, 953-956.
- Wasserman, E. A., Brooks, D. I., & McMurray, B. (2015). Pigeons acquire multiple categories in parallel via associative learning: A parallel to human word learning? *Cognition*, 136, 99-122.
- Wu, W., Moreno, A. M., Tangen, J. M., & Reinhard, J. (2012). Honeybees can discriminate between Monet and Picasso paintings. *J Comp Physiol A*.
- Yang, T.-I., & Chiao, C.-C. (2016). Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. *Proc R Soc B*, 283(1837), 20161379. doi: 10.1098/rspb.2016.1379
- Zentall, T. R., & Hogan, D. E. (1976). Pigeons can learn identity or difference, or both. *Science*, 191, 408-409.
- Zhang, S., Bock, F., Si, A., Tautz, J., & Srinivasan, M. V. (2005). Visual working memory in decision making by honey bees. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102(14), 5250-5255. doi: 10.1073/pnas.0501440102

Chapitre 4

- Adolf, R. (2009). The social brain: neural basis of social knowledge. *Annual Review of Psychology*, 60, 693-716.
- Anderson, J. R., & Gallup, G. G. (1994). Which primates recognize themselves in mirrors? *PLoS Biology* 9(3), e1001024.
- Aplin, L. M., Sheldon, B. C., & Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: Social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1225-1232.
- Archie, E. A., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2014). Costs of reproduction in a long-lived female primate: injury risk and wound healing. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(7), 1183-1193.
- Armitage, K. B., & Schwartz, O. A. (2000). Social enhancement of fitness in yellow-bellied marmots. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 97(22), 12149-12152.
- Aureli, F., Fraser, O. N., Schaffner, C. M., & Schino, G. (2012). The regulation of social relationships. In *The evolution of primate societies* (eds. J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit, & J. B. Silk), pp. 531-551. Chicago: The University of Chicago Press.
- Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2000). *Natural Conflict Resolution*. pp. 409. Berkeley: University of California Press.
- Barocas, A., Ilany, A., Koren, L., Kam, M., & Geffen, E. (2011). Variance in centrality within rock hyrax social networks predicts adult longevity. *PLoS ONE*, 6(7), 1-8.
- Benson-Amram, S., Heinen, V. K., Gessner, A., Weldele, M. L., & Holekamp, K. E. (2014). Limited social learning of a novel technical problem by spotted hyenas. *Behavioural Processes*, 109, 111-120.
- Bovet, D. (2015). La cognition physique et sociale. In *Éthologie animale: une approche biologique du comportement* (eds. A.-S. Darmaillacq & F. Levy), 182-197. Louvain-la-Neuve: deboeck superieur.
- Broom, D.M., Sena, H., & Moynihan, K. L. (2009) Pigs learn what a mirror image represents and use it to obtain information. *Animal Behaviour*, 78, 1037-1041
- Bshary, R., & Oliveira, R. F. (2015). Cooperation in animals: toward a game theory within the framework of social competence. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 3, 31-37.
- Bshary, R., Wickler, W., & Fricke, H. (2002). Fish cognition: a primate's eye view. *Animal Cognition*, 5, 1-13.
- Burkart, J.M., & Heschl, A. (2007). Understanding visual access in common marmosets, *Callithrix jacchus*: perspective-taking or behaviour reading? *Animal Behaviour*, 73, 457-469.
- Canteloup, C., Piraux, E., Pouli, N., & Meunier, H. (2016). Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) perceive what conspecifics do and do not see? *PeerJ*, 4:e1693.
- Caro, T. M., & Hauser, M. D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals? *The Quarterly Review of Biology*, 67(2), 151-174.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 280(1753), 20122573.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., & Silk, J. B. (1995). The responses of female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) to anomalous social interactions: evidence for causal reasoning? *Journal of Comparative Psychology*, 109(2), 134-141.
- Clayton, N. S., Yu, K., & Dickinson, A. D. (2001). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) can form integrated memory for multiple features of caching episodes. *Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes*, 27, 17-29.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. D. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology* 113, 403-416.
- Cools, A. K. A., Van Hout, A. J.-M., & Nelissen, M. H. J. (2008). Canine reconciliation and third-party-initiated postconflict affiliation: do peacemaking social mechanisms in dogs rival those of higher primates? *Ethology*, 114(1), 53-63.
- Coussi-Korbel, S., & Frigaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50(6), 1441-1453.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. pp. 502 London: John Murray. First edition.
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., & Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(5), 112.
- Desjardins, J. K., & Fernald, R. D. (2010). What do fish make of mirror images? *Biology Letters*, 6(6), 744-747.

- de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2006). Simple and complex reciprocity in primates, in *Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolution* (eds. P. Kappeler, & C. P. van Schaik), pp. 85-105, Berlin: Springer.
- Duboscq, J., Neumann, C., Agil, M., Perwitasari-Farajallah, D., Thierry, B., & Engelhardt, A. (2017). Degrees of freedom in social bonds of crested macaque females. *Animal Behaviour*, 123, 411-426.
- Duboscq, J., Agil, M., Engelhardt, A., & Thierry, B. (2014). The function of post-conflict interactions: new prospects from the study of a tolerant species of primate. *Animal Behaviour*, 87, 107-120.
- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. pp. 221. New York: Oxford University Press.
- Dukas, R. (2008). Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, 53, 145-160.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2017). Why are there so many explanations for primate brain evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 372(1727), 20160244.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007a). Evolution in the Social Brain. *Science*, 317(5843), 1344-1347.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007b). Understanding primate brain evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 362, 649-658.
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6(5), 178-190.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2001). Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414, 443e446.
- Farris S. M., & Schulmeister, S. (2011). Parasitoidism, not sociality, is associated with the evolution of elaborate mushroom bodies in the brains of hymenopteran insects. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 278, 940-951.
- Fisher, J., & Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42, 347-357.
- Fragaszy, D. M., & Perry, S. (2003). *The biology of traditions: Models and evidence*. pp. 476. New York: Cambridge University Press.
- Franks, N. R. & Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature* 439(7073), 153.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2011). Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS ONE*, 6(3), e18118.
- Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). The quality of social relationships in ravens. *Animal Behaviour*, 79, 181-213.
- Frère, C. H., Krützen, M., Mann, J., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2010). Social and genetic interactions drive fitness variation in a free-living dolphin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 107(46), 19949-19954.
- Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: Empirical studies and theoretical models. *BioScience*, 55(6), 489-499.
- Galef, B. G., & Wigmore, S. W. (1983). Transfer of information concerning distant foods: A laboratory investigation of the "information-centre" hypothesis. *Animal Behaviour*, 31(3), 748-758.
- Gallup, G. G., Anderson, R., & Shilito, D. J. (2002). The mirror test. In *The Cognitive Animal* (eds. M. Bekoff, C. Allen, G. M. Burghardt), pp. 325-333. Cambridge: MIT Press.
- Gallup, G. G. (1998). Self-awareness and the evolution of social intelligence. *Behavioural processes*, 42, 239-247.
- Gallup, G. G. (1970). Chimpanzees: Self-recognition. *Science*, 167(3914), 86-87.
- Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 357(1427), 1559-1566.
- Gouzoules, B. Y. S., Gouzoules, H., Marler, P., Rockefeller, T., & York, N. (1984). Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour*, 32, 182-193.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7, 17-52.
- Hare, B., Call, J., Agnetta, B., Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59, 771-785.
- Hare, B., Addessi, E., Call, J., Tomasello, M., Visalberghi, E. (2003). Do capuchin monkeys, *Cebus apella*, know what conspecifics do and do not see? *Animal Behaviour*, 65, 131-142.
- Holekamp, K. E. (2007). Questioning the social intelligence hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(2), 65-69.
- Hoppitt, W. & Laland, K. N. (2013). *Social learning: an introduction to mechanisms, methods, and models*. Princeton: Princeton University Press.
- Hoppitt, W. & Laland, K. N. (2008). Social processes influencing learning in animals: A review of the evidence. In *Advances in the Study of Behavior* (eds

- H. J. Brockmann T. J. Roper M. Naguib K. E. Wynne-Edwards C. Barnard & J. C. Mitani), 38, 105–165.
- Huchard, E., Alvergene, A., Féjan, D., Knapp, L. A., Cowlishaw, G., & Raymond, M. (2010). More than friends ? Behavioural and genetic aspects of heterosexual associations in wild chacma baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 769e781.
- Huffman, M. A., Nahallage, C. A. D., & Leca, J.-B. (2008). Cultured monkeys: Social learning cast in stones. *Current Directions in Psychological Science*, 17(6), 410–414.
- Iacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annual Review of Psychology*, 60, 653–670.
- Insel, T. R., & Fernald, R. D. (2004). How the brain processes social information : searching for the social brain. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 697–722.
- Jensen, K., Silk, J. B., Andrews, K., Bshary, R., & Cheney, D. L. (2011). Social knowledge. In *Animal thinking : Contemporary issues in comparative cognition* (eds. R. Menzel & J. Fischer), pp. 267–291. Cambridge : MIT Press.
- Jerison, H. T. (1973). *Evolution of the brain and intelligence*. New York : Academic Press Inc.
- Kaminski, J., Call, J., & Tomasello, M. (2008). Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition*, 109, 224–234.
- Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, 6(1), 1–30.
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, 354(6308), 110–114.
- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 4–14.
- Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture ? *Evolutionary Anthropology*, 12(3), 150–159.
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C., & Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 104(19), 7786–7790.
- Leadbeater, E., & Chittka, L. (2005). A new mode of information transfer in foraging bumblebees ? *Current Biology*, 15(12), 447–448.
- Lefebvre, L. (1995). Culturally-transmitted feeding behaviour in primates : Evidence for accelerating learning rates. *Primates*, 36(2), 227–239.
- Macedonia, J. M., & Evans, C. S. (1993). Essay on contemporary issues in ethology : Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 93(3), 177–197.
- Manser, M. B., Bell, M. B., & Fletcher, L. B. (2001). The information that receivers extract from alarm calls in suricates. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 268(1484), 2485–91.
- Manser, M. B. (2001). The acoustic structure of suricates’ alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 268(1483), 2315–2324.
- Manser, M. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 55–57.
- Martcorena, D.C.W., Ruiz, A.M., Mukerji, C., Goddu, A., & Santos, L.R., (2011). Monkeys represent others’ knowledge but not their beliefs. *Developmental Science*, 14, 1406–1416.
- McFarland, R., & Majolo, B. (2013). Coping with the cold : predictors of survival in wild Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Biology Letters*, 9(4), 20130428.
- Medina, F.S., Taylor, A. H., Hunt, G. R., Gray, R. D. (2011) New Caledonian crows’ responses to mirrors. *Animal Behaviour*, 82, 981–993
- Meunier, H. (2017). Do monkeys have theory of mind? How to answer the question? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 82, 110–123.
- Møller, A. P. (1988). False alarm calls as a means of resource usurpation in the great tit *Parus major*. *Ethology*, 79(1), 25–30.
- Munger, S. D., Leinders-Zufall, T., McDougall, L. M., Cockerham, R. E., Schmid, A., Wandernoth, P., Wennemuth, G., Biel, M., Zufafl, F. & Kelliher, K. R. (2010). An olfactory subsystem that detects carbon disulfide and mediates food-related social learning. *Current Biology*, 20(16), 1438–1444.
- Nawroth, C., von Borell, E., & Langbein, J. (2016). « Goats that stare at men » – revisited : do dwarf goats alter their behaviour in response to eye visibility and head direction of a human ? *Animal Cognition*, 9(3), 667–672.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 336–339.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1994). Biological markets : supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral ecology and sociobiology*, 35, 1–11.

- Pérez-Barbería, F. J., Shultz, S., & Dunbar, R. I. M. (2007). Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution*, 61(12), 2811–2821.
- Plotnik, J. M., de Waal, F. B. M. & Reiss, D. (2006) Self-recognition in an asian elephant. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.* 103, 17053–17057.
- Price, T., Wadewitz, P., Cheney, D., Seyfarth, R., Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2015). Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. *Scientific Reports*, 5, 13220.
- Prior, H., Schwarz, A., Güntürkün O. (2008) Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS Biology*, 6, 1642–1650
- Range, F., & Virányi, Z. (2011). Development of gaze following abilities in wolves (*Canis lupus*). *PloS ONE*, 6(2), e16888.
- Reiss, D. & Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: a case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 98, 5937–5942.
- Schülke, O., Bhagavatula, J., Vigilant, L., & Ostner, J. (2010). Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Current Biology*, 20, 1–4.
- Seyfarth, R. M., Silk, J. B., & Cheney, D. L. (2014). Social bonds in female baboons: the interaction between personality, kinship and rank. *Animal Behaviour*, 87(0), 23–29.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980a). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28(4), 1070–1094.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980b). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210(4471), 801–803.
- Silk, J. B., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2013). A practical guide to the study of social relationships. *Evolutionary Anthropology*, 22(5), 213–225.
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20(15), 1359–1361.
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 276(1670), 3099–3104.
- Silk, J. B. (2007a). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 362(1480), 539–559.
- Silk, J. B. (2007b). Social components of fitness in primate groups. *Science*, 317(5843), 1347–1351.
- Smith, J. E. (2014). Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, 92, 291–304.
- Smith, J. E., van Horn, R. C., Powning, K. S., Cole, A. R., Graham, K. E., Memenis, S. K., & Holekamp, K. E. (2010). Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. *Behavioral Ecology*, 21(2), 284–303.
- Sterck, E. H. M., & Begeer, S. (2010). Theory of mind: specialized capacity or emergent property? *European Journal of Developmental Psychology*, 7, 1–16.
- Suárez, S. D., & Gallup, G. G. (1981). Self-recognition in chimpanzees and orangutans, but not gorillas. *Journal of human evolution*, 10(2), 175–188.
- Suddendorf, T., & Butler, D. L. (2013). The nature of visual self-recognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(3), 121–127.
- Raihani, N. J., & Ridley, A. R. (2008). Experimental evidence for teaching in wild pied babblers. *Animal Behaviour*, 75(1), 3–11.
- Thornton, A., & Raihani, N. J. (2010). Identifying teaching in wild animals. *Learning & Behavior*, 38(3), 297–309.
- Thornton, A., & Raihani, N. J. (2008). The evolution of teaching. *Animal Behaviour*, 75, 1823–1836.
- Thornton, A., & McAuliffe, K. (2006). Teaching in wild meerkats. *Science*, 313(5784), 227–229.
- Townsend, S. W., & Manser, M. B. (2013). Functionally referential communication in mammals: The past, present and the future. *Ethology*, 119(1), 1–11
- Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly review of biology*, 46 (1), 35–57.
- Uchino, B. N. (2006). Social support and health: A review of physiological processes potentially underlying links to disease outcomes. *Journal of Behavioral Medicine*, 29(4), 377–387.
- van de Waal, E., Renevey, N., Favre, C. M., & Bshary, R. (2010). Selective attention to philopatric models causes directed social learning in wild vervet monkeys.

- Proceedings of The Royal Society Biological Sciences, 277(1691), 2105–2111.
- Wellman, H. M., Cross, D., Watson, J. (2001). Meta-analysis of theory-of-mind development: The truth about false belief. *Child Development*, 72, 655–684.
- Whiten, A., Caldwell, C. A. & Mesoudi, A. 2016 Cultural diffusion in humans and other animals. *Current Opinion in Psychology*, 8, 15–21.
- Whiten, A. 1996. When does smart behaviour reading become mindreading? In *Theories of Theories of Mind* (eds. P. Carruthers & P. K. Smith), 277–292. Cambridge: Cambridge University Press.
- Young, C., Majolo, B., Heistermann, M., Schülke, O., & Ostner, J. (2014). Responses to social and environmental stress are attenuated by strong male bonds in wild macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 111(51), 195–200.
- Zuberbühler, K., & Neumann, C. (2017). Referential communication in nonhuman animals. In *APA Handbook of Comparative Psychology: Vol. 1. Basic Concepts, Methods, Neural Substrate, and Behavior*, (ed. J. Call), pp 645–661, Washington: American Psychological Association.
- Zuberbühler, K. (2008). Audience effects. *Current Biology*, 18(5), 188–189.

Épilogue

- JC Mitani, J Call, PM Kappeler, RA Palombit & JB Silk: *The evolution of primate societies*, 2012 (The University of Chicago Press)
- AS Darmaillacq & F Levy: *Éthologie animale : une approche biologique du comportement*, 2015 (de boeck supérieur)
- PM Kappeler & CP van Schaik: *Cooperation in primates and humans : mechanisms and evolution*, 2006 (Springer)
- DM Frigaszy & S Perry: *The biology of traditions : Models and evidence*, 2003 (Cambridge University Press)
- W Hoppitt & KN Laland: *Social learning : an introduction to mechanisms, methods, and models*, 2013 (Princeton University Press)
- J Vauclair & M Kreutzer: *L'éthologie cognitive*, 2004 (Ophrys Maison des sciences de l'homme)
- J Vauclair: *L'intelligence de l'animal*, 1995 (Points)
- PM Kappeler: *Animal behaviour: Evolution and mechanisms*, 2010 (Springer-Verlag Berlin Heidelberg)
- MC Olmstead & VA Kuhlmeier: *Comparative cognition*, 2015 (Cambridge University Press)
- SJ Shettleworth: *Cognition, Evolution, and Behaviour*, 2010 (Oxford University Press)
- EA Wasserman & TR Zentall: *Comparative cognition, experimental explorations of animal intelligence*, 2006 (Oxford University Press)

A

Agent causal Élément, force ou individu perçu comme étant responsable d'une transformation d'un autre élément.

Altruisme/Altruiste Action ou comportement risqué pour celui qui l'exprime mais bénéfique pour celui qui le reçoit. Il est souvent dit que l'altruisme « pur » est rare et que la plupart des comportements altruistes sont en fait bénéfiques aussi pour celui qui les exprime.

Amygdale/Complexe amygdalien L'amygdale ou complexe amygdalien est un noyau pair situé dans la région antéro-interne du lobe temporal. Elle fait partie du système limbique et est impliquée dans la reconnaissance et l'évaluation de la valence émotionnelle des stimuli sensoriels, dans l'apprentissage associatif et dans les réponses comportementales et végétatives associées en particulier à la peur et l'anxiété.

Analogie Une analogie en biologie correspond à un trait ayant une même fonction biologique mais sans relation héréditaire commune.

Apprentissage par essai-erreur Méthode d'apprentissage où l'individu ne parvient à la résolution d'un problème qu'après plusieurs essais et erreurs. Certains essais récompensés encouragent l'animal à répéter ses comportements. Les erreurs (qui peuvent être non récompensées ou punies dans certains dispositifs) encouragent l'animal à ne pas répéter ses comportements erronés ou à produire d'autres comportements.

Approche normative Cette approche tente de modéliser les décisions et de proposer des théories explicatives des choix d'un individu rationnel, capable de calculer les probabilités. La théorie d'utilité espérée en est un parfait exemple.

Approche descriptive Cette approche s'attache à décrire les comportements observés en gardant à l'esprit que l'individu se comporte selon des règles cohérentes (même si

elles sont parfois propres à l'individu, ou à un groupe d'individu).

Aversion à la perte C'est la tendance à préférer éviter une perte plutôt que de chercher à acquérir un gain équivalent.

Audience Un ou plusieurs individus ayant la possibilité d'observer le comportement d'un autre. La présence d'une audience et surtout sa composition peuvent avoir un effet considérable sur le comportement des individus. Chanter sous sa douche ou devant un public peut donner des résultats très différents par exemple.

Augmentation (phénomène d') Phénomène d'attribution d'une valeur causale à un stimulus (X) en l'absence de ce stimulus et par reconnaissance de l'absence de valeur causale d'un autre stimulus (Y) qui lui était associé. Exemple : si Y est présenté seul et ne provoque aucune réaction allergique alors que cette réaction était apparue lors de l'association précédente XY, le stimulus Y est reconnu comme sans valeur causale, et cette valeur causale est « augmentée » pour le stimulus X, même si celui-ci n'a jamais été présenté seul.

Axiome de continuité L'ordre de préférence d'un individu entre plusieurs loteries n'est pas perturbé par un changement mineur des probabilités d'occurrence des différents états.

Axiome d'indépendance Cet axiome repose sur une base mathématique complexe qui ne sera pas détaillée ici. Il implique que si deux loteries sont mélangées avec une troisième, les préférences des individus entre les deux premières loteries ne devraient pas être perturbées par la nature de la troisième loterie.

Axiome de non-saturation La satisfaction d'un individu n'est jamais saturée, il peut toujours l'augmenter.

Axiome de préférence L'individu est toujours capable de classer toute paire de loterie (L1 et L2 par exemple) selon sa préférence. Il peut toujours exprimer qu'il préfère L1 à L2, qu'il est indifférent entre L1 et L2, ou qu'il préfère L2 à L1.

Axiome de transitivité Si trois loteries sont présentées, et si L1 est préférée à L2, et L2 préférée à L3, alors L1 est préféré à L3. On nomme aussi parfois cet axiome l'axiome de cohérence.

B

Bottom-up (traitement bottom-up) Processus qui utilisent les informations provenant des organes sensoriels et analysent l'environnement sur la base de ces informations.

C

Cardinal/Nombres cardinaux (opposé à nombres ordinaux) nombres désignés successivement par 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 en numération décimale.

Canon de Morgan (principe de Morgan) Un comportement ou une observation ne devrait pas être interprété à la faveur d'un mécanisme cognitif complexe tant que l'alternative (un mécanisme plus simple) paraît tout aussi probable ou ne peut être exclue.

Capacités cognitives L'ensemble des capacités de traitement de l'information (procédures, inférences, algorithmes) et des représentations mentales, conscientes ou non, qui sous-tendent les comportements des individus.

Carte cognitive Concept attribué à E. Tolman (1948), qui signifie la représentation mentale qu'un individu se fait de l'organisation de l'espace dans lequel il se trouve. Avoir une carte cognitive requiert une faculté à inférer des relations, des distances et des directions entre différents lieux sans les avoir expérimentés directement. C'est ce qui permet par exemple de prendre des raccourcis.

Choix rationnel En économie, un choix est considéré comme rationnel dès lors que les préférences des individus respectent les cinq axiomes de la théorie d'utilité espérée.

Compétence sociale La capacité d'un individu à adapter ses comportements sociaux en fonction des informations sociales reçues ou perçues afin d'optimiser ses interactions sociales.

Congénères Individus d'un même groupe (voir définition de Groupe).

Contingence Degré de dépendance ou de prédiction entre deux événements ou stimuli.

Corps pédonculés Chez les Insectes, les corps pédonculés sont les centres cérébraux supérieurs associés à l'apprentissage associatif olfactif, l'apprentissage spatial ou l'intégration sensorielle. Ils consistent en un pédoncule et des lobes composés de cellules de Kenyon (neurones intrinsèques ressemblant à des projections fibreuses) et de dendrites de Kenyon qui reçoivent des afférences des neuropiles sensoriels primaires.

Cortex inféro-temporal Les aires temporelles moyennes, les aires temporelles médianes supérieures ainsi que le cortex inféro-temporal (partie inférieure du lobe temporal) sont impliquées dans l'analyse des informations visuelles, d'abord traitées dans le cortex visuel primaire situé dans le cortex occipital.

Cortex préfrontal ventro-médial C'est la partie du cerveau localisée dans le lobe frontal et impliquée dans le traitement des risques et de la peur, notamment. Il joue un rôle dans l'inhibition des réponses émotionnelles et dans la prise de décision, le self-control et l'évaluation cognitive des actions morales chez l'humain.

D

Déévaluation (ou discounting) Phénomène de perte d'une valeur causale d'un stimulus (Y) en l'absence de ce stimulus et par reconnaissance de la valence causale d'un autre stimulus X, qui lui était associé. Exemple: si X est présenté seul et provoque une réaction allergique alors que cette réaction était apparue lors d'une association précédente XY, le stimulus Y est reconnu comme sans valeur causale même si ce stimulus n'a jamais été testé seul.

Dilemme du prisonnier Il s'agit d'un jeu au cours duquel deux partenaires ont le choix entre coopérer ou non. Les individus gagnent plus s'ils coopèrent, mais le coût d'une défection du partenaire est telle pour un individu qui coopère que la meilleure stratégie est

généralement de ne pas coopérer. Chez l'être humain, un grand nombre de joueurs continuent à coopérer même si cette stratégie n'est pas la plus efficace. Il existe de nombreuses versions de ce jeu qui cherchent à modéliser la prise de décision.

Distorsion des probabilités Fait de surévaluer ou sous-évaluer ses chances de gagner ou de perdre. C'est une anomalie de décision fréquente dont la théorie des perspectives tient compte lorsqu'elle cherche à modéliser les choix.

Dominance Le fait de se trouver au-dessus d'un individu dans la hiérarchie. Ce terme est relatif – un individu est dominant par rapport à un autre. Voir aussi Soumission.

E

Effet de présentation Sensibilité à la manière dont sont présentées des loteries à un sujet (dans les gains ou dans les pertes) et qui vont affecter ses choix. L'exemple classique est le suivant: face à une épidémie mondiale qui devrait tuer 600 personnes, on demande à des gens quelle option ils choisiraient: le programme de traitement A, avec lequel on est sûr que 200 personnes survivront, ou le programme B, qui a 1 chance sur 3 de guérir 600 personnes, et 2 chances sur 3 que personne ne survive. Les gens choisissent le programme A. Considérons maintenant une présentation différente de ce choix sous la forme suivante: si le programme C est adopté, 400 personnes mourront. Si le programme D est adopté, alors il y a 1 chance sur 3 que personne ne meure, et 2 chances sur 3 que 600 personnes meurent. Les gens choisissent le programme D. Les deux choix sont identiques en termes de résultats, mais le résultat du choix entre A et B est présenté sous forme de gains (survie certaine de 200 personnes), alors que le résultat du choix entre C et D est présenté sous forme de pertes (mort certaine de 400 personnes).

Effet dotation (endowment effect) Cette erreur consiste à attribuer plus de valeur à un bien que l'on a déjà en sa possession, que ce que l'on serait prêt à payer pour l'acquérir.

Effet main chaude (hot hand effect) Il s'agit d'une croyance erronée selon laquelle

le succès appelle le succès. Dans les jeux de hasard où les essais sont indépendants, gagner à un tirage ne permet pas d'augmenter ses chances de gagner aux tirages suivants, cependant, les joueurs qui viennent de gagner ont tendance à surestimer leurs chances de gagner à nouveau.

Équilibre de Nash C'est un concept de solution de jeu dans lequel on considère que chaque joueur prévoit correctement le choix des autres, et maximise son gain en fonction de cette prédiction. John Nash qui a conceptualisé cet équilibre a reçu le prix Nobel d'économie en 1994 pour ses travaux.

Erreur de prédiction de la récompense (Reward Prediction Error) C'est la différence entre le résultat espéré d'un choix et sa transformation réelle. Le décalage, appelé erreur de prédiction, serait un signal codé par des neurones du système dopaminergique pour permettre un réajustement des choix futurs.

Extinction Diminution du lien associatif acquis par l'animal entre un stimulus ou un comportement et un renforcement lorsque ce lien n'est plus vérifié. La réponse conditionnée de l'animal s'affaiblit alors jusqu'à sa complète disparition.

F

Fonction d'utilité Pour qu'une décision soit idéale pour un individu, il faut considérer que l'utilité d'un euro est une fonction non linéaire mesurant de combien cet euro augmente la richesse initiale de l'individu.

Force causale visible ou invisible Élément perceptible ou imperceptible responsable d'une transformation. Le vent, le bruit ou des objets visibles sont des éléments perceptibles. La gravité, la flottabilité, etc., sont des forces imperceptibles.

G

Généralisation Transfert d'une règle ou d'un lien associatif appris avec un stimulus donné à un stimulus différent mais proche d'un point de vue perceptif. La force du transfert diminue avec la distance perceptive entre le stimulus originel et le nouveau stimulus.

Groupe Un groupe est constitué de plusieurs individus de la même espèce qui passent la majorité de leur temps ensemble, c'est-à-dire dans un périmètre spatial raisonnablement restreint, et coordonnent leurs activités et mouvements.

Gyrus cingulaire antérieur C'est la partie frontale du cortex cingulaire. Il comprend une zone ventrale et une zone dorsale. Il semble jouer un rôle dans des fonctions cognitives telles que l'anticipation de récompense, la prise de décision, l'empathie et l'émotion.

Gyrus fusiforme Le gyrus fusiforme T_4 (ou gyrus temporal latéral) est un gyrus de la face inférieure du lobe temporal du cortex cérébral. Ce quatrième gyrus temporal est compris entre la scissure collatérale, en dedans, et la scissure temporo-occipitale, en dehors.

H

Heuristiques Processus qui tend à réduire des tâches complexes telles que l'évaluation de probabilité ou de la valeur d'un élément à une opération simplifiée. Une illustration de Kahneman et Tversky est la suivante : on a tendance à évaluer la distance d'un objet en se basant sur la clarté avec laquelle on voit cet objet. Or, cette heuristique ne tient pas compte par exemple de mauvaises conditions de visibilité qui vont fausser le jugement. En économie, des heuristiques connues sont le biais de représentativité, le biais de disponibilité, et le biais d'ajustement.

Homologie Une homologie en biologie, désigne un trait commun à deux espèces hérité d'un ancêtre commun.

I

Image spéculaire Correspond à une image reflétée par le miroir.

Incertitude (ou ambiguïté, contexte) En économie, l'incertitude est un contexte dans lequel les probabilités associées à l'issue des choix ne sont pas parfaitement connues et ne peuvent être exprimées mathématiquement avec précision.

Inférence Une inférence est la construction mentale d'une nouvelle information à partir d'informations préexistantes (déjà construites ou perçues). C'est le résultat, ou une partie du résultat, d'un raisonnement.

Inférence causale Elle se réalise sur la base d'une information à propos de la relation entre deux éléments. Les solutions basées sur ce mécanisme se produisent généralement au premier essai, sans apprentissage par essai et erreur.

Information En théorie de la communication, l'information est une unité de mesure de l'incertitude d'un résultat et a la propriété de réduire l'ambiguïté liée à l'environnement par exemple (Où trouver de la nourriture ? Avec qui se reproduire, se toiletter ?). L'information personnelle est acquise à travers l'interaction directe de l'individu avec son environnement alors que l'information sociale est générée par le comportement d'autres individus.

Inné Par comportement inné, les objectivistes entendent « sans expérience sensorielle préalable » et non, comme souvent cité, présent à la naissance. En effet, de nombreux comportements apparaissent suite à des informations perçues par l'embryon.

Innover/Innovation Comportement nouveau qui n'existait pas dans le répertoire des individus voire de l'espèce ou de la population. L'innovation peut aussi se situer au niveau d'une séquence de comportements déjà existants dans le répertoire, mais dont la combinaison est nouvelle.

Insight Compréhension soudaine des éléments à utiliser pour résoudre le problème. L'insight ne fait pas intervenir d'apprentissage par essai-erreur.

Intentionnalité Le fait de faire quelque chose intentionnellement, consciemment, en connaissance de cause.

Iowa Gambling Task (IGT) ou test du jeu de casino Test visant à déterminer si les individus sont attirés, repoussés ou neutres face au risque. Les individus doivent choisir parmi différents tas de cartes possibles, ceux qu'ils estiment leur permettre d'obtenir le plus de

gains. La variance des gains et pertes possibles varie selon les tas, certains tas permettant de gagner plus, mais aussi de perdre plus, alors que d'autres proposent des gains plus modestes mais plus avantageux sur le long terme.

J

Jeu de l'ultimatum Jeu de la théorie des jeux au cours duquel un individu propose à un autre joueur une somme qui peut être classiquement équivalente, égale ou inférieure à la somme qu'il souhaite lui-même obtenir. Si le partenaire refuse l'offre, alors aucun des deux ne reçoit rien.

L

Loterie Une loterie se définit par un continuum de résultats associés à un vecteur de probabilités. En économie, la prise de décision est souvent testée en proposant un choix entre deux loteries.

M

Marché biologique Terme proposé par Noë & Hammerstein en 1994 et 1995 pour caractériser les interactions entre organismes pour lesquelles on peut distinguer différentes classes de « marchands » (*traders*, ex. ceux qui « vendent » ou « possèdent » et ceux qui « achètent » ou ne « possèdent » pas) qui échangent des commodités (par exemple des « biens » comme un abri, de la nourriture) ou des services, comme des cris d'alarme ou la pollinisation.

Matrice d'interactions Un tableau avec autant de lignes et de colonnes qu'il y a d'individus dans le groupe (ou étant observées) qui sera rempli du comptage des interactions de dominance/soumission en fonction de qui gagne et perd.

Mémoire La mémoire est le processus par lequel l'animal enregistre, conserve et rappelle des informations acquises par expérience de son environnement ou apprentissage. On distingue différents types de mémoire selon la durée de rétention de l'information : la mémoire à court terme ne

dépasse pas quelques minutes et peut être facilement modifiée ou effacée par la survenue d'autres informations tandis que la mémoire à long terme permet de retenir un grand nombre d'informations en parallèle et ce, sur des temps très longs (plusieurs années). Au-delà de ces extrêmes, d'autres types de mémoire de durée intermédiaire ont été décrits. Les différentes mémoires peuvent aussi être définies selon le type d'informations stockées. La mémoire implicite concerne ainsi les informations acquises et restituées inconsciemment (issues d'apprentissages associatifs ou moteurs par exemple) tandis que la mémoire explicite se divise entre la mémoire épisodique (souvenir d'un événement et de son contexte) et la mémoire sémantique (connaissances acquises). Les mécanismes cellulaires et neurobiologiques à l'origine de ces différents types de mémoire ainsi que les zones cérébrales impliquées diffèrent fortement.

Modèle de Rescorla-Wagner C'est un modèle de conditionnement classique dans lequel les apprentissages sont basés sur des associations entre stimuli conditionnés et inconditionnés. Il a été créé par Robert A. Rescorla (Université de Pennsylvanie) et Allan R. Wagner (Université Yale) en 1972. La force de prédiction d'un stimulus inconditionné à un test donné peut être représentée par la somme des forces associatives de tous les stimuli conditionnés présents dans le test. Bien que ce modèle ait été révisé de nombreuses fois, il a connu un regain d'intérêt car il permettrait de modéliser certaines réponses du système dopaminergique en cas d'erreur de prédiction (cf. chapitre prise de décision).

Mutualisme Interaction entre deux individus ou deux espèces de laquelle les deux tirent des bénéfices.

N

Neurone moteur Cellule nerveuse directement reliée à un muscle et commandant sa contraction.

Neurones miroirs C'est une catégorie de neurones du cerveau qui sont activés aussi bien lorsqu'un individu (humain ou animal)

exécute une action que lorsqu'il observe un autre individu (en particulier de son espèce) exécuter la même action, ou même lorsqu'il imagine une telle action, d'où le terme miroir.

Neurone sensoriel ou sensitif Cellule nerveuse permettant la perception d'un stimulus. Son activité dépend donc de la détection, de la qualité et de l'intensité de ce stimulus.

Neurotransmetteur Composé chimique libéré par un neurone suite à son activation et permettant d'agir sur les cellules nerveuses à proximité. Les neurotransmetteurs sont stockés dans des vésicules avant d'être libérés dans l'espace synaptique entre les neurones lors de l'arrivée de potentiels d'action dans l'axone du neurone activé. La liaison des neurotransmetteurs à des récepteurs membranaires spécifiques présents sur la membrane des dendrites des neurones post-synaptiques induira, selon la nature des neurotransmetteurs, l'excitation, l'inhibition de ceux-ci ou la modulation de la force du lien synaptique entre les deux neurones.

O

Ordinal/Nombre ordinal Qui marque l'ordre, le rang / qui désigne le rang d'un nombre cardinal dans une série ordonnée.

Outil Pour être qualifié d'outil, un objet doit être détaché de son substrat et se trouver à l'extérieur du corps de celui qui l'emploie. L'utilisateur doit tenir ou porter l'outil au moment de l'utiliser ou juste avant, et doit l'orienter correctement par rapport au but. La mise en œuvre d'un outil doit comporter un changement dans la forme, dans la position ou dans la condition d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même. Ce type de définition exclut le fait de lâcher des aliments d'une certaine hauteur pour les casser (œufs ou noix par exemple).

P

Paradoxe d'Allais Observation expérimentale d'une violation fréquente de l'axiome d'indépendance.

Paradoxe d'Ellsberg Observation selon laquelle, les individus auraient tendance à éviter l'incertitude.

Parenté génétique Deux individus sont dits apparentés s'ils possèdent au moins un ancêtre commun. Ils partagent en partie les copies des mêmes gènes présents chez cet ancêtre commun. Un coefficient de parenté mesurant le degré de parenté peut être calculé à partir de l'analyse génétique de l'ADN.

Pédomètre Mécanisme permettant d'estimer le nombre de pas effectués.

Physique populaire (folks physique) La physique populaire est la faculté chez l'être humain de percevoir certains phénomènes physiques basiques comme responsables de la modification de forme ou d'état d'éléments de l'environnement, même sans entraînement ou éducation particulière.

Plasticité synaptique Propriété des connexions entre cellules nerveuses, les synapses. Elle englobe les différents mécanismes permettant une modification de l'intensité de la transmission synaptique au cours du temps. Ainsi, une activation du neurone présynaptique d'intensité donnée pourra induire une activation ou inhibition d'intensité variable du neurone post-synaptique du fait de cette plasticité. Ces modifications sont induites par l'apprentissage et l'expérience.

Polygynie Système d'appariement pour lequel un mâle s'accouple avec plusieurs femelles.

Point de référence (reference point) Élément crucial de la théorie de perspectives, le point de référence est une valeur interne individuelle sur laquelle un individu se base pour estimer la valeur d'un bien qu'il vient d'acquérir où qu'il cherche à acquérir.

Propriété scalaire La perception des intervalles de temps a une propriété scalaire: plus l'intervalle de temps est important, plus la variabilité des réponses augmente autour de ce délai (entre le temps minimum et le temps maximum d'apparition des réponses).

R

Raisonnement L'animal reconnaît des catégories ou des propriétés abstraites et établit des relations à partir de ces abstractions. Il

construit des représentations et réalise des inférences.

Raisonnement analogique C'est un type de raisonnement qui consiste à proposer une analogie (une ressemblance de forme) entre un mécanisme connu, généralement perceptible et facile à visualiser et un mécanisme à expliquer, faisant parfois intervenir des concepts ou des éléments imperceptibles difficiles à imaginer. On compare par exemple souvent le phénomène électrique (notion abstraite, difficile à appréhender) à un flux liquide (élément concret facile à visualiser).

Raisonnement inférentiel C'est un mécanisme par lequel l'individu utilise et combine des informations anciennes et nouvelles d'une manière innovante afin de résoudre des problèmes.

Raisonnement inférentiel par exclusion Ce type de raisonnement fait intervenir la faculté de raisonner à partir d'informations partielles ou incomplètes. Plus particulièrement, l'information disponible permet d'exclure différentes alternatives jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une seule alternative possible.

Réévaluation rétrospective La réévaluation rétrospective consiste à attribuer à un stimulus *a posteriori* et en absence dudit stimulus, une valeur causale qui peut être augmentée ou diminuée. Exemple: attribuer une valeur plus forte (ou moins forte) à un stimulus X en réponse à une diminution (augmentation) de la force associative d'un autre stimulus Y sachant que l'individu avait au préalable été exposé à l'association XY.

Réciprocité Un type de coopération où les bénéfices sont échangés entre deux individus de manière réciproque, souvent équitable.

Relation sociale Lorsque deux individus interagissent de manière répétée, que ce soit agressivement ou positivement, et que ces interactions sont prévisibles, en cela que les individus sont capables d'en répéter et d'en prédire le résultat, ils forment une relation, par exemple de dominance ou d'«amitié».

Renforcement Le renforcement permet de modifier la probabilité de répétition d'un

comportement. Ainsi, un renforcement positif doit être vécu comme une récompense ou un plaisir par l'animal. Associé à un comportement, il augmentera donc la motivation de l'animal à répéter ce comportement. Un renforcement négatif, perçu comme douloureux ou désagréable, entraînera au contraire, une réduction de la production du comportement qui lui est associé.

Représentation mentale Une représentation mentale est l'image qu'un organisme se forme de son environnement, elle est générée dans une situation donnée à partir des informations perçues et mémorisées.

Risque (contexte) En économie, un contexte risqué est un contexte dans lequel les probabilités associées à des choix sont parfaitement connues. Lorsqu'on lance un dé, par exemple, on peut parfaitement prédire ses chances d'obtenir un 1.

S

Saillance La saillance d'un stimulus est le fait qu'il attire/retienne l'attention de l'animal par rapport aux autres stimuli présents dans l'environnement. La force relative de cette saillance peut être en partie innée (une odeur de nourriture sera par exemple plus saillante qu'une odeur neutre) mais aussi modifiée par apprentissage.

Sélection de parentèle Théorie développée par William Hamilton qui prédit l'existence et la diffusion de comportements altruistes en fonction du degré de parenté entre deux individus.

Signal Un signal est une information (comportement, vocalisation, caractéristique physique) qui est produite, délibérément ou non, par un individu afin de provoquer ou de modifier le comportement des autres (l'audience, voir définition d'Audience). En anglais, «*signal*» est un signal produit délibérément et qui ne doit pas être confondu avec «*cue*» qui ne l'est pas.

Signal de valeur prédite (*predicted value*, *predicted signal*) Ce signal subjectif représente la satisfaction que l'individu compte ressentir lors de la consommation à l'issue d'un choix

qui comporte plusieurs options (par exemple manger une glace à la vanille dans 5 minutes, ou retarder cette consommation le temps de se rendre dans le meilleur glacier de la ville).

Signal d'estimation de l'action (*action valuation signal*) Ce signal intègre le signal de valeur prédite mais se manifeste au niveau du système moteur qui permet (ou non) de passer de la décision à l'action (le choix lui-même).

Soumission (Subordination) Le fait de se trouver en dessous d'un individu dans la hiérarchie. Ce terme est relatif – un individu est soumis subordonné par rapport à un autre. Voir aussi Dominance.

Striatum ventral Le striatum coordonne de multiples aspects de la cognition, notamment la prise de décision, la motivation, le renforcement, ou la perception des récompenses. Chez les primates, il est divisé en un striatum ventral et un striatum dorsal.

Synchroniseur Les synchroniseurs sont des facteurs généralement externes (ex : alternance jour-nuit) permettant de resynchroniser les cycles circadiens sur une durée de 24 heures. En effet, l'horloge biologique interne a une activité oscillant autour de 23h30 et 24h30.

T

Tests expérientiels Les tests expérientiels sont des tests qui nécessitent d'être expérimentés un certain nombre de fois afin d'en saisir les modalités.

Test de transfert Test comportemental consistant à placer un individu, suite à l'apprentissage d'une règle avec des stimuli donnés, face à de nouveaux stimuli. Le choix de l'individu face à ces nouveaux stimuli informe sur la possibilité de généralisation de la règle apprise. L'étude des différences entre les stimuli du test de transfert et les stimuli utilisés lors de l'apprentissage donne accès aux informations ou propriétés des stimuli utilisées ou non par l'animal pour résoudre cette tâche cognitive.

Théorie de l'Évolution par sélection naturelle Elle a été élaborée parallèlement par Charles Darwin et Alfred Russel Wallace au milieu du XIX^e siècle. Selon cette théorie, et très schématiquement, les espèces vont découler les unes des autres pour donner les animaux et les plantes vivant actuellement. Le moteur de cet enchaînement continu est la sélection de modifications des organismes dues au hasard (la sélection naturelle est « une force aveugle »). Cette sélection va produire dans les populations des êtres capables de s'adapter aux changements de l'environnement. Ces êtres se reproduiront plus facilement que les autres, leurs caractères se répandront donc plus rapidement dans la population. On parle de pression sélective de l'environnement. Darwin et Wallace ne connaissaient notamment pas les travaux de Gregor Mendel (1822-1884) sur la transmission génétique des caractères... De nombreux ajustements de cette théorie sont intervenus à la lumière des nouvelles disciplines et connaissances qui ont émergé au XX^e siècle. Selon Darwin les comportements sont des clefs de voûte de la sélection naturelle chez les espèces animales : cerveau, instincts, rituels, sélection des partenaires pour la reproduction... sont tout à la fois les effets et sont moteurs de la sélection naturelle. On peut avoir une démarche évolutionniste les concernant, même si on ne peut pas comparer leurs formes actuelles avec des formes « fossiles ». Classiquement le naturaliste va s'efforcer de comparer l'adaptation des comportements (ou de la cognition) d'espèces phylétiquement éloignées mais vivant dans des environnements similaires (par exemple les comportements sociaux des fourmis et des chimpanzés), ou des individus d'une même espèce ou d'espèces fortement apparentées vivant dans des environnements très dissemblables (par exemple les comportements de ponte de différentes populations de tortues). On présume, selon la théorie de la sélection naturelle, que ces caractères sont (ou ont été) favorisés au cours de l'Évolution des espèces. Pour suivre, là encore, le cadre théorique bâti par Darwin et Wallace, on essaie de déterminer en quoi ces formes de comportement ou ces architectures cogni-

tives constituent des avantages adaptatifs pour les espèces considérées.

Théorie de l'utilité espérée Théorie développée par Neumann et Morgenstern, basée sur une fonction d'utilité qui inclut l'estimation du prix d'un bien en fonction de la richesse de l'acquéreur et des probabilités d'obtenir ce bien. Cette théorie est basée sur cinq axiomes (axiomes de continuité, d'indépendance, de non-saturation, de préférence et de transitivité). Plus précisément, si un individu obéit à ces cinq axiomes alors ses préférences sont guidées par une fonction d'utilité, et l'individu évalue la désirabilité d'un choix en multipliant l'utilité de ce choix par les probabilités que l'issue de ce choix soit réalisée.

Théorie des perspectives Les individus cherchent à maximiser la satisfaction retirée de leur choix mais la manière dont ils évaluent les différentes loteries tient compte d'un point de référence qui leur est propre. Ce modèle permet d'évaluer de manière quantitative plusieurs éléments tels que l'aversion à la perte et la distorsion des probabilités.

Top-down (traitement top down) Processus qui utilisent des connaissances concernant la structure de l'environnement et qui influencent la perception.

Trust game Jeu de la théorie des jeux dans lequel les individus sont répartis suivant deux rôles : l'investisseur ou l'agent. L'investisseur qui envoie un certain montant à un agent. Le montant est triplé, et l'agent a alors la possibilité d'en renvoyer une partie à l'investisseur.

V

Valeur espérée (EV) C'est la probabilité d'obtenir un bien multiplié par la valeur de ce bien.

Vie sociale Le fait de vivre en groupe (voir définition de Groupe) et d'interagir socialement avec ses congénères (voir définition de Congénère).

Vitalisme Le vitalisme est un courant de la philosophie selon lequel les organismes vivants contiennent certains éléments non physiques, des « principes vitaux » auxquels l'anatomie, la physiologie et la chimie du vivant ne peuvent avoir accès. Un ambassadeur de la philosophie vitaliste est Maurice Merleau-Ponty (1908-1961).

Index des organismes

A

abeille 5, 28, 33, 50, 147
animaux domestiques 7
aplysie 30
araignée 58, 133

B

babouin 46
baleine 181
— à bosse 6
bonobo 79
bourdon 26, 176

C

campagnol 65, 128
— des champs 80
— des prairies 65
— des prés 65
canard 34
capucin 45
— damier 176
céphalopode 41
cétacé 98
chat 10, 50, 132
chauve-souris 41, 169
cheval 46, 125
chien 4, 58
chimpanzé 2, 4, 16, 45, 79
choucas 64
coati 173
cochon 157
colibri 64, 76
corbeau 7
corneille 91
corvidé 67, 92
crabe boxeur 99
cratérope 179

D

dauphin 133
drosophile 73

E

écureuil 160
éléphant 98
épinoche 64
étourneau 113

F

flamand rose 172
foulque d'Amérique 128

fourmi 58

— du désert 57

G

geai 160
— à gorge blanche 79
— des chênes 64
gibbon 96
grand singe 79, 116
guêpe 6
— poliste 162
— solitaire 59
guppy 129, 137

H

hamster 58
hétérotherme 131
hippocampe 32
hirondelle 8
humain 2, 4, 46
— bébé 127
hyène tachetée 173
hyménoptère 170

I

insecte social 176
invertébré 4, 35, 73

J

juncos 64

L

lapin 9
lémurien 135
lion 128
loup 173
loutre de mer 98
lycaon 128

M

macaque 45
— à crête 172
— de Tonkean 159
— rhésus 134, 166, 184
mammifère 3, 58, 73
mangouste 98
marmouset 73
mésange 47, 166, 174
— à tête noire 64
— nonette 64

O

oie 34, 91
oiseau 3, 4
orang-outan 79, 117
orque 181
ours 98

P

passereau 64
perroquet 5, 92, 126
pie 156, 157
pieuvre 2
pigeon 5, 25, 46
pinson 35
poisson 45, 50, 73
— ange 130
— cichlidé 157
— labre 169
— moustique 129, 132
— zèbre 131
poule 46, 65
poulpe 98
poussin 50
primate 2, 3
— non-humain 45

R

rat 59, 62, 66, 68
— noir 180
requin 6
rongeur 3, 25, 32

S

salamandre 131
seiche 47, 133
singes 45, 50
— mangabey 170
souris 44
suricate 179

T

tamarin 96
tortue 67

V

vautour 175
vertébré 32
vervet 96

Index thématique

Les numéros de page en **gras** correspondent à la définition du terme dans le glossaire.

A

abstraction 6, 86
 accumulateur 76, 77
 acquis 9
 acquisition 27
 adaptatif 34
 agent causal 90, **211**
 agonistique 173
 aire olfactive primaire 33
 altruisme 168, **211**
 âme 8
 amer 58
 amygdale 112, 162, **211**
 analogie 4, 12, **211**
 anecdote 6
 anthropomorphisme 86, 162
 anticipation 166
 apparenté 168
 appariement différé à la cible 147
 apprentissage 6, 13, 24
 — associatif 24, 86
 — classique 24
 — configural 33
 — contextuel 32
 — élémentaire 33
 — par essai-erreur 86, **211**
 — Pavlovien 24
 — social 86, 155, 173, 175
 — temps-lieu 74, 75
 approche descriptive 110, **211**
 approche normative 110, **211**
 architecture cérébrale 4
 architecture cognitive 3, 17, 195
 Aristote 8
 association 9, 27, 37, 86
 attention 37, 185
attention reading 160
 attraction 175
 audience 173, 184, **211**
 auditif 60
 augmentation (phénomène d') **211**
 avantage adaptatif 36, 50
 aversion à la perte **211**
awareness 155

axiome de continuité 107, **211**
 axiome de non-saturation 107, **211**
 axiome de préférence 104, **211**
 axiome de transitivité 104, **212**
 axiome d'indépendance 107, **211**

B

béhaviorisme 9, 125
 bénéfice 115, 128
 biais cognitif 4, 6, 195
 bien-être 17, 163, 195
 biologie 2, 13
 — des comportements 14
 boîte à problème 10
 boîte noire 9
 bottom-up **212**
 Buffon 11
 Burghardt 17

C

calcium 31
 canon de Morgan 9, 86, **212**
 capacités cognitives **212**
 cardinal **212**
 carte cognitive 16, 87, **212**
 catégorie 141
 — conceptuelle 146
 — fonctionnelle 146
 — mentale 5
 — naturelle 146
 — perceptive 141
 — relationnelle 146
 catégorisation 141, 143
 causalité 86, 89
 causalité immédiate 13
 cellule 31
 — de direction de la tête 68
 — de lieu 67, 68
 — d'orientation de la tête 67
 — en grille 67, 68
 — frontière 67, 68
 cerveau 3, 29
 chasse 181

cheval Hans 125
 choix rationnel 107, **212**
 chouette effraie 50
 cinétose 14
 coalition 118, 168, 173
 cognition 1, 2
 — comparative 4
 — comparée 3, 98, 125
 — humaine 3, 128
 — numérique 125
 — sociale 155
 communication 6, 155, 160
 — animale 185
 — référentielle 182
 compétence numérique 128
 compétence sociale 170, **212**
 compétition 155, 163, 166
 complétion amodale 44
 complétion modale 49
 complexe amygdalien 162, **211**
 comportement 1
 — altruiste 179
 — coopératif 173
 — exploratoire 37
 — réflexe 159
 — sexuel 23
 compréhension 93
 concept 97, 141, 143
 — fonctionnel 142
 — relationnel 143, 146
 conditionnée 24
 conditionnement 25, 86
 — classique 24
 — opérant 25
 — pavlovien 24
 — social 175
 configuration 42
 conflit 118, 164, 166, 168, 172
 congénères **212**
 connaissance 3
 conscience 9, 17, 79, 155, 158, 172
 — auto-noétique 78
 — de soi 148
 contexte expérimental 118
 contexte social 155
 contingence 29, **212**
 convergence évolutive 157

coopération 118, 155, 168
 corps pédonculé 33, 171, **212**
 cortex cingulaire 111, 119
 cortex entorhinal 67
 cortex inféro-temporal 162, **212**
 cortex insulaire 119
 cortex médian 112
 cortex orbito-frontal 110
 cortex paracingulaire 120
 cortex para-hippocampique 67
 cortex préfrontal 111, 119, 163
 cortex préfrontal ventro-médial **212**
 cortex ventro-médian 110
 cortex visuel 47
 courant objectiviste 17
 courbe d'apprentissage 28, 174
 coût 115
 culture 173, 180
 cycles circadiens 73, 76

D

Darwin 11
 décision collective 104
 déclaratif 3, 4
 déclencheur 13
 dénombrement 126
 Descartes 8
 dévaluation **212**
 développement 9, 13
 dilemme du prisonnier 118, 169, **212**
 dimension absolue 80
 dimension relative 80
 discounting 88
 discrimination 128
 — inter-classe 145
 — intra-classe 145
 dissimulation 167
 distorsion des probabilités **213**
 DMTS 148
 dominance 166, **213**
 dopamine 112
 dressage 26
 duperie 166

E

écologie 114

 — comportementale 14
 effet de présentation **213**
 effet dotation **213**
 effet main chaude **213**
 effet renforçateur 27
 égoïste 118
 Eibl-Eibesfeldt 17
 émotion 12, 163
 empan 37
 empathie 162
 empirique 6, 9
 empreinte 34
 émulation 176
 encoder 3
 enseignement 174, 175, 179
 environnement 6
 équilibre de Nash **213**
 erreur de prédiction de la récompense **213**
 espace synaptique 31
 espèces 9
 essai-erreur 10
 estimation 127
 état mental 179
 état subjectif 17
 éthologie 6, 13, 14, 17, 164
 — classique 14
 — cognitive 14, 193
 — Lorenzienne 14
 étude comparative 41
 évolution 9
 évolutionniste 11
 expérience subjective 158
 extinction 29, **213**

F

facilitation 175
 fausse croyance 160
 fenêtre sensible 34
 fitness 128
 Flourens 9
 flux optique 55, 56, 57
 fonction 13
 — d'utilité **213**
 force causale visible ou invisible **213**

G

Gallistel 17, 61, 127
gaze following 159
 gène 168
 généralisation 2, 5, 6, 89, 143, 145, **213**

génomique 24
 Geoffroy Saint Hilaire 11
 géométrie 62, 63
Gestalt 42
 gestaltisme 16
 Griffin 17
 groupe 118, **214**
 guidage 58, 59, 63, 66
 gyrus cingulaire 162, **214**
 gyrus fusiforme 162, **214**

H

habitation 24, 34
 Hamilton 168
 Hans le malin 125
 Hebb 32
 heuristique 109, **214**
 hiérarchie 80, 164
 — de dominance 155
 homologie 4, 12, **214**
 horloge biologique 73, 74, 75, 78
 hypothético-déductif 10

I

illusion visuelle 48
 imagerie 111
 — cérébrale 112
 image spéculaire 157, **214**
 imitation 163, 174, 175, 177
 implicite 4
 imprégnation 34
 incertitude **214**
 indice allothétique 60
 indice distal 55
 indice idiothétique 60
 indice proximal 55
 inférence 3, 5, 44, 86, 89, **214**
 — causale **214**
 — transitive 90, 166
 information 1, 37, **214**
 — allothétique 55, 56, 57
 — géométrique 62, 63
 — idiothétique 55, 56, 57
 — kinesthésique 56
 — numérique 126, 128
 — sociale 163, 176
 — vestibulaire 55, 56, 57
 informatique 15
 inné 13, 24, **214**
 innovation 2, 175, **214**
insight 16, 87, **214**
 instinct 12

intégration 3
 — de trajet 57, 58
 intelligence 2
 — artificielle 15
 — collective 171
 — sociale 171
 intentionnalité 179, **214**
intention reading 160
 interaction sociale 80, 157,
 159, 184
 inter-neurone 31
 intervalle de temps 73, 75, 76,
 77, 80
Iowa Gambling Task **214**
 item 134

J

jardinier satiné 50
 jeu 170, 196
 jeu de l'ultimatum **215**

K

kinesthésie 55
 Köhler 10, 87

L

laboratoire 128
 labyrinthe 10, 36
 — aquatique de Morris
 65
 — en croix 66
 Lamarck 11
 langage 8, 36
 lésion 9
 lien de parenté 173
 lobe antennaire 33
local enhancement 175
 loi de l'effet 9, 16
 loi de Weber 128, 130
 Lorenz 6
 loterie **215**

M

manipulation 167, 175
 — de l'objet 175
 — d'informations 6, 155
 marché biologique **215**
 masquage 25
 matrice d'interactions 165,
215
 matrilinéaire 166
 mécanisme cognitif 129

membrane pré-synaptique 31
 mémoire 3, 36, 79, **215**
 — à court terme 36, 76
 — déclarative 37
 — de référence 76
 — de travail 36
 — de type épisodique 79,
 80, 81
 — épisodique 37, 78, 79
 — non déclarative 37
 — sémantique 78
 — sensorielle 37
 mémorisation à long terme 37
 microéconomie 104
 milieu naturel 7
 miroir 156
 modèle 6, 115
 — de Rescorla-Wagner
215
 modélisation 169
 — mathématique 118
 mollusque 40
 monde propre 41
 Morgan 9
 motivation 5, 12
 mutualisme 169, **215**

N

naturaliste 6
 navigation 59
 néo-béhaviorisme 10
 neuroéconomie 104
 neuro-éthologie 14, 167
 neurologie 1
 neurone 29
 — miroir 163, **215**
 — moteur 31, 32, **215**
 — sensoriel 31, 32, **216**
 neurosciences 104
 neurotransmetteur 31, 34, 104
 nombre cardinal **212**
 nombre ordinal **216**
 numérosité 137

O

objectiviste 6, 13
 observation de terrain 128
 ocytocine 120
 odométrie 57
 olfactif 60
 ongulé 171
 opérant 24
optimal foraging 134

optimiste 4
 ordinal **216**
 ordinateur 119
 organisation sociale 155
 orientation 36
 oscillateur 78
 — endogène 77
 oubli 37
 outil 6, 95, **216**

P

pacemaker 76, 77, 78
 pacification 172
 paradigme 6, 113
 paradoxe d'Allais **216**
 paradoxe d'Ellsberg **216**
 parenté génétique **216**
 partenaire sexuel 34
pattern 42
 Pavlov 24, 25
 pédomètre 58, **216**
 perception 13, 36, 48
 — sensorielle 48
 performance 2, 6, 92
 période critique 34
 période sensible 35
 perroquet Alex 126
 perspective des autres 159
perspective taking 159
 pertinence écologique 129
 pessimiste 4
 phase d'apprentissage 5
 phéromone 23
 philosophie 1
 physiologie 13
 physique populaire 93, **216**
 plasticité comportementale 33
 plasticité synaptique 32, **216**
 point de référence **216**
 polygynie **216**
 potentialisation à long terme
 32
 potentialisation post-
 synaptique 31
 potentialisation pré-synaptique
 31
 Povinelli 93
 prédateur 47, 128
 préférence alimentaire 175
 préférence spontanée 140
 pression de sélection 46
 pression évolutive 3, 9
 principe de parcimonie 17, 86

prise de décision 104, 111,
113, 114, 148
problématique 6
problème 10, 86
— proximal 13
— ultime 13
procédure 3
procédure expérimentale 134
processus cognitif 2, 5
processus mental 2, 12
proie 47
propriété scalaire 76, **216**
protéine 31
protocole 6, 7
— go/no-go 143
psychologie 1, 104
— animale 12
— cognitive 15, 125
— de la forme 16
psychologue 2
— comparatiste 196

R

raisonnement 10, 86, 90, 93,
216
— abstrait 86
— analogique 97, **217**
— inférentiel 89, **217**
— inférentiel par
exclusion 91, **217**
Reaumur 11
récepteur 31
recherche de nourriture 128
réciprocité **217**
récompense 6, 27, 116
— alimentaire 78
réconciliation 168, 171
reconnaissance 36, 49
— de soi 157
réévaluation rétrospective 88,
217
référentiel spatial 56, 57, 60,
61, 65
réflexe 24
régime alimentaire 181
relation abstraite 90
relation causale 86
relation sociale 167, 172, **217**
renforcement 5, 25, 36, **217**
répertoire 26
— comportemental 167
réponse 24
— inconditionnée 24

représentation 3, 86, 128
— mentale **217**
— spatiale 62
— spatiale exocentrée 61
reproduction 163, 183
Rescorla-Wagner 88
résolution 86
ressources 163
rétention 37
révolution cognitive 15
risque (contexte) **217**
rituel 166
Romanes 12
route 60, 61, 64

S

saillance 25, 29, **217**
science des comportements
17
sélection de parentèle 168,
217
sélection naturelle 11
self awareness 158
sensation 48
sensibilisation 34
sensibilité 172
sérotonine 31
signal 182, **217**
— de communication 164
— d'estimation de
l'action **218**
— de valeur prédite **217**
— référentiel 184
similarité perceptive 152
Skinner 25
snapshot 60
socialité 170
société animale 168
sociobiologie 14
soins parentaux 128
solitaire 170
soumission **218**
statut 172
— cognitif 195
— social 173
stimulus 6, 24
— artificiel 144
— conditionné 24
— enhancement 175
— inconditionné 24
stratégie 6, 118
— anti-prédatrice 128
— égocentrée 66

— exocentrée 66
— mentale 16
— optimale 176
— reproductrice 128
— sociale 167
stress 171, 196
striatum 111
— dorsal 66
— ventral 162, **218**
subiculum 67
synchroniseur 73, **218**
synthèse de protéine 37
système cognitif 3
système dopaminergique 112
système mnésique 66
système nerveux 6, 30, 36
système perceptif 25
système sensoriel 36
système visuel 36, 41

T

tâche spatiale 16
télencéphale dorso-médian 66
temporalité 29
test de transfert 5, 144, 145,
218
test du miroir 157
test expérimental 113, **218**
théorie associationniste 89
théorie de la décision 104
théorie de la recherche
optimale de nourriture
128
théorie de l'esprit 155
théorie de l'Évolution par
sélection naturelle **218**
théorie de l'utilité espérée
107, **219**
théorie des jeux 118, 169
théorie des perspectives 109,
219
théorie économique 110, 119
théorie inférentialiste 89
théorie normative 89
théorie scalaire de l'attente
76, 77
thérapie comportementale 26
Thorndike 9
Tinbergen 6
Tolman 15, 61, 87
top-down **219**
tradition 173, 180
transfert 45, 143

— iner-modalisation 146
 transformisme 11
 transmission culturelle 180
 transmission
 transgénérationnelle 181
 tromperie 166, 167
 trouble cognitif 26
trust game 119, **219**
 Tulving 78

U

Uexküll 12
Umwelt 41
 unicellulaire 24

V

valeur causale 88
 valeur espérée **219**
 variabilité interindividuelle 30
 Vauclair 17

vie sociale 3, 163, 170, **219**
 visuel 60
 vitalisme **219**
 vitaliste 8
 von Frisch 13
 voyage mental 79

W

Wallace 11
 Watson 9
 Wheeler 12

