

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 : 978-21-0077074-8

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o 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 béhavioristes	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
QCM	19
Exercices	20
Solutions	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
QCM	38
Exercices	39
Solutions	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
QCM	52
Exercices	53
Solutions	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
	<i>Les points clés du chapitre</i>	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
	<i>Les points clés du chapitre</i>	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

Chapitre 2 Relation de l'animal à son environnement physique

Introduction

Le chapitre 2 est consacré à l'étude de la relation de l'animal à son environnement physique. Il est divisé en deux parties : la relation de l'animal à son environnement physique et la relation de l'animal à son environnement biologique.

Plan

1. Les apprentissages
2. Les connaissances
3. Les compétences
4. Les exercices
5. Les évaluations

Les apprentissages

À l'issue de ce chapitre, l'élève sera capable de :

- définir les notions de relation de l'animal à son environnement physique et biologique.
- expliquer les mécanismes de la relation de l'animal à son environnement physique et biologique.
- analyser les conséquences de la relation de l'animal à son environnement physique et biologique.

Chapitre 2 Relation de l'animal à son environnement physique

Définition

La relation de l'animal à son environnement physique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement physique.

Exemple

Un animal se nourrit de sa nourriture. Cette nourriture est composée de nutriments qui sont utilisés par l'animal pour produire de l'énergie et croître.

Figure 2.1

Figure 2.2

Figure 2.3

Chapitre 2 Relation de l'animal à son environnement physique

Exemple

Un animal se nourrit de sa nourriture. Cette nourriture est composée de nutriments qui sont utilisés par l'animal pour produire de l'énergie et croître.

Figure 2.4

Les points clés du chapitre

- La relation de l'animal à son environnement physique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement physique.
- La relation de l'animal à son environnement biologique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement biologique.
- La relation de l'animal à son environnement chimique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement chimique.

Testez-vous

1. La relation de l'animal à son environnement physique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement physique.

2. La relation de l'animal à son environnement biologique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement biologique.

3. La relation de l'animal à son environnement chimique est l'ensemble des interactions entre l'animal et son environnement chimique.

Bibliographie

Chapitre 1

1. [Référence bibliographique]

Chapitre 2

1. [Référence bibliographique]

Glossaire

A

Animal : être vivant capable de se déplacer et de ressentir la douleur.

B

Bien-être : état de santé et de confort d'un animal.

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'obéissance 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 (*psychê*). 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,