

**Licence de Biologie – Biologie du Comportement (2004)
Cours Alain Lenoir - chapitre 2**

ÉVOLUTION DE L'INTELLIGENCE ET DE LA CONSCIENCE

Descartes dans son « *Discours de la méthode* » (1637) considérait l'animal comme une machine dépourvue de toute sensibilité et pensée, l'âme étant un attribut strictement humain. Darwin en 1871 dans « *La descendance de l'homme et la sélection naturelle* » considère que les animaux sont capables d'apprentissage, peuvent communiquer. Il envisageait l'existence de processus mentaux de même nature chez l'homme et l'animal, il y a donc une différence de degré, pas de nature. Il se basait sur des anecdotes concernant des chiens ou des primates, sur l'observation de ses enfants. Il avait aussi observé que les animaux domestiques ont un cerveau plus petit que les animaux sauvages.

Le béhaviorisme (Watson, années 1910, puis Skinner dans les années 1950) réfutait l'existence de raisonnement chez les animaux qui apprennent par essais et erreurs en réaction à des stimuli de l'environnement (schéma Stimulus -> Réponse = S -> R). Les premiers travaux sur la continuité des apprentissages discriminatifs chez les animaux datent seulement des années 1950. Un courant cognitif est apparu dans les années 1970 : l'animal est actif dans les interactions avec son environnement et non un simple récepteur passif de stimulations.

I. ÉVOLUTION DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Pour cette partie, voir Rosenzweig, Chapitre 3

1. La centralisation

Une centralisation plus ou moins poussée est caractéristique de l'évolution du système nerveux. On assiste à un passage d'un réseau nerveux à un système nerveux centralisé. Dans un réseau comme chez les coelentérés (anémones, polypes) ou les oursins, l'excitation décroît au fur et à mesure qu'elle se propage. Cela permet uniquement la coordination de mouvements simples comme la locomotion ou la capture d'une proie. Les réseaux servent chez les animaux supérieurs à la régulation des organes végétatifs.

La concentration des réseaux aboutit à un véritable système nerveux.

On trouve plusieurs niveaux de développement :

- Les annélides, les vers plats ont un système segmentaire avec des ganglions et un cerveau plus ou moins développé.
- Les mollusques ont une organisation très variable : l'aplysie possède 4 ganglions autour de l'œsophage, de gros neurones identifiables, ce qui en a fait un animal favori des neurobiologistes.
- Les arthropodes et parmi les mollusques, les céphalopodes comme la seiche, ont des ganglions cérébroïdes, avec des lobes optiques importants. Chez l'insecte, on trouve des ganglions abdominaux et thoraciques, un ganglion sous œsophagien et le cerveau au-dessus de l'œsophage. Chez les insectes sociaux, une partie du

cerveau appelée corps pédonculés est plus grosse, ils jouent un rôle important dans la vis sociale.

- Les vertébrés sont les seuls à avoir un véritable cerveau et une moelle épinière.

Figure 1

Anatomie de divers types de systèmes nerveux dans des embranchements différents (Rosenzweig 1998, p. 82)

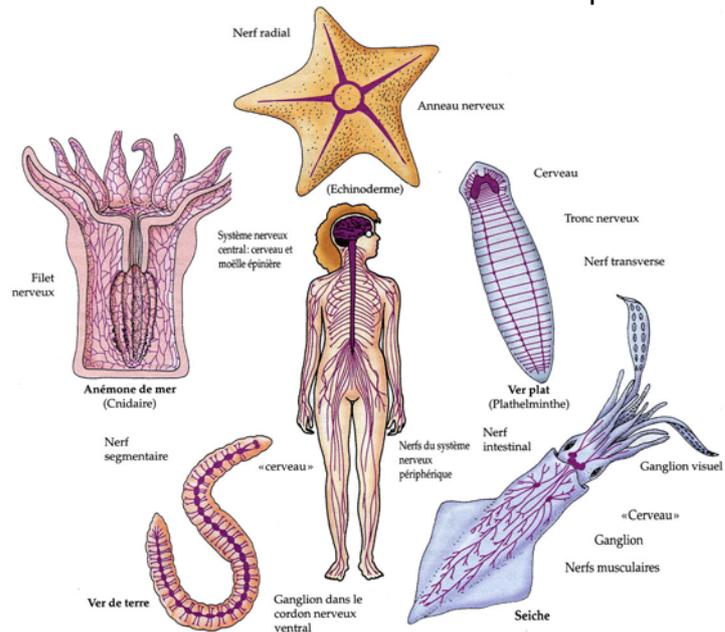
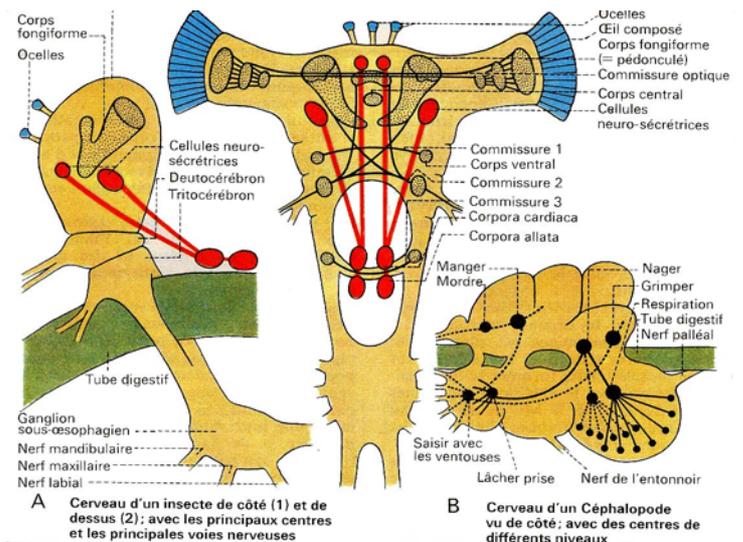


Figure 2

(A) Cerveau d'un insecte de côté et de dessus
 (B) Cerveau d'une pieuvre vu de côté
 (Atlas de Biologie, Stock 1970, p. 354)



Les principes d'évolution sont les suivants :

- concentration des neurones en masses ganglionnaires centrales,
- formation de complexes ganglionnaires séparés,
- formation de longues voies conductrices
- séparation voies afférentes et efférentes pour permettre une conduction unidirectionnelle de l'information et de la réponse motrice.

2. Augmentation de la taille du cerveau chez les vertébrés

Chez les vertébrés on assiste à une augmentation progressive de la taille du cerveau. L'homme n'a pas le plus gros cerveau, c'est l'éléphant ou la baleine bleue avec 5kg.

Ainsi il apparaît une corrélation entre la taille du cerveau et le poids du corps avec 2 allométries :

- une première chez les vertébrés supérieurs homéothermes : mammifères et oiseaux, australopithèque et homme moderne. Il est de 2 à 2,5% chez le rat et l'homme, de 3,3% chez la souris.
- une seconde est décalée vers le bas chez les vertébrés inférieurs. Les dinosaures à ce titre sont normalement placés, il est faux de dire que leur cerveau avait la taille d'une noisette.

Figure 3

Relations entre le poids du cerveau et le poids du corps (échelle logarithmique).

- (a) chez les mammifères.
- (b) chez 6 classes de vertébrés.

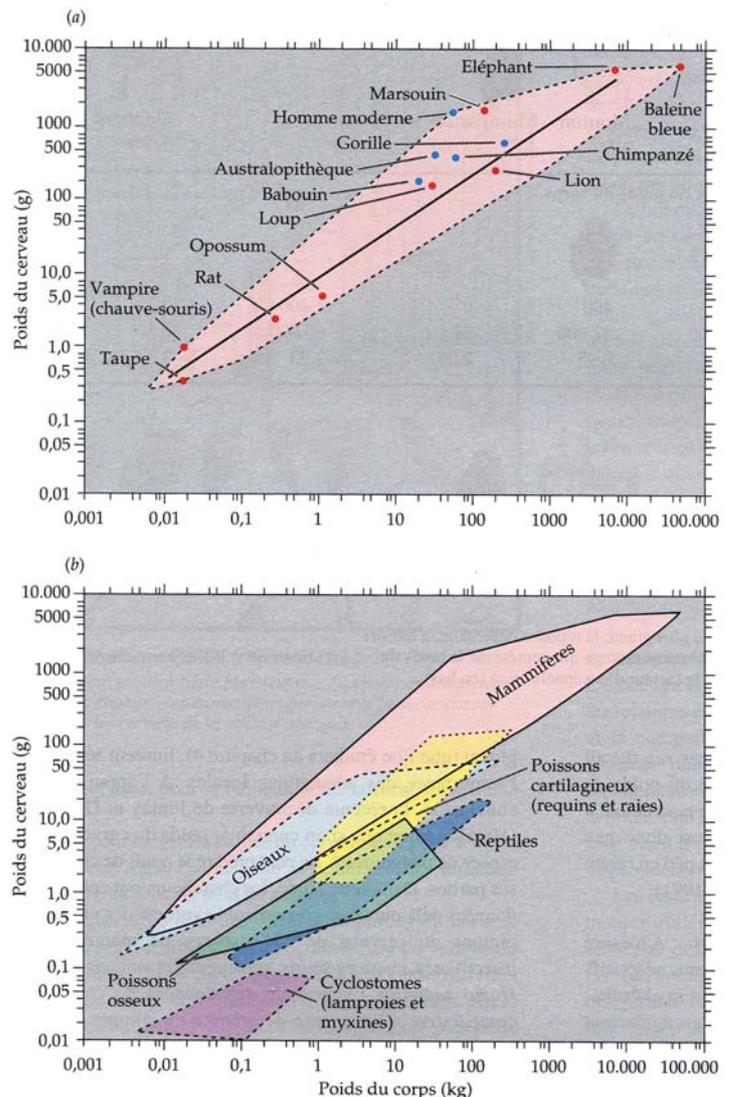
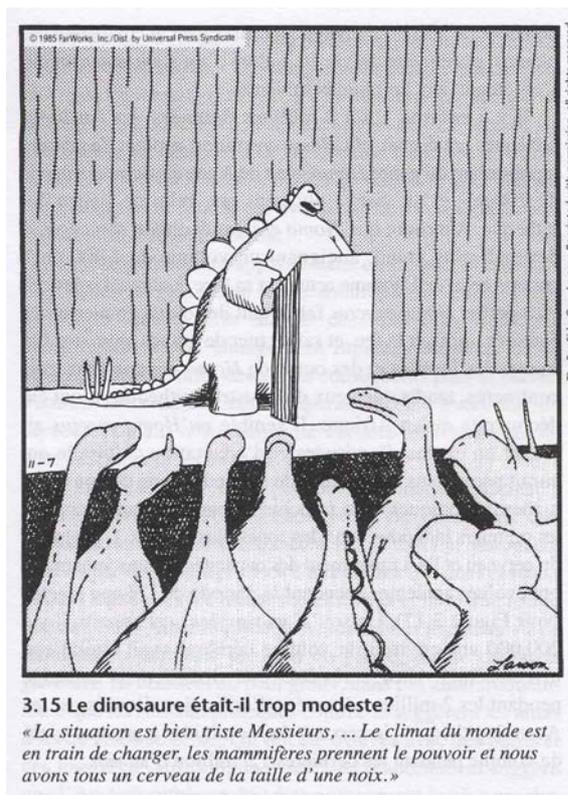


Figure 4

Le dinosaure était-il trop modeste ?
(Rosenzweig, p. 93)



On peut donc dire que les vertébrés inférieurs sont moins cérébralisés que les mammifères et les oiseaux.

« *Des lézards à Mozart il y a des millions d'années d'évolution* » (Philippe Val, France Inter, 4 sept 2000)

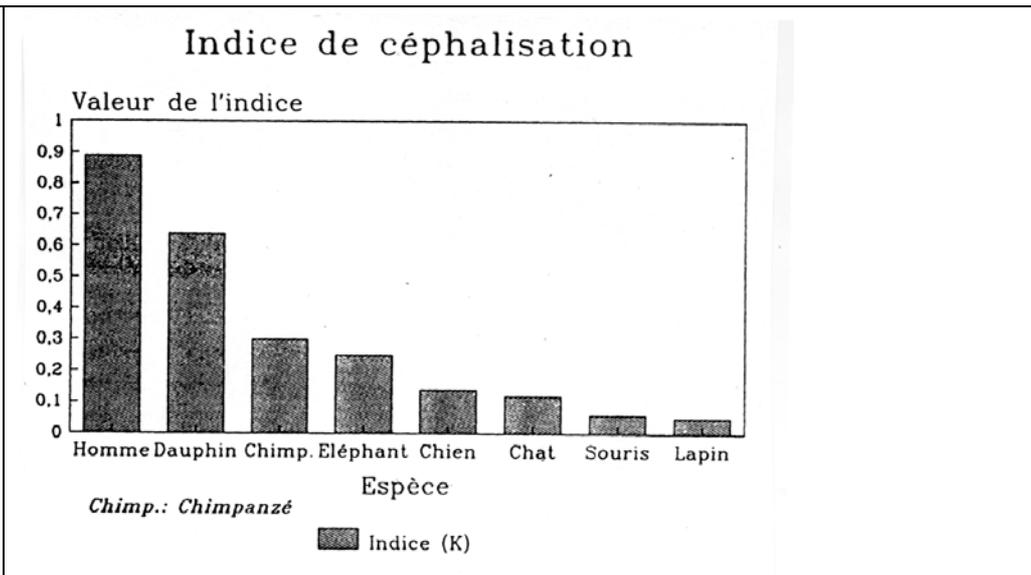
Pour tenter d'apprécier le niveau de cérébralisation d'une espèce, on relativise donc le poids de son cerveau non par rapport au poids de l'espèce mais par rapport à la surface de son corps, en effet pour des animaux de grande taille, la part du cerveau nécessaire aux fonctions somatiques est plus faible.

L'indice de céphalisation est $K = E/P^{2/3}$ où E est le poids du cerveau et P le poids du corps.

Il donne une estimation du volume du cerveau disponible pour des activités cognitives.

À ce titre, l'homme surpasse de très loin les autres espèces (0,90), suivi par le dauphin à 0,75, et loin derrière le chimpanzé et l'éléphant à 0,30 (Vauclair 1995). Rosenzweig donne des valeurs un peu différentes, mais la hiérarchie est la même.

Figure 5. Indice de céphalisation. D'après Vauclair 1995, Fig. 24, p. 164



3. Télencéphalisation et développement du néocortex chez les vertébrés

Le cerveau des vertébrés est constitué embryologiquement de 5 vésicules, de l'arrière vers l'avant : myélocéphale, métencéphale, mésencéphale qui assurent les fonctions vitales, télencéphale et rhinencéphale, ce dernier donne les bulbes olfactifs. Le métencéphale donne entre autres le cervelet qui assure les fonctions de coordination motrice en fonction des entrées sensorielles. Il est très développé chez les espèces qui pratiquent l'écholocation comme les chauve-souris et les dauphins, ainsi que chez les poissons électriques. Le télencéphale permet les fonctions plus intégrées. Il est tout petit, à l'avant du cerveau chez les sélaciens ; chez les reptiles, il se développe en se recourbant vers l'arrière au-dessus du reste du cerveau. Chez les mammifères, cette courbure s'accroît et le télencéphale vient recouvrir la totalité des autres parties.

Le télencéphale se développe énormément chez les vertébrés. Il comprend deux parties, la partie « primitive » avec le cortex olfactif et l'hippocampe (très importante dans la mémoire comme on le verra), la partie plus « évoluée » qui s'appelle le néocortex. Le néocortex est minuscule chez le requin. C'est cette partie qui se développe énormément chez les mammifères, et en particulier chez l'homme où il est hypertrophié.

Néocortex et socialité chez les primates

On considère que le néocortex, cette structure la plus récente, permet les fonctions mentales les plus évoluées comme les apprentissages complexes, le langage et le sens du monde. Dunbar vient de découvrir que la taille du néocortex des primates est proportionnelle à la taille de leurs groupes sociaux [6]. Chez l'homme, le néocortex mesure 1 000 cm³ contre 245 cm³ pour le reste du cerveau soit à peu près 80% ; c'est-à-dire 20% de plus que chez tous les autres primates. L'explication évolutionniste veut que le développement du néocortex favorise les contacts entre individus, notamment sous forme d'épouillage (grooming) dont on sait qu'ils procurent du plaisir (libération d'endorphine). Il faut pour cela que les individus se connaissent et s'apprécient, ce que permet le néocortex et notamment la région frontale, spécialisée dans la sociabilité. Une autre étude indique que le temps passé en grooming est corrélé avec l'importance du

groupe, ce temps peut atteindre 20% pour des groupes de 65 individus chez le chimpanzé. Cette taille de groupe semble un maximum chez les primates. On ne connaît pas la taille des premiers groupes humains, mais on peut en estimer la valeur à partir de celle que l'on a mesurée dans les sociétés modernes de chasseurs-cueilleurs. La dimension moyenne semble se situer autour de 150 individus. Si l'on extrapolait aux humains les 20 % du temps passé par les chimpanzés en activité de grooming, il faudrait admettre que ceux-ci occupent 40-45 % de leur temps à s'épouiller. Ce serait désastreux sur le plan adaptatif, les chasseurs-cueilleurs ne pouvant plus bénéficier des avantages du nombre dans le partage des tâches. C'est ici que la taille du néocortex prend toute son importance en permettant l'invention du langage articulé, outil de cohésion sociale, ce qui permet l'augmentation de la taille des groupes (d'après J.-D. Vincent, *La Chair et le Diable*).

De nouvelles données montrent des différences entre le cerveau de l'homme et celui du chimpanzé au niveau biochimique. À patrimoine génétique pratiquement identique, le cerveau humain produit beaucoup plus d'ARNm et de protéines, ce qui permettrait de comprendre l'augmentation de la taille du néocortex.

II. MESURES DE L'INTELLIGENCE ANIMALE. LES DIVERS TYPES D'APPRENTISSAGES

Depuis Darwin, il est admis que les animaux ne sont pas uniquement guidés par leur instinct, mais qu'ils peuvent « raisonner ». C'est ainsi qu'à la fin du 19^{ème} siècle ont été publiés de nombreux écrits sur l'intelligence des animaux domestiques.

Thorndike, en 1911, dans son livre « *Animal intelligence* », propose d'utiliser des tests pour mesurer l'intelligence des animaux des poissons aux primates ; il s'agit de les placer dans des cages où ils doivent apprendre à trouver leur nourriture ou à sortir. Il conclue que les animaux apprennent par hasard à trouver la bonne solution.

Le comportement des animaux est souvent considéré comme rigide et automatique : à un même stimulus l'animal est censé présenter toujours la même réponse. Cela est intéressant lorsque l'environnement est stable, mais cette situation est mal adaptée à un environnement changeant. En fait les conduites présentées par un organisme dépendent souvent de ses expériences antérieures : l'animal modifie son comportement en réponse à des stimulations de l'environnement. S'il mémorise cette modification on dira qu'il a appris.

APPRENTISSAGE (LEARNING)

Il est difficile de définir l'apprentissage car ce terme est très galvaudé. Une définition très large pourrait être « *L'apprentissage est une modification adaptative du comportement provoquée par l'expérience* ». La valeur adaptative signifie que la modification comportementale doit avoir une signification pour l'animal et au final pour la survie de l'espèce. L'apprentissage se constate en mesurant une performance à un moment donné, puis plus tard. Le mécanisme n'est pas directement observable et implique le système nerveux central. L'apprentissage suppose le codage et le traitement de l'information, le stockage (mémorisation) et l'actualisation (rappel). Cette définition exclue les modifications comportementales liées aux variations de motivations (alimentaire, sexuelle...), à la fatigue des effecteurs (muscles...), à la maturation neurobiologique comme la croissance qui ne nécessite pas d'entraînement. Sont aussi exclus tous les phénomènes de sensibilisation immunologique (lymphocytes activés à la rencontre d'un antigène étranger qui deviennent des cellules « mémoire »), d'altération pathologique (par exemple la sénescence). Dans ces conditions la bactérie est capable d'apprentissage : son "comportement" change si elle est soumise à diverses molécules, et ce phénomène est stable au moins un certain temps. La disparition progressive des effets de l'apprentissage est l'oubli ou amnésie.

L'apprentissage peut être social et concerner un groupe, on parlera alors de transmission culturelle : le comportement appris est transmis de génération en génération (voir plus loin).

Dans les années 70-80 on avait tendance à séparer apprentissage (par exemple en labyrinthe) et conditionnement. Actuellement, la définition large de l'apprentissage inclue les conditionnements.

MÉMOIRE (MEMORY)

La mémoire est associée très étroitement à l'apprentissage. Elle peut être définie comme "*L'ensemble des processus permettant le stockage et la restitution des expériences passées*".

Ce terme a une signification plus large que le terme d'apprentissage.

L'éthologie apporte une approche comparative dans le règne animal, et une étude fine des comportements lors des situations d'apprentissage. On pourra ainsi conduire une étude comparative des capacités d'apprentissage des animaux. Pour l'éthologiste, "*l'intelligence est la capacité pour un individu d'ajuster son comportement en fonction des conditions changeantes de l'environnement*". Elle se mesure en évaluant une performance sur la base d'un critère fonctionnel.

La cognition est pour l'éthologiste "*l'aptitude à construire des réponses pour résoudre un problème*", elle est très liée au concept de représentation mentale : prise de conscience des événements et objets de l'environnement, ce qui suppose la perception sensorielle, le traitement de l'information, la mémorisation puis la décision d'agir (Griffin Donald, physicien américain qui a découvert le sonar, "*The question of animal awareness: Evolutionary continuity of mental experience*" 1976, traduction "La pensée animale", Denoël 1988 – voir la revue de Shettleworth [14]).

L'éthologie cognitive est donc l'approche des processus mentaux qui aboutissent à ces constructions. Dans la perspective éthologique la cognition est le fruit de la sélection naturelle. Bien sûr, certains comportements peuvent relever à la fois d'une simple réponse réflexe et d'un apprentissage cognitif. C'est le cas par exemple du cri d'alarme et de la réponse des congénères qui en découle. Il s'agit de réponses réflexes, mais ces réponses font intervenir aussi une représentation du type de prédateur et le contexte comme les relations d'apparement dans le groupe. On parle même maintenant d'écologie cognitive pour décrire les recherches sur les mécanismes cognitifs des comportements dans un contexte écologique donné (Real 1993).

1. Apprentissages non associatifs

On distingue classiquement les apprentissages non associatifs des apprentissages associatifs. Les premiers sont la conséquence de l'expérience avec une seule catégorie d'événements, les seconds sont liés à la conjonction de deux (ou plusieurs) événements.

a. L'habituation (Habituation)

L'escargot rentre dans sa coquille quand on tape sur la planche où il se trouve. Cette réponse diminue puis disparaît en une douzaine d'essais. C'est un phénomène que l'on appellera habituation. L'adaptation sensorielle et la fatigue musculaire ne peuvent être invoquées car un nouveau stimulus (par exemple le contact d'une baguette sur le pied de l'animal) provoque immédiatement la réapparition de la réponse ; on parle alors de déshabituation.

Définition : L'habituation est un processus par lequel la réponse à un stimulus présenté de manière répétée ou persistante va diminuer et éventuellement disparaître.

L'habituation existe dans tout le règne animal depuis les protozoaires. Elle existe en réponse à des stimuli non nociceptifs : illuminations, chocs légers, bruits, leurres visuels ou auditifs de prédateurs. Elle n'apparaît pas avec des chocs électriques ou des stimuli douloureux (nociception). Elle se produit généralement quand l'organisme apprend que le stimulus n'a pas de signification particulière pour l'activité en cours. Cela permet l'élimination des réponses inutiles, sinon l'escargot serait toujours dans sa coquille !

De très nombreux travaux sur l'habituation ont été effectués chez une limace de mer, l'aplysie par Kandel (américain).

Chez le nouveau-né ou le bébé humain on utilise beaucoup le paradigme expérimental « habituation / déshabitude ». En effet, face à un stimulus répété le bébé s'habitue et se désintéresse du stimulus. Si on change le stimulus, et qu'il perçoit la différence, il va réagir par un regain d'intérêt (déshabitude). Cela permet d'étudier les capacités sensorielles des nourrissons.

b. La sensibilisation (Sensitization)

Si on pique légèrement la tête de l'aplysie avec une épingle elle va se rétracter légèrement. La répétition du stimulus (à un niveau identique), va entraîner, contrairement à ce qui était observé pour l'habituation, une réaction beaucoup plus forte de rétraction. C'est une réaction qui s'amplifie face à un stimulus d'intensité constante.

Le poulpe qui attaque avec succès une proie attaquera ensuite un leurre neutre qui normalement ne déclenche pas de réponse. Le poulpe qui reçoit un choc électrique rentrera dans son nid, par la suite il rentrera à la vue d'un leurre neutre. La réponse (attaque, rentrée dans le nid) est donc facilitée avec des stimuli inefficaces au départ.

Définition : la sensibilisation est un processus par lequel un stimulus acquiert un pouvoir d'augmentation ou de déclenchement d'une réponse.

Dans le premier cas la répétition du stimulus permet la sensibilisation, c'est-à-dire une augmentation de la réponse (l'inverse de l'habituation). Dans le second cas un stimulus particulier provoque une sensibilisation de l'organisme qui le fait répondre à des stimuli auxquels il ne répondait pas auparavant. La sensibilisation est très facile avec des chocs électriques douloureux : le sujet va par la suite réagir violemment à une grande variété de stimuli auparavant anodins. Par exemple un rat qui a reçu un petit choc électrique réagira ensuite à tout stimulus qui normalement le laisserait indifférent.

La sensibilisation est une forme d'apprentissage limitée : il n'y a pas besoin de connaître un stimulus particulier. Elle a une valeur adaptative non négligeable, l'organisme peut par exemple mobiliser son énergie :

- l'animal qui vient de se nourrir, de capturer une proie sera plus sensible car la probabilité de trouver d'autre nourriture dans cet endroit peut être plus grande.
- l'animal qui vient d'affronter un danger fuira plus facilement par la suite.

Les effets de la sensibilisation sont en général de plus longue durée que ceux de l'habituation.

Il existe d'autres formes d'apprentissage non associatif comme l'empreinte (voir le cours sur l'ontogenèse).

2. Conditionnements pavloviens et opérants

Définition : le conditionnement est un apprentissage résultant de l'association d'une paire de stimuli (S-S : conditionnement répondant) ou d'un couple réponse - stimulus (R-S : conditionnement opérant).

a- Le conditionnement répondant (= pavlovien, classique)

Découvert dans les années 1900 par Pavlov*, savant russe (Prix Nobel 1904).

*Ivan Pavlov 1849-1936, russe. Le Prix Nobel a été décerné à partir de 1901

La situation expérimentale de Pavlov consistait à placer un chien dans un dispositif de contention, avec une fistule permettant de recueillir et de mesurer les gouttes de salive.

Définitions :

- SI : stimulus inconditionnel, qui déclenche la réaction réflexe, par exemple la vue de la nourriture connue (viande).
- RI : réponse inconditionnelle, réponse réflexe à la présentation du SI, la salivation dans ce cas.
- SN : stimulus neutre, par exemple le bruit d'un métronome ou d'une sonnerie, qui provoque au début une réaction d'orientation (tourner la tête, dresser les oreilles), après habituation cette réaction disparaît.

Le SN est alors associé au SI, et après un certain nombre d'associations, le SN va déclencher l'apparition du réflexe. Le SN est devenu un Stimulus conditionnel (SC) et la réponse une RC (réponse conditionnée).

Le stimulus conditionnel peut à son tour devenir SI vis-à-vis d'un nouveau SN, et les conditionnements s'emboîtent. C'est ainsi que le chien pourra saliver à l'entrée de l'expérimentateur dans la salle ou à l'allumage de la lumière.

Le conditionnement pavlovien existe dans toute la série animale, depuis les vers (par exemple les planaires qui se rétractent sous l'effet d'un choc électrique) et bien sûr jusqu'à l'homme.

Nombreux exemples de réponses conditionnées :

- réponses motrices : flexion de la patte, fermeture de la paupière (réflexe palpébral en associant un jet d'air sur la cornée à un son).
- réponses végétatives ou immunitaires : sécrétion salivaire (chien de Pavlov), fabrication d'anticorps associée à un stimulus nociceptif, crises d'asthme chez le cobaye. Des conditionnements intéroceptifs sont aussi possibles qui peuvent entraîner des modifications des variables internes corporelles (rythme cardiaque, température...)

b- Le conditionnement opérant (skinnérien, instrumental)

Dans le conditionnement classique l'animal est passif, dans le conditionnement opérant l'animal doit apprendre une tâche ou résoudre un problème par essais et erreurs. C'est Thorndike qui en 1896 a introduit cette méthode avec des chats dans des cages qui devaient apprendre à sortir en tirant sur un anneau.

Ce conditionnement est opérant parce que l'animal doit produire une réponse qui entraîne un renforcement (récompense ou punition). Les types de réponses peuvent être très variées :

- la plus classique est l'appui sur un levier,
- les oiseaux vont utiliser leur bec (pigeons qui apprennent à jouer au ping-pong),
- le rat peut apprendre à sauter, ce qu'il ne fait pas naturellement,
- il peut changer de compartiment (évitement actif) ou rester au même endroit (évitement passif) pour éviter un choc électrique,
- les labyrinthes de toutes formes entrent dans cette catégorie, l'animal doit apprendre à effectuer un parcours sans fautes (cf. « L'école des rats » au palais de la Découverte présentée en vidéo en TP),

- les apprentissages temporels (venir chercher de la nourriture à heure fixe dans un troupeau) en font partie,
- le dressage d'animaux de cirque est aussi un conditionnement opérant (produire un exercice pour obtenir une récompense alimentaire), y compris celui d'animaux comme les dauphins ou les orques.
- l'évitement des prédateurs s'apprend aussi, par exemple dans des parcs où ont été réintroduits des loups. Les poissons aussi s'adaptent au matériel : les carpes relâchées sont beaucoup plus méfiantes, les leurres trop voyants ou trop sonores sont moins efficaces [11].

Les conditionnements sont liés à une motivation qui vise à obtenir un renforcement :

- renforcement négatif : éviter une punition. Parfois on a des apprentissages à essai unique (chaleur qui brûle, refus de rentrer dans un endroit où l'on a reçu une punition). Pour dresser les animaux de cirque ou de parc d'attraction, classiquement on utilisait la contrainte avec des punitions, mais manipuler les émotions de l'animal et le récompenser est beaucoup plus efficace [13].

Figure 6

Le supplice dans le film "Orange mécanique"



- renforcement positif ou récompense, alimentaire le plus souvent, sexuelle très efficace.

Mais une motivation différente peut exister aussi. Les singes sont très curieux et apprennent beaucoup de choses pour le simple plaisir de pouvoir regarder à l'extérieur de leur cage. Le bébé éprouvera du plaisir à faire tourner un mobile relié à son pied par un ruban, cela permet aussi de tester la mémoire des nourrissons.

c- Propriétés des conditionnements

- Généralisation du stimulus : extension de l'effet du SC à d'autres stimuli voisins, par exemple dans le cas du chien de Pavlov conditionné à un son de 1000Hz, tous les sons voisins entraîneront une salivation.
- discrimination : l'animal va apprendre à répondre à un stimulus précis, par exemple une lumière verte. On pourra ainsi vérifier s'il répond à des stimuli voisins, s'il peut donc les discriminer. Cela permet de tester les capacités sensorielles des animaux.
- généralisation de la réponse : un même stimulus entraîne une réponse généralisée, par exemple le corps entier réagit (le chien salive mais bouge aussi la queue)
- extinction (inhibition de la réponse) et oubli : si la réponse n'est pas renforcée le stimulus perd de son efficacité et l'animal ne répond plus. On observe une restauration spontanée de la réponse (par exemple le rat revient voir si la pédale n'est pas redevenue active). L'extinction est un processus actif différent de l'oubli simple, il faut une inhibition de la

réponse. Si le stimulus redevient efficace il n'y a pas besoin de réapprentissage complet, celui-ci est très rapide.

Cas des apprentissages aversifs

Certains apprentissages ne répondent pas au schéma habituel du paradigme conditionnement pavlovien ou opérant. Un exemple est l'aversion conditionnée chez le rat : si l'on associe une boisson sucrée avec une irradiation aux rayons X, l'animal sera malade après quelques heures. Après avoir guéri, l'animal va refuser de boire à nouveau cette boisson, même après un seul essai (apprentissage à essai unique). Ce phénomène a été longtemps contesté, mais est maintenant bien documenté. Ce n'est pas un simple conditionnement pavlovien car il y a un très long délai entre le SC et les manifestations du SI. On observe le même phénomène pour les appâts empoisonnés chez le rat où l'animal goûteur se méfiera toujours de l'appât, et transmettra même sa réticence aux autres, il faut pour contourner cet obstacle utiliser des anticoagulants à effet retard très long (3 semaines par exemple).

Quelques exemples d'apprentissages chez les invertébrés

a) Abeille

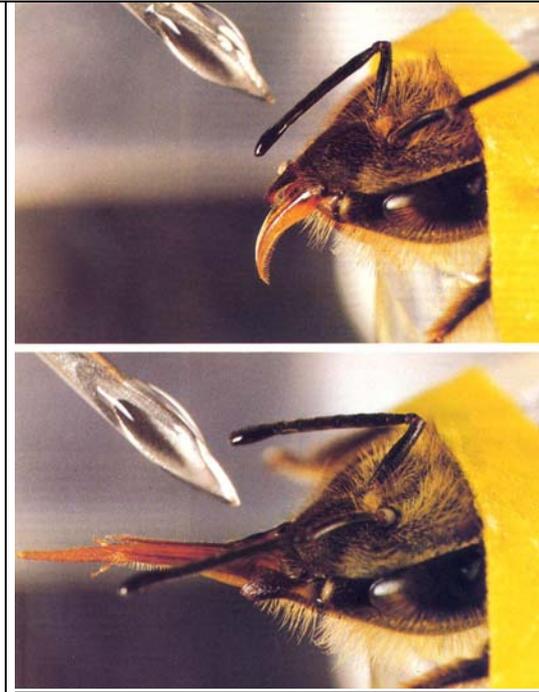
L'abeille butine certaines fleurs seulement, elle recherche un seul type de pollen (elle fait jusqu'à 500 voyages par jour).

Dès 1910, von Frisch conditionnait les abeilles à chercher du miel sur un carton bleu, puis leur propose le choix entre de nombreux cartons de même taille mais de couleurs différentes. Il observe que les butineuses se dirigent en majorité vers le bleu. Il avait au préalable vérifié qu'il n'y avait pas d'attraction spontanée pour le bleu. On connaît maintenant la vision des couleurs de l'abeille, elle possède trois types de récepteurs : au bleu, au vert et aux UV (elles ne voient pas le rouge ni le jaune).

Les divers types d'apprentissage de l'abeille:

- Couleurs, odeurs, motifs visuels, en fait tout ce qui permet de caractériser une fleur ! On observe une prédisposition à apprendre les couleurs et odeurs naturelles, les formes sont plus difficiles à apprendre (ce sont les contraintes sur l'apprentissage déjà vues). L'apprentissage peut être très rapide, un seul essai peut suffire.
- Horaires quotidiens : il est possible de conditionner des abeilles à sortir à telle ou telle heure de la journée.
- Le conditionnement du réflexe d'extinction du proboscis est un paradigme expérimental très utilisé. Le SC est une odeur, suivi du SI (solution d'eau sucrée) qui déclenche l'extension de la trompe. L'abeille a une capacité de discrimination des odeurs très précise.

Figure 7 Conditionnement du réflexe d'extension du proboscis chez l'abeille (Sciences et Avenir, avril 1989) [12]



La mémoire de l'abeille.

- Après 5 mois d'hiver elles retournent à une source de nourriture connue.
- À la suite d'un apprentissage de couleurs, par exemple du bleu, on peut enfermer l'abeille pour tester sa mémoire. Avec un seul essai d'apprentissage, elle oublie en quelques jours (5-7 jours). Avec 3 essais, elle n'oublie plus du tout (100% de bonnes réponses au bout de 13 jours, ce qui est la durée maximum de survie en isolement). Il faut penser que la durée de vie d'une abeille adulte est de un mois seulement, donc sa mémoire est considérable.

b) Pieuvre

La pieuvre (ou poulpe) fait partie des octopodes (8 bras). Leur cerveau est de grande taille, il est situé dans une capsule cartilagineuse et relié à des yeux très volumineux. La pieuvre présente des capacités d'apprentissage considérables.

Les pieuvres :

- Apprennent très vite un conditionnement discriminatif, par exemple à répondre à un objet A renforcé positivement (poisson) et à ne pas répondre à un objet B renforcé négativement (choc électrique).
- résolvent de nombreux problèmes par essais et erreurs, par exemple l'ouverture d'une bouteille pour saisir le crabe situé à l'intérieur de cette bouteille. Elles améliorent leurs performances avec le nombre d'essais, et s'en souviennent encore au bout de 6 mois. Pour sortir d'un aquarium par un trou de 8 cm elle arrive à déformer son corps complètement en 12 minutes, la seconde fois elle met 1,5 minutes.
- sont capables de discrimination visuelle ou chimique et tactile (grâce aux tentacules). Ainsi elles reconnaissent la personne qui les soigne.

4. Apprentissages "cognitifs"

On peut en donner la définition suivante : *Processus par lesquels un organisme acquiert la conscience des événements et objets de son environnement.* Ils supposent

l'établissement d'une représentation mentale plus complexe qu'un simple établissement d'habitudes. Les habitudes sont de simples liens stimulus - réponse, elles résultent de réflexes conditionnés courants. Le passage de l'un à l'autre est possible, par exemple l'apprentissage de la conduite automobile suppose au départ un apprentissage cognitif, qui se transforme peu à peu en une activité automatique et réflexe.

a- L'insight ou la compréhension soudaine

C'est la solution instantanée à un problème, l'éclair de compréhension ou « Eurêka »

Ce phénomène existe chez certains psychotiques qui ont une compréhension éclair du nombre d'allumettes renversées sur un tapis, du nombre de mots prononcés dans une pièce de théâtre, qui mémorisent tous les détails de la façade d'une maison vue quelques heures auparavant ou un jeu de cartes entier, mais sont incapables de dire bonjour à bon escient (cf. Film *Rain Man* avec Dustin Hofmann).

Chimpanzé Sultan de Köhler* : dans une cage on dispose des bananes pendues au plafond, l'animal ne peut les atteindre, même en sautant. Il a à sa disposition des caisses. Au bout d'un moment d'hésitation il trouve la solution, il empile les caisses pour attraper les fruits. De même il pourra enfiler des baguettes pour aller chercher des fruits hors de la cage.

Figure 8. Le chimpanzé entasse des caisses pour attraper un fruit.



*Wolfgang Köhler, chercheur allemand, interné à Ténériffe (Canaries) pendant la 1^{ère} guerre mondiale, a publié « *L'intelligence des singes supérieurs* » (1921), traduit en français en 1931.

Le chien n'est pas capable de compréhension soudaine : pour atteindre un objet convoité un détour peut être nécessaire. Par exemple le chien qui est bloqué par sa chaîne pour atteindre sa gamelle, et qui doit revenir en arrière pour faire le tour du piquet n'y arrivera que par essais et erreurs, mais par la suite il sera le plus souvent capable de recommencer très vite. Ce test est révélateur des aptitudes des animaux.

b- Imitation et apprentissage par observation

On parle de transmission culturelle lorsque le comportement est modifié par l'observation d'un modèle. On a vu le cas du jeune pinson qui apprend à chanter en imitant les adultes. Cela entraîne la formation de dialectes. L'imitation existe aussi par l'observation visuelle.

Définition de l'imitation : Imiter c'est reproduire un acte nouveau ou improbable pour lequel il n'existe aucune tendance instinctive (Griffin).

Exemples :

- habitudes alimentaires : les macaques de l'île de Koshima (Japon) ont appris à laver les tubercules de patates douces à l'eau de mer, ce qui les nettoie et les sale ! Ce comportement a été observé pour la première fois en 1953 par M. Kawai sur une jeune femelle de 18 mois appelée Imo qui lavait des tubercules couverts de sable à une source avant de les manger. Au bout de 18 mois 50% des individus ont appris à le faire. Les vieux n'ont pas appris, parmi eux seulement 18% des femelles ont appris en 10 ans, et pratiquement aucun mâle ! En 1958, ils ont découvert le lavage en eau de mer qui en plus sale les tubercules, ainsi que le lavage de grains de riz (ils flottent sur l'eau, ce qui permet de les trier des grains de sable). Ce comportement est transmis par imitation des adultes, on parle donc de transmission culturelle.

Figure 9

Les macaques de Koshima lavent les patates douces à l'eau de mer (Sciences et Avenir, juin 2002)



De nombreux exemples de préférences alimentaires sont connus chez les rats, les macaques ou les chimpanzés et donnent lieu à des habitudes. Les macaques mangent plus de 80 plantes différentes, mais chaque troupe a ses habitudes et ne consomme qu'une quinzaine de plantes. Les colonies de rats au bord du Pô en Italie mangent des mollusques bivalves qu'ils pêchent sous l'eau, c'est une spécificité unique de cette région. En Israël, il existe deux populations de rats noirs, dont une seulement se nourrit de graines de pin difficiles à extraire. Cette technique est apprise par les jeunes. Les chimpanzés ne consomment pas tous les mêmes fourmis : dans certains endroits ils mangent les fourmis nomades dorylines (légionnaires) et rejettent les fourmis du genre *Camponotus*, et dans d'autres endroits c'est l'inverse.

Les mères de lagopèdes des saules (Willow ptarmigan, *Lagopus lagopus*) apprennent à leurs jeunes à choisir les bonnes graminées, ainsi il y a une tradition culturelle qui se met en place [18]. D'une manière générale, les oiseaux semblent particulièrement doués pour des innovations alimentaires, en particulier pour s'adapter aux ressources alimentaires fournies par les humains, et ces innovations se répandent rapidement [10].

Des stratégies de chasse semblent aussi apprises chez les orques, par exemple pour s'échouer sur la côte et capturer les otaries [8].

Figure 10

Stratégie de chasse apprise chez l'orque : s'échouer pour capturer les otaries (Sciences et Avenir, juin 2002) – voir aussi le film « La planète bleue » (2004).



- décapsulation des bouteilles de lait par les mésanges bleues en Angleterre : ces passereaux ont appris dans les années 1950 à percer les capsules des bouteilles de lait déposées sur le perron des habitations pour manger la crème qui monte à la surface du lait. Ce comportement est apparu en plusieurs endroits différents, il s'est étendu à tout le pays et en Irlande. La question est posée de savoir s'il s'agit réellement d'une transmission par imitation. En effet, il est sans doute dérivé de l'habitude de ces oiseaux à soulever l'écorce des arbres pour y trouver des insectes. Percer du bec la capsule de la bouteille semble donc être plutôt un conditionnement opérant facilité par leur aptitude à être attirés par des congénères.

Imitation vraie ou apprentissage vicariant : l'imitation vraie est l'imitation d'un comportement avec compréhension de la totalité de la situation. Par exemple on peut apprendre à traverser la rue en regardant à gauche puis à droite (ou l'inverse si vous êtes en Angleterre !) sans en comprendre la signification et un jour on se fait écraser... L'imitation vraie n'existe que chez les pieuvres et les primates :

- pieuvre : elle apprend à discriminer une boule rouge (renforcée) d'une boule blanche (punition) en une vingtaine d'essais. C'est un conditionnement opérant. Le choix des cibles renforcées se fait beaucoup plus rapidement en présence d'un animal démonstrateur et se maintient plusieurs semaines sans nouvel essai. Elle apprend aussi à dévisser un bouchon de bouteille pour prendre le crabe qui est à l'intérieur rapidement en présence d'un démonstrateur. C'est un animal intelligent où émergent des facultés cognitives importantes (Travaux de Fioretto à Naples).

- chimpanzés : l'expérience des chimpanzés de Köhler a été refaite avec une démonstration en vidéo ; dans ce cas l'animal trouve immédiatement la solution. Les primatologues ont recensé 39 comportements qualifiés de culturels chez les chimpanzés en Afrique comme casser des noix de palmier, pêcher les termites ou les fourmis, faire un coussin de feuilles ou un éventail à mouches. Il s'agit d'une véritable culture avec utilisation d'outils : certaines troupes de chimpanzés utilisent des outils en pierre pour briser des noix alors que d'autres se servent de bâtons. La transmission se fait aussi par imitation vraie ou apprentissage vicariant, il faut 4 à 5 ans au jeune pour apprendre à casser les noix les plus dures [17].

c) Utilisation des outils et culture animale

On consultera l'excellent ouvrage de Dominique Lestel "Les origines animales de la culture" (voir la critique de Sylvie Briet [4]).

Définition de l'outil : « Usage d'un objet comme extension fonctionnelle de l'organisme dans un but immédiat ».

L'oiseau qui jette un aliment ou le frotte contre une surface dure pour le casser n'utilise pas un outil, on parlera de proto-outil. S'il prend une pierre dans son bec pour casser la graine c'est un outil.

On connaît de nombreux exemples d'outils chez les oiseaux qui utilisent leur bec comme une main. Au total, plus d'une centaine d'animaux utilisent des outils.

Proto-usage d'outils

- Les grives musiciennes utilisent des pierres comme enclumes pour briser les coquilles d'escargots.
- La pie grièche empale ses proies sur des épines et en fait un garde-manger.
- Le gypaète barbu qui lâche ses os en plein ciel pour les briser.
- Le pic épeiche qui creuse une cavité pour caler et ouvrir la noix qu'il convoite ne profite pas de l'observation des ses aînés, il progresse avec sa propre expérience avec de très nombreux essais.
- Le poisson archer qui tire une proie 1,2m au-dessus de la surface de l'eau utilise-t-il un outil ? On pense plutôt que c'est la simple utilisation d'une stratégie de prédation.

Véritables outils

- Certains vautours (percnoptère d'Égypte – *Nephron percnopterus*) lancent des pierres d'assez haut au-dessus des œufs d'autruche pour les casser.
- Les pinsons des Galápagos utilisent une épine de cactus pour sortir des chenilles ou vers des trous du bois.
- Les corbeaux de Nouvelle-Calédonie (*Corvus moneduloides*) fabriquent des fourchettes à escargots et des harpons en décortiquant des brindilles ou en découpant des feuilles (très dures) du pin *Pandanus* auxquelles ils donnent la forme voulue. Ils emportent leur outil qui n'est donc pas à usage unique [1]. Les corbeaux de Tokyo défraient la chronique : ils déposent des noix sur la chaussée pour les faire écraser par les voitures et des cailloux du ballast sur les rails de chemin de fer pour les faire exploser (bruit excitant ?).

Figure 11

Corbeau de Nouvelle-Calédonie avec un crochet qu'il a fabriqué (Sciences et Avenir, juin 2002).



- Apprentissage de l'utilisation du bec chez les oiseaux :
 - les geais apprennent à tirer sur une ficelle pour obtenir de la nourriture.
 - les corbeaux à appuyer sur un levier pour obtenir de la nourriture. Si on met une grille pour les empêcher d'atteindre le levier ils peuvent utiliser des baguettes pour pousser le levier à travers les mailles de la grille, mais uniquement si on leur a montré ! Ensuite ils vont généraliser rapidement à tout objet allongé.

L'outil chez les mammifères.

Chez les mammifères, il y a utilisation de pierres pour casser des noix (chimpanzés et capucins) ou des coquillages (loutre de mer).

Les chimpanzés en captivité utilisent des baguettes pour atteindre des objets, éventuellement vont même les enfiler pour en faire une plus longue (Köhler). Dans la nature ils utilisent des baguettes préparées pour de nombreuses tâches comme la pêche aux termites ou aux fourmis, des éponges végétales pour récupérer de l'eau. C'est Jane Goodall qui a vu la première les chimpanzés sauvages utiliser des baguettes.

Figure 12

Chimpanzé utilisant une baguette pour pêcher les fourmis (Sciences et Avenir, juin 2002).



L'apprentissage est nécessaire par observation et il suppose une acquisition d'habileté manuelle comme chez l'enfant. En Côte-d'Ivoire, dans la forêt de Taï, les mères chimpanzés apprennent à leur enfant à casser les noix de panda (très dures) avec l'outil approprié (une grosse pierre) en leur montrant. Éventuellement elles sont capables de corriger le jeune qui essaie, cet apprentissage dure 7 ans. Au total, les chimpanzés utilisent une quarantaine d'outils [3, 9, 15]. L'utilisation de l'outil est-elle antérieure à la bifurcation de l'homme et du chimpanzé? Cette question est débattue parmi les anthropologues. En effet, on a retrouvé en forêt de Taï, en Côte d'Ivoire, un gisement de brisures de pierres ayant servi à casser les noix, qui ressemblent à celles que l'on trouve à l'âge de pierre il y a 2,5 millions d'années [7]. Au Gabon, les chimpanzés ne cassent pas de noix, pourtant elles sont abondantes et les pierres aussi. Les raisons de cette lacune ne sont pas claires, les deux populations d'Afrique de l'Ouest ou d'Afrique centrale sont séparées depuis longtemps, on peut penser que la pression du milieu n'a pas été suffisante pour obliger les chimpanzés à trouver ce type de solution [15].

Fonctions de l'outil

- prolonger la distance de préhension ou de saisie d'un objet,
- amplifier la force mécanique,
- incorporation de l'objet dans des contextes sociaux (bâtons),
- facilite l'accès à des fluides (éponges).

Seuls les primates répondent à ces 4 critères.

d) La culture animale

On parle de culture quand il y a transmission d'un savoir de manière non génétique, c'est à dire par apprentissage social. On aboutit à une diversité comportementale entre groupes d'une même espèce. Cela existe déjà chez les oiseaux et les baleines pour le chant (voir ontogenèse). Il existe aussi des stratégies pour utiliser le bec : les huîtres pie sont de deux types, marteleurs (percent la coquille de moule) ou poinçonneurs (sectionnent le

muscle de la moule en introduisant leur bec dans la moule ouverte). Cette technique est apprise par les parents. La culture animale fait l'objet de toutes les attentions des chercheurs en ce moment, on verra *Les origines animales de la culture* de Dominique Lestel (2001) [4], *Quand les singes prennent le thé* de Frans de Waal (2001). Dans le second ouvrage, l'approche anthropomorphique est parfois gênante [2].

La culture chez les chimpanzés a fait l'objet d'une revue des travaux des 15 dernières années, 39 comportements sont transmis culturellement et présentent des différences d'une troupe à l'autre (Christophe Boesch –Univ. de Zurich). On a vu que certaines troupes de chimpanzés en Afrique occidentale utilisent des outils en pierre pour briser les noix alors que d'autres préfèrent des bâtons. La pêche aux fourmis en Tanzanie se fait avec un court bâton utilisé comme cuillère, plongé quelques instants dans la fourmilière ce qui permet de ramasser une douzaine d'insectes portés directement à la bouche. En forêt Taï en Côte d'Ivoire, le bâton est plus long, le singe le laisse plus longtemps enfoncé, il essuiera le bâton avec sa deuxième main et récolte une poignée de plusieurs centaines de fourmis. (Sc et Av août 99). Les chimpanzés de Sierra Leone, pour consommer les fruits de l'arbre à Kapok (de la taille d'un avocat) utilisent un morceau d'écorce pour se protéger la plante des pieds comme des savates de plage, plus un autre morceau pour servir de siège. L'arbre est en effet couvert de grosses épines très piquantes (Libé 25 mars 97). Christophe Boesch, prétend même pouvoir dire d'où vient un chimpanzé simplement en observant son comportement.

L'orang-outang, considéré jusqu'à présent comme n'ayant pas de culture, a aussi des traditions avec des variations géographiques. C'est ainsi que certains se font des chapeaux pour se protéger de la pluie, des gants en feuilles pour attraper des fruits, construisent des nids pour jouer et non y dormir [5, 16].

e) « Learning sets » ou apprentissages à apprendre

Les tests pavloviens ou instrumentaux ne permettent pas de discriminer les capacités des animaux, il y a peu de différences du poisson au chimpanzé !

C'est ainsi qu'est apparue la nécessité d'utiliser l'apprentissage de règles « learning sets » qui permettent de mettre en évidence des capacités à apprendre.

C'est ainsi que les insectes volants repèrent l'entrée de leur nid par des repères visuels locaux. Si on déplace ces repères, l'animal se trompe et met un certain temps à retrouver son nid. Le problème du changement d'emplacement répété est de plus en plus facilement résolu. Avec l'expérience l'insecte apprend à apprendre.

- Apprentissage discriminatifs

On peut faire des tests de choix entre 2 objets, par exemple en cachant de la nourriture sous l'un d'eux, par exemple la boîte triangulaire, puis l'animal doit mémoriser l'objet récompensé quand on lui présente à nouveau ces objets.

20 paires d'objets sont présentées successivement, 24h après présentées à nouveau jusqu'à ce que l'animal choisisse l'objet récompensé. Les singes sont très performants, ils obtiennent 90% de réussite en 10 jours. Il n'y a pas de différences entre jeunes et adultes.

- Inversions de consignes

L'apprentissage est réalisé en deux étapes. D'abord on effectue une discrimination comme précédemment (boîte triangulaire récompensée) puis quand le choix de l'objet renforcé est

appris on inverse la consigne : c'est l'autre objet qui est renforcé. En quelques séries il y a amélioration de la vitesse d'acquisition de la bonne réponse.

On peut donner une série de problèmes de même type avec des paires d'objets différents. Le chimpanzé comprend vite la nouvelle règle du jeu, il va alors améliorer ses performances

Cet apprentissage est pratiquement impossible chez le poisson, Très difficile chez le rat et l'écureuil. Le chat, le ouistiti, le singe écureuil ont des performances moyennes, seul le rhésus améliore nettement son score. Chez les oiseaux, cela marche avec le pigeon mais pas la poule !

- Tâches d'appariement / non-appariement

Le choix entre 2 objets se fait par appariement à un 3^{ème} objet : si l'objet de référence est une pyramide, l'animal devra choisir la pyramide.

Non-appariement : le choix se porte sur l'objet différent de l'objet de référence, par ex si la pyramide est la référence, il devra choisir le cylindre. Cet apprentissage n'est possible que chez le chimpanzé, mais pas chez le jeune avant l'âge de deux ans.

L'apprentissage devient encore plus compliqué si on introduit un délai entre les deux phases.

Caractéristiques des apprentissages cognitifs

Selon Vauclair (*L'intelligence de l'animal*)* un apprentissage cognitif doit comporter 3 critères : flexibilité, nouveauté, généralisation

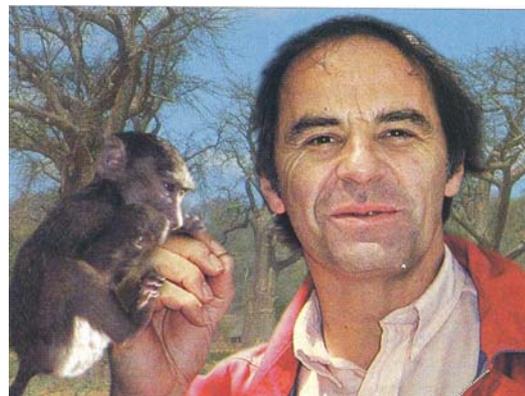
- flexibilité des comportements, qui est nécessaire pour tout apprentissage ;
- capacité à mettre en œuvre des moyens nouveaux : la réponse élaborée n'est pas la simple mise en œuvre de comportements préprogrammés ;
- capacité à généraliser ces moyens nouveaux à des contextes différents ou au moins partiellement différents.

Le schéma $S \rightarrow R$ des behavioristes est remplacé par

Environnement \rightarrow (représentation, organisation de l'information) \rightarrow conduite

Figure 13 Jacques Vauclair

Sciences et Avenir, n° 103, octobre 1995.



Enfin une nouvelle dimension vient s'ajouter à ces apprentissages cognitifs : la dimension sociale qui aboutit à la cognition sociale : situer les autres dans le groupe, leur attribuer des intentions, capacité à nouer des alliances.

Citations

1. Anonyme (2003). Le corbeau, maître ès outils. *Sciences et Avenir*. Décembre, p. 38.
2. Barbet, Isabelle (2002). Quand les singes prennent le thé. Analyse du livre de Frans de Waal. *Pour la Science*. N° 293, mars, p. 109-110.
3. Boesch, Ch. (1991). Les chimpanzés et l'outil. *La Recherche*. juin.
4. Briet, Sylvie (2001). La main à la patte. Analyse de "Les origines animales de la culture", par Dominique Lestel. *Libération*, 25 octobre.
5. Briet, Sylvie (2003). L'orang-outang, une perle de culture. *Libération*, 17 janvier.
6. Dunbar, R.I.M. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behav.Brain Sci.*, 16: 681-694.
7. Fléaux, Rachel (2002). Archéologie et cultures singes. *Science et Avenir*. juin, p. 60-71.
8. Fléaux, Rachel (2002). Cultures, vous avez dit cultures ? *Science et Avenir*. Juin, p. 64-67.
9. Galus, Christiane (2002). L'invention de l'outil expliquée grâce aux grands singes. *Le Monde*, 29 mai, p. 28.
10. Lefebvre, Louis (2001). L'intelligente cervelle des oiseaux. *La Recherche*. N° 347, novembre, p. 42-45.
11. N., J.-M. (1997). Le matériel évolue, les appâts changent, mais le poisson s'adapte. *Le Monde*.
12. Pasques, Patrick (1989). La mémoire des insectes. *Sciences et Avenir*. N° 506, Avril, p. 72-78.
13. Redon-Clauzard, Sylvie (2003). A l'école des bêtes de scène. *Science et vie Junior*, (170): 66-72.
14. Shettleworth, Sara (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61: 277-286.
15. Tutin, Caroline & Michel Fernandez (1994). Les chimpanzés sont-ils bien outillés... ? *Canopée*. N° 2, Avril.
16. van Schaik, Carel P. & et al. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299: 102-105.
17. Whiten, A. & Ch. Boesch (2001). Les cultures des chimpanzés. *Pour la Science* N° 281, mars, p. 86-93.
18. Whitfield, John (2001). Mothers hens dictate diet. *Nature Science Update*, 18 juillet.