

Les manifestations de la conscience de soi chez les animaux non humains

Pierre Sigler

Estivales de la question animale 2012

Introduction

- Programme de recherche intéressant et très actif
- Pas de livre de vulgarisation actualisé
- Capacité cognitive moralement pertinente
- Place importante dans le débat moral

Les expériences de laboratoire

- Nos connaissances sur la conscience de soi chez l'animal proviennent presque exclusivement d'expériences de laboratoire
- Défauts :
 - Éthique
 - Sur-représentation de certaines espèces (primates, rats, pigeons)
 - Artificialité de l'environnement et des tâches demandées
 - Absence de convivialité → diminution des performances
- Avantages :
 - Solidité scientifique des résultats, car :
 - Contrôle rigoureux du dispositif expérimental
 - Les explications alternatives sont testées (variantes)
 - Faible risque de biais anthropomorphique chez les expérimentateurs

Test de mémoire par un macaque rhésus

Laboratory of comparative primate cognition, Emory university

Vidéos disponibles ici : <http://www.psychology.emory.edu/lcpc/monkeymemory.html>

La conscience de soi

- La conscience de soi est la capacité de se percevoir comme un être distinct du monde extérieur
- Comment la détecter ?
 - Argument de la nécessité (sentience → conscience de soi)
 - Le test du miroir
 - Les capacités connexes

Le test du miroir

- Adapté aux animaux non-humains par Gordon Gallup (1970)
- On met un animal en présence d'un miroir
- Une fois que l'animal s'y est habitué, on l'endort et on lui peint une tache sur le front
- On observe à son réveil sa réaction face au reflet
- Si l'animal touche la tache, on en conclut qu'il a compris que c'est son image qu'il voit dans le miroir, et qu'il possède donc une conscience de soi

Les résultats

- À ce jour, les animaux ayant obtenu un résultat positif à la version standard du test font partie des espèces suivantes : chimpanzés, bonobos, orang-outan, gorilles, macaques (?), éléphants, dauphins, orques, lions de mer, corbeaux, pies, perroquets.
- Dans le cas des animaux aquatiques, on se fonde sur d'autres mouvements que toucher la tache.

Les limites de ce test

- Si un résultat positif est probant, un résultat négatif ne prouve rien. Car l'animal peut échouer pour d'autres raisons qu'une absence de conscience de soi
- Il a peur du reflet (gorilles)
- La vue n'est pas son sens dominant ?
- Il n'a pas de curiosité pour le miroir
- La tache l'indiffère (cas fréquent)

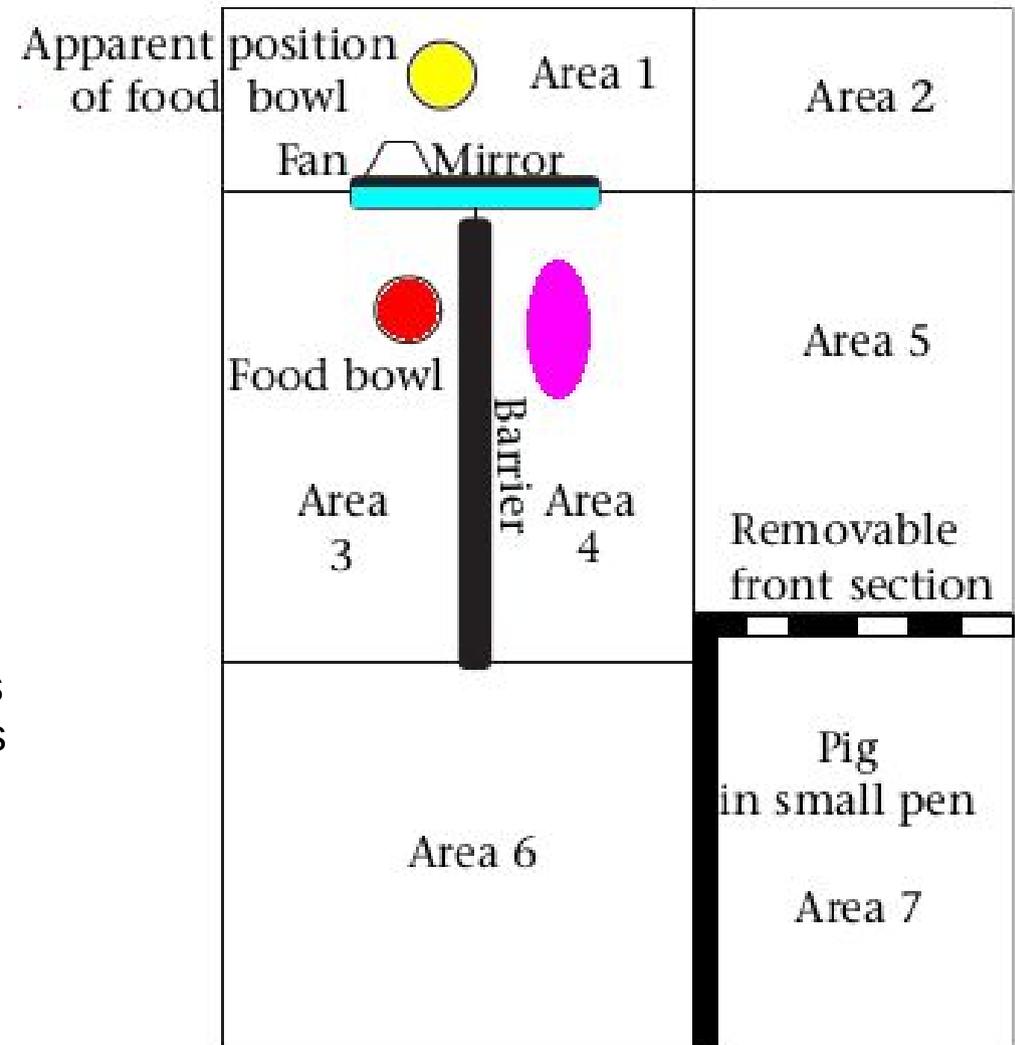
Les variantes du test

- Les macaques se désintéressent de la tâche mais se retournent quand ils voient quelqu'un dans le miroir. Si on leur pose un implant dans le crâne, ils le touchent dès qu'ils se voient dans le miroir.
- Les pigeons se désintéressent de la tâche mais savent se reconnaître : ils font la différence entre leur image et celles d'un autre pigeons, et entre leur image en temps réel et leur image enregistrée. (Toda & Watanabe, 2008)
- Les cochons

Les cochons face au miroir

Broom et al. (2009). Pigs learn what a mirror image represents and use it to obtain information.
Animal Behaviour 78 1037–1041

- 8 cochons passent 5h dans un enclos contenant un miroir.
- Au début, ils s'énervent face au reflet puis se calment.
- Puis, on place un bol de nourriture visible uniquement dans le miroir par l'animal
- Les indices olfactifs sont brouillés par des ventilateurs.
- 7 cochons se retournent et vont chercher la nourriture au bon endroit, 1 cochon cherche derrière le miroir, comme les cochons naïfs
- Si les cochons ne s'intéressent pas aux tâches sur leur visage, c'est probablement parce qu'ils ont l'habitude d'en voir sur le corps de leurs congénères.
- les cochons se reconnaissent donc dans un miroir.



Se mettre à la place d'autrui

- On appelle « théorie de l'esprit » la capacité de se représenter l'esprit d'autrui.
- L'empathie est la capacité de se représenter les émotions d'autrui
- La bienveillance : vouloir le bien d'autrui.
- Il ne faut pas confondre empathie et bienveillance. Les psychopathes sont empathiques mais ne sont pas bienveillants. Les autistes souffrent d'un déficit d'empathie et/ou de théorie de l'esprit mais sont normalement bienveillants (ils ont du mal à comprendre l'état d'esprit des autres mais leur veulent du bien)
- Empathie + bienveillance = sollicitude

La contagion émotionnelle

Edgar et al. (2012). Measuring empathic responses in animals. *Applied Animal Behaviour Science* 138, 182–193

- Consiste à éprouver, les émotions d'autrui (avoir peur quand les autres ont peur, rire quand les autres rient...)
- Existe chez quasiment tous les animaux sociaux
- Langford et al. (2006) ont causé des douleurs à des souris, et se sont aperçus qu'elles manifestent une plus grande souffrance quand leurs congénères souffrent aussi. Et si une souris voit une autre souris souffrir, elle sera plus sensible à une douleur ultérieure.
- Ce n'est pas une simple réponse automatique : les souris font d'autant plus preuve d'empathie envers autrui que cet autrui est un proche. Autrement dit, plus une souris est attachée à une autre souris, a de l'affection pour elle, se soucie d'elle, plus son état l'affectera (positivement ou négativement). Même mécanisme que chez les humains.
- Oies : Wascher et al. (2008), les oies voyant d'autres oies en détresse manifestent des signes de détresse

D'abord ne pas nuire

Edgar et al. (2012). Measuring empathic responses in animals. *Applied Animal Behaviour Science* 138, 182–193

- Le dispositif :
- Un animal A obtient sa nourriture en appuyant sur un bouton
- Puis on introduit une variante : lorsque A appuie sur le bouton, un animal B reçoit un choc électrique
- A voit B mais B ne voit pas A (afin que la réaction de A ne soit pas motivée par la peur des représailles).
- Les résultats :
- A diminue substantiellement les pressions sur le bouton
- Cette diminution est d'autant plus forte qu'il connaît A
- Ce test a été réalisé avec de nombreux animaux, notamment le trio des laboratoires :
- Des rats (Church, 1959)
- Des singes (Wechkin et al., 1964)
- Des pigeons (Watanabe & Ono, 1986)
- etc

L'empathie et la sollicitude chez le rat

Bartal *et al.* 2011. Empathy and pro-social behavior in rat. *Science* 334 (6061): 1427-1430



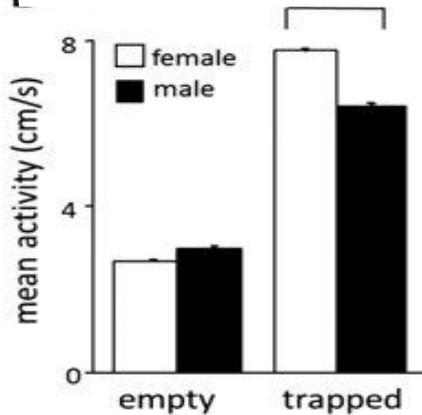
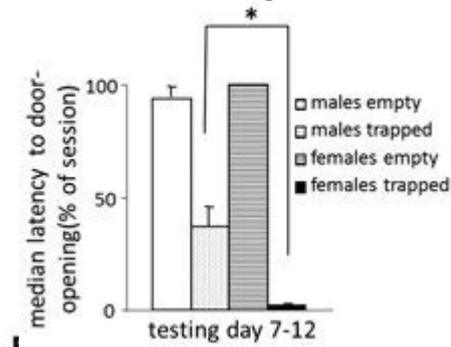
- On place un rat libre avec un congénère familier prisonnier dans un tube dont le mécanisme d'ouverture est compliqué
- Le rat libre cherche à libérer son compagnon
- 23 rats sur 30 trouvent au bout de 5-7h
- La première fois qu'ils y parviennent ils ont une réaction de surprise
- Les autres fois ils l'ouvrent rapidement et ne sont plus surpris

Variantes

Bartal *et al.* 2011. Empathy and pro-social behavior in rat. *Science* 334 (6061): 1427-1430

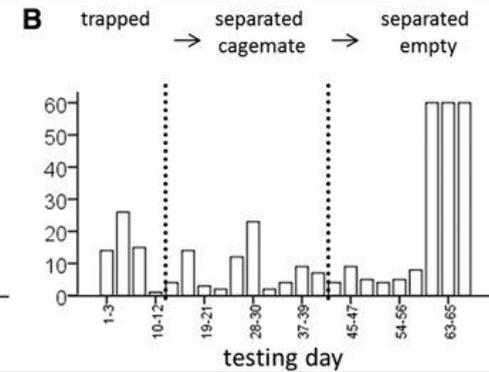
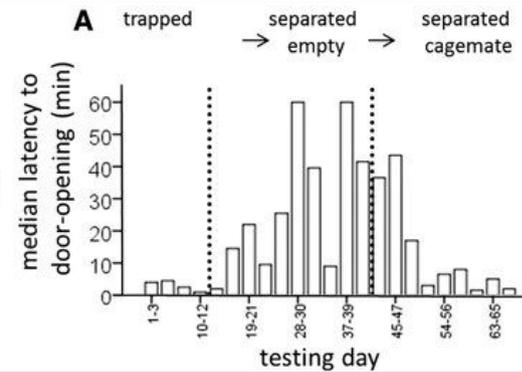
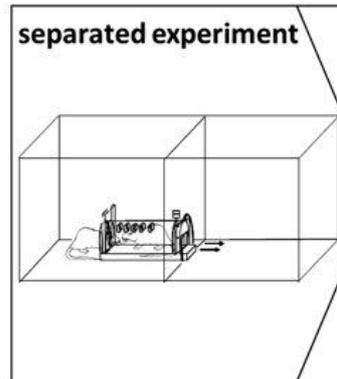
- **Tubes vides/objets**

- Les rats sont-ils motivés par la curiosité ?
- Des rats sont mis en présence d'un tube vide ou contenant un objet
- Les rats s'en désintéressent
- Leur intention est bien de libérer leur congénère

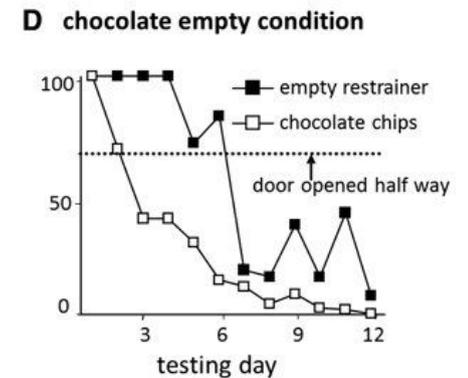
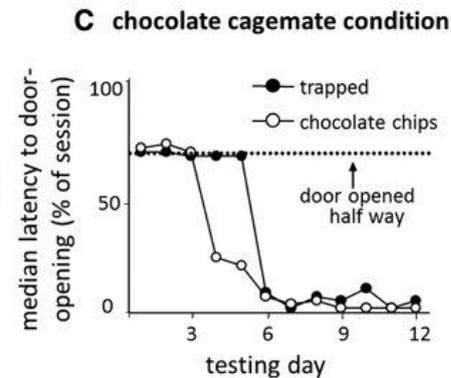
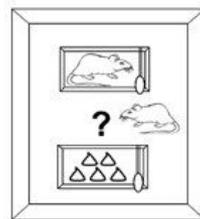


- **Cages séparées**

- Et si les rats cherchaient juste de la compagnie ?
- Le tube donne sur une autre cage
- Ils libèrent quand même leur congénère



- **chocolate experiment**



La théorie de l'esprit

- Premack & Woodruff (1978)
- Cas de tromperie fréquents chez les animaux
 - Qui est pris qui croyait prendre
 - Cochons (Held et al. 2002) et poules
- Toujours la possibilité d'une interprétation sans théorie de l'esprit ?
- Un mot sur les primates

Les geais buissonniers

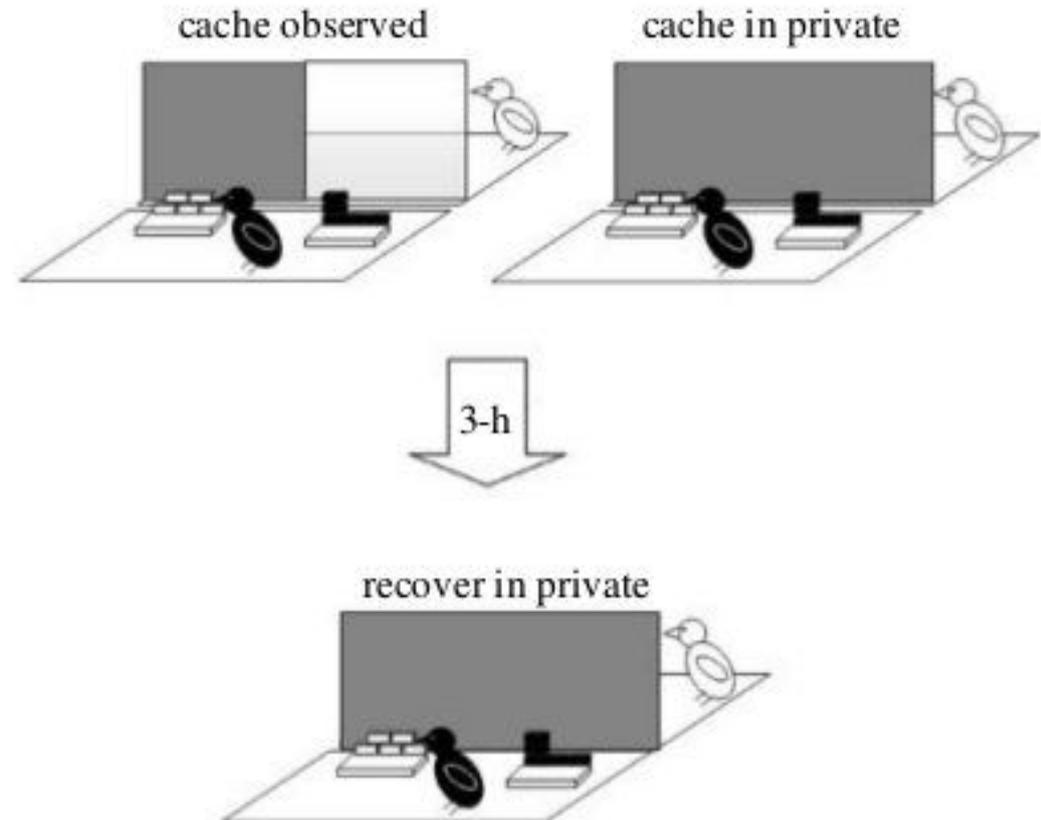
- Dans la nature, ils ont l'habitude de cacher de la nourriture
- Les vers sont leur friandise préférée
- Les vols sont monnaie courante
- S'ils ont une théorie de l'esprit, on peut supposer qu'ils vont s'efforcer de dissimuler leur cachette aux yeux des autres



Les geais sont sensibles à ce que voit autrui

Dally et al. (2005). Cache protection strategies by western scrub-jays: implications for social cognition. *Animal Behaviour* 70, 1251–1263

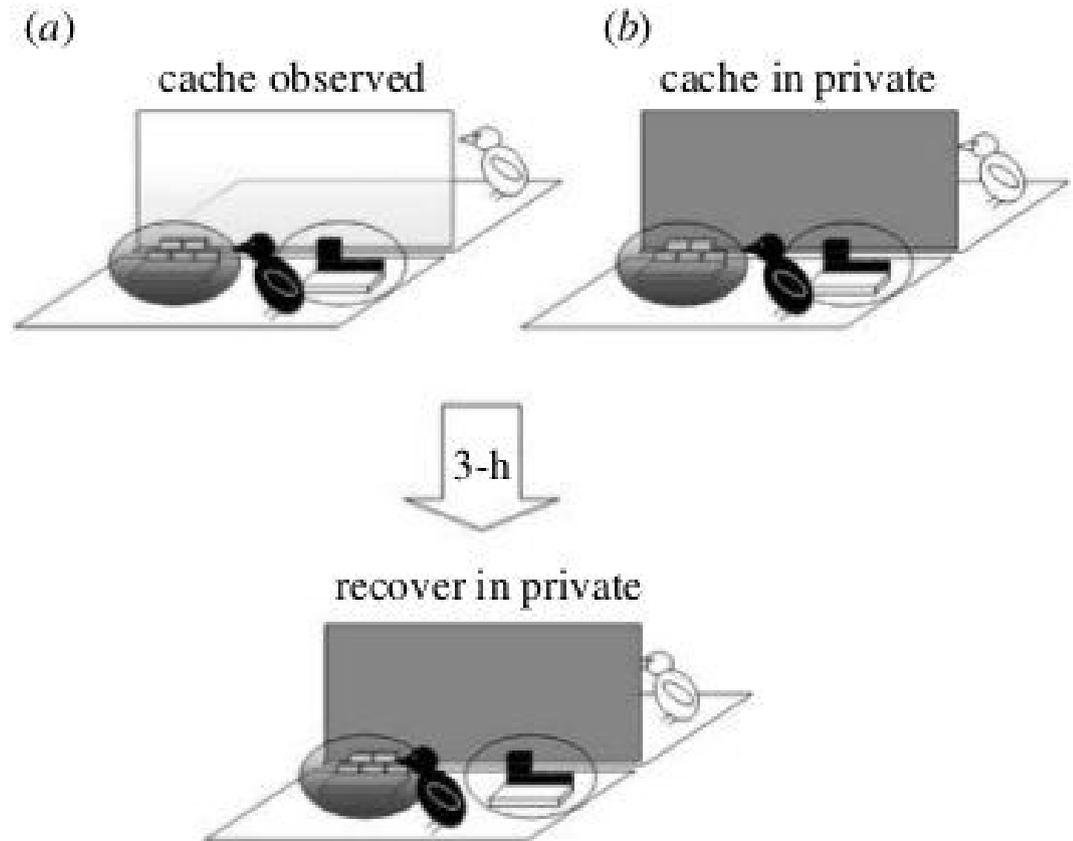
- On donne la possibilité à des geais de cacher des vers
- Un autre geai (l'observateur) peut voir une partie de la cage
- Ou pas
- Quand ils sont observés, les geais cachent la nourriture hors de la vue l'observateur (75-80%)



Loin des yeux, loin de l'esprit ?

Dally et al. 2004. Cache protection strategies by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*): hiding food in the shade. *Proc. R. Soc. B* 271(Suppl.6), S387–S390

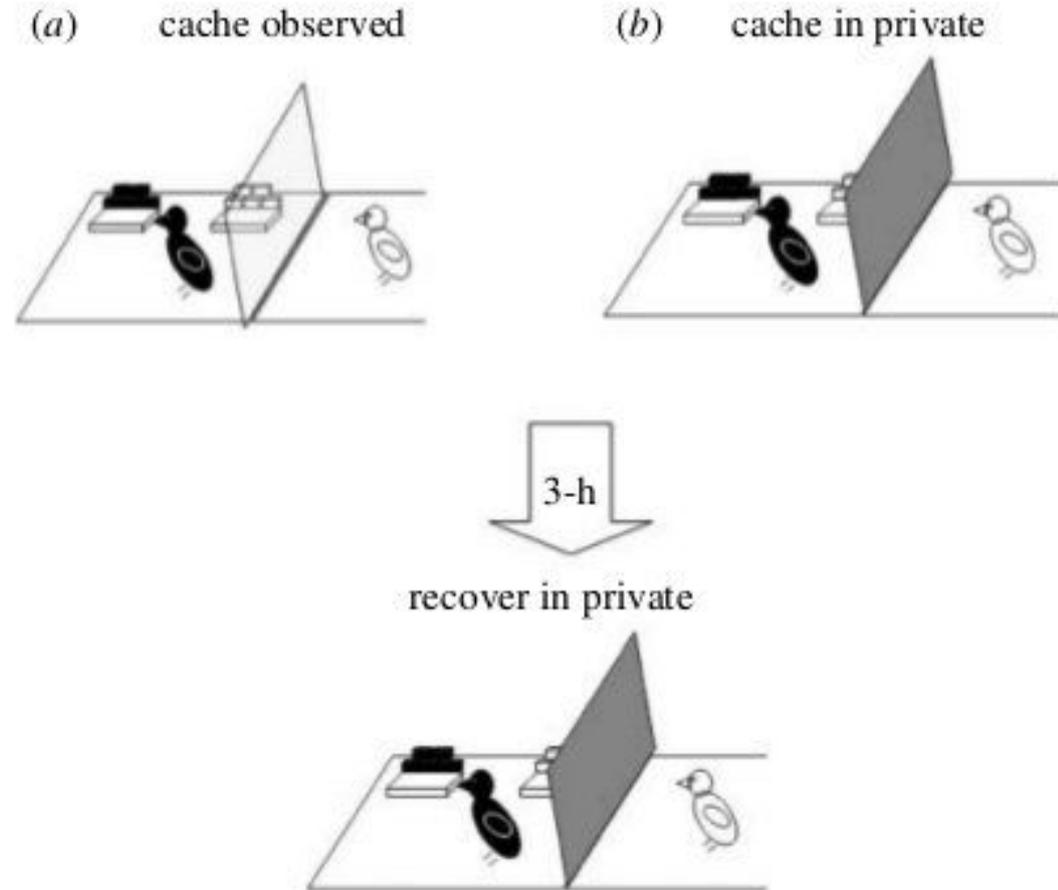
- Il faut donc un dispositif où le geai voit l'observateur sans être vu
- Partie sombre et partie éclairée
- Préférence pour les zones sombres (3/4)
- Pas de différence significative quand seul



La distance comme stratégie

Dally et al. (2005). Cache protection strategies by western scrub-jays: implications for social cognition. *Animal Behaviour* 70, 1251–1263

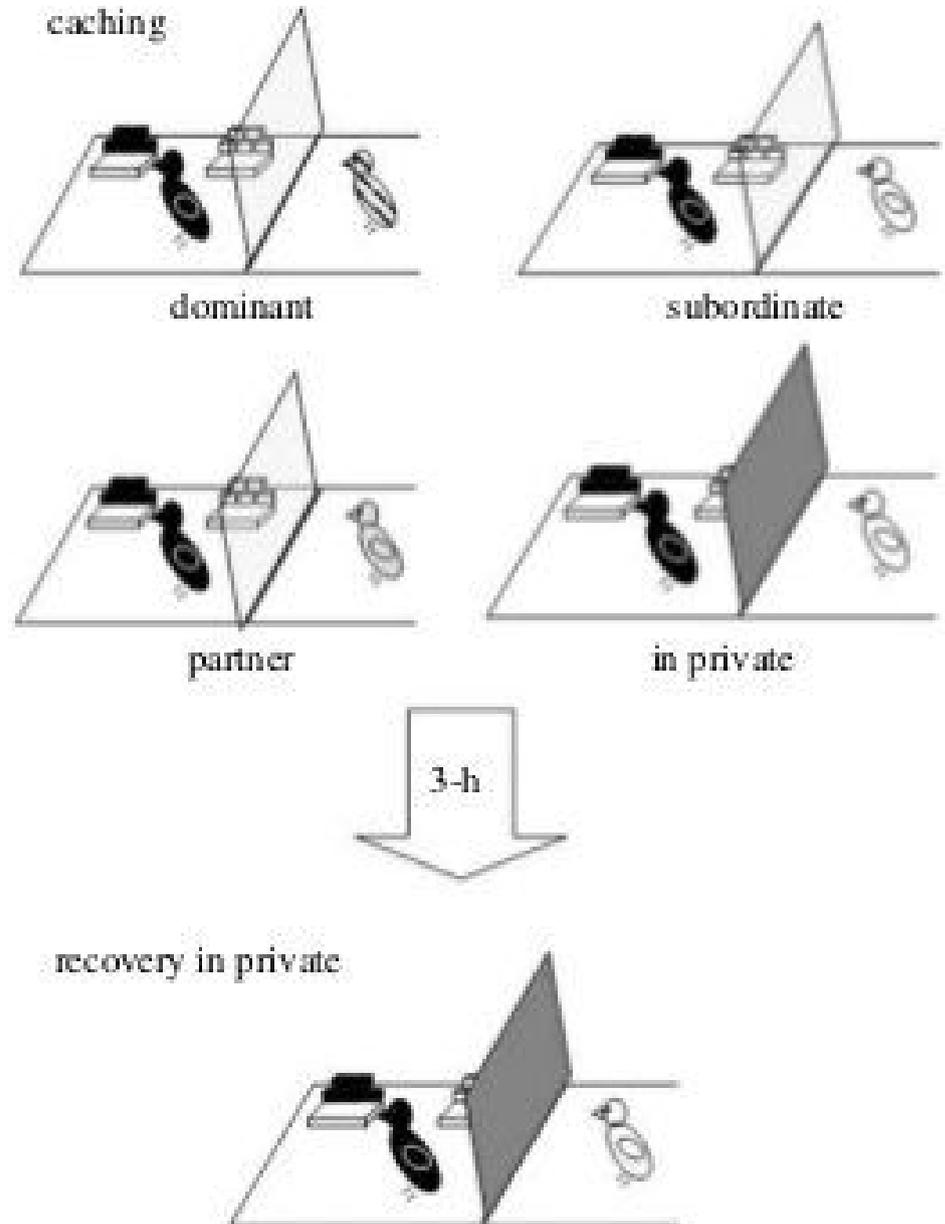
- On propose cette fois une cachette proche de la vitre de séparation ou éloignée
- Quand l'oiseau est observé, il cache la nourriture dans la zone éloignée (75%)



Variations hiérarchiques

Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science* 312, 1662–1665.

- On fait la variante « distance » avec différents observateurs
- Préférence pour la cache lointaine quand oiseau rival
- Pas différence significative avec partenaire ou sans observateur

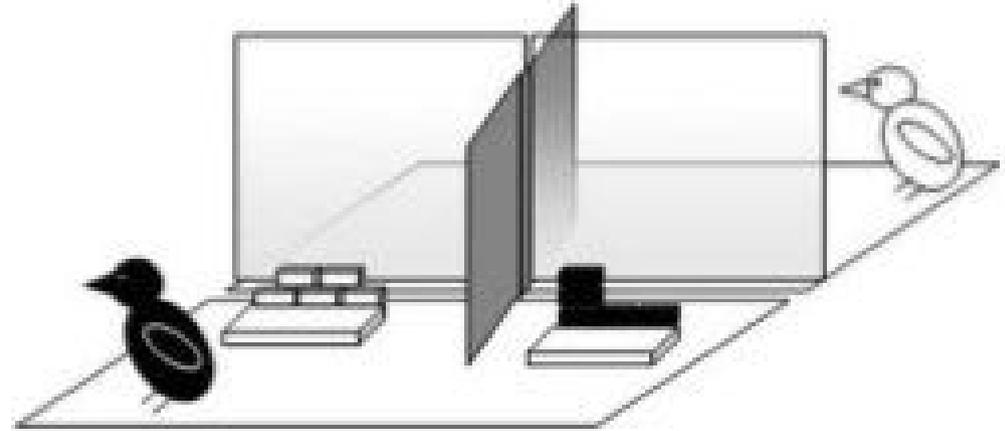


Mouvements multiples 1

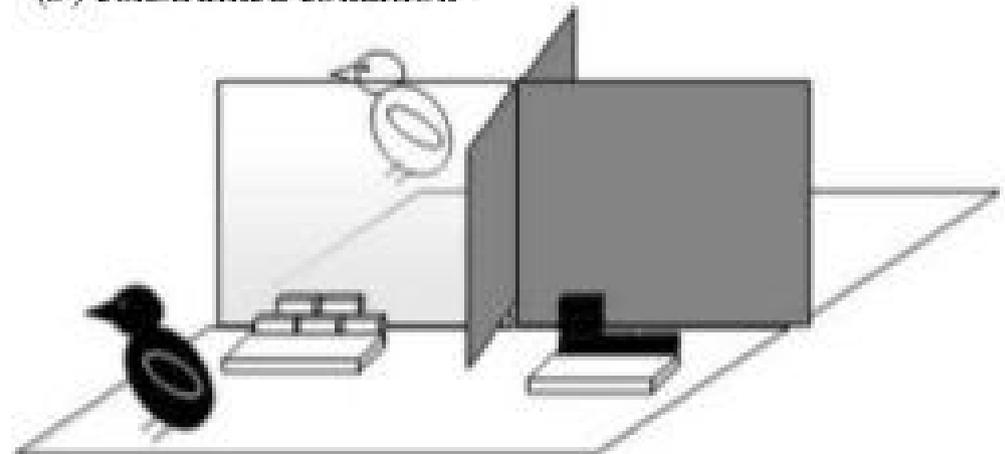
Dally et al. (2005). Cache protection strategies by western scrub-jays: implications for social cognition. *Animal Behaviour* 70. 1251–1263

- Dans la nature, les geais déplacent souvent d'une cache à l'autre leurs réserves
- Un écran perpendiculaire est ajouté
- Quand l'observateur est dans la partie gauche (droite) de sa cage, il ne voit que la partie gauche (droite) de celle de l'observé
- Situation contrainte : l'observateur est cantonné dans une partie
- Situation libre : il peut se déplacer d'une partie à l'autre

(a) free condition



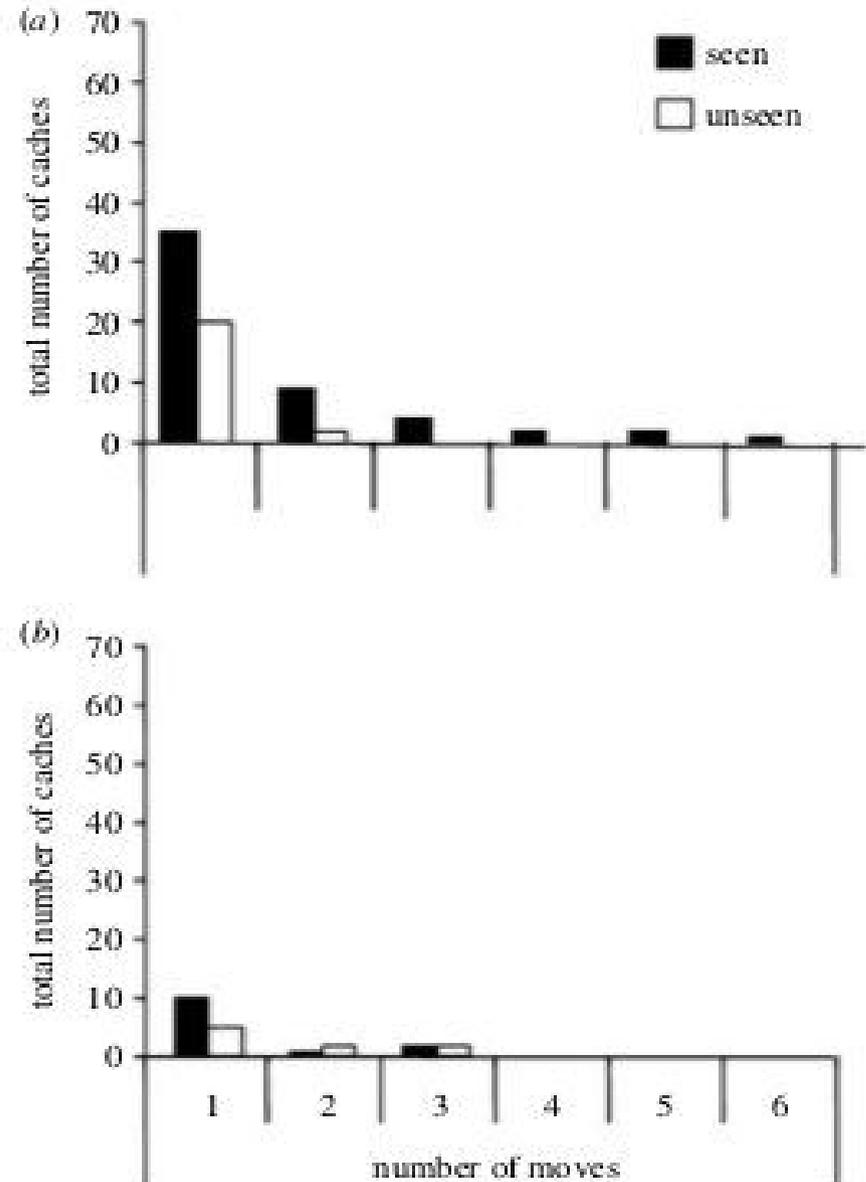
(b) constrained condition



Mouvements multiples 2

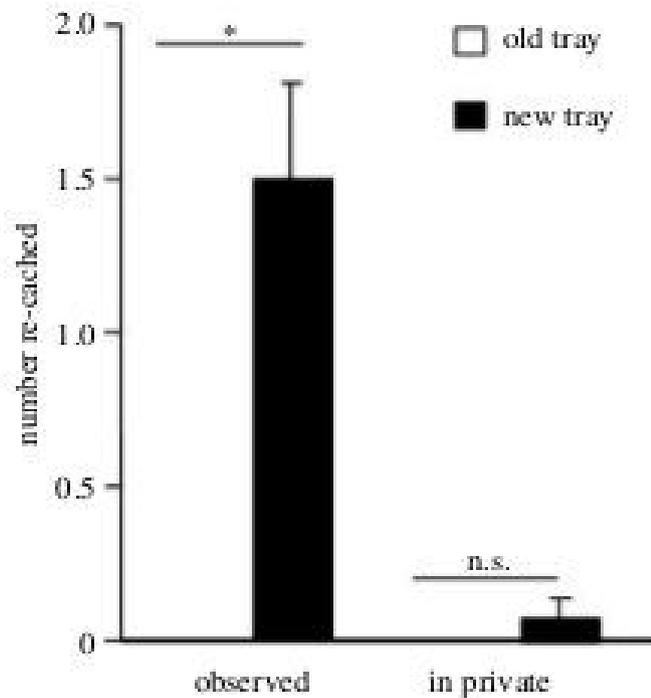
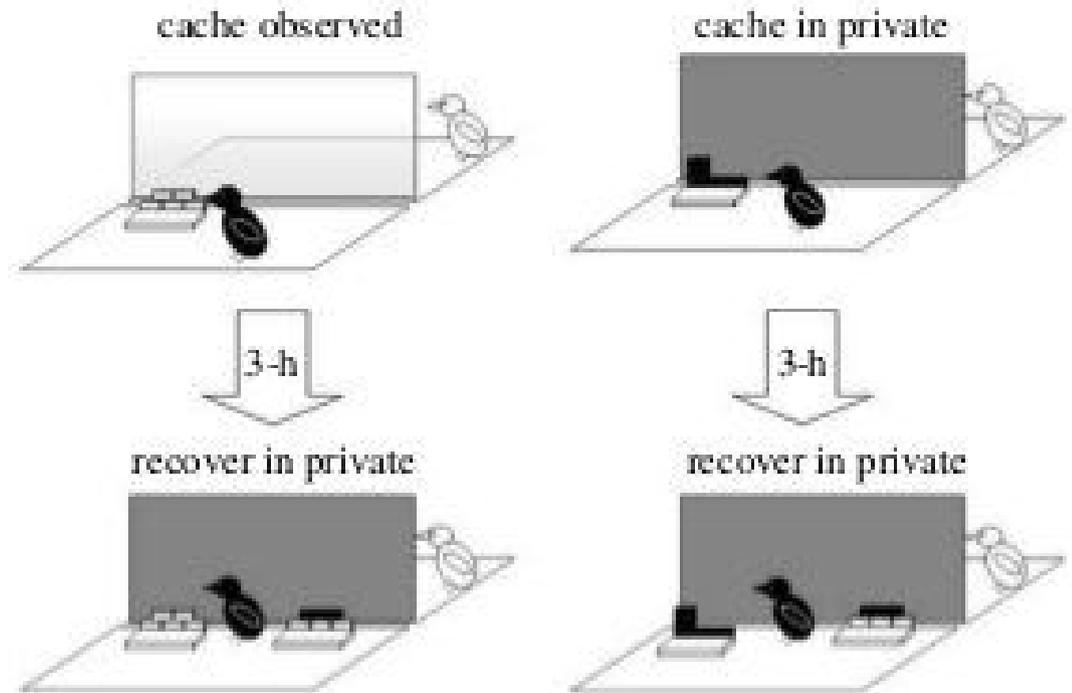
Dally et al. (2005). Cache protection strategies by western scrub-jays: implications for social cognition. *Animal Behaviour* 70, 1251–1263

- Résultats :
- En situation contrainte, les geais déplacent peu les items d'une cache à l'autre
- En situation libre, ils changent de cachette quand ils ont été vus, jusqu'à 6 fois



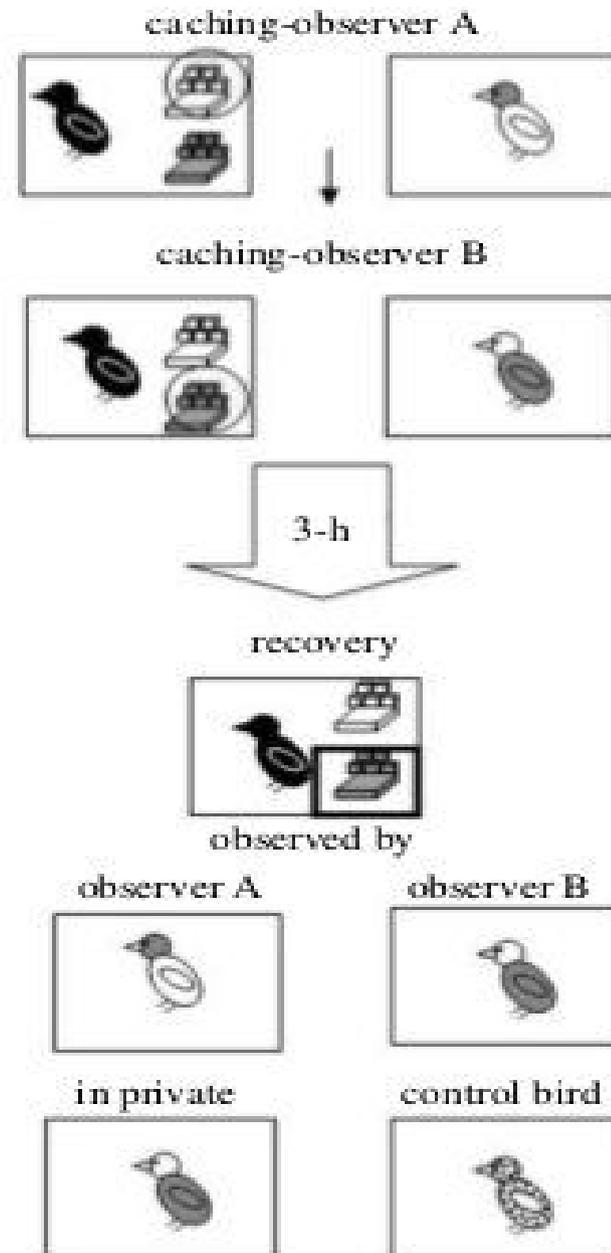
Quand l'observateur a quitté la scène

- Les tactiques anti-vol ne se limitent pas au moment de la cache
- Les geais cachent dans une seule cache de la nourriture soit en étant observés, soit en étant seuls
- On leur permet de revenir après le départ de l'observateur, une nouvelle cache est disponible
- Quand ils ont été observés, ils changent massivement leur nourriture d'emplacement



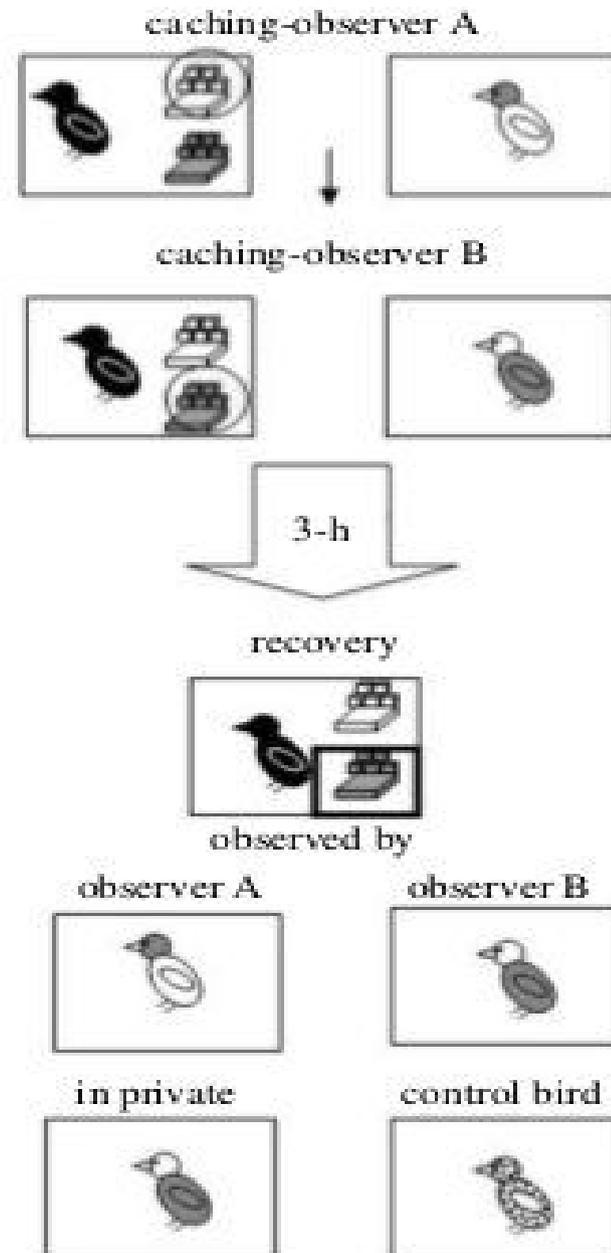
Qui a vu quoi ?

- Le dissimulateur cache les items en présence d'un observateur A
- Puis d'un observateur B
- 3h plus tard, on lui donne l'occasion de déplacer des items soit :
 - En présence de A
 - En présence de B
 - En présence d'un autre (C)
 - Seul
- Résultat :
 - En privé (ou avec C), il recache
 - En présence de A (ou B) il change de multiples fois les items vus précédemment par A (ou B)



Qui a vu quoi ?

- Le dissimulateur cache les items en présence d'un observateur A
- Puis d'un observateur B
- 3h plus tard, on lui donne l'occasion de déplacer des items soit :
 - En présence de A
 - En présence de B
 - En présence d'un autre (C)
 - Seul
- Résultat :
 - En privé (ou avec C), il recache
 - En présence de A (ou B) il change de multiples fois les items vus précédemment par A (ou B)



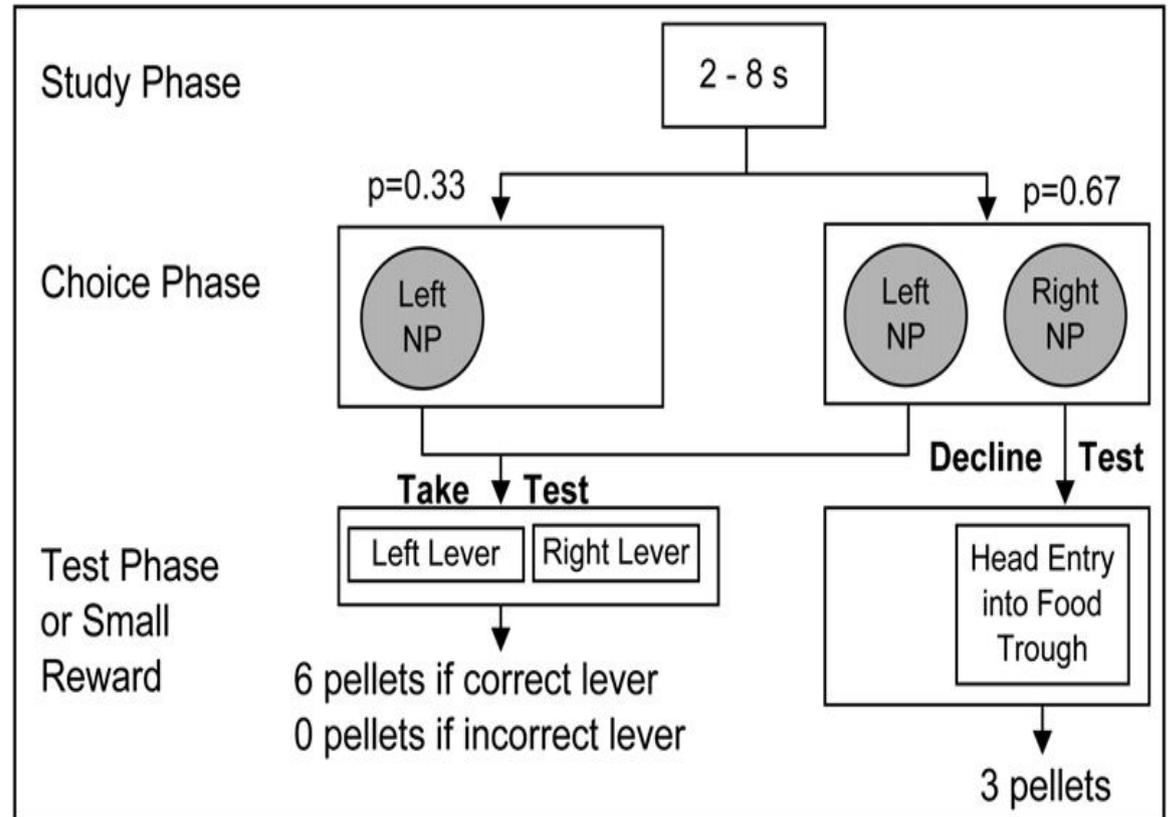
La métacognition

- La pensée sur la pensée, les représentations de représentation. On parle aussi de conscience réflexive...
- On a longtemps cru qu'elle nécessitait le langage (les enfants font des rapports verbaux métacognitifs à partir de 3-4 ans)
- Comment la tester chez les animaux non langagiers ? (Cf. Kornell, Son & Terrace, 2007)
- Introspection (=jugement de confiance en soi)
- Contrôle métacognitif (savoir qu'on ne sait pas et rechercher de l'information)

La métacognition chez le rat

Foote & Crystal (2007). Metacognition in the rat. *Current Biology* 17, 551–555

- Test de discrimination sonore (court ou long)
- 6 croquettes en cas de bonne réponse, 0 en cas de mauvaise réponse
- Lors de 2/3 des essais, le rat peut décliner le test et gagne 3 croquettes
- Les rats réussissent mieux quand ils ont la possibilité de décliner le test
- Ils semblent décliner le test quand ils ne sont pas sûrs de leur réponse
- Les auteurs en concluent que le rat est doté de capacités métacognitives..

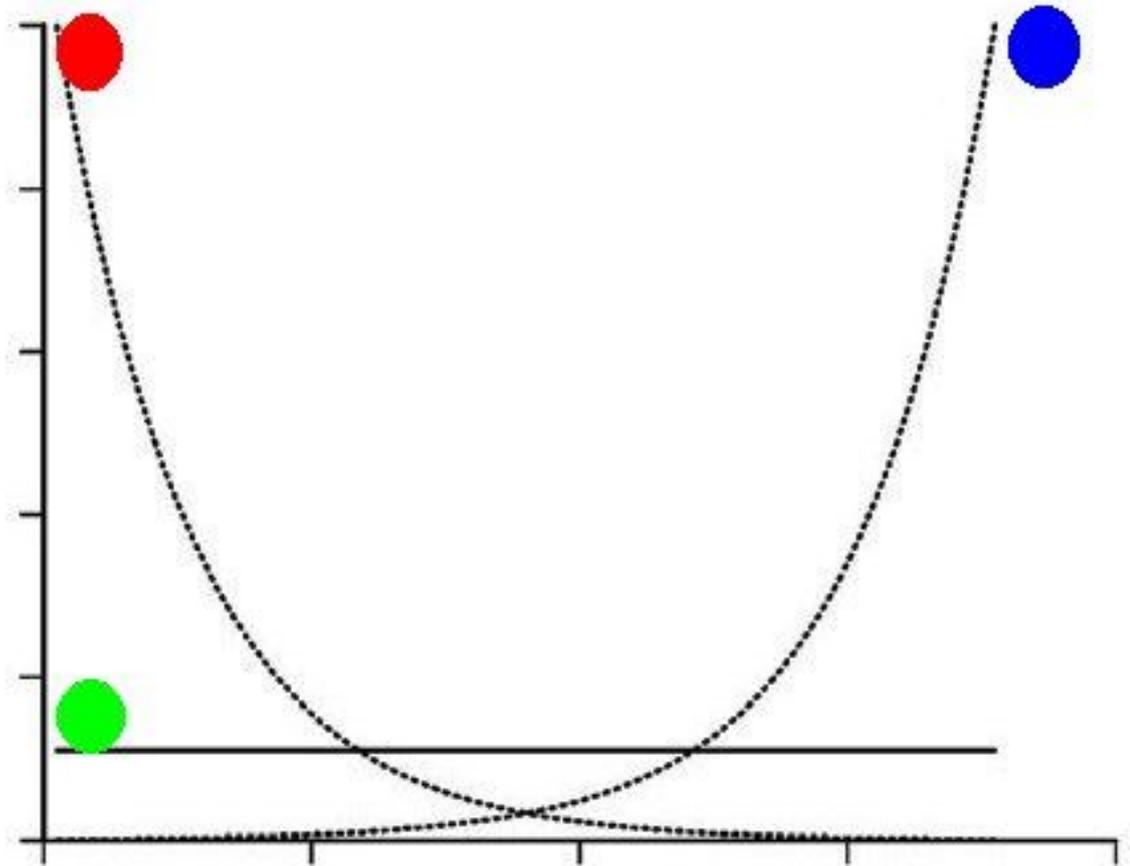
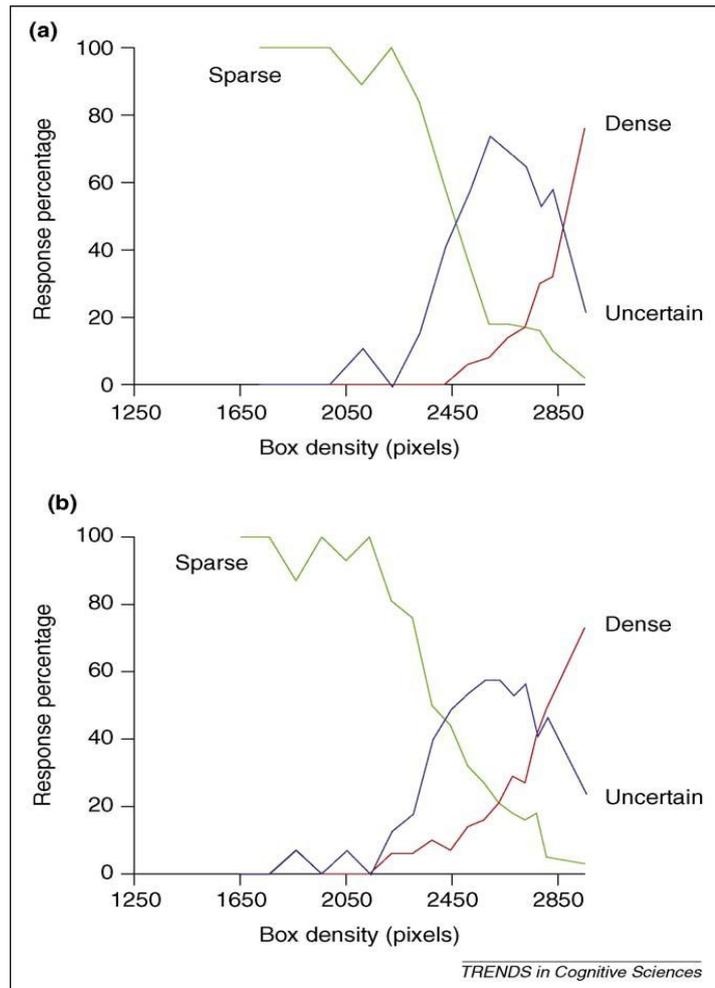


Limites de ces expériences

Terrace & Son (2009). Comparative metacognition. *Current opinion in neurobiology* 19, 67-74

- Des expériences du type de celle de Foote & Crystal (2007) ont été réalisées avec des singes, des dauphins, des pigeons...
- Leur résultats, positifs, restent ambiguës. Les animaux peuvent avoir interprété la touche d'évitement comme une troisième réponse, intermédiaire entre les deux autres.
- Pour lever l'ambiguïté, il faut :
- que le jugement métacognitif se fasse en l'absence du stimulus, soit de manière prospective, soit de manière rétrospective
- Éviter les tests de discrimination où une catégorisation en 3 réponses est possible

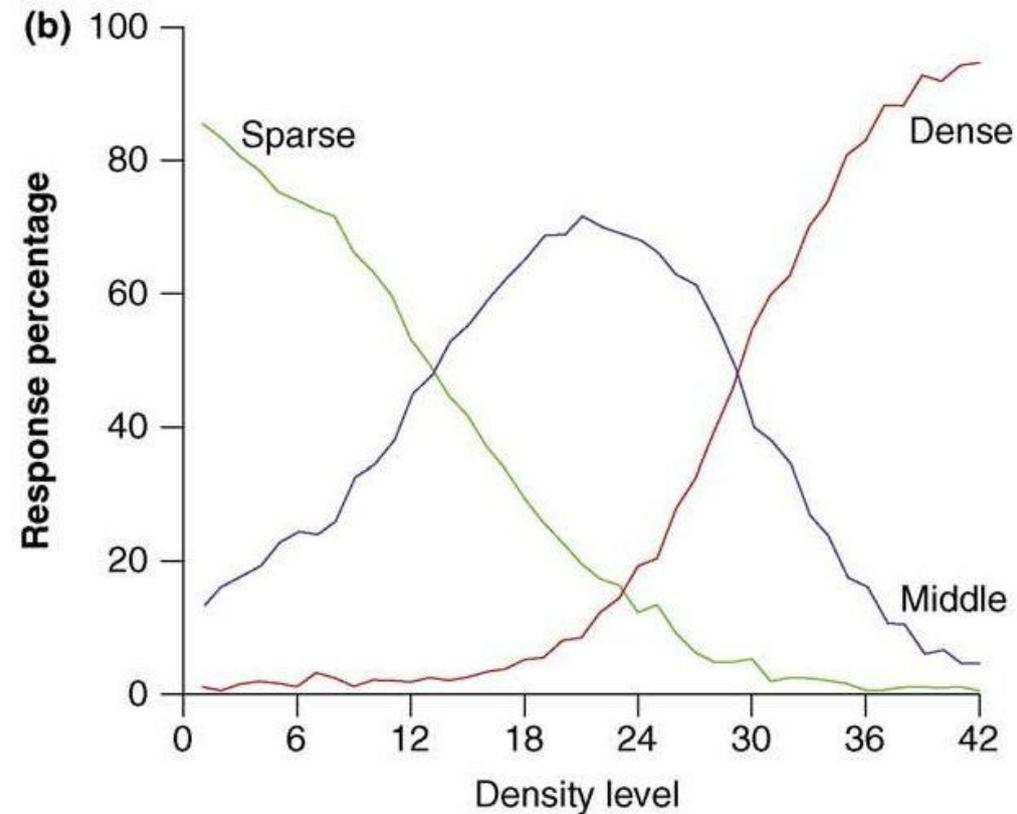
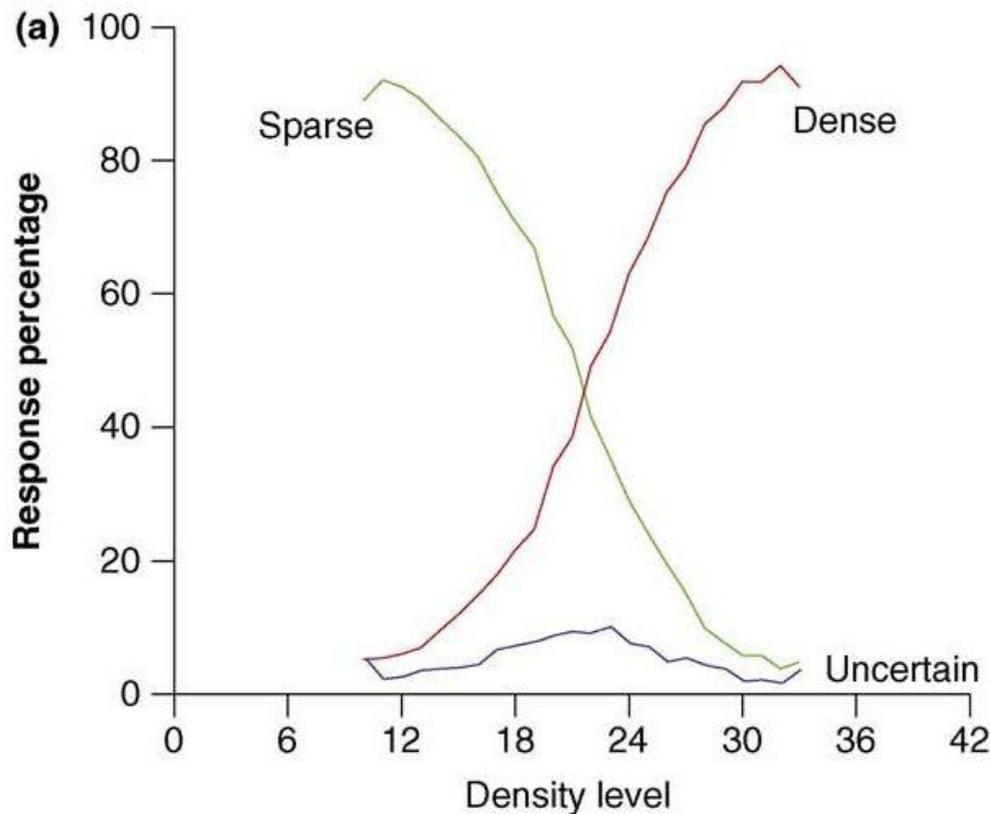
Les difficultés d'interprétation



- Performances comparées d'un singe (haut) et d'un humain (bas)
- In Smith et al. (2003). The Comparative Psychology of Uncertainty Monitoring and Metacognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 26, p. 322.
- Explication behavioriste des performances des rats. L'axe horizontal symbolise la fréquence des stimuli et l'axe vertical l'excitation des différentes réponses. La courbe décroissante symbolise la réponse « grave », la courbe croissante la réponse « aigu » et la courbe horizontale la réponse d'évitement. C'est la réponse la plus excitée par le stimulus qui sera réalisée par l'animal.
- In Smith et al. (2008). The comparative study of metacognition: Sharper paradigms, safer inferences. *Psychonomic Bulletin & Review*, 15, 679-691.

Variante réponse moyenne

Beram et al. (2009). A Dissociation in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*, 35, 371–381

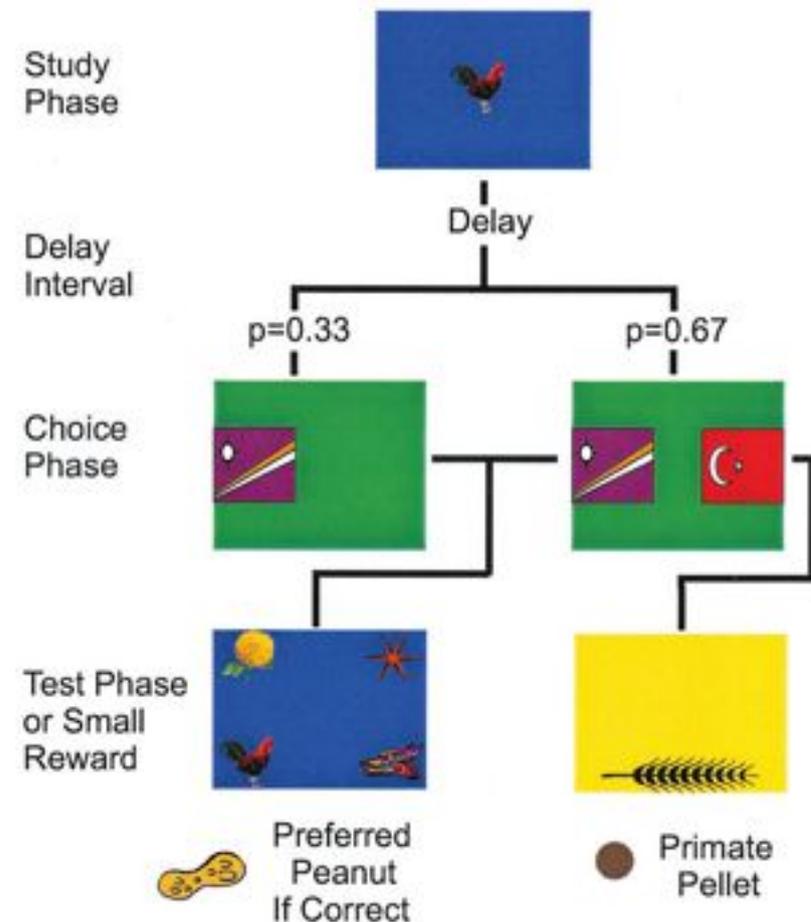
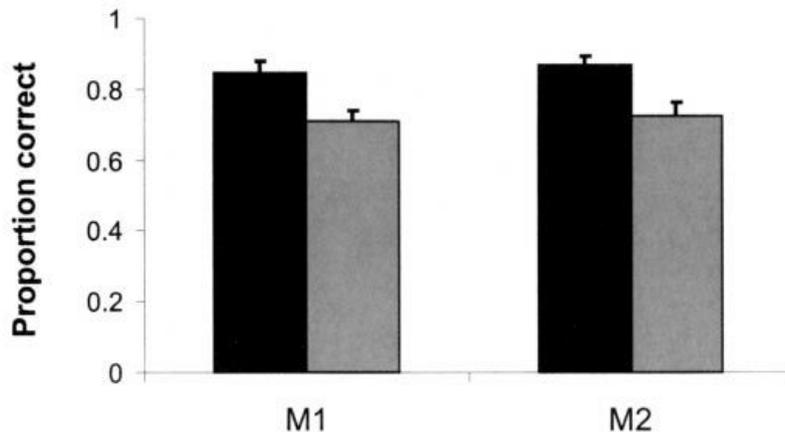


Performance de 6 capucins avec touche d'évitement (gauche) ou touche « réponse moyenne » (droite)

Les rhésus savent quand ils se souviennent

Hampton (2001). Rhesus monkeys know when they remember. *PNAS* 98(9), 5359-5362

- Le singe doit mémoriser une image puis, *après un délai*, la retrouver parmi 4 images
- Après le délai, on permet au singe, dans 2/3 des essais, de refuser de répondre
- Les singes réussissent mieux quand ils ont la possibilité de refuser de répondre



Variantes

Hampton (2001). Rhesus monkeys know when they remember. *PNAS* 98(9), 5359-5362

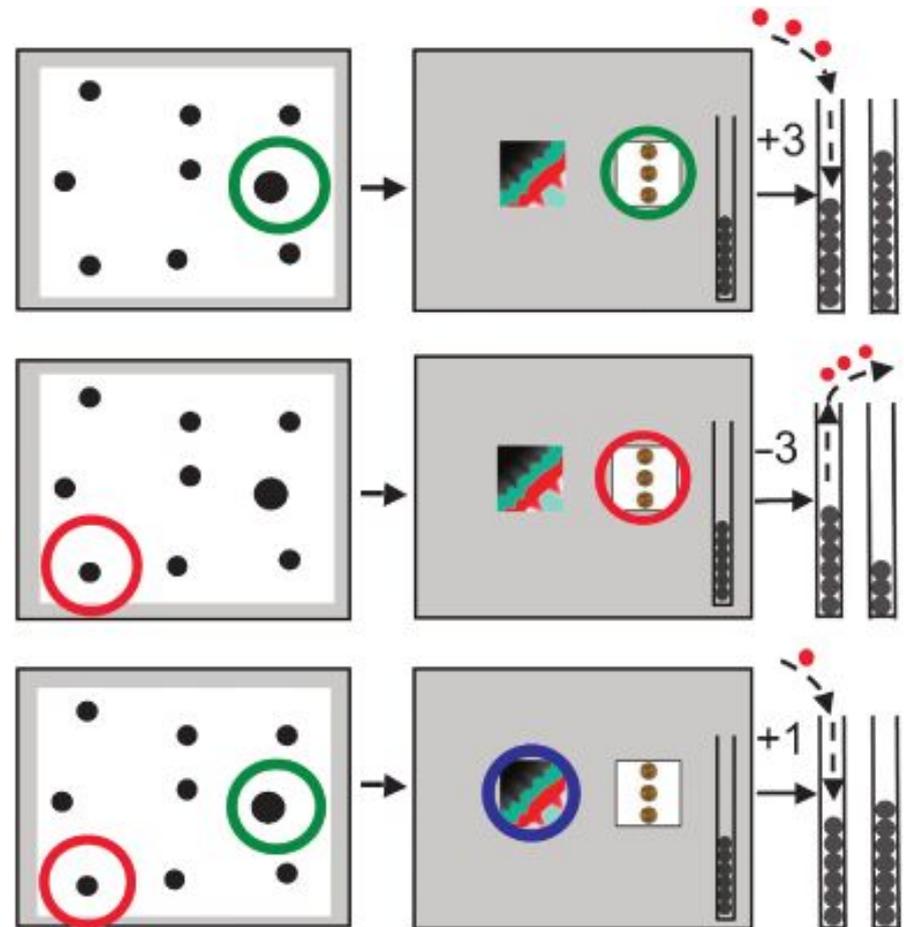
Et si les singes se fondaient sur des indices comportementaux ? Il faut s'assurer qu'ils ont bien compris le sens de la touche d'évitement.

- Dans quelques essais, il n'y a pas d'image à mémoriser.
 - S'ils se fondaient sur des indices, ils ne refuseraient pas plus de répondre lors de ces essais que durant les autres
 - Or, ils refusent massivement de répondre à ces essais
- Dans d'autres essais, on fait varier la durée du délai
 - Les singes refusent d'autant plus de répondre que le délai est long

Transfert à une tâche nouvelle 1

Kornell et al. (2007). Transfer of Metacognitive Skills and Hint Seeking in Monkeys. *Psychological Science* 18-1

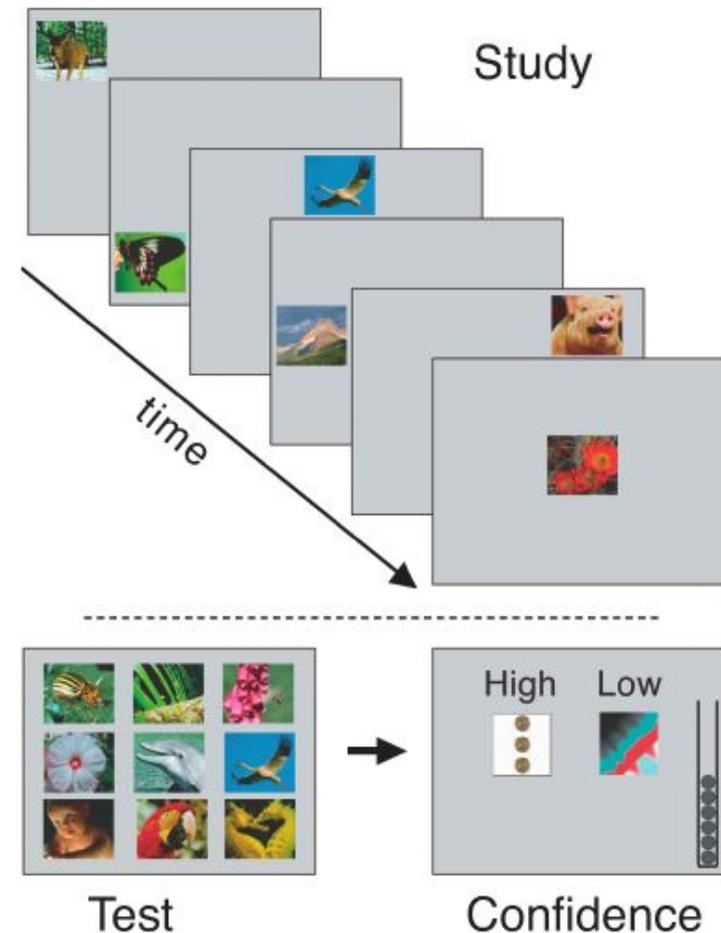
- Le rhésus doit cliquer sur le point le plus gros
 - S'il valide une réponse correcte, il gagne 3 jetons
 - S'il valide une réponse fautive, il perd 3 jetons
 - S'il appuie sur la touche d'évitement, il gagne 1 jeton
- (les jetons seront échangeables contre des croquettes à la banane)



Transfert à une tâche nouvelle 2

Kornell et al. (2007). Transfer of Metacognitive Skills and Hint Seeking in Monkeys. *Psychological Science* 18-1

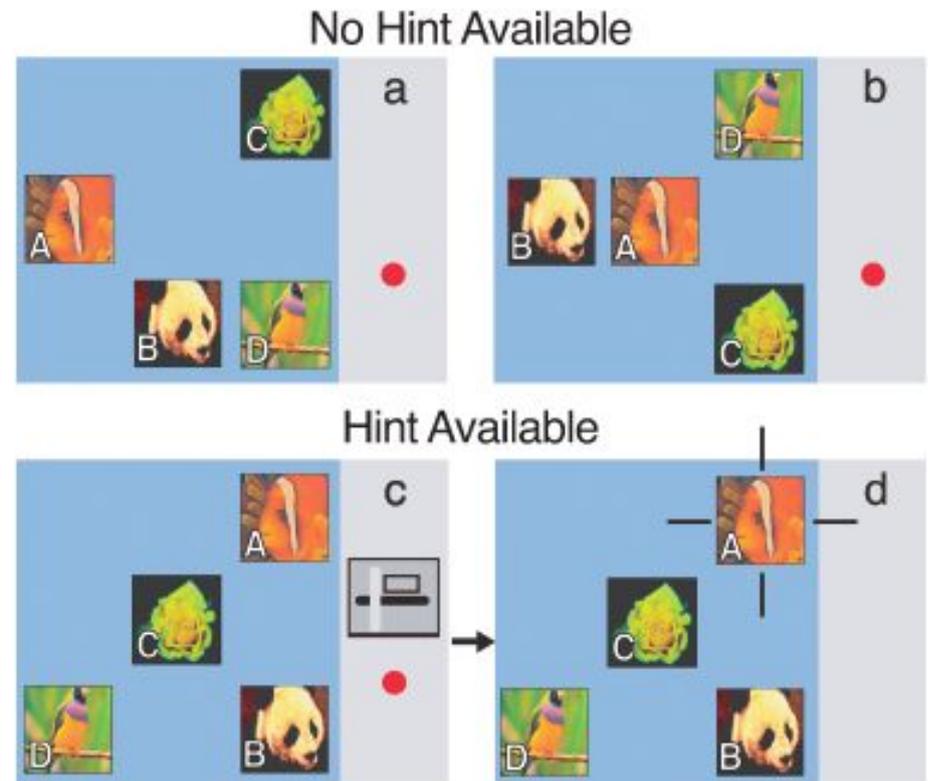
- On affiche une série de 6 images
- 20 secondes plus tard, le singe doit choisir, parmi 9 images, laquelle figurait dans la liste précédente
- On introduit la touche d'évitement
- Les singes s'en servent à bon escient : ils savent généraliser cette option à une tâche nouvelle



Recherche active d'information

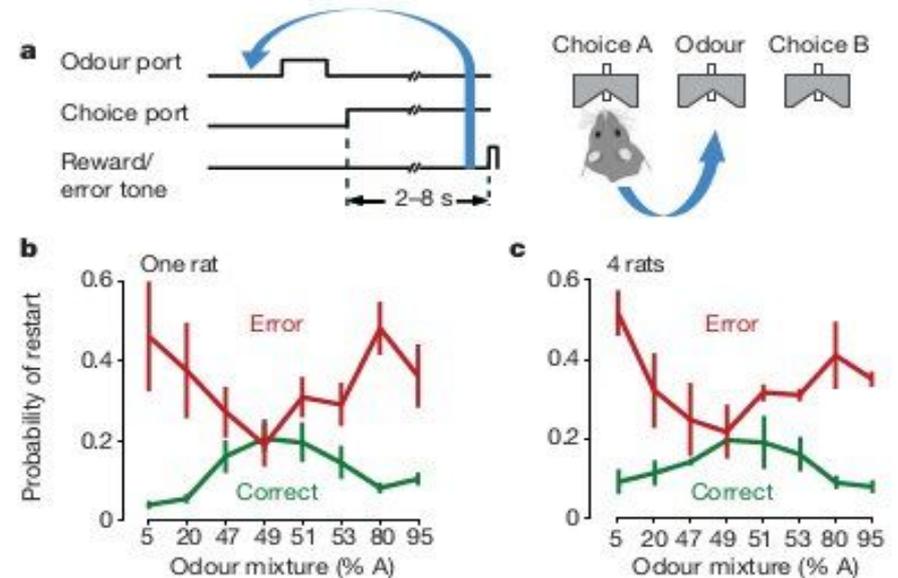
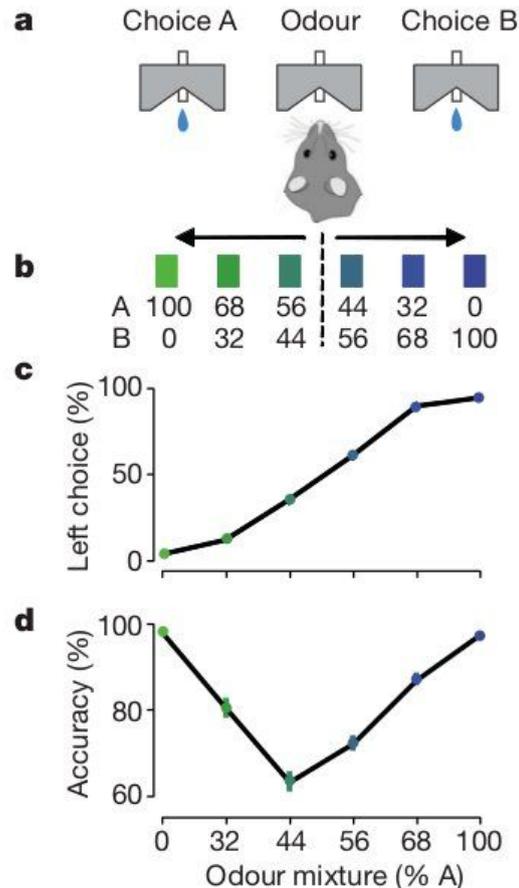
Kornell et al. (2007). Transfer of Metacognitive Skills and Hint Seeking in Monkeys. *Psychological Science* 18-1

- Tâche : découvrir dans quel ordre doit être classée une série de 4 images
 - S'ils répondent correctement, ils gagnent un M&M
 - S'ils répondent mal, ils ne gagnent rien
 - Ils peuvent demander un indice (quelle est l'image suivante) au prix d'une dévaluation de la récompense (une croquette à la banane)
- À mesure qu'une liste est apprise, diminution de l'usage de la touche indice



Jugement prospectif des rats

Kepecs et al. (2008). Neural correlates, computation and behavioural impact of decision confidence.
Nature 455(7210):227-31.



- Test discrimination odeurs
- En mesurant l'activité du cortex préfrontal orbitaire des animaux (une zone associée à l'anticipation des récompenses), les expérimentateurs ont constaté que, avant qu'on indique aux animaux la bonne réponse (en les récompensant ou pas), certains de leurs neurones s'activent d'autant plus souvent qu'ils ont bien répondu, d'autres s'activent d'autant plus souvent qu'ils ont mal répondu. Et lorsqu'on leur donne la possibilité de recommencer le test (avant de recevoir ou pas une récompense), ils le font d'autant plus souvent qu'ils se sont trompés. Cela indique que les rats forment un jugement prospectif sur la qualité de leurs réponses.

La confiance en soi des oiseaux

Nakamura et al. (2011). Do birds (pigeons and bantams) know how confident they are of their perceptual decisions? *Animal Cognition* 14:83–93

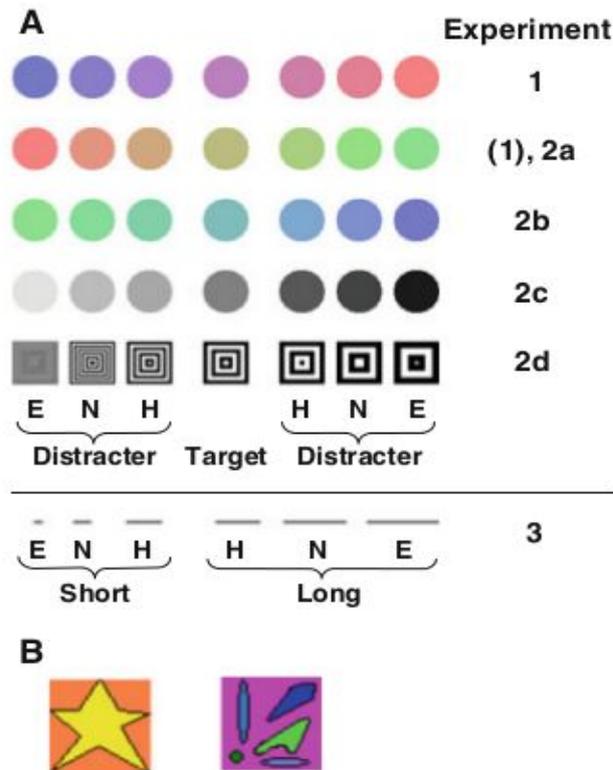


Fig. 1 **a** An example of stimuli used in the perceptual tasks (visual search in Experiments 1 and 2; line classification in Experiment 3). Some subjects were tested with the stimuli in the second row in Experiment 1. E, N, and H indicate easy, normal, and hard, respectively. The three levels of difficulty were determined by the difference between a target and distracters in color (Experiments 1, 2a, 2b, and 2c), in thickness of black lines consisting of concentric squares (Experiment 2d), and in length of horizontal lines (Experiment 3). **b** Two confidence icons. Subjects could choose “risk” or “safe” after a perceptual task by pecking these icons. See text for details

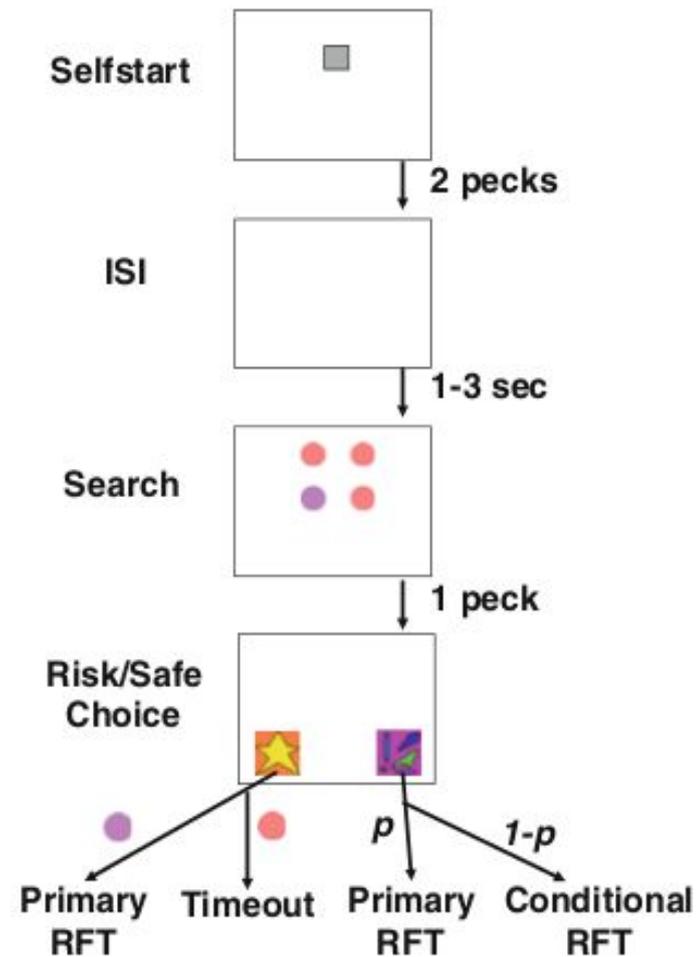


Fig. 2 A schematic representation of the task used in the final test phase of Experiments 1 and 2

La confiance en soi des oiseaux

Nakamura et al. (2011). Do birds (pigeons and bantams) know how confident they are of their perceptual decisions? *Animal Cognition* 14:83–93

- Si les oiseaux s'étaient fondés sur la difficulté des questions :
 - Ils devraient choisir l'option « sûre » d'autant plus souvent que la question est difficile
 - Pour un niveau de difficulté donné, ils devraient choisir l'option « sûre » aussi souvent en cas de réponse correcte qu'en cas de réponse fausse
- Or, ils choisissent l'option sûre quasiment aussi souvent pour les questions faciles que pour les questions difficiles, mais, à niveau donné de difficulté, plus souvent lorsqu'ils s'étaient trompés que lorsqu'ils avaient répondu correctement.
- Ils sont capables de généraliser l'option sûre à une tâche nouvelle (classement de lignes en fonction de leur longueur) sans entraînement préalable

Métacognition et théorie de l'esprit

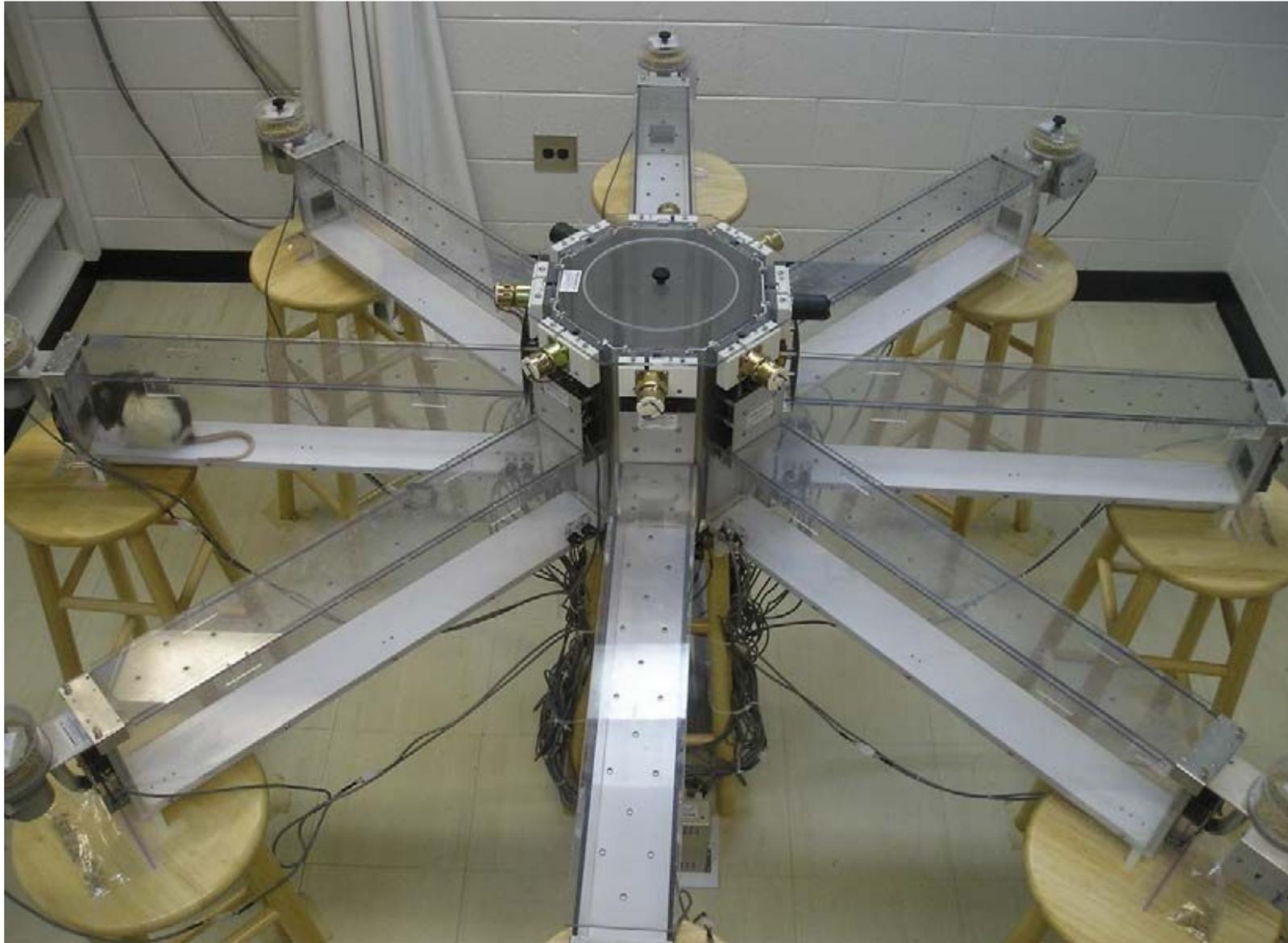
- Chez les enfants humains, métacognition et théorie se développent simultanément
- Ils sont capables, dès un an, de généraliser aux autres une connaissance métacognitive
- La théorie de l'esprit et la métacognition mobilisent les mêmes circuits neuronaux
- Cette intrication s'observe chez l'animal (Emery & Clayton, 2001)

La mémoire épisodique

- Désigne la faculté de se souvenir d'un événement particulier dans son contexte (temps et lieu)
- Un souvenir épisodique doit pouvoir répondre aux questions : quoi, où, quand
- Utilité :
 - Pour se faire une idée de ses congénères
 - Optimiser sa recherche de nourriture
 - Échapper aux prédateurs
 - ...

Le labyrinthe

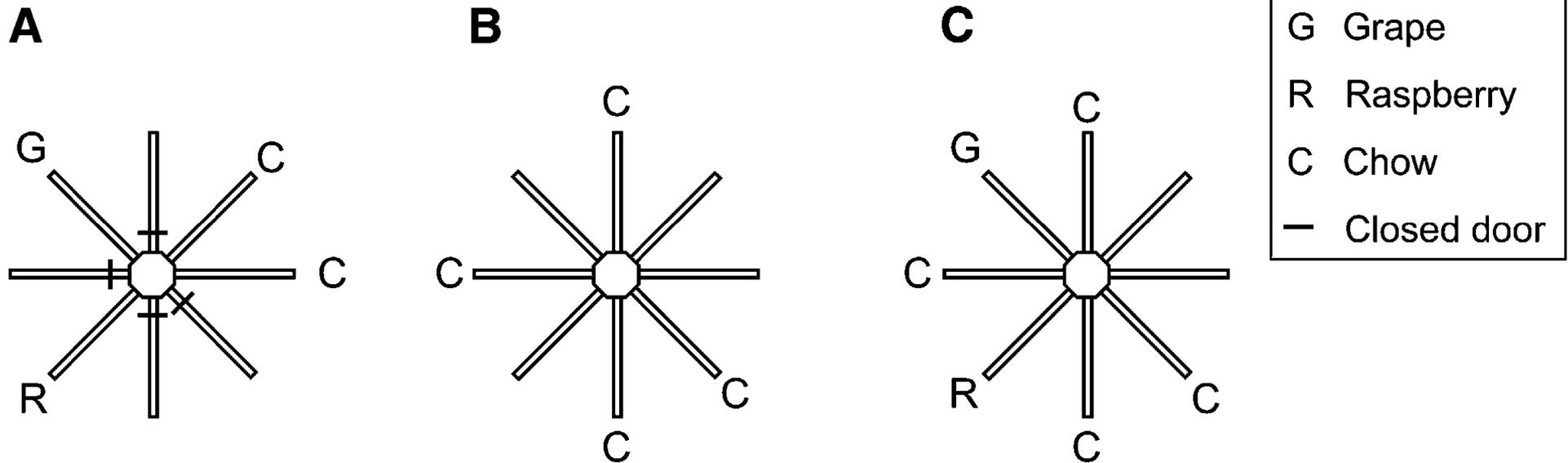
Animal Cognition Laboratory, Department of Psychology, University of Georgia



1 hub central avec portes donnant sur 8 couloirs menant à 8 compartiments

La mémoire épisodique chez le rat

Babb & Crystall (2006). Episodic-like Memory in the Rat. *Current Biology* 16, 1317–1321



- **Phase d'étude**

- 4 couloirs fermés (sélectionnés aléatoirement)
- 2 couloirs avec croquettes parfum ordinaires
- 1 couloir avec parfum raisin
- 1 couloir avec parfum framboise

- **Phase de test après intervalle court (1h)**

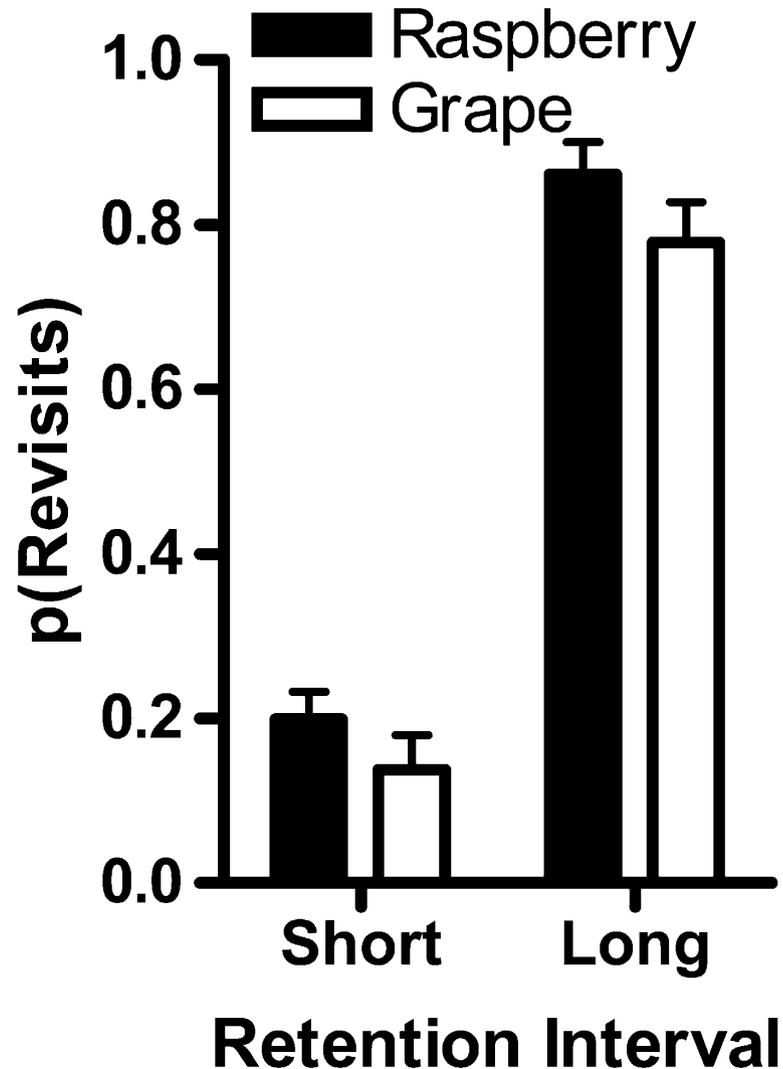
- Tous les couloirs sont ouverts
- Les couloirs fermés en phase A contiennent des croquettes ordinaires
- Les autres couloirs sont vides

- **Phase de test après intervalle long (6h)**

- Tous les couloirs sont ouverts
- Les couloirs fermés en phase A contiennent des croquettes ordinaires
- Les couloirs contenant en phase A des croquettes parfumées en contiennent à nouveau
- Les autres sont vides

Résultats

Babb & Crystall (2006). Episodic-like Memory in the Rat. *Current Biology* 16, 1317–1321

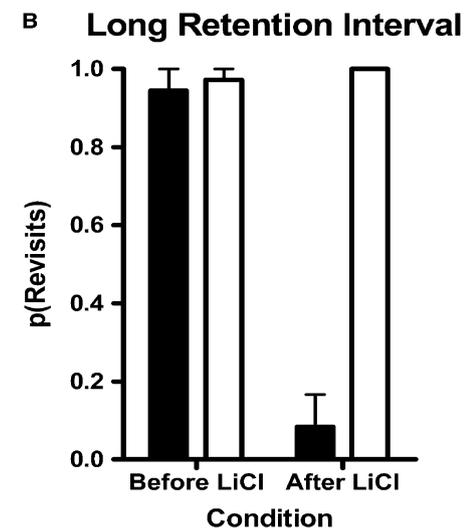
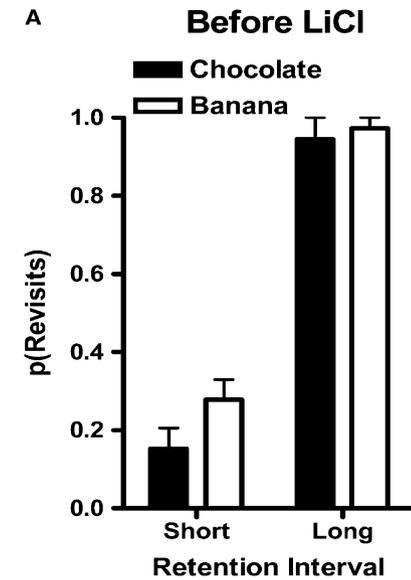
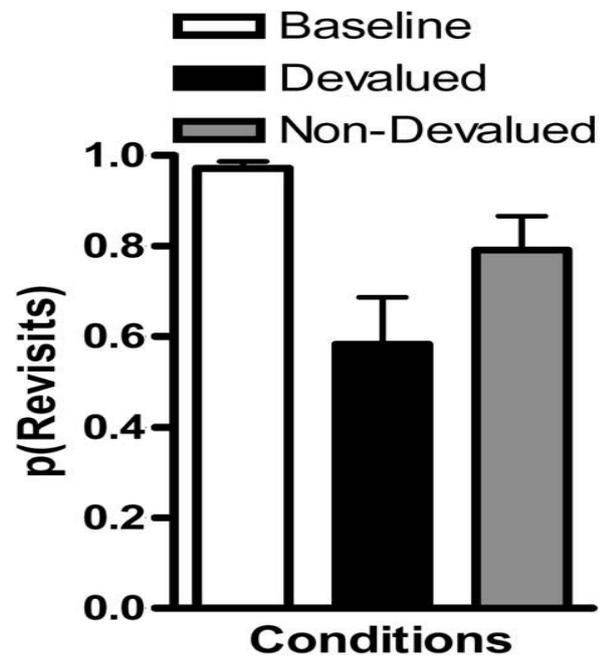


Les rats adoptent un comportement optimal : après un intervalle court, ils ne visitent pas les couloirs ayant contenu des croquettes parfumées durant la phase d'étude

Variantes 1

Babb & Crystall (2006). Episodic-like Memory in the Rat. *Current Biology* 16, 1317–1321

- Les rats savent-ils sélectionner un souvenir en fonction de son contenu ?
- Pour le vérifier, on dévalue un parfum (par satiété ou par amertume)



Variantes 2

Babb & Crystal (2006). Discrimination of what, when, and where is not based on time of day. *Learning & Behaviour* 34, 124–130.

- Et si les rats se fondaient non sur la mémoire épisodique mais sur des indices circadiens (luminosité, etc) ?
- L'intervalle est cette fois soit d'1h, soit de 25h, afin que les phase de test aient lieu à la même heure du jour
- Les rats réussissent aussi cette variante

Mémoire épisodique ou sentiment de familiarité ?

Dere et al. (2005). Episodic-like memory in mice: simultaneous assessment of object, place and temporal order memory. *Brain Research Protocols* 16:10–9

À cause de la différence de durée des intervalles court et longs, il se pourrait que les rats se fondent sur un sentiment de familiarité plutôt que sur un souvenir épisodique.

1. On place dans l'enclos de rats 4 copies d'un objet A
 2. On place aux mêmes endroits 4 copies d'un objet B
 3. On place 2 objets A et 2 objets B, mais l'un des objets A est sur un emplacement nouveau
- Les rats inspectent plus longtemps l'objet A déplacé que les autres, ce qui dénote une surprise de leur part
 - Comme à la phase 1 les rats ont inspecté les objets A quasiment en même temps, ils n'ont pu se fonder sur la familiarité du souvenir

Généralisation à une question inattendue

Zentall et al. (2008). Episodic-like memory: pigeons can report location pecked when unexpectedly asked.
Behavioural Processes 79:2, 93-98

1. Test de discrimination latérale

- On présente un stimulus à gauche ou à droite de l'écran. Le pigeon doit le picorer
- On lui demande ensuite de quel côté il a picoré. 2 ronds de couleur (rouge et vert) apparaissent, une couleur symbolise la gauche et l'autre la droite (mais la couleur gauche peut apparaître à droite sur l'écran et inversement)

2. Test d'association

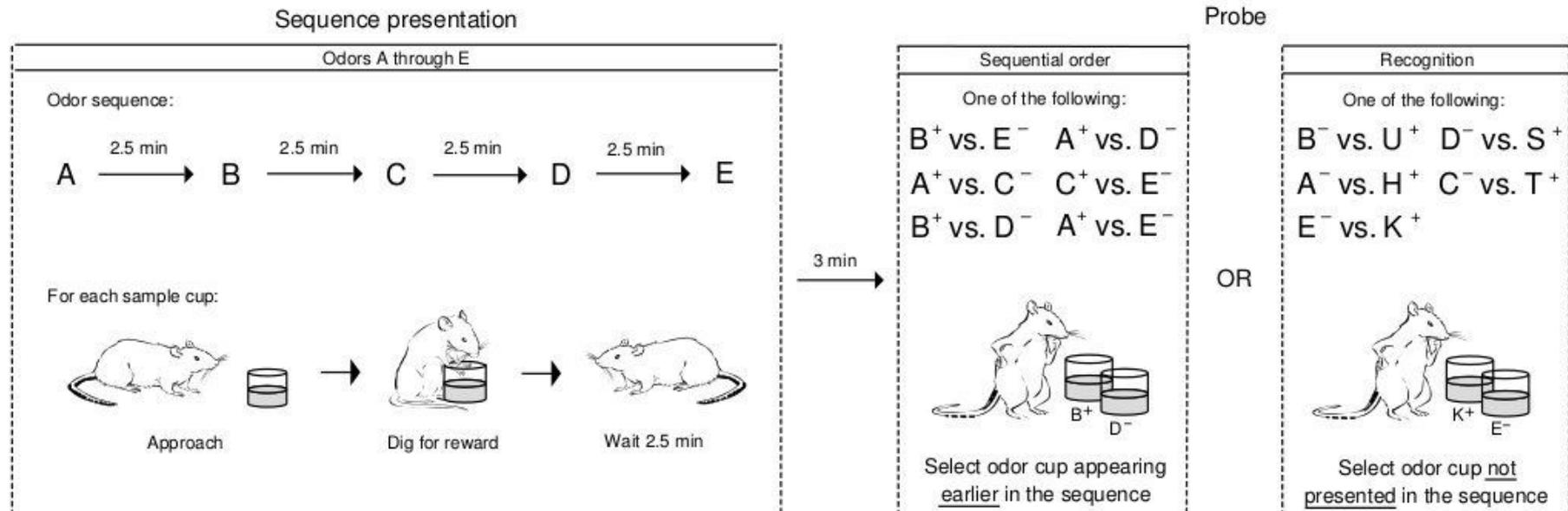
- On présente au pigeon un stimulus coloré (bleu ou jaune)
- Puis s'affichent des lignes horizontales d'un côté, verticales de l'autre
- Il doit associer une couleur à un type de ligne

3. Test mixte

- 48 questions du test 1, 48 questions du test 2, 8 questions inattendues
- Ces questions inattendues sont des questions du test 2 suivies de l'apparition des boutons rouges et verts du test 1 (signifiant « de quel côté as-tu appuyé ? »)
- Résultats : 2/3 de bonnes réponses
- Ils se sont rappelés l'endroit où ils avaient appuyés, quand bien même cette information n'avait pas d'importance dans une question du test 2.
- Les pigeons se sont souvenus d'un événement unique sans entraînement préalable

Les rats se repassent-ils le film ?

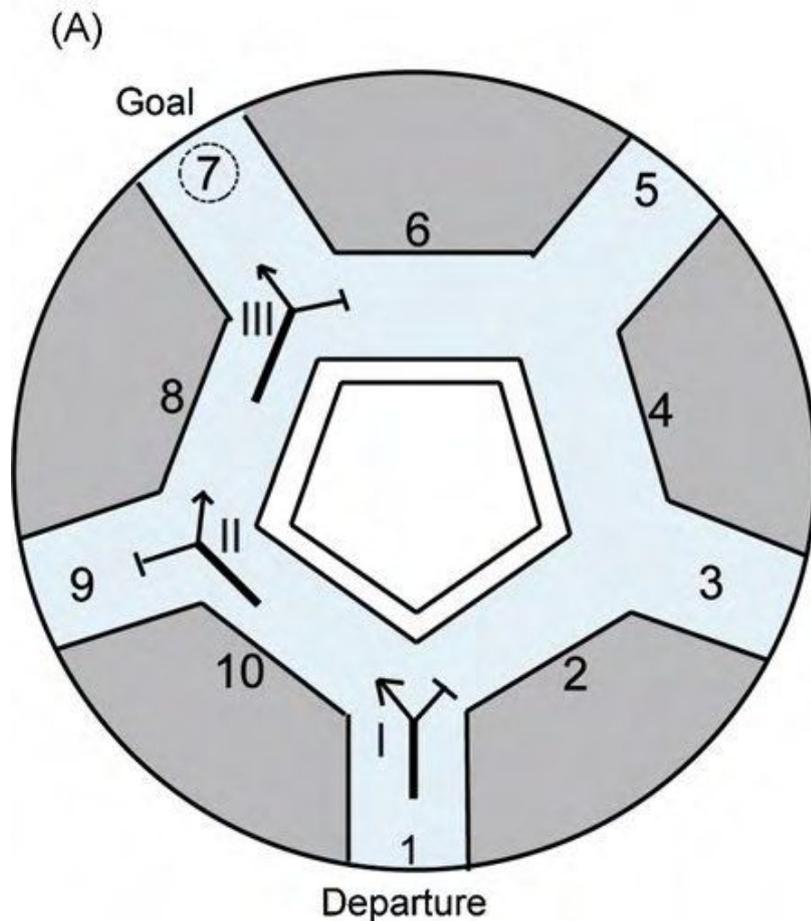
Fortin et al. 2002. Critical role of the hippocampus in memory for sequences of events. *Nature neuroscience* 5:5



- On présente au rat successivement 5 échantillons d'odeur
- Puis on lui soumet 2 odeurs et il doit choisir laquelle est apparue la plus tôt dans la séquence
- Il leur faut en moyenne 21 à 38 essais pour comprendre le critère de réponse et obtenir une performance d'au moins 80 % de bonnes réponses
- ils sont capables de se rappeler une séquence de souvenirs épisodiques dans l'ordre

Mémoriser un ordre spatio-temporel

Fouquet et al. (2010). A new approach for modeling episodic memory from rodents to humans:
The temporal order memory



- Le rat est placé dans l'un des 5 bras (le n°1 sur le schéma)
- Pour atteindre le but, il doit :
- Tourner à gauche au 1er embranchement
- Tourner à droite au deuxième
- À gauche au troisième
- Chaque bras est décoré différemment pour que l'animal n'ait pas l'impression de faire toujours le même trajet
- Ils doivent se rappeler l'étape précédente pour tourner correctement

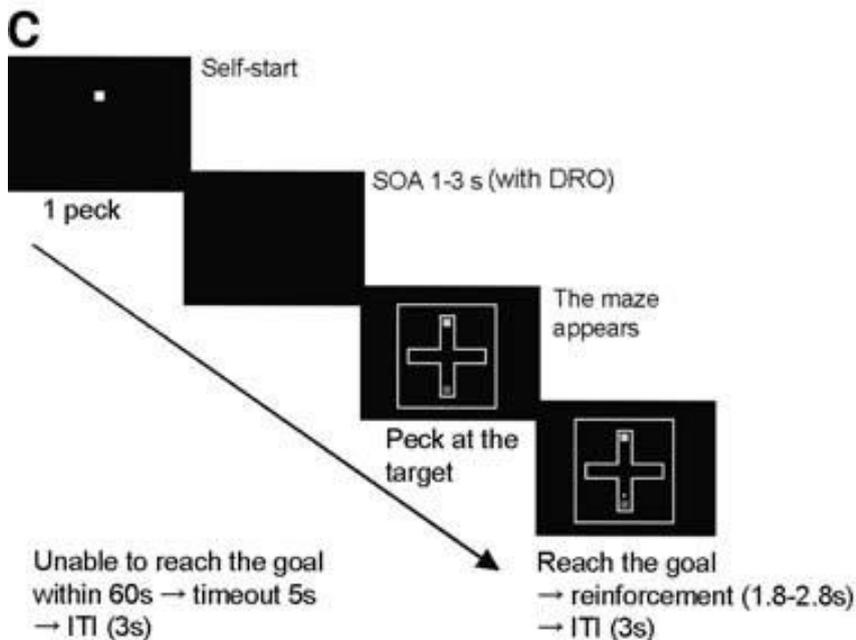
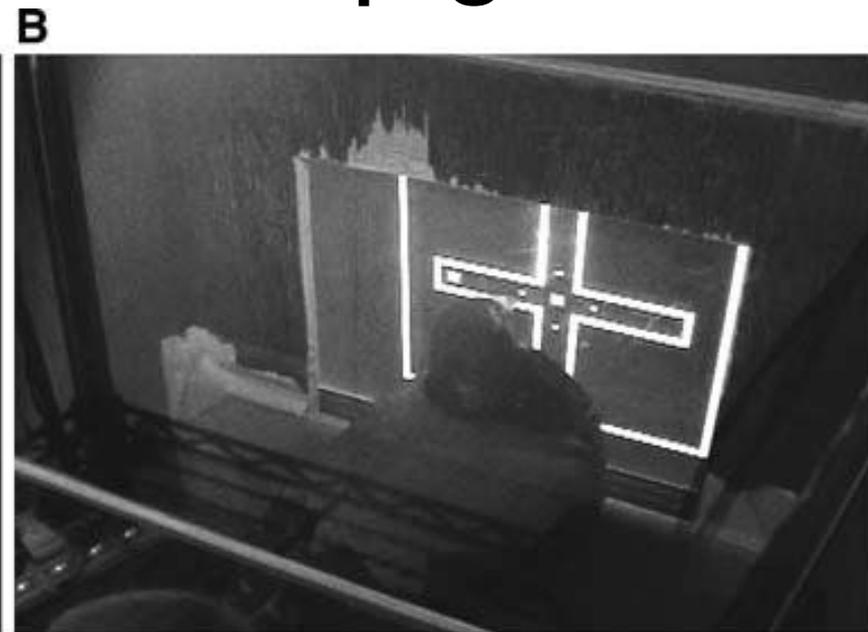
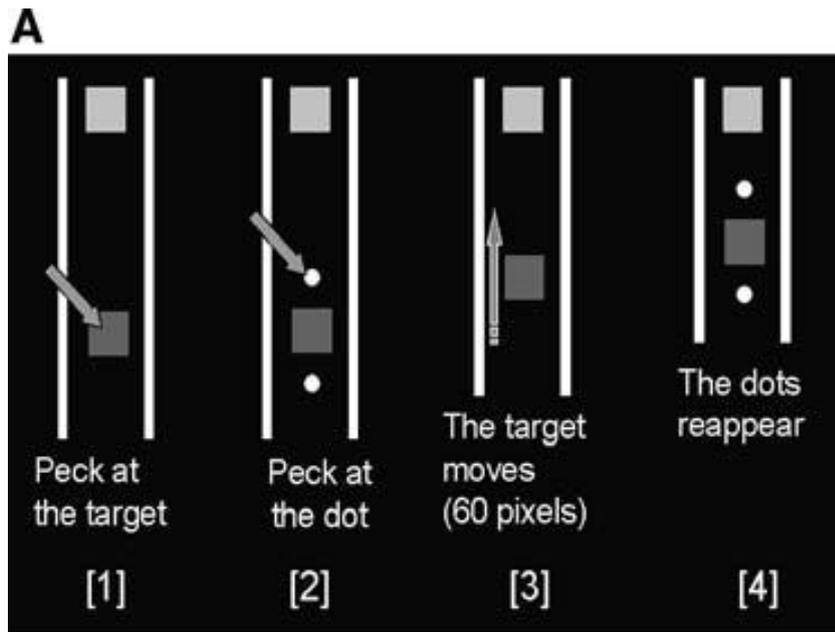
L'anticipation

- Symétrique de la mémoire épisodique, capacité de se projeter dans l'avenir
- Se manifeste dans expériences déjà abordées (geais dissimulateur, rats sauveurs, rhésus anticipant récompense d'une banque de jetons...)
- Hypothèse Bischof–Kohler : les animaux ne pourraient pas anticiper un besoin qu'ils n'éprouvent pas encore

Planification de court-terme

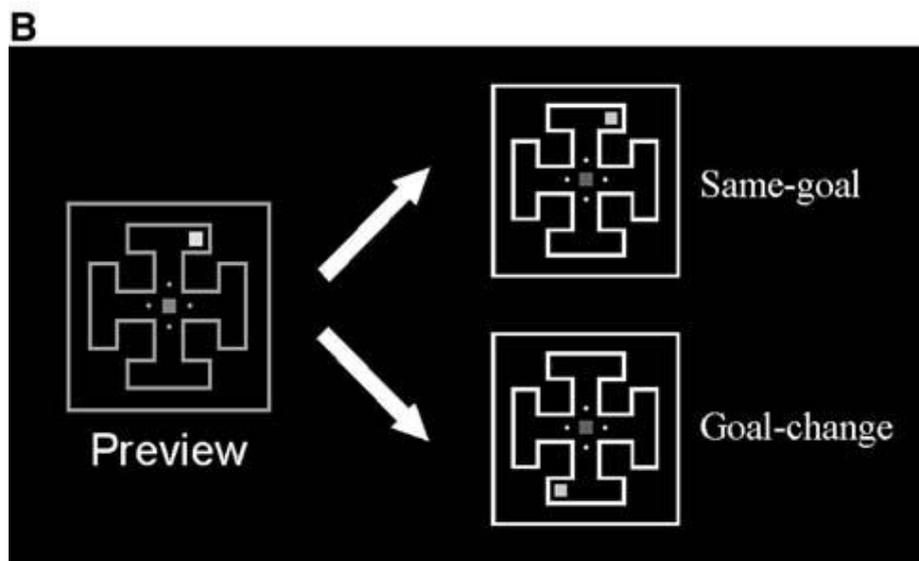
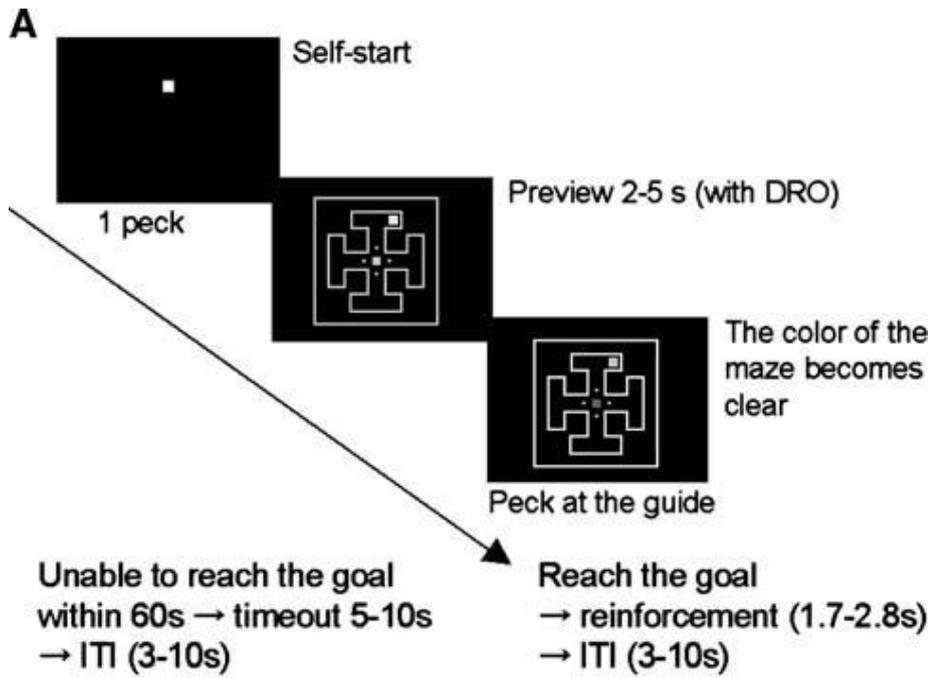
- Le self-control des poules (Abeyesinghe et al., 2005), des rats (Maasberg et al., 2011)
- Anticipation préalable des mouvements par des macaques (Mushiake et al., 2005) :
 - Des macaques doivent déplacer un curseur à l'aide d'un joystick
 - Les neurones mobilisées pour effectuer le mouvement s'activent dans le même ordre avant que la tâche commence et durant sa réalisation
 - Ils planifient leurs mouvements à l'avance

Planification chez les pigeons 1



- Expérience 1 :
- Le pigeons doit déplacer un carré vers une cible
- Il a 60 secondes

Planification chez les pigeons 2



- Le labyrinthe apparaît en prévisualisation
- Puis l'exercice commence (60 s. max)
- L'objectif peut changer de position durant l'exercice
- Les pigeons sont plus rapides quand l'objectif ne change pas de position
- Ils ne déplacent pas le carré au coup par coup, mais planifient un trajet à l'avance

L'anticipation chez les saïmiris

- McKenzie et al. (2004). Can squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) plan for the future? Studies of temporal myopia in food choice. *Learning & Behaviour* 32, 377–390
- On donne le choix à des singes roux entre 2 ou 4 cacahuètes
- Ils choisissent 4 cacahuètes (dans 90% des cas)
- Puis variation : après 2 cacahuètes, l'expérimentateur revient 15 min plus tard 10 cacahuètes
- Les singes changent rapidement leur choix (2 cacahuètes 3/4 des essais)
- Naqshbandi & Roberts (2006). Anticipation of future events in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and rats (*Rattus norvegicus*): Tests of the Bischof-Kohler hypothesis. *Journal of comparative psychology* 120, 345–357.
- Les samaïs ont le choix entre 1 ou 4 dattes (qui donnent soif)
- Ils choisissent 4 dates (90 % des essais)
- Variation : juste avant qu'ils choisissent, on leur retire leurs bouteilles d'eau (mais ils n'ont pas soif à ce moment là)
- Si le singe a choisi 1 date, on lui ramène sa bouteille 10 min plus tard
- S'il a choisi 4 dates, on lui la ramène 3h plus tard
- Rapidement, ils préfèrent choisir 1 date (80 % des cas)
- Ils anticipent leur soif future

L'anticipation chez les grands singes

Mulcahy et al. (2006). Apes Save Tools for Future Use. *Science* 312, 1038

• Expérience 1

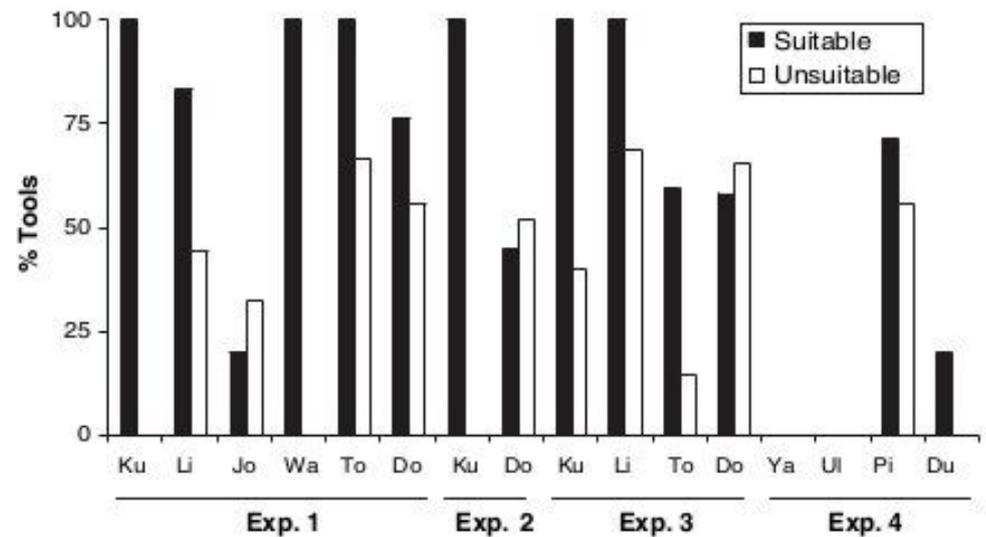
- Dans la salle de test se trouve un dispositif qui délivre une récompense
- Il faut 2 outils pour l'actionner
- On met à disposition des sujets les 2 outils utiles et 6 inutiles (mais ils n'ont pas accès au dispositif)
- On les fait patienter 1h dans une salle d'attente pendant qu'on retire les outils restants (les singes voient cette opération)
- On les ramène en salle d'expérience
- Tous les sujets parviennent au moins 1 fois au cours des 7 1ers essais à prendre les bons outils et à les conserver en salle d'attente
- À trois occasions, 2 orang-outans prennent des outils apparemment inutiles mais les cassent pour les rendre utilisables et activer le dispositif

• Expérience 3

- On apprend à 4 singes à utiliser un crochet pour récupérer une bouteille de jus de fruits
- En l'absence de la bouteille, on leur propose des outils, dont le crochet
- Ils le gardent, 1h plus tard on les mènent dans la salle de test
- Les singes n'avaient pas soif
- Ils ont pourtant choisi le bon outil en l'absence du stimulus externe (la bouteille de jus suspendue) et interne (la sensation de soif)

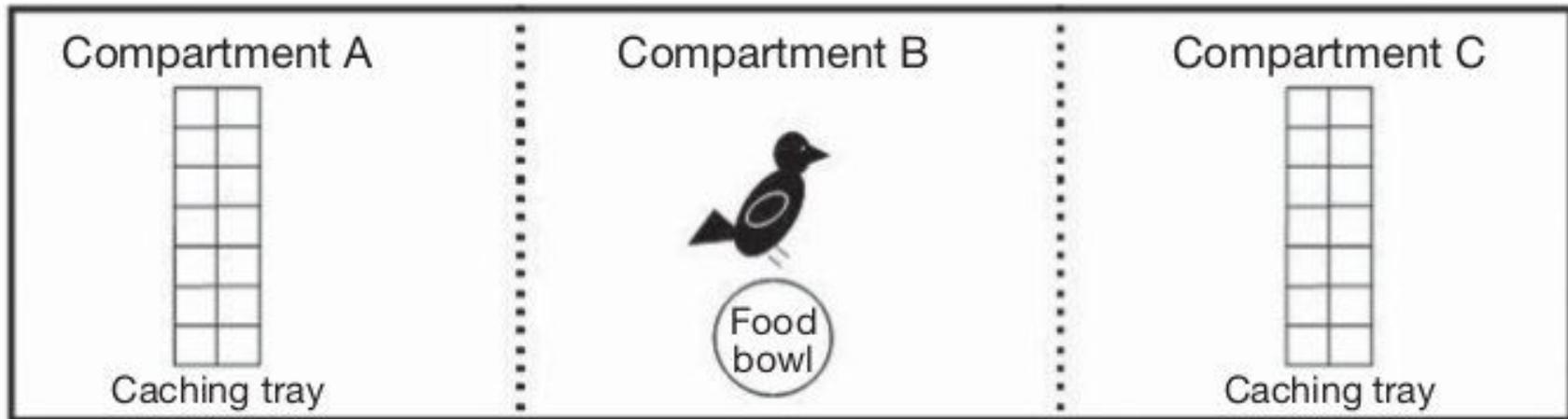
• Expérience 2

- On allonge le délai : au lieu de passer 1h en salle d'attente, les singes vont dans leur chambre se coucher
- Ils reviennent en salle de test 14h plus tard
- La 1ère fois, ils ne prennent aucun outil
- Les fois suivantes, ils emportent les bons outils



L'anticipation chez les geais 1

Raby et al. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445(7130):919-21.



- Le soir, on nourrit *ad libitum* des geais avec des graines moulues (non stockables)
- Le matin, on les place aléatoirement soit dans un compartiment vide, soit dans un compartiment contenant à manger
- Puis, un soir, on leur donne des graines entières
- Les geais en stockent alors dans le compartiment qui sera vide, au cas où ils auront la malchance d'y passer la matinée Vol 445 |
-

L'anticipation chez les geais 2

Raby et al. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445(7130):919-21.

- Pour vérifier qu'il ne s'agit pas d'une simple association compartiment vide/faim, on réalise la variante suivante :
 - Le matin, les deux compartiments contiennent de la nourriture : l'un des cacahuètes, l'autre des croquettes
 - Quand le dîner (*ad libitum*) se compose de croquettes, les geais en cachent préférentiellement dans le compartiment « petit-déjeuner cacahuètes »
 - Quand il se compose de cacahuètes, les geais en cachent préférentiellement dans le compartiment « petit-déjeuner croquettes »
- Leur but est d'avoir une chance sur deux de manger un petit déjeuner varié le lendemain

