

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2005 - Thèse n°110

APPRENTISSAGE DES PETITS DANS LE MONDE ANIMAL

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 14 Novembre 2005
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Marion Grapperon-Mathis
Né (e) le 18 décembre 1981
à Melun, Seine-et-Marne



DEPARTEMENTS ET CORPS ENSEIGNANT DE L'ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Directeur : Stéphane MARTINOT

Au 1^{er} JANVIER 2005

DEPARTEMENT	PRELX	PR1	PR2	MC	Contratuel, Associé, IPAC Et ISPV	APRO	Charges de consultations et d'enseignement
DEPART SANTÉ PUBLIQUE VÉTÉRINAIRE Microbiologie, Immunologie, Pathologie Générale	Y. RICHARD			V. GUERIN-FAUBLEE 90 % A. KODJO D. GREZEL			
Pathologie Infectieuse			A. LACHERETZ M. ARTOIS	J. VIALARD			
Parasitologie & Maladies Parasitaires	MC CHAUVÉ	G. BOURDOISEAU		MR. CALLAÏT CARDINAL L. ZENNER			
Qualité et Sécurité des Aliments		G. CHANTEGRELET	P. DEMONT C. VERNNOZY	A. GONTHIER	S. COLARDELLE	ISPV	
Législation & Jurisprudence			A. LACHERETZ	P. SABATIER M.L. DELIGNETTE 80 % K. CHALVET-MONPRAY			
Bio-Mathématiques							
DEPART DES ANIMAUX DE COMPAGNIE							
Anatomie		E. CHATELAIN	T. ROGER	S. SAWAYA	R. DA ROCHA CARARO	MCC	
Chirurgie et Anesthésiologie		J.P. GENEVOIS	D. FAU E. VIGUIER D. REMY		G. CHANOT S. JUNOT K. PORTIER C. DECOISNE-JUNOT	MCC MCC MCC MCC	BENREDOUANE K. N. GAY I. GOUDON
Anatomie-pathologique/Dermatologie-Carcinologie/ Hématologie		J.P. MAGNOL C. FOURNEL	C. FLEURY	T. MARCHAL	D. WATTELOT-VIREUX P. BELLI D. PIN	MCC MCA MCA	I. BURLOT C. GALET C. ESCRIOU
Médecine Interne		J.L. CADORE		L. CHABANNE F. PONCE	M. HUGONNARD	MCC	
Imagerie médicale				E. CAUVIN	J. SONET	MCC	F. DUREUX
DEPART DES PRODUCTIONS ANIMALES							
Zootecnie, Ethologie & Economie rurale		M. FRANCK		P. LETERME			L. MOULNIER
Nutrition et Alimentation				D. GRANCHER L. ALVES de OLIVEIRA G. EGRON-MORAND S. BUFF P. GUERIN			
Biot & Patho de la Reproduction		F. BARDINAND	M. RACHAL-BRETTIN	R. FRIKHA M.A. ARCANGIOLI D. LE GRAND			N.GIRAUD P. DEBARNOT D. LAURENT
Patho Animaux de Production		P. BEZILLE	T. ALONNINOUIVA		D. LAURENT	MCA	
DEPART SCIENCES BIOLOGIQUES							
Physiologie/Alimentation	R. BOIVIN			J.J. THIEBAULT J.M. BONNET-GARIN 90 % T. BURONPOSSÉ V. LAMBERT			
Biophysique /Biochimie Génétique et Biologie moléculaire		F. GARNIER	E. BENOIT F. GRAN				
Pharmacie / Toxicologie Législation du Médicament		G. KECK	P. JAUSSAUD P. BERNY				
Langues					C. FARNER R. SULLIVAN	IPAC IPAC	
DEPART HIPPIQUE							
Pathologie équine Clinique équine		J.L. CADORE O. LEPAGE		A. LERLOND A. BENNANOU-SMITH			
Expertise équestre			C. FLEURY				

À Monsieur le Professeur Guy Annat

De la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Lyon,
Qui nous fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse,
Hommages respectueux.

À Madame le Professeur Marie-Claude Chauve,

De l'École Nationale Vétérinaire de Lyon,
Sincères remerciements.

À Madame le Docteur Jeanne-Marie Bonnet,

De l'École Nationale Vétérinaire de Lyon,
Sincères remerciements

À Maman et Paul,

À ma Tatie Musaraigne (de Mickey à Harrison, j'ai beaucoup appris) et à mon ptit Jean.

Vive les transports de cailloux, les macarons, les défrichages, les tartes aux pommes, les fuites d'eau et pannes de chauffage, les glaces Berthillon et le champagne.

À mon Tom et mon Pipou, on a tout le temps de se taquiner (trop d'chance !).

À ma Chanchan et mon Polo, pour les moments de bonheurs passés tous ensemble, « mon truc en plume,... ».

Aux Fre-fre, autre branche familiale, merci pour votre présence et votre gentillesse.

À Claire et Flo,

Depuis les anniversaires et noëls en robes à smock, collants en laine et cagoule, aux virées estivales (Martial, toujours unipalmiste ?), en passant par la grande époque du caméscope, les disparaisses, les spaghetti à la bolognaise, le gâteau de Michelle, les bûchers de barbie, les jeux de micro-ondes, les revendications, les soirées beatles-coquillettes, les ballades en forêts (qu'on aurait pu parfois appeler raids), le rugby et Sinclair...

À Juju,

Maman oiseau, pour ta douceur, ta sensibilité et ton humour. Imbattable sur l'univers Buffalo-206 kéké, le mélange à débordement du yaourt et les valeurs nutritives des pains au chocolat. Saluons les BTS Force de vente et BACM. N'oublions pas l'époque où nous pouvions profiter d'une réalité parfois envahissante : Bob (de jour ou de nuit, il n'y a que les paroles et les mélodies qui changent). Ta présence et tes conseils me sont précieux.

À Nico,

Mon coin-coin, le temps a passé depuis ma première ingestion de tes pâtes 3 minutes et de ton flan. Tes talents musicaux s'éveillaient, tes cheveux poussaient, tes jeans se trouaient (nous les avons remplacés), tes pieds se réparaient, et tes exploits en surf se montraient. Merci pour tous ces moments partagés, tous nos fous rires, ton esprit critique et ta gentillesse. Je serai toujours là pour toi, même si tu continues à manger si lentement.

À Margaux,

Pour ton amitié, ta disponibilité, ta force de caractère et ton dynamisme. Ensemble nous avons bu du Milo, allumé des feux de brousse avec Nana Mouskouri, réinventé l'histoire du Livre de la jungle, fait du bénévolat pour les petits Kwashiorkor et appris le sens du mot patience. On continuera à défendre l'art contemporain devant certains réticents et à taquiner la galette.

À Emilie,
Pour ton intelligence, ton humour implacable et ton épicurisme. Sans toi, je n'aurai pas apprécié toutes les expériences québécoises.

À Eric,
Pour ta générosité et ta capacité à parler sans discontinuer (ce qui a fait passer plus rapidement de nombreux cours).

À Ben, Kenny, Claire-la triplète, Jérôme, Laure, Amélie, Sophie, Matthias, Maryline, Rachel, Guillaume et Jacques.

À Véro, Rivo, Edith, Marcus, Hortie, Stéphane, Margot, Charlotte et Julie.

À Gandhi, Lhasa et Hindi, Suzie-le chien jaune, Ebo, Sun, Dadou-le prognathe dyplasique, Néo-le redoutable, Thana-le-brocoli, Lulu et tous les autres.

And the last but not the least, à mon arapède, TQM.



INTRODUCTION	7
Première Partie	9
APPRENTISSAGE ET MÉMOIRE	9
1. DEFINITIONS	9
a. Neurosciences	9
b. Apprentissage	10
c. Mémoire	12
2. LES DIFFERENTES FORMES DE MEMOIRE	13
a. Mémoire sensorielle	13
b. Mémoire à court terme	13
c. Mémoire à long terme	16
i. Mécanismes de la mémorisation à long terme	16
ii. Différents types de mémoire à long terme	17
• Mémoire implicite	17
• Mémoire explicite	18
• L'oubli	18
3. LES COURANTS DE PENSEE SUR LES MODELES D'APPRENTISSAGE	
a. La pensée behavioriste	20
b. La pensée cognitive	20
4. ASPECTS EVOLUTIFS DE L'APPRENTISSAGE	21
5. PERSPECTIVES BIOLOGIQUES ET PSYCHOLOGIQUES	23
6. LES DIFFERENTES FORMES D'APPRENTISSAGE	24
a. Les apprentissages non associatifs	24
i. L'habituation	24
ii. La sensibilisation	24
b. Les apprentissages associatifs	25
i. Le conditionnement classique	25
ii. Les lois du conditionnement pavlovien	27
• L'acquisition	27
• Extinction	28
• La généralisation	29
iii. L'apprentissage instrumental	30
• La loi de l'effet	30
• Le conditionnement opérant	31
c. Les propriétés des conditionnements	32
d. Les apprentissages aversifs	33
7. LES APPRENTISSAGES COGNITIFS	33
a. L'apprentissage latent	34
• Représentation spatiale chez les oiseaux	34
• Représentation spatiale chez les mammifères	34
b. L'insight	35
c. L'imitation	37
d. Caractéristiques des apprentissages cognitifs.	39

STRUCTURES DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL IMPLIQUÉES DANS L'APPRENTISSAGE ET LA MÉMOIRE 41

1. HISTORIQUE	41
2. L'ÉVOLUTION DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	42
a. La centralisation	42
b. L'augmentation de la taille du cerveau chez les vertébrés	43
c. Télencéphalisation et développement du néocortex chez les vertébrés	45
3. L'IMPLICATION DU SNC	47
4. LE SYSTÈME LIMBIQUE	49
a. La formation hippocampale	49
i. Neuroanatomie	49
ii. Connectivité de l'hippocampe	51
• Les afférences internes	51
• Les afférences externes	53
• Les efférences de l'hippocampe	54
iii. Les fonctions de l'hippocampe	55
• Rôle dans la mémoire spatiale : carte cognitive	56
• Rôle dans la mémoire contextuelle : rôle de comparateur	57
• Rôle dans l'inhibition et l'extinction	57
• Rôle du sommeil paradoxal	57
b. L'amygdale	58
i. Neuroanatomie	58
ii. Les connexions de l'amygdale	59
• Les afférences	59
• Les efférences	60
iii. Fonctions de l'amygdale	60
• La reconnaissance des émotions	60
• Apprentissage du caractère hédonique ou aversif d'un stimulus	61
• Contrôle des réponses émotionnelles	61
c. Le cortex cingulaire	62
5. L'IMPLICATION DU DIENCEPHALE	62
a. Le thalamus et les ganglions de la base	62
b. L'hypothalamus et le système de récompense	63
c. Les neuromédiateurs du système de récompense du cerveau	65
i. Les circuits à dopamine	65
ii. Les circuits des opiacés endogènes	66
iii. Le circuit noradrénergique	67
6. L'IMPLICATION DU CERVELET	68
a.	68
b. Neuroanatomie	68
c. Fonctions du cervelet	69
7. L'IMPLICATION DU CORTEX TEMPORAL	69
8. L'IMPLICATION DU CORTEX FRONTAL	70
9. CONCLUSION	71

BASES CELLULAIRES ET MOLÉCULAIRES DE L'APPRENTISSAGE ET DE LA MÉMOIRE 73

1. LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME NERVEUX	74
a. Epigénèse	74
b. L'influence de l'environnement sur le développement du système nerveux	74
i. Modifications structurales des neurones au cours du développement lors de privations sensorielles	75
ii. Modifications structurales des neurones au cours du développement en milieu enrichi	75
iii. Influence de l'environnement sur le développement des systèmes neurochimiques	76
c. Période critique et stabilisation sélective	76
2. PHÉNOMÈNES SYNAPTIQUES ET PLASTICITÉ DES RÉSEAUX DE NEURONES	78
a.	78
b. Phénomènes synaptiques chez les invertébrés	78
i. Habituation et sensibilisation chez l'aplysie	78
• Habituation	79
• Sensibilisation	79
ii. Apprentissage associatif chez l'aplysie	79
c. Phénomènes synaptiques chez les vertébrés	80
i. La synapse glutamatergique	80
ii. Les mécanismes de la PLT	82
iii. La synapse cholinergique	85
iv. L'interaction entre les synapses cholinergiques et glutamatergiques	86
v. Les mécanismes moléculaires de la consolidation mnésique	89
vi. La dépression à long terme	89
vii. Les modifications du fonctionnement des neurones en relation avec l'apprentissage	91
• Apprentissage associatif au niveau d'un neurone	91
3. CONCLUSION	92

Quatrième Partie 93**APPROCHE ETHOLOGIQUE DE L'APPRENTISSAGE 93**

1. LE COMPORTEMENT ANIMAL	93
a. Le développement comportemental	93
i. Épigenèse de Brown	94
ii. Relation entre comportement inné et acquis	95
iii. Influence de l'environnement sur le comportement	96
iv. Les phases sensibles du développement	96
v. Le comportement juvénile	97
2. LE CONCEPT D'INSTINCT	97
a. Le concept d'instinct	97
b. Exemples de comportements instinctifs	98
i. L'instinct des termites	98
ii. L'instinct chez le sphex à ailes jaunes	98
iii. Les déclencheurs de stimuli	98
3. IMPREGNATION ET PHÉNOMÈNE D'EMPREINTE	99

a.	La découverte de l'imprégnation	99
b.	Les modalités d'empreinte	100
i.	L'empreinte visuelle	100
ii.	L'empreinte auditive	101
c.	Les phases sensibles de l'apprentissage	102
i.	Facteur temporel	104
ii.	Facteur social	104
iii.	Facteur hormonal	104
d.	L'attachement	104
i.	Expériences initiales	105
ii.	La séparation	106
iii.	L'isolement	106
e.	Les aspects à long terme de l'empreinte	107
i.	L'empreinte filiale	107
ii.	L'empreinte environnementale	108
iii.	L'empreinte sexuelle	108
iv.	L'empreinte sociale	109
f.	Empreinte et apprentissage	109
g.	Aspects fonctionnels de l'empreinte	110
 Cinquième Partie		 113
 APPRENTISSAGES DU JEUNE ANIMAL DANS SON MILIEU NATUREL		 113
1. LES MOYENS D'APPRENDRE : COMMENT FAIRE OU SAVOIR UNE NOUVELLE CHOSE		113
a.	Programmes ouverts et programmes fermés	113
b.	L'inné de l'acquis et inné acquis (<i>The nature of nurture, and nurturing nature</i>)	114
c.	Conditionnement retardé et apprentissage latent	115
d.	Apprentissage par essais et erreurs	115
e.	Apprentissage par la pratique	115
f.	Rôle de la maturation	116
g.	Apprentissage social	116
i.	Facilitation sociale et rehaussement local (<i>stimulus enhancement</i>)	116
ii.	Imitation	117
iii.	Autres formes d'apprentissage social	118
h.	Émulation	118
 2. APPRENDRE LES BASES POUR APPREHENDER LE MONDE		 119
a.	Percevoir son environnement	119
b.	Contrôler son corps	119
i.	Apprendre à explorer son environnement	119
ii.	Apprendre à se servir de sa trompe	120
iii.	Apprendre à se déplacer dans son environnement	120
•	Apprendre à se mettre debout et à marcher	120
•	Apprendre à s'agripper et s'émanciper progressivement	120
•	Apprendre à grimper	121
•	Apprendre à voler	122
•	Apprendre à nager	122
c.	Explorer son environnement	122
d.	Le jeu : une activité polypotente	123
 3. APPRENDRE A RECONNAITRE SON ESPECE ET SA VIE SOCIALE		 126

a.	Reconnaître son espèce	126
b.	Apprendre la vie sociale de son espèce	127
4.	APPRENDRE A COMMUNIQUER	129
a.	Les oiseaux : apprendre son chant	129
b.	Les mammifères : apprendre la communication adaptée à son espèce	132
5.	APPRENDRE A VIVRE	134
a.	Connaître son environnement	134
b.	Savoir sélectionner sa nourriture	134
c.	Savoir se procurer sa nourriture	136
i.	Les oiseaux : pêcheurs, chasseurs, picoteurs	136
ii.	Les primates : cueilleurs, bricoleurs et savants	137
iii.	Les grands prédateurs : chasseurs et traqueurs	138
•	Les félins : de terribles tueurs	138
6.	COMMENT NE PAS ETRE MANGE	140
7.	INVENTION, INNOVATION ET OUTILS	142
8.	APPRENDRE A ETRE PARENT ET A EDUQUER SA PROGENITURE	147
a.	Choisir son partenaire	147
b.	Savoir s'accoupler	148
c.	Savoir préparer l'arrivée de son petit	148
d.	Savoir prodiguer les soins et nourrir ses petits	149
e.	Protéger ses petits	150
f.	Apprendre le monde à ses petits	150
9.	LA CULTURE ANIMALE	153
a.	Définitions et caractéristiques de la culture animale	153
b.	La transmission culturelle d'informations et de pratiques	154
i.	Les primates : modèles d'étude de la culture animale	154
ii.	Sources de nourriture et préférences alimentaires	155
iii.	Dialectes	156
iv.	Routes migratoires	156
10.	L'INTELLIGENCE ANIMALE	157
	CONCLUSION	161
	BIBLIOGRAPHIE	163

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Distinction entre savoir procédural et explicite chez le rat (29)	12
Figure 2. Processus et stades de mémorisation (19)	14
Figure 4. Dichotomies des différents types de mémoire (19)	18
Figure 5. Dispositif d'expérimentation du conditionnement pavlovien. (29)	26
Figure 6. Acquisition de la réponse en clignement de l'œil pendant le conditionnement de la paupière. (29)	27
Figure 8. Un chat dans une des boîtes à problèmes de Thorndike. (29)	31
Figure 9. Chimpanzé dans une expérimentation de Köhler. (29)	35
Figure 10. Chimpanzé faisant preuve d'insight pour attraper la nourriture convoitée. (13)	36
Figure 11. Stimulus enhancement. (29)	38
Figure 12. Relation entre le poids du cerveau et le poids du corps chez différentes espèces de vertébrés. (44)	43
Figure 13. Index de céphalisation chez différentes espèces. (44)	44
Figure 14. Importance croissante des aires associatives du rat à l'humain, en passant par le chat. Aire sensorimotrice en vert; aire visuelle en rouge, aire auditive en bleu. (18)	45
Figure 15. Les cerveaux de différentes espèces de mammifères, à la même échelle à gauche, et agrandis sans être à l'échelle à droite. (18)	46
Figure 16. La formation hippocampale, le fornix, les corps mammillaires et l'amygdale. (44)	49
Figure 17. A: Hippocampe humain B: Le système limbique (44)	50
Figure 18. Neurone pyramidal du CA1 et les différentes couches de l'hippocampe. (2)	51
Figure 19. Afférences internes et boucle trisynaptique hippocampale. (4)	52
Figure 20. Boucle trisynaptique de l'hippocampe. (19)	53
Figure 21. Principales voies efférentes de l'hippocampe (2).	55
Figure 23. Les principales connexions de l'amygdale. (4)	59
Figure 24. Les afférences de l'amygdale. (17)	60
Figure 29. Représentation de deux cellules neuronales. (29)	74
Figure 30. Enregistrement extracellulaire des impulsions nerveuses d'un neurone du cortex visuel d'un chat. On peut remarquer l'augmentation de fréquence quand le stimulus est activé	75
Figure 31. Dépolarisation et création d'un potentiel d'action. (29)	78
Figure 34. Deuxième processus de la PLT: meilleure efficacité des récepteurs NMDA après leur phosphorylation.	84
Figure 40. Etude de l'empreinte du canard. (13)	101
Figure 41. La période sensible chez les poussins : résultats obtenus par des poussins de différents âges dans un test de laboratoire sur la réponse de suite. (29)	103
Figure 42. Périodes empiriquement et théoriquement critiques pour les poussins et les canetons colverts. (29)	103
Figure 43. Schéma facial des cygnes de Bewick. (29)	112
Figure 44. Une mésange bleue ouvre une bouteille de lait pour avoir la crème. (29)	117
Figure 45. Le jeu de jeunes gorilles, un apprentissage de la vie. (13)	123
Figure 46. Postures de dominance et de soumission chez les poules. (13)	128
Figure 47. Développement du chant chez le canari. (3)	130
Figure 48. Les différentes étapes de l'apprentissage du chant. (29)	131
Figure 49. Chronologie de l'apprentissage du chant chez différentes espèces. (3)	131
Figure 50. Activité de mobbing. (13)	141
Figure 51. Exemples d'utilisation d'outils chez les oiseaux. (21 et 29)	144
Figure 52. Un chimpanzé utilise une baguette pour fouiller une termitière. (43)	145
Figure 53. Exemples d'utilisation d'outils chez les chimpanzés. (43)	146
Figure 54. Un jeune goéland argenté frappe la tache rouge sur le bec de l'un de ses parents.	149
Figure 55. Education chez des chimpanzés. (43)	152
Figure 56. Exemple de comportement culturel. (43)	154

INTRODUCTION

Selon Kant, l'animal, pour répondre à ses besoins et pour se prémunir contre les diverses difficultés pouvant être rencontrées dans son milieu extérieur est déterminé par l'instinct, ensemble de tendances innées lui permettant d'accomplir certains actes et de s'orienter vers les objets nécessaires tant à sa survie qu'à celle de son espèce (nourriture, reproduction). L'animal est mu par un ensemble d'impulsions biologiques et non par une volonté consciente et réfléchie.

Mais le monde est une véritable « jungle ». Et la survie n'est pas un don. D'une manière ou d'une autre, le jeune tigre, aveugle et sans défense doit évoluer et devenir un prédateur redoutable, le petit chimpanzé doit apprendre à distinguer les plantes comestibles des poisons létaux, le bébé buffle doit être capable de retrouver sa mère parmi les centaines d'autres femelles du troupeau et l'oisillon doit apprendre le chant de son espèce.

Contrairement à une croyance commune, tout n'est pas instinctif ou « *hardwired* » dans le monde animal. Toutes les compétences que l'animal sauvage a besoin de maîtriser pour grandir et devenir ce que la nature exige, doivent se développer grâce au jeu, à un enseignement méticuleux et souvent grâce à des essais et erreurs périlleux.

L'étude moderne du comportement animal plonge ses racines dans trois courants de pensée différents : les courants psychologique, physiologique et zoologique. Ces trois voies ont donné naissance à la psychologie comparative, à la psychologie physiologique, à l'éthologie et à la sociobiologie. Ce lacs de domaines interdépendants permet d'apporter une vision intégrée du comportement animal. Les idées, concepts et théories sont très variés d'une discipline à l'autre, d'un auteur à l'autre.

Devant cette abondance de données et d'arguments, ce travail s'efforce de ne présenter que les informations et les idées les plus communément partagées. Concernant les notions de cognition et d'intelligence animales, elles ne sont qu'évoquées, étant sujettes à de nombreuses controverses.

Ainsi, en s'appuyant sur les travaux de psychologie traditionnels, cet exposé donne, dans une première partie, un aperçu des notions de mémoire, d'apprentissage, associatifs et cognitifs ainsi que de ses perspectives biologiques et psychologiques.

Les deux parties suivantes décrivent, dans une approche plus physiologique, les structures du système nerveux central impliquées dans la mémoire et l'apprentissage ainsi que les bases cellulaires et moléculaires de ces processus.

La quatrième partie introduit l'approche éthologique du sujet en étudiant le développement comportemental du jeune et l'imprégnation, phénomène fondamental.

Enfin, dans la continuité de cet abord éthologique, de nombreux exemples illustrent plus concrètement, dans une dernière partie, les apprentissages du petit en milieu naturel et amènent à une brève discussion sur l'intelligence animale qui clôt l'exposé.

Première Partie

APPRENTISSAGE ET MÉMOIRE

1. DEFINITIONS

a. Neurosciences (24)

Si l'étude du cerveau est ancienne, le mot neurosciences est récent. Il date des années 1970 et désigne l'ensemble des disciplines scientifiques et médicales étudiant le système nerveux. Les différents niveaux d'analyse du cerveau peuvent être définis par ordre croissant de complexité : moléculaire, cellulaire, intégré, comportemental et cognitif.

La neurobiologie moléculaire étudie les différentes molécules impliquées dans le fonctionnement cérébral, comme les messagers permettant les communications entre neurones, les molécules qui contrôlent les entrées et les sorties, les substances de croissance du neurone, etc.

La neurobiologie cellulaire travaille sur les propriétés du neurone et son développement.

Les neurosciences intégrées appréhendent les systèmes neuroniques qui forment des ensembles particuliers, comme les systèmes sensoriels ou le système moteur. Ces circuits permettent la réception des informations sensorielles, leur analyse ou décident et ordonnent les mouvements.

Les neurosciences comportementales correspondent à un niveau d'étude plus global, la recherche des bases biologiques des comportements. Elles tentent de répondre à des questions telles que : le rôle des systèmes neuroniques dans l'élaboration des systèmes intégrés et les bases biologiques de la mémoire.

Les neurosciences cognitives étudient les mécanismes neuronaux des activités mentales comme les représentations mentales, le langage, la conscience, ou en termes plus généraux les relations entre cerveau et pensée. Elles font partie des sciences cognitives.

b. Apprentissage (17) (18) (22) (24) (28) (29) (38) (44)

L'apprentissage est la principale activité du cerveau. Il permet de conserver des informations acquises, des états affectifs et des impressions capables d'influencer le comportement. Le cerveau modifie constamment sa structure pour mieux refléter les expériences rencontrées.

On peut trouver différentes définitions de l'apprentissage. Aucune jusqu'à présent n'a fait l'unanimité, les différences provenant le plus souvent de l'importance accordée à tel ou tel élément.

L'apprentissage est un processus cognitif qui porte sur l'interaction organisme-environnement. Le sujet qui apprend, intériorise l'organisation de son environnement, qu'il soit physique, social ou même interne. À partir du moment où il connaît l'organisation de l'environnement et les conséquences de ses propres actions sur ce dernier, il peut s'y adapter et vivre au mieux dans ou avec cet environnement : « 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 est dynamique. Le sujet transforme continuellement sa représentation de l'environnement à partir de ce qu'il en connaît déjà et des nouvelles informations obtenues. Une fois réorganisé, l'ensemble des connaissances assimilées produira une nouvelle représentation de l'environnement qui sera disponible à son tour pour de nouveaux apprentissages. L'apprentissage produit des modifications relativement durables des connaissances et des comportements.

Sa 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 également exclus les phénomènes de sensibilisation immunologique (lymphocytes qui deviennent des « cellules mémoire ») et d'altération pathologique (sénescence).

La psychologie cognitive humaine distingue cinq processus cognitifs fondamentaux qui sont retrouvés de manière équivalente chez les animaux : l'enregistrement sensoriel, l'attention, la reconnaissance des formes, la mémoire à court terme et la mémoire à long terme.

Il y a deux façons d'apprendre. La première, la plus souvent utilisée, est l'expérience directe. La deuxième est la transmission qui comporte trois formes : l'observation, la transmission sociale et l'enseignement.

Les animaux peuvent apprendre à associer deux événements si la relation entre eux correspond à ce que nous appelons normalement une relation causale. Certaines des conditions où se déroule l'apprentissage associatif ne sont pas conformes à l'idée traditionnelle qui veut que l'apprentissage animal soit une association automatique d'un stimulus et d'une réponse. Il existe depuis longtemps une alternative basique que l'on considère toujours comme importante :

- l'idée que des animaux peuvent effectuer des associations entre différents stimuli.
- l'idée que les animaux sont conçus pour acquérir des connaissances sur les diverses relations qui existent dans leur environnement.

Il faut distinguer deux types de connaissances : celle du comment et celle du quoi. Par le savoir comment (*know how*), nous voulons dire savoir en terme de connaissance, comment faire quelque chose : comment nager, voler.

Voler est une procédure en soi, qui n'implique aucune représentation explicite, l'individu ne peut la transférer vers une autre tâche ou à un autre individu. Ce type de savoir est appelé savoir procédural.

Par « savoir quoi », on utilise le mot savoir dans le sens de pouvoir disposer de différentes façons, d'informations utilisables sur un objet, un endroit, etc. Dans le domaine humain, on a l'habitude de l'appeler le savoir déclaratif. Le savoir déclaratif ne peut donc être le privilège que des agents qui se servent d'un langage. Les animaux ne savent pas parler et ne peuvent donc avoir de savoir déclaratif. Pourtant il est possible que certains animaux disposent d'un équivalent non linguistique du savoir déclaratif et qu'ils soient capables de faire preuve de ce savoir dans une variété de tâches. Dans cette éventualité, Lanz et Mac Farland en 1995 ont révisé comme suit la terminologie traditionnelle :

- le savoir procédural est le savoir comment, lié à une procédure. Il ne peut donc être utilisé à une autre procédure, ni être acquis par un autre processus.
- le savoir explicite implique une représentation explicite de faits qui sont par définition accessibles pour de nombreux processus. Ce savoir implique donc quelque chose de prouvé, qui représente des « faits ».
- le savoir déclaratif est disponible uniquement pour les êtres qui se servent d'un langage. Il existe toute une variété de savoirs explicites qui se rapportent aux humains. Là où Dickinson et d'autres utilisent le terme « savoir déclaratif », nous y substituons le terme de savoir explicite (Figure 1).

L'aspect empirique des recherches sur le comportement animal porte sur l'existence ou non d'une faculté de représentation explicite permettant de manipuler un savoir explicite. Un animal qui ne disposerait pas de cette capacité ne pourrait avoir qu'un savoir procédural. Il pourrait apprendre (par exemple en formant des associations S-S), mais il ne pourrait pas penser.

Un animal disposant de représentations explicites qu'il pourrait manipuler pour appliquer son savoir explicite à une variété de tâches serait doué d'une certaine forme de cognition (définie comme manipulation de représentations explicites par Lanz et MacFarland). Un tel animal serait capable de penser.

La distinction procédurale et cognitive chez les rats

Un exemple simple de représentation explicite (à gauche) et procédurale (à droite). Dans un cas, le rat a une image mentale du but, dans l'autre, il suit une simple règle de procédure.

La représentation est une question que l'on considère comme centrale dans le domaine de la cognition animale. Les animaux peuvent-ils se faire des représentations internes, ou des images mentales, des buts à atteindre ou des objets qu'ils cherchent, ou de situations spatiales ou sociales complexes ?

Une représentation explicite est une représentation de la connaissance de quelque chose. Si le rat se sert d'une représentation explicite pour trouver de la nourriture dans un labyrinthe qui lui est familier, il sait que la nourriture se trouve à un endroit précis. Nous pouvons imaginer que le rat a une image mentale de la nourriture, comme en (a).

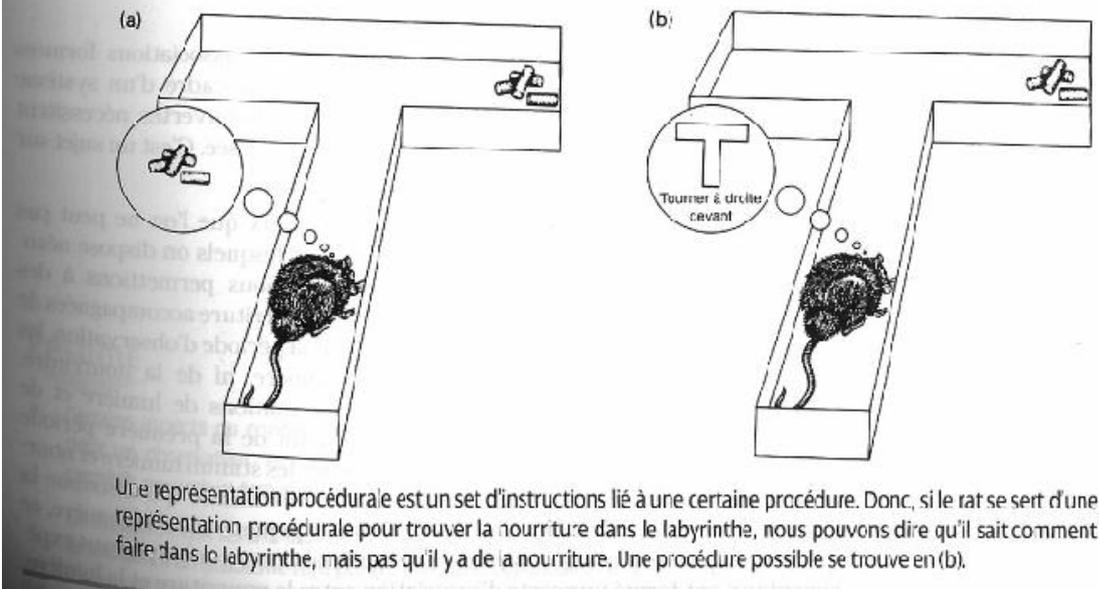


Figure 1. Distinction entre savoir procédural et explicite chez le rat (29)

c. Mémoire (1) (2) (17) (22) (24) (29) (30) (36)

L'aptitude de certaines espèces comme les pigeons ou les abeilles à retrouver leur habitat à partir de lieux éloignés, implique la mémoire « d'où ils viennent ». De manière identique, les aptitudes migratoires de certaines d'espèces d'animaux nécessitent une mémoire à long terme des différents lieux. La capacité d'agir maintenant sur la base d'une expérience passée, c'est-à-dire la capacité à utiliser sa mémoire pour guider ses actions, doit le plus souvent être porteuse d'avantages biologiques.

La mémoire est étroitement associée à l'apprentissage mais possède une signification plus large. La mémoire est la faculté de conserver et rappeler des états de conscience passés et ce qui s'y trouve associé. Elle renvoie à une manifestation psychologique – mentale, physiologique et /ou physique – d'une trace ou du bénéfice d'une expérience passée, quelle qu'elle soit.

2. LES DIFFERENTES FORMES DE MEMOIRE (17) (22) (24) (29)

(40)

Il existe de nombreuses dichotomies par rapport aux types de mémoire :

- Déclarative (rappel conscient de faits et informations) / Procédurale (manifestation inconsciente, habitudes)
- Mémoire de travail (stockage utile transitoire) / Mémoire de références (stockage de règles)
- Episodique (évènementielle, autobiographique) / Sémantique (connaissances)
- Explicite (rappel conscient) / Implicite (manifestation inconsciente d'un apprentissage)

Ces entités théoriques sont dégagées par des approches expérimentales définies et ciblées en termes de méthodes et d'objet que ce soit chez l'homme ou chez l'animal.

La distinction entre différents types de mémoire selon leur durée de rétention a fait l'objet de controverses passionnées au cours des années soixante. Certains pensaient qu'il était plus élégant d'imaginer un seul système à durée variable pour rendre compte des données connues à l'époque. Cependant, peu à peu, les preuves se sont accumulées suggérant l'existence d'au moins trois systèmes distincts.

Mais bien que leurs mécanismes diffèrent, ces trois systèmes s'enchaînent naturellement et peuvent être considérés comme trois stades nécessaires à la mémorisation durable d'un souvenir (Figure 2).

a. Mémoire sensorielle

La mémoire sensorielle est cette mémoire automatique, fruit de nos capacités perceptives, s'évanouissant généralement en moins d'une seconde. On y connaît deux sous-systèmes : la mémoire iconique de la perception visuelle et la mémoire échoïque de la perception sonore.

b. Mémoire à court terme

La mémoire à court terme dépend de l'attention portée aux éléments de la mémoire sensorielle. Elle permet de garder en mémoire une information pendant moins d'une minute environ et de pouvoir la restituer pendant ce délai. Elle est typiquement utilisée dans une tâche qui consiste à restituer, dans l'ordre, une série d'éléments qui viennent d'être énoncés (chez l'homme).

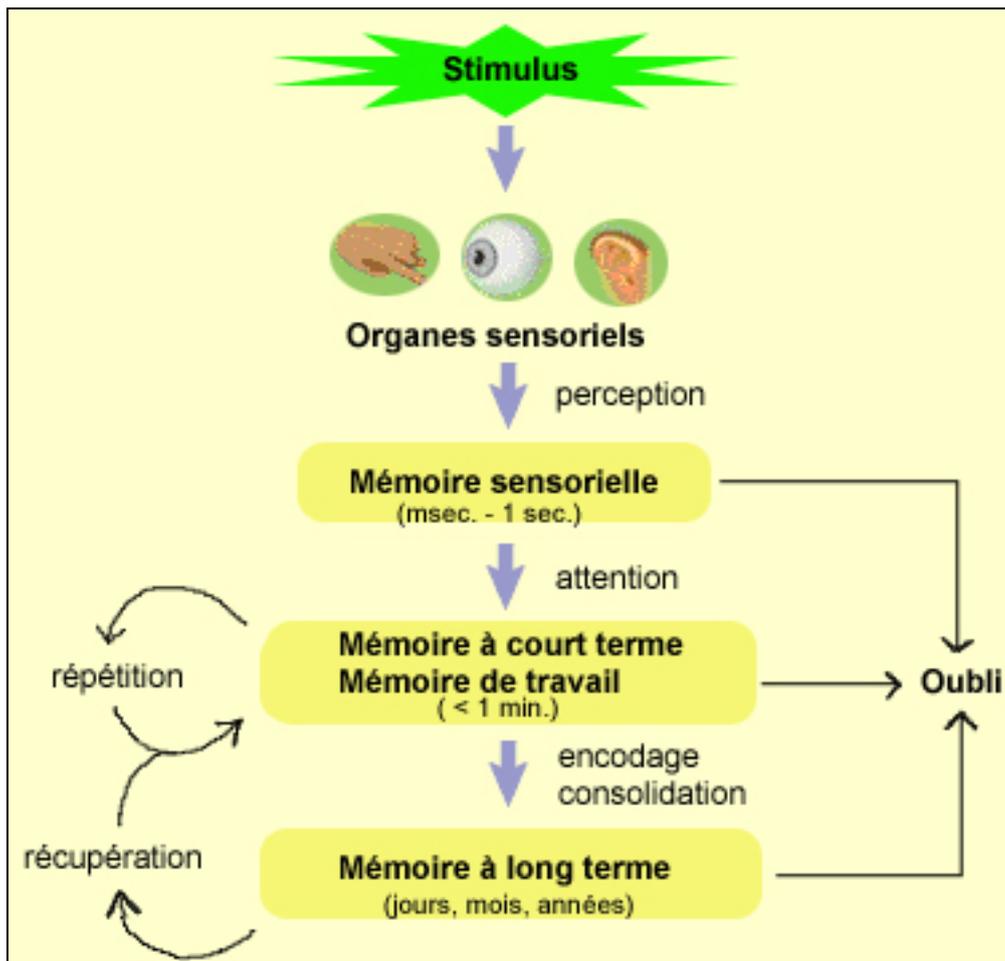
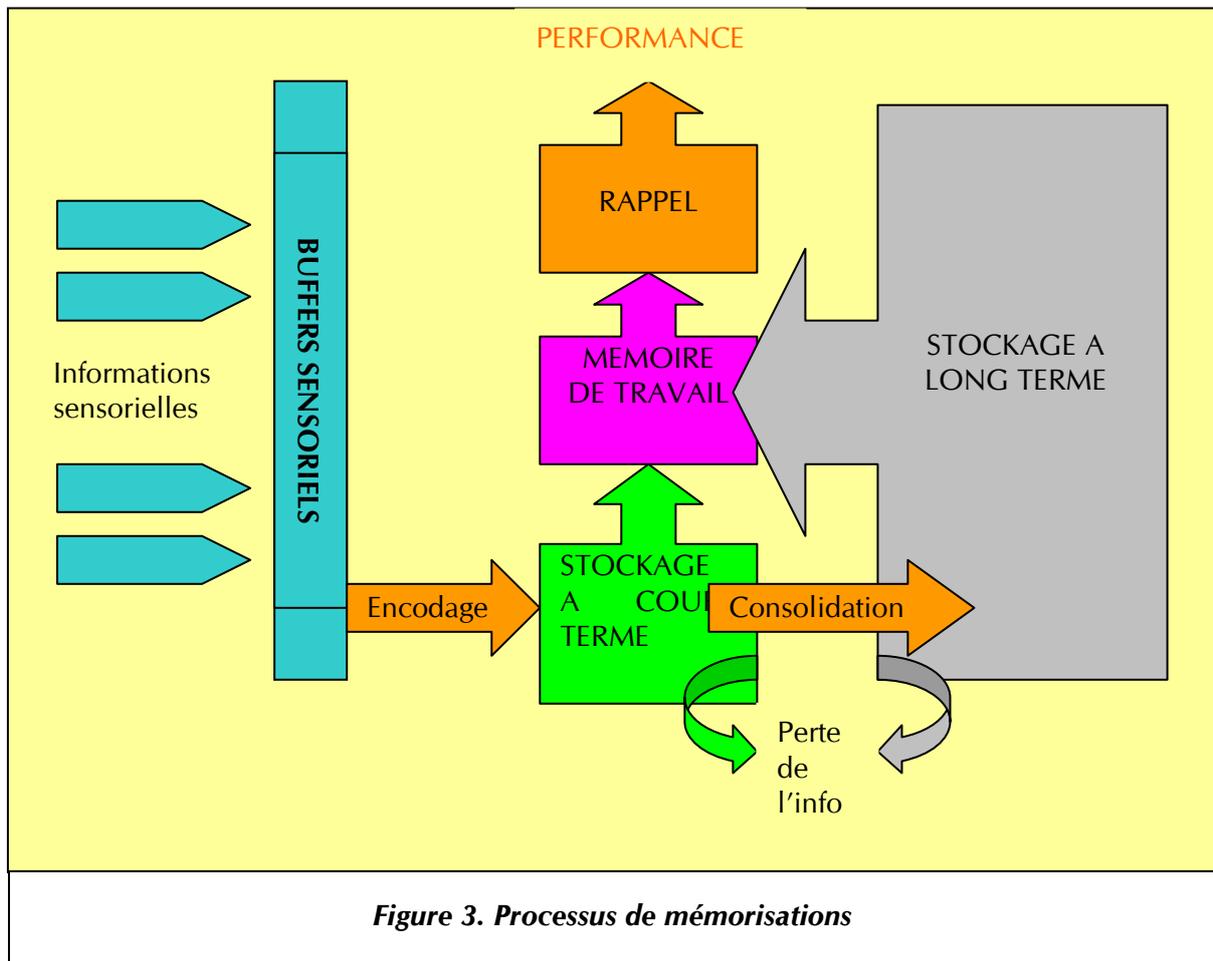


Figure 2. Processus et stades de mémorisation (19)

La mémoire de travail est une extension plus récente au concept de mémoire à court terme. En effet, avec le raffinement des techniques, il devient de plus en plus évident que la conception initiale d'une mémoire à court terme agissant uniquement comme un réceptacle temporaire à la mémoire à long terme est trop simpliste. En fait, on constate de plus en plus qu'il n'y a pas de ligne de démarcation claire entre une pensée et un souvenir. La mémoire de travail est donc un concept mis en avant pour étayer des hypothèses susceptibles de mieux cerner ce phénomène complexe.

Cette mémoire de travail permet d'effectuer des traitements cognitifs sur les éléments qui y sont temporairement stockés. Elle serait donc plus largement impliquée dans des processus faisant appel à un raisonnement. Constituée de plusieurs systèmes indépendants, cela impliquerait que nous ne sommes pas conscients de toute l'information stockée à un instant donné. Par exemple, chez l'homme, lorsque nous conduisons une auto, nous effectuons plusieurs tâches complexes simultanément et il est peu probable que ces différents types d'information soient pris en charge par un système de mémoire à court terme unique (Figure 3).



Mise en évidence expérimentale de la mémoire à court terme :

- En soumettant des rats à une narcose juste après une séance d'apprentissage en boîte de Skinner, on induit une amnésie quasi-totale dans la minute qui suit. Les effets amnésiants de l'anesthésie diminuent avec l'intervalle qui la sépare de la fin de l'apprentissage. Après un délai de 6 minutes, l'anesthésie n'a plus d'effet. Il y a donc une phase de traitement précoce de l'information qui dure moins de 6 minutes. C'est ce que l'on observe après une anesthésie générale ou un coma chez l'homme : on oublie ce qui s'est passé juste avant. Un électrochoc a des effets plus néfastes puisqu'il peut effacer des souvenirs pouvant porter sur les deux années précédentes. Ce phénomène est bien connu chez les animaux. Chez l'abeille, l'ouvrière nouvellement née apprend à reconnaître l'odeur de la reine dans les jours qui suivent l'éclosion imaginaire. Une anesthésie au CO₂ élimine cet apprentissage, qui peut alors être remplacé par un autre.
- La formation réticulée a un rôle important dans le maintien du niveau de vigilance de l'organisme. Si elle est stimulée pendant la phase de consolidation, on augmente sensiblement la rétention mnésique. Cela signifie que le traitement de l'information est plus efficace si le cerveau est plus actif.

Dans la nature, la mémoire à court terme est très utile. Cet exemple l'illustre : tôt le matin, les babouins sauvages hamadryas d'Ethiopie marchent le long du lit asséché d'une rivière à Stink Wadi. Tandis que le groupe emprunte le chemin habituel sous le pont d'une voie ferrée, la femelle la plus âgée se rend directement sur le pont et boit l'eau d'une cuvette creusée dans une pièce de métal, semblant certaine que de l'eau s'y trouvait (même si l'eau s'évapore en quelques heures dans le désert). Elle se rappelait apparemment qu'il avait plu dans cette zone la nuit

précédente. Même si il n'y avait pas eu de précipitations sur les sommets où elle se trouvait, elle fut capable de comprendre qu'il avait plu en observant le niveau du Wadi.

Le maintien d'un souvenir un certain temps dans la mémoire à court terme lui permettrait d'être transféré dans la mémoire à long terme pour un stockage plus durable. Ce processus serait facilité par un travail mental de répétition de l'information (d'où l'expression de "mémoire de travail" de plus en plus employée pour la mémoire à court terme). Mais il semble que cette stratégie basée sur la répétition soit moins efficace que celle qui consiste à consolider un souvenir en lui donnant du sens, c'est-à-dire à l'associant à des connaissances préalablement acquises.

c. Mémoire à long terme

La mémoire à long terme comprend la mémoire des faits récents, où les souvenirs sont encore fragiles, et la mémoire des faits anciens, où les souvenirs ont été consolidés. Elle peut être schématisée comme la succession dans le temps de trois grands processus de base : l'encodage, le stockage et la restitution (ou récupération) des informations.

i. Mécanismes de la mémorisation à long terme

L'encodage vise à donner un sens à la chose à se remémorer. Par exemple, le mot "citron" peut être encodé de la manière suivante : fruit, rond, jaune. Si ce mot n'est pas spontanément restitué, l'évocation d'un indice issu de l'encodage (par exemple : fruit) permettra de le retrouver. De la profondeur de l'encodage, donc de l'organisation des données, dépendra l'efficacité de la récupération. Le processus d'encodage fait également référence non seulement à l'information ciblée, mais également à son contexte environnemental, cognitif et émotionnel.

Une information, même bien encodée, est toujours sujette à l'oubli. Le stockage peut être considéré comme le processus actif de consolidation rendant les souvenirs moins vulnérables à l'oubli. C'est cette consolidation qui différencie le souvenir des faits récents du souvenir des faits anciens qui, eux, sont associés à un plus grand nombre de connaissances déjà établies. Le sommeil, dans sa phase paradoxale notamment, joue un grand rôle de consolidation.

Enfin, la restitution (ou récupération) des souvenirs, volontaires ou non, fait appel à des mécanismes actifs qui vont utiliser les indices de l'encodage. L'information est alors copiée temporairement de la mémoire à long terme dans la mémoire de travail pour être utilisée. Plus un souvenir sera codé, élaboré, organisé, structuré, plus il sera facile à retrouver. On comprend alors que l'oubli peut être causé par des ratés à chacune de ces étapes : mauvais encodage, trace insuffisamment consolidée ou difficulté de récupération.

La restitution de l'information encodée dans la mémoire à long terme est traditionnellement subdivisée en deux types. Le rappel implique une restitution active de l'information, alors que la reconnaissance requiert seulement la décision si une chose parmi d'autres a été préalablement rencontrée. L'activation pour le rappel est plus difficile car elle doit se faire globalement dans toute l'assemblée de neurones impliqués dans ce souvenir. En revanche, une activation partielle du réseau neuronal déclenchée par une partie d'un objet pourrait suffire à activer tout le réseau dans le cas de la reconnaissance.

En 1964, la psychologue Leslie Squier créa un système de test de conditionnement opérant qu'elle utilisa avec des éléphants du zoo de Portland afin d'observer si leurs performances sur de tels tests étaient similaires à celles d'autres animaux. Ce test se présentait sous la forme d'une tâche simple à réaliser et les éléphants furent performants, appuyant sur les disques éclairés à l'aide de leurs trompes, ce qui provoquait la chute de cubes de sucre dans un bac en acier.

L'étude fut rapidement terminée après le succès des éléphants. Huit ans plus tard, Leslie Squier et ses collègues réitérèrent le test sur trois éléphants déjà examinés auparavant pour évaluer leur capacité mnésique .

Une femelle âgée de 20 ans réussit si bien qu'il était clair qu'elle se souvenait de tout. Cela lui pris seulement 6 minutes pour obtenir 20 cubes de sucre en réalisant 20 bonnes actions. Les deux autres échouèrent si manifestement qu'il semblait qu'elles avaient des mémoires déficientes, mais on découvrit qu'elles étaient devenues aveugles avec le temps et qu'elles avaient beaucoup de mal à distinguer les disques éclairés.

ii. Différents types de mémoire à long terme

D'un point de vue clinique et physiologique, plusieurs observations incitent à penser que la mémoire à long terme englobe différents types de mémoire. Ainsi, certaines amnésies affectent certains types de souvenirs et pas d'autres. De même, on a découvert que plusieurs structures cérébrales étaient spécialisées dans le traitement de différents types de souvenirs.

L'une des distinctions les plus fondamentales est celle admise entre les mémoires explicites (ou déclaratives) et implicites (ou non-déclaratives).

Traditionnellement, les études se sont concentrées sur la mémoire explicite où l'individu peut se rappeler consciemment les faits et les choses. Cette mémoire semble favoriser l'encodage d'informations relatives à l'identité, la fonction et les attributs d'un objet.

Plus récemment, un intérêt croissant a vu le jour pour une forme inconsciente de mémoire appelée mémoire implicite. Il s'agit d'une forme de mémoire où l'on ne retient pas l'expérience qui en est à l'origine. De plus, le rappel d'un souvenir encodé dans la mémoire implicite se fait automatiquement, sans les efforts de rappel nécessaires à la mémoire explicite.

• **Mémoire implicite**

La mémoire procédurale, qui permet l'acquisition d'habiletés et l'amélioration progressive des performances motrices, est peut-être la mieux connue des différents types de mémoires implicites.

C'est cette mémoire qui permet de conduire sa voiture ou de manger sans devoir être totalement concentré sur ces tâches. La mémoire procédurale est inconsciente, non pas au sens freudien de souvenir refoulé, mais parce qu'elle est constituée d'automatismes sensorimoteurs si bien intégrés que nous n'en avons plus conscience.

De nombreux conditionnements émotionnels et réflexes conditionnés appartiennent également au domaine de la mémoire implicite. L'apprentissage associatif à la base de ces formes de mémoire est un processus très ancien phylogénétiquement qui peut se faire sans l'intervention de la conscience.

L'acquisition d'un souvenir dans la mémoire implicite se fait à l'insu de l'individu et elle doit souvent être mise en évidence de manière indirecte, par des phénomènes comme l'amorçage ("*priming*"). L'effet d'amorçage est une augmentation de la précision ou de la vitesse d'une prise de décision qui survient après l'exposition préalable d'une information pertinente sur le contexte, mais sans qu'il n'y ait aucune motivation de la part du sujet à rechercher cette information (Figure 4).

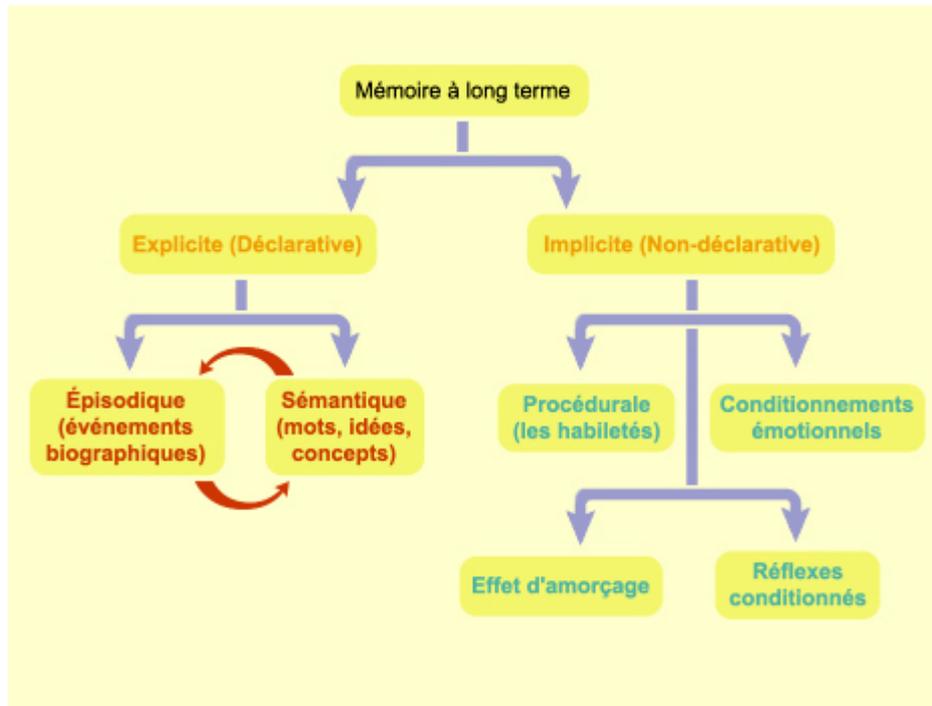


Figure 4. Dichotomies des différents types de mémoire (19)

- **Mémoire explicite**

La mémoire épisodique, parfois appelée autobiographique, permet à un sujet de se rappeler des événements qu'il a personnellement vécus dans un lieu et à un instant donné. Elle a pour caractéristique distinctive que l'individu se voit en tant qu'acteur des événements mémorisés. Par conséquent, le sujet mémorise non seulement un événement qu'il a vécu, mais le contexte particulier de cet événement. La charge émotionnelle vécue par le sujet au moment des faits conditionne la qualité de la mémorisation épisodique.

La mémoire sémantique est le système par lequel l'individu stocke sa connaissance du monde. C'est une base de connaissances dont une grande partie est accessible rapidement et sans effort. C'est la mémoire des coutumes sociales, de la fonction des choses, de leur couleur ou de leur odeur. C'est aussi la mémoire des règles et des concepts qui permet la construction d'une représentation mentale du monde sans la perception immédiate. Ce contenu est dès lors abstrait et relationnel.

La mémoire sémantique reste indépendante du contexte spatio-temporel de son acquisition.

- **L'oubli**

Une fois intégrée dans la mémoire à long terme, l'information peut s'y maintenir pendant une très longue période et parfois même toute la vie. Toutefois, plusieurs facteurs peuvent rendre ces souvenirs difficiles à récupérer : la durée qui sépare de l'événement mémorisé, depuis quand l'événement a été rappelé pour la dernière fois, son degré d'intégration avec les autres connaissances, son unicité, sa ressemblance avec un événement présent, etc. De nombreuses expériences restent à mener pour mieux cerner l'influence de chacun de ces facteurs.

Des études récentes sur la mémoire animale suggèrent que l'oubli serait dominant sur la non remémoration. Il semble qu'une grande partie du phénomène de l'oubli serait due non au déclin d'une trace mnésique mais plutôt à la confusion issue des différentes données dont l'animal doit se souvenir. Cette confusion, appelée « interférence » peut prendre deux formes.

Chaque information déjà stockée dans la mémoire peut interférer avec une nouvelle information, c'est l'interférence proactive. D'une autre façon, une nouvelle information peut interférer avec ce qui est déjà en mémoire, c'est l'interférence rétroactive. Dans une liste d'items à mémoriser, les items du milieu de la liste seront les moins bien mémorisés car ils sont soumis à la fois aux interférences proactives et rétroactives.

Des études récentes ont montré que l'ancien point de vue selon lequel l'oubli serait un délabrement passif d'une information avec le temps est dorénavant erroné. L'oubli est maintenant plus volontiers considéré comme le rejet actif d'une information qui ne serait plus pertinente dans une situation donnée.

L'oubli « adaptatif » est essentiel pour préserver l'efficacité du système mnésique. Sans l'oubli, la capacité limitée de la mémoire à court terme serait saturée et il serait impossible d'incorporer une nouvelle information.

Le cerveau ne possède donc non pas une mémoire, mais différents systèmes de mémoire. Chacun est dédié à différents types d'apprentissage ou à différentes durées de rétention et on commence à mieux comprendre les systèmes mnésiques sous-jacents nécessaires au bon fonctionnement de chacune de ces mémoires.

Il est évident que le mode de vie de l'animal, sa niche écologique, détermine le type de mémoire dont il aura besoin. Bien que cette idée soit, en règle générale, exacte quand on compare des espèces très différentes, il s'avère difficile de démontrer des différences de mémoire entre des espèces plus proches. Dans les années 1990, des études visant à comparer les capacités de mémorisation d'oiseaux « stockeurs » de nourriture et celles de parents « non stockeurs », ont montré que les oiseaux amassant des provisions de nourriture faisaient plus appel à des informations spatiales que ne l'effectuaient leurs cousins « non stockeurs » qui utilisaient plus les informations visuelles et des modèles. Cependant, des différences dans leurs capacités de mémorisation furent plus difficiles à montrer. Les oiseaux stockeurs sembleraient moins vulnérables à l'interférence proactive que leurs cousins.

La comparaison des aptitudes cognitives de différentes espèces est toujours source d'interrogations et de problèmes. Pouvons-nous être certains que des espèces mêmes très proches voient le monde de la même façon ? Si leurs aptitudes sensorielles et attentionnelles ne sont pas comparables, alors on peut suggérer que leurs mémoires le soient aussi. Dans le cas de la mémoire, une complexité supplémentaire vient de notre manque de connaissance sur ce que chaque espèce se doit de mémoriser. Il est connu que certaines espèces d'oiseaux font des provisions de nourriture et utilisent leur mémoire pour retrouver leurs cachettes ultérieurement. Mais, qu'en est-il des espèces qui ne stockent pas de nourriture ? Est-il raisonnable d'avancer qu'elles n'ont pas autant à mémoriser ? En effet, elles peuvent avoir besoin de se rappeler où et quand elles se sont nourries, où se trouvent les prédateurs, où trouver des partenaires et éviter les rivaux, etc. Les oiseaux que nous classons comme « non stockeurs » peuvent posséder une mémoire substantielle des tâches nécessaires à leur vie et que nous ignorons.

3. LES COURANTS DE PENSEE SUR LES MODELES D'APPRENTISSAGE (16) (23) (29) (44) (47)

a. La pensée behavioriste

En 1913, John B. Watson promeut l'école behavioriste de psychologie, qui devient très influente pendant la première partie du 20^{ème} siècle. Les behavioristes n'admettent pour expliquer le comportement que des stimuli observables, des mouvements musculaires et des sécrétions glandulaires. Pour expliquer le comportement complexe en terme de stimulus-réponse, ils postulent l'existence de relations obscures ou implicites entre le stimulus et la réponse. Watson avait déjà proposé que les stimuli somesthésiques éveillés par les mouvements de l'animal avaient cette fonction. On a alors avancé que les processus, impossibles à observer, liant le stimulus à la réponse comprenaient les mouvements initiaux et les stimuli qu'ils produisaient. C'est ainsi qu'en 1914, Watson postule que les processus de la pensée humaine sont des paroles implicites (c'est-à-dire se parler à soi-même), chaque coup de la langue fournissant le stimulus pour la réponse suivante de la chaîne.

En 1903, Pavlov donna une conférence à Madrid, et une autre à l'Université d'Huxley à Londres en 1906, dont un rapport fut publié dans *Science*. Une révision des travaux de Pavlov par Yerkes et Morgulis est publiée en 1909, puis par Watson en 1916. Il règne alors un puissant mouvement d'opinion en faveur d'une science du comportement purement mécaniste et objective. Les travaux de Pavlov renforcent l'approche environmentaliste extrême promulguée par Watson dans son approche behavioriste de la psychologie qui affirme que le conditionnement des réflexes peut servir de paradigme pour l'apprentissage en général. Les behavioristes comme Watson et plus tard B.F. Skinner, prétendent que tout comportement animal et humain peut s'expliquer en termes de conditionnement. Les travaux de Pavlov attribuent au behaviorisme une certaine respectabilité physiologique, et la psychologie de l'apprentissage animal se développe pour dominer la psychologie aux Etats-Unis jusqu'à la fin des années 1950.

b. La pensée cognitiviste

Le cognitivisme s'oppose au béhaviorisme, qui assigne l'individu à un comportement et à des situations, et dissout toute vie psychique (interne). L'approche cognitive tente, au contraire, de décrire les règles de fonctionnement propres au sujet en termes de structure et d'organisation. Selon cette théorie, la vie psychique est constituée d'un certain nombre d'opérations logiques de contrôle, de régulation, de calcul et de mémoire. L'esprit est constructeur de représentations symboliques qu'il organise, gère et manipule comme peut le faire un ordinateur: consultation de données, exécution d'opérations.

Il existe, selon certains courants des sciences cognitives, un élément intermédiaire entre le langage et le cerveau qui traduirait les éléments rapportés par le langage en représentations compatibles avec la structure du cerveau, analogue des structures booléennes en informatique. Ces "représentations mentales" permettraient donc le passage du sémantique (langage) au biochimique (neurones), ou, en d'autres termes, de l'esprit (*mind*) au cerveau (*brain*). C'est là la position dite "cognitiviste". Ces questions sont toutefois fort discutées: certains soutiennent qu'il n'y a pas de "représentations mentales" intermédiaires mais une série d'automates indépendants qui simulent les comportements neuronaux; c'est là la position dite "connexionniste". Les opinions divergent également quand il s'agit de savoir si l'on peut considérer que l'ordinateur

décrit exactement le mode de fonctionnement du cerveau (et peut, par conséquent, servir de simulateur), ou non.

Le cognitivisme est un rationalisme fondé sur l'assimilation de la pensée à un calcul. Il emprunte ses modèles et ses images à l'informatique, et correspond, historiquement, au développement de celle-ci. Il a rompu l'image que le spiritualisme (héritier du christianisme) avait forgée de l'esprit: un, indivisible, sans matérialité.

Assimilée à un "traitement de l'information", la pensée est en quelque sorte désobjectivée. Elle n'est plus la pensée de quelqu'un (avec une histoire et une personnalité propres) mais la chaîne d'un certain nombre d'opérations identiques chez tous les individus. Si le cognitivisme pose d'une nouvelle façon les questions traditionnelles de la philosophie de la connaissance (et notamment celles des philosophes du 17^{ème} siècle, Descartes, Hobbes, Locke ou Leibniz) à la lumière de l'intelligence artificielle (comme les philosophes du 17^{ème} siècle s'efforçaient de penser le corps humain à partir des automates et de la mécanique), le cognitivisme a à la fois le mérite d'être un courant fédérateur de diverses approches scientifiques, et d'essayer d'intégrer les résultats des neurosciences. Reste à savoir si ce courant est seulement lié à l'évolution de l'intelligence artificielle, ou s'il propose des modèles utilisables de façon durable.

4. ASPECTS EVOLUTIFS DE L'APPRENTISSAGE (29) (44)

Lorsqu'un animal apprend quelque chose, le répertoire de son comportement change définitivement. Bien qu'un animal puisse éteindre ou oublier un comportement qu'il a appris, il ne peut jamais retourner à son état précédent. Ce qui semble être un non apprentissage est le plus souvent l'inhibition apprise d'un apprentissage précédent.

Les processus d'apprentissage sont sujets à la sélection naturelle. Les conséquences de l'apprentissage sont donc adaptatives et améliorent la viabilité biologique de l'animal. L'idée que l'apprentissage est adaptatif est reconnue depuis longtemps par les psychologues comme Thorndike et Seligman ainsi que par les éthologistes (Lorenz). Pourtant, pendant de nombreuses années, il y a eu un souhait systématique de considérer l'apprentissage du point de vue de la théorie évolutionniste comme le soutient Shettleworth en 1984.

Si l'environnement ne changeait jamais, les animaux n'auraient aucun avantage à apprendre quelque chose. La sélection naturelle pourrait établir un set de règles simples conçues pour déclencher le comportement approprié dans une situation donnée, qui serait intégré comme une composante permanente du patrimoine psychologique de l'animal.

Certaines caractéristiques de l'environnement sont immuables et nous voyons d'habitude que les animaux y répondent de manière stéréotypée, innée : la gravité est une caractéristique universelle de l'environnement, et les réflexes contre la gravité ont tendance à être toujours les mêmes et stéréotypés.

D'autres caractéristiques de l'environnement évoluent de façon cyclique, qu'elles soient circadiennes, lunaires ou saisonnières. Dans ce cas non plus, l'animal n'a pas vraiment besoin d'apprendre à s'adapter à ces changements. Les aspects fondamentaux de la psychologie et du patrimoine motivationnel de l'animal changent de façon saisonnière, que ce soit une conséquence de l'acclimatation ou dicté par une horloge biologique. En général, les changements environnementaux prévisibles d'un point de vue évolutionniste peuvent être gérés sur une base de changements préprogrammés dans le patrimoine de l'animal.

D'un point de vue évolutionniste, on peut aussi prévoir les changements qui affectent l'historique d'un animal. Dans certains cas, la maturation peut modifier le comportement d'un animal sans que ce soit le résultat d'un apprentissage, mais l'apprentissage est préprogrammé,

en ce sens qu'il a lieu à un stade particulier de la vie de l'animal, de façon plus ou moins indépendante des conséquences particulières de son comportement. Par exemple, certains oiseaux passent par des périodes précises durant lesquelles ils sont plus sensibles à l'apprentissage du chant. Ils apprennent alors normalement en entendant leur père et les autres membres de l'espèce. Un oiseau peut apprendre un type de chant dans un environnement, tandis que dans un autre, le chant qu'il apprend peut être différent.

Les jeunes animaux peuvent s'imprégner de certaines caractéristiques de l'environnement à certains stades particuliers de leur développement. Cette imprégnation peut influencer la sélection future de l'habitat, la parade et les préférences sociales de chaque individu. Ils peuvent ainsi apprendre certaines caractéristiques auprès de leurs parents, frères et sœurs ou de l'habitat. Pourquoi ces animaux doivent-ils apprendre les spécificités de leur environnement alors que d'autres espèces ne montrent pas une telle empreinte ? C'est une question difficile. Dans le cadre de la sélection de l'habitat, l'imprégnation peut permettre à l'animal de choisir un habitat semblable à celui de ses pairs et donc de renforcer sa viabilité biologique.

En 1979, Pat Bateson suggère que des jeunes oiseaux peuvent avoir besoin de faire la distinction entre leurs parents qui prennent soin d'eux et les autres membres de l'espèce car leurs parents font la différence entre leurs jeunes et les autres et peuvent même attaquer des jeunes qui ne sont pas les leurs. Il suggère ainsi que l'imprégnation permet à l'animal d'apprendre certaines caractéristiques de ses proches de sorte qu'il peut ensuite choisir un partenaire légèrement différent et ainsi arriver à un équilibre optimal entre reproduction consanguine (*inbreeding*) et extérieure à la proche parentèle (*outbreeding*). Quand les problèmes rencontrés par un juvénile diffèrent légèrement d'une génération à la suivante, les individus qui sont prédisposés à apprendre un certain nombre de choses comme la nature de l'habitat, des proches parents ou des sources de nourriture, ont un avantage. Ce type d'apprentissage est une forme de maturation contingente, parce que le cours du développement est contingent à certaines expériences.

Les changements imprévisibles de l'environnement qu'un animal rencontre au cours de sa vie ne peuvent être anticipés par des formes d'apprentissage préprogrammées. L'individu doit se fonder sur ces propres ressources pour s'adapter à ces changements. La capacité de modifier son comportement de façon adéquate face à des changements imprévisibles de l'environnement est prise d'habitude pour une forme d'intelligence mais il ne faut pas oublier que des mécanismes d'apprentissage conventionnels interviennent dans une grande mesure.

Autrefois, l'apprentissage était étudié dans des conditions de laboratoire, artificielles, sans prêter attention aux exigences propres à l'animal. Cependant, des doutes sur l'efficacité du renforcement se sont fait jour d'abord au sein du monde de la psychologie.

Lorsqu'on a découvert que le renforcement ne réussissait pas toujours à modifier le comportement de la façon dont le souhaitait l'expérimentateur, la réaction la plus répandue a été de nier qu'il existât aucune loi générale sur l'apprentissage. On dit plutôt que les facultés d'apprentissage des différentes espèces sont adaptées spécifiquement aux contraintes écologiques typiques du mode de vie normale de l'animal. C'est une idée séduisante pour les éthologues et les biologistes évolutionnistes, mais cela signifie que toute tentative de poser des principes généraux d'apprentissage devrait être abandonnée. Le sujet reste très discuté.

5. PERSPECTIVES BIOLOGIQUES ET PSYCHOLOGIQUES (29)

Les psychologues sont souvent accusés de penser que tous les animaux sont semblables et d'accorder trop de confiance aux expériences avec des rats et des pigeons de laboratoire. De nombreux éthologistes et quelques psychologues (Rozin et Kalat) arguent que les capacités d'apprentissage d'une espèce sont définies par sa niche particulière. Ce point de vue pourrait faire croire qu'il n'y a pas de processus d'apprentissage général commun à de nombreuses espèces et que les capacités d'apprentissage d'une espèce donnée sont un amalgame de processus d'apprentissage spécifiques.

Certains types d'apprentissage, comme l'apprentissage du chant chez les oiseaux et l'imprégnation des juvéniles, sont visiblement différents de l'apprentissage associatif. L'animal peut être préprogrammé par l'évolution pour apprendre certaines choses à un certain âge.

On a considéré d'autres aspects de l'apprentissage, comme apprendre à éviter les nourritures toxiques, comme des apprentissages biologiquement taillés à la mesure du mode de vie de l'animal. Ce point de vue se discute parce qu'on peut prouver presque chaque propriété du conditionnement conventionnel en laboratoire par l'apprentissage de l'aversion pour la nourriture. Savoir quelle nourriture est nocive et laquelle est bonne, quelle route est dangereuse et laquelle est sûre, demande une intégration des relations prédictives entre des éléments de l'environnement. Ces connaissances peuvent s'acquérir par une préprogrammation génétique ou par l'apprentissage.

Certains psychologues ont conclu que tous les types d'apprentissage avaient des bases similaires reposant sur le substratum commun des relations de cause à effet. L'apprentissage permet aux animaux d'associer la cause à l'effet et de prévoir ainsi des événements significatifs. Les relations prédictives se basent sur les maillons d'une chaîne causale dont les propriétés sont universelles. Les événements ne surviennent pas sans cause et n'arrivent pas avant la cause. Nous pensons que ces relations sont normales, et il est raisonnable de supposer que les animaux font la même chose. Les meilleurs annonceurs d'événements sont les causes de ces événements, et les animaux qui peuvent détecter et apprendre à partir de ces événements sont ceux qui sont le mieux équipés pour répondre à un élément important et universel du monde naturel.

Sur la base de ces réflexions, certains psychologues (Dickinson) croient en « l'existence d'un mécanisme de base d'apprentissage associatif, commun à toute une variété d'espèces et conçu pour déceler et conserver les informations sur les relations causales dans l'environnement de l'animal ». Cela ne signifie pas qu'il n'y a pas de moyens d'apprendre propres à une espèce donnée, ni que certains animaux peuvent ne pas disposer de nombreuses capacités d'apprentissage. Cependant cette avancée conceptuelle diffère des approches psychologiques antérieures de l'apprentissage parce qu'elle a une perspective biologique. Il est possible de se demander quels éléments des relations causales sont susceptibles d'être importants pour les animaux. Un résultat intéressant de cette approche est qu'elle conduit à une vision essentiellement cognitive du simple apprentissage associatif.

Ainsi l'apprentissage ne confère pas obligatoirement un avantage au point de vue de l'évolution. Certains apprentissages sont préprogrammés par l'évolution comme faisant partie du développement normal, certains n'arrivent que dans certaines circonstances, et seuls quelques-uns sont novateurs.

L'apprentissage peut être limité par la nature de la relation entre le type de renforçateur et le type de réponse à apprendre.

6. LES DIFFERENTES FORMES D'APPRENTISSAGE

a. Les apprentissages non associatifs (22) (24) (27) (29) (38) (44)

Les apprentissages non associatifs sont les changements comportementaux apportés par des représentations répétées d'un stimulus. Ils sont la conséquence de l'expérience avec une seule catégorie d'évènements et font intervenir les notions d'habituation et de sensibilisation.

i. L'habituation

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

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. L'adaptation sensorielle et la fatigue musculaire ne peuvent être invoqués car un nouveau stimulus (le contact d'une baguette sur le pied de l'animal) provoque immédiatement la réapparition de la réponse, on parle alors de déshabituation.

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. 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. De nombreux travaux sur l'habituation ont été effectués par Kandel sur une limace de mer, l'aplysie.

ii. La sensibilisation

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 déclençait 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.

Ainsi, 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. 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 ainsi 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 est 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 telle que l'empreinte, thème qui sera développé dans la quatrième partie de cet exposé.

b. Les apprentissages associatifs (22) (24) (27) (29) (38) (44) (46)

Pour analyser l'hypothèse selon laquelle les animaux possèdent des mécanismes pour déceler et apprendre des relations causales, il faut préciser la nature de ces relations. Il existe deux types de base de relations causales, et il y a peu de doute que les animaux puissent apprendre des notions dans ces domaines (Dickinson, 1980).

Un événement (la cause) peut faire qu'un autre événement arrive (l'effet) ou pas (le non-effet). Le premier événement n'est pas nécessairement une cause immédiate de l'effet ou du non-effet, mais il doit être un maillon identifiable dans une chaîne de cause à effet. En effet, l'événement remarqué par l'animal peut ne pas faire partie de la chaîne causale mais être seulement un signal que l'événement causal est survenu. Pour l'animal, ce qui est important, c'est la cause apparente.

Les travaux de Pavlov sur le conditionnement furent connus en occident au moment où l'on portait déjà un intérêt considérable aux explications mécanistes du comportement, spécialement dans le domaine des réflexes. Les tentatives de Jacques Loeb (1892-1924) d'expliquer le comportement animal en termes simples de tropismes et de taxis ont eu une influence considérable en Allemagne et aux Etats-Unis. En psychologie, Sir Charles Carrington publiait son *Integrative Action of the Nervous System* en 1906. Il y démontrait comment des réflexes simples peuvent se combiner pour induire un comportement coordonné.

i. Le conditionnement classique

Dans ses premières expériences de conditionnement, Pavlov avait entravé un chien affamé dans un harnais et il lui donnait de petites portions de nourriture à intervalles réguliers.

Lorsqu'il se mit à annoncer l'arrivée de nourriture par un stimulus externe comme le son d'une cloche, le comportement du chien envers le stimulus changea progressivement. L'animal commença à se tourner vers la cloche, en se léchant les babines et en salivant. Pavlov commença à noter systématiquement la salivation en plaçant un petit tube dans le canal salivaire pour récolter la salive et il constata que la quantité de salive augmentait au fur et à mesure que l'animal avait vécu plus d'expériences où le son de la cloche et la présentation de nourriture étaient couplés. On voyait que le chien avait appris à associer la cloche à la nourriture.

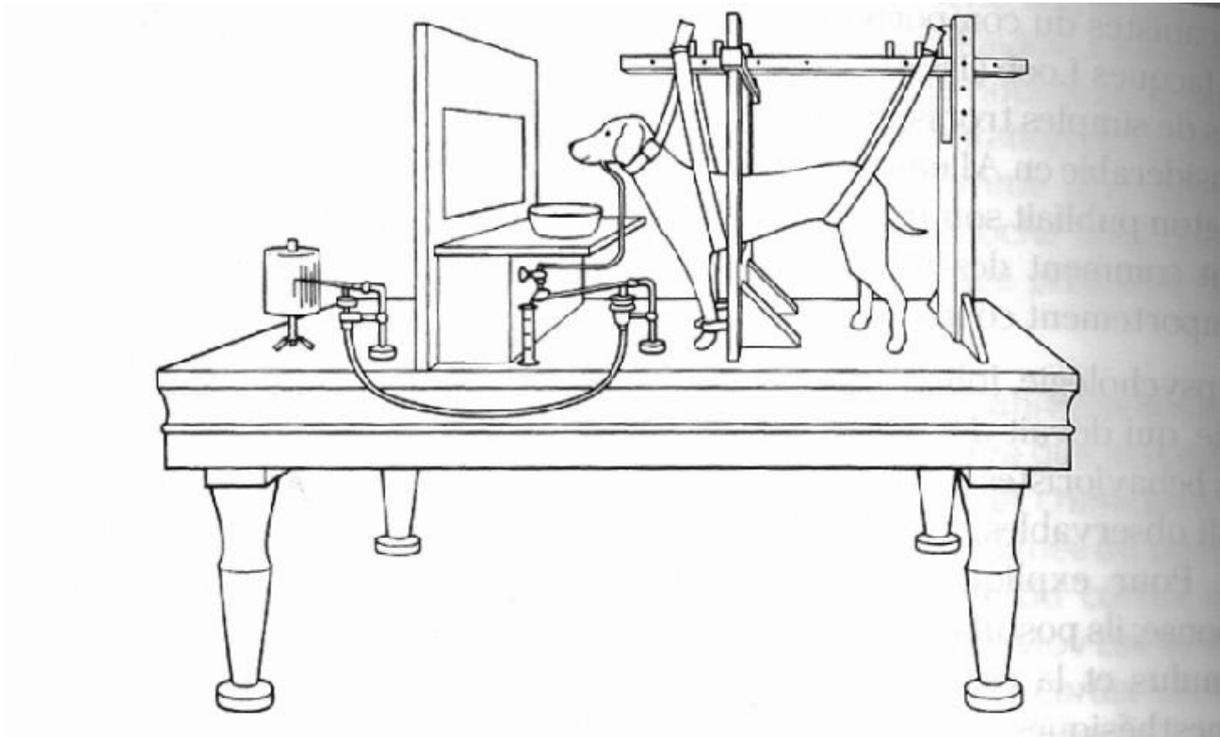


Figure 5. Dispositif d'expérience du conditionnement pavlovien. (29)

Pavlov considérait la cloche comme le stimulus conditionnel (SC) et de la nourriture comme le stimulus inconditionnel (SI). La salivation en réponse à la présentation de nourriture fut appelée la réponse inconditionnelle (RI) tandis que la salivation en réponse à la cloche était appelée la réponse conditionnelle (RC).

Ainsi la nourriture provoque inconditionnellement des réponses de consommation, dont une relevée par l'expérimentateur et désignée comme la réponse inconditionnelle. Le conditionnement est le résultat d'un événement organisé par l'expérimentateur, entre le stimulus inconditionnel (la nourriture) et un stimulus extérieur non lié jusqu'alors à l'alimentation, comme le son d'une cloche. Après un certain nombre de couplages, la cloche seule est suffisante pour déclencher la salivation. On la reconnaît alors comme le stimulus conditionnel parce que, suite à un apprentissage, le chien salive si et quand le stimulus lui est présenté. De même, la salivation en réponse à la cloche est connue comme la réponse conditionnelle, même si c'est la même que la réponse inconditionnelle. Pendant le processus de conditionnement, on dit que la présentation du SI (nourriture) suivant le SC (cloche) renforce le réflexe conditionnel de salivation au SC. Le SI est donc considéré comme un renforçateur.

Les expériences de conditionnement qui emploient des renforçateurs bénéfiques ou positifs sur le plan de la motivation, comme les SI, sont des conditionnements positifs. De la même façon, il existe des conditionnements négatifs employant des renforçateurs négatifs pour la motivation. Par exemple, le lancement d'un stimulus sonore qui précède un souffle d'air dans l'œil d'un lapin finira par provoquer la fermeture de la paupière comme réponse conditionnelle. Au début seul le souffle d'air (SI) provoque le clignement de l'œil (RI), mais après conditionnement, le bruit (SC) déclenche le clignement de l'œil (RC) même sans souffle d'air.

Un renforçateur se caractérise par la signification motivationnelle qu'il a pour l'animal. Ainsi, la nourriture agit comme un renforçateur positif seulement si l'animal a faim, et le souffle d'air agit comme un renforçateur négatif seulement si il est nuisible ou déplaisant pour l'animal.

Dans de nombreux cas, le renforçateur est inné en ce sens que sa signification motivationnelle et la capacité de supporter le conditionnement font partie intégrante du patrimoine normal de l'animal. Pourtant, cela ne doit pas être ainsi, et Pavlov a montré qu'un SC pouvait agir comme un renforçateur. Par exemple si l'on peut faire du son d'une cloche un SC par un processus de conditionnement normal, on peut compter qu'il déclenchera une RC, comme la salivation. Si un second SC, comme une lumière, est alors couplé de façon répétée avec la cloche, en l'absence de toute nourriture, l'animal finira par donner une RC à la lumière seule, même si on n'a jamais associé la nourriture directement avec la lumière. Cette procédure est connue sous le nom de conditionnement de second ordre.

Le conditionnement pavlovien est très répandu dans le règne animal et il transparait dans chaque domaine de la vie des animaux supérieurs, y compris des hommes. Pavlov a prouvé que le conditionnement peut exister chez les singes et les souris, et on a assuré qu'il concernait aussi une grande variété d'invertébrés. Il faut cependant être vigilant à distinguer le vrai conditionnement classique des autres formes d'apprentissage et de quasi apprentissage.

Le conditionnement est un trait universel des animaux supérieurs, il a non seulement une importance pratique mais doit être intégré dans toute démarche qui veut permettre une compréhension cohérente du fonctionnement des animaux.

ii. Les lois du conditionnement pavlovien

- **L'acquisition**

Il existe plusieurs théories relatives à l'acquisition d'un réflexe conditionnel. Pavlov était d'avis que le couplage du SC et du SI conduit à la formation d'une association entre eux. Le SC devient un substitut pour le SI et devient capable de provoquer les réponses normalement suscitées par le SI. C'est ce qu'on appelle la théorie de substitution du stimulus.

Une théorie alternative prétend que les RC sont données parce qu'elles sont suivies de récompenses. En d'autres termes, la RC est renforcée par ses conséquences. C'est la théorie stimulus-réponse.

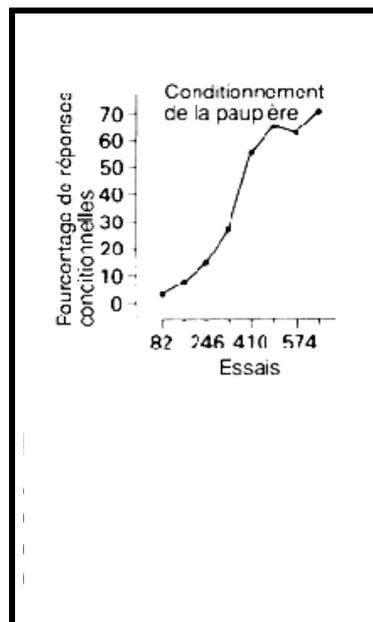


Figure 6. Acquisition de la réponse en clignement de l'œil pendant le conditionnement de la paupière. (29)

Ces deux théories divergent sur deux points empiriques importants. En fonction de la théorie de substitution du stimulus, on s'attendrait à ce que la RC soit très semblable à la RI, alors qu'elle devrait être quelque peu différente selon la théorie stimulus-réponse.

En second lieu, Pavlov prétendait qu'il y avait association entre SC et SI, ce qui constitue en soi un état renforçateur. La théorie stimulus-réponse maintient que l'apprentissage dépend des résultats renforçateurs de la RC. Les preuves semblent étayer les vues de Pavlov : la variété des réponses suscitées par le SC correspond étroitement à la variété des réponses suscitées par le SI.

La théorie de substitution du stimulus a des implications pour d'autres types d'apprentissage et pour la compréhension de la capacité qu'a l'animal de modifier son comportement en général.

- **Extinction**

Nous avons vu que la présentation d'un SI augmente la force de la RC. Aussi, si on retarde ce renforcement, on assiste à une disparition graduelle de la RC.

L'extinction est le processus par lequel les schémas du comportement appris cessent d'être utilisés.

Dans une expérience de conditionnement classique, le chien apprend que la cloche (SC) signale l'apparition de nourriture. La salivation (RC) est donc une réponse appropriée en anticipation de la présence de nourriture. S'il n'y a plus de nourriture, le chien ne devrait plus considérer la cloche comme un signal de nourriture. C'est exactement ce qu'il arrive ; la disparition de la nourriture aboutit à un déclin de la réponse salivaire au SC. Le comportement de l'animal redevient le même qu'avant qu'il ait conditionnement.

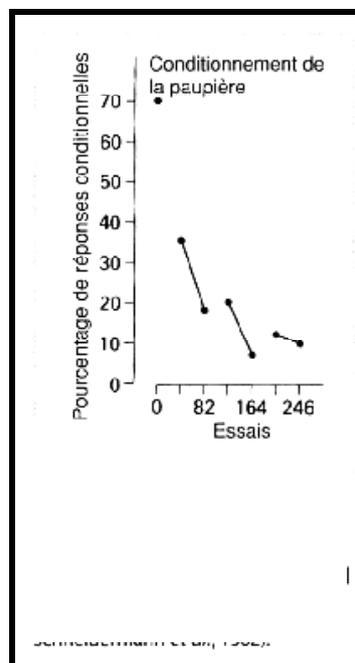


Figure 7. Extinction des réponses conditionnelles en clignement de l'oeil chez les lapins. (29)

Si on réassocie, plus tard, le SC et le renforçateur (SI), la RC réapparaît beaucoup plus vite que lors du premier conditionnement. Ainsi le processus d'extinction n'abolit pas un apprentissage original mais le supprime d'une certaine façon. Une autre preuve de cette conclusion est fournie par le phénomène de recupération spontanée, selon lequel une réponse qui s'est effacée retrouve sa force avec le repos. Pavlov a rapporté une expérience où le nombre de gouttes de salive sécrétées pour le SC avait été réduit de 10 à 3 gouttes lors d'une série de 7 essais d'extinction. La latence (ou délai) de la réponse s'était allongée de 3 à 13 secondes. Après une période de repos de 23 minutes, la salivation au premier essai, avec le SC seul, s'éleva à 6 gouttes avec une latence de 5 secondes. Pavlov argua que le déclin de la RC observé pendant l'extinction devait être dû à l'accumulation d'inhibition interne.

Il a aussi montré que si l'on présentait un stimulus complètement nouveau en même temps que le SC dans un essai conditionné, la RC était perturbée. D'après Pavlov (1927) : « l'apparition de tout nouveau stimulus sollicite le réflexe d'investigation, et l'animal oriente tous ses organes récepteurs concernés vers la source de la perturbation... Le réflexe d'investigation est excité, et le réflexe conditionné est par conséquent perturbé ». Ce phénomène est appelé l'inhibition externe.

Si l'on présentait le stimulus supplémentaire dans le courant de l'extinction, la RC augmente de force pendant cet essai. Ce type d'effet, appelé la suppression de l'inhibition pavlovienne, apporte une preuve supplémentaire de la nature inhibitrice de l'extinction. Contrairement à l'inhibition externe, elle n'est pas due à la compétition entre réflexes, mais on pense qu'elle est provoquée par une augmentation de la stimulation. C'est un phénomène répandu et il survient lors du déclin d'une RC, pour quelque raison que ce soit, y compris l'habituation.

Les preuves suggèrent que, pendant l'extinction, l'animal apprend que le SC n'est plus suivi par un renforçateur. Le SC est alors associé à l'absence de renforcement, et la RC est inhibée en conséquence. L'idée que certains animaux peuvent apprendre que certains stimuli n'annoncent plus certaines conséquences joue une part importante dans la théorie moderne de l'apprentissage. Les scientifiques ont trouvé qu'une des conditions importantes pour le développement de l'inhibition est que le SC soit couplé avec un non renforcement dans un contexte où les stimuli sont déjà associés à des renforçateurs. Dans la vie ordinaire d'un animal, de nombreux stimuli ne sont pas couplés avec des renforçateurs, mais l'animal les ignore et n'apprend rien à leur sujet. Ce n'est que quand l'animal est surpris par l'absence de renforcement qu'il apprend que certains stimuli signalent un non renforcement.

On considère d'ordinaire l'habituation comme une forme d'apprentissage et l'on peut la distinguer expérimentalement du déclin d'une réponse du à l'adaptation sensorielle ou à la fatigue. L'habituation est semblable à l'extinction en ceci que l'animal apprend à inhiber les réponses qui ne sont pas suivies de conséquences qui les renforcent. L'extinction et l'habituation présentent une restauration et une déshinhibition spontanées en cas de stimuli extérieurs. Mais elles diffèrent parce que l'extinction est liée à des réponses apprises au préalable, alors que les réponses qui prouvent typiquement l'habituation sont des réponses innées qui n'ont été établies par aucun processus de conditionnement.

- **La généralisation**

Lorsqu'un animal a appris à donner une réponse particulière à un stimulus particulier, il peut donner cette réponse à d'autres stimuli semblables. Pavlov a noté : « Si on fait de la stimulation tactile d'une zone bien définie de la peau un stimulus conditionnel, la stimulation tactile d'autres zones de peau suscitera aussi quelque réaction conditionnelle dont l'effet diminuera avec la distance qui sépare ces zones de celle pour laquelle on a au début établi un réflexe conditionnel ». Ce type de phénomène s'appelle la généralisation du stimulus.

La généralisation du stimulus a des implications importantes dans de nombreux aspects de l'apprentissage. Par exemple, pendant l'extinction d'une RC, l'omission du renforcement change l'environnement stimulant dans lequel on a établi le conditionnement. Il y a des preuves que la réduction de la réaction observée pendant l'extinction est due, en partie, à un décrétement de la généralisation. De même, une réponse habituée à un stimulus va présenter une généralisation à un autre stimulus semblable. Dans une certaine mesure, l'animal traite le nouveau stimulus comme s'il lui avait déjà été présenté. Le degré d'habituation à un nouveau stimulus dépend de la similitude qu'il a avec celui auquel l'animal a été habitué précédemment. Si le stimulus est nouveau et non familier, il y aura déshabitude. Donc, la généralisation tend à contrer les effets des nouveaux stimuli sur les réponses habituées.

iii. L'apprentissage instrumental

- **La loi de l'effet**

Les principes du conditionnement instrumental furent découverts et développés aux Etats-Unis. Il semble, cependant, que ce sont les écrits de Conway Lloyd Morgan (1852-1936) de l'Université de Bristol, au Royaume-Uni, qui ont donné l'élan initial.

Morgan considère d'un œil critique de nombreuses recherches de ses contemporains en psychologie animale en raison de la piètre méthodologie et des raisonnements bâclés. En 1894, dans son *Introduction à la Psychologie Comparative* il énonce qu'une action ne peut en aucun cas être interprétée comme le résultat de l'exercice d'une faculté psychique supérieure s'il y a moyen de l'interpréter comme la conséquence d'une faculté qui se situe plus bas sur l'échelle psychologique. À cela il ajoute en 1900 que cette règle n'exclut pas l'interprétation d'un acte donné comme étant le résultat de processus mentaux plus élevés s'il existe déjà des preuves évidentes et indépendantes de leur manifestation chez l'agent.

Morgan a eu une influence considérable sur le développement du behaviorisme, spécialement sur John Watson et Edward Thorndike. En 1896, il présente les conférences de Lowell à l'Université de Harvard, où il donne l'impulsion à la recherche que Thorndike a menée en pionnier sur l'intelligence animale. Morgan relate comment son chien a appris à ouvrir le loquet de la porte du jardin en passant la tête à travers les barreaux. Thorndike conçoit des moyens de répéter cette observation dans des conditions contrôlées, en laboratoire.

Thorndike réalise une série d'expériences dans lesquelles on demande à des chats de presser un loquet ou de tirer une ficelle pour ouvrir une porte et s'échapper d'une boîte pour obtenir de la nourriture à l'extérieur. Ces boîtes sont construites avec des planchettes verticales de sorte que les chats peuvent apercevoir la nourriture. Un chat affamé, la première fois qu'il est placé dans la boîte, pratique toutes sortes d'activités, y compris essayer d'atteindre la nourriture à travers les lattes et griffer des objets à l'intérieur de la boîte. Il arrive un moment où le chat heurte par hasard le mécanisme d'ouverture et il s'échappe. Lors d'essais suivants, l'activité du chat se concentre peu à peu dans la région du mécanisme libérateur alors qu'il arrête progressivement les autres activités. Finalement, le chat est capable d'avoir le comportement adéquat dès qu'il est placé dans la boîte.

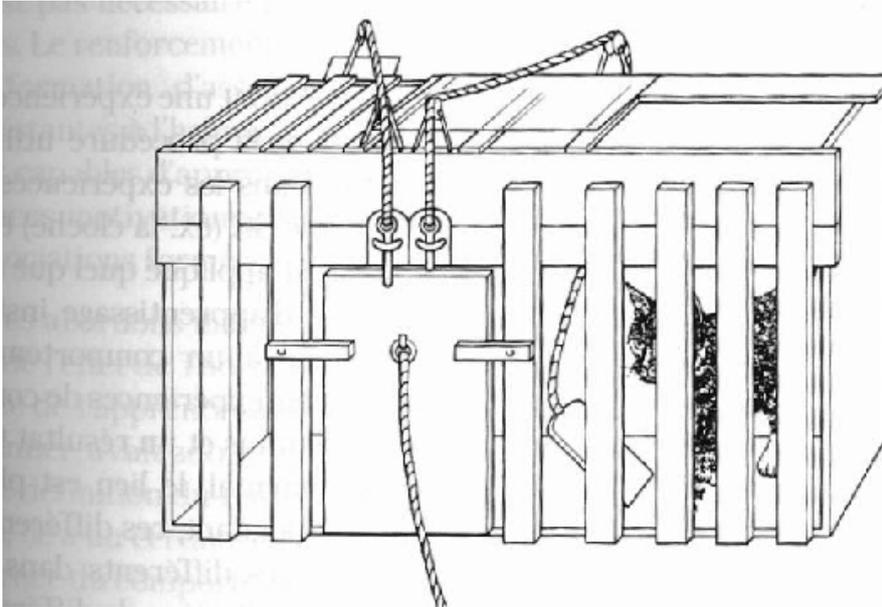


Figure 8. Un chat dans une des boîtes à problèmes de Thorndike. (29)

Thorndike, en 1898, désigne ce type d'apprentissage comme « essai, erreur et réussite accidentelle ». C'est ce qu'on appelle aujourd'hui l'apprentissage instrumental, la réponse correcte étant « instrumentale » pour donner accès à la récompense.

Pour expliquer le changement de comportement de l'animal observé au cours des expériences d'apprentissage, Thorndike a proposé sa loi de l'effet. Selon cette loi, une réponse suivie par une récompense ou par une sensation satisfaisante augmenterait la probabilité de son occurrence, tandis qu'une réponse suivie d'une conséquence négative ou désagréable diminuerait cette probabilité. Le succès de l'apprentissage instrumental est attribué au fait que le comportement appris peut être modifié directement par ses conséquences. En 1911, Thorndike pense qu'un renforçateur augmente la probabilité de la réponse à laquelle il était lié parce qu'il renforce la connexion apprise entre la réponse et la situation stimulante ambiante. Ceci devient connu sous le nom de « théorie d'apprentissage stimulus-réponse » et des versions de cette théorie ont dominé pendant des années.

Tout en reconnaissant la validité de la loi de l'effet comme formulation empirique, la plupart des psychologues actuels doutent que le comportement soit modifié par ses conséquences de la façon directe imaginée par Thorndike.

- **Le conditionnement opérant**

En 1937, Skinner définit le comportement opérant comme une action spontanée qui n'a aucun stimulus visible. Il se distingue du comportement répondant qui répond à un stimulus identifiable. Skinner travaille sur l'idée que le comportement animal peut être manipulé entièrement par des programmes de renforcement appropriés. Cette idée représente le point de vue extrême des behavioristes. Skinner invente la procédure libre dans laquelle l'animal est libre de vaquer à diverses activités, tandis que l'expérimentateur tente d'en manipuler les conséquences. Le conditionnement opérant consiste essentiellement à entraîner un animal à accomplir une tâche pour obtenir une récompense. On peut demander à un rat de presser sur une tige, ou à un pigeon de béqueter un disque éclairé, appelé une clé. La méthode d'entraînement typique s'appelle le *shaping*.

Selon Skinner, tout le comportement des individus s'explique par les régularités dans les renforcements auxquels les individus ont été soumis de la part de leur environnement au cours de leur existence. Il considère que le comportement est l'instrument qui permet l'obtention d'une récompense.

Pour Pavlov, le comportement produit dans le conditionnement classique correspond à une réponse qui existe déjà dans le répertoire de comportement du sujet : l'apprentissage ne porte pas sur quelque chose de nouveau mais sur les conditionnements d'apparition d'un comportement existant. On a affaire à un autre conditionnement c'est-à-dire qu'un comportement au départ conduit par hasard va devenir au bout d'un certain temps systématique.

Une gamme vaste de comportements peut être expliquée comme le résultat de conditionnements par des expériences plaisantes ou déplaisantes. Parfois, le comportement conditionné paraît plus intelligent qu'il ne l'est : l'animal semble comprendre ce qu'il fait alors, qu'en fait, il a seulement appris, sans savoir pourquoi, qu'en réalisant une certaine action, une certaine chose (positive) en résultait. Ce n'est pas seulement un moyen très efficace pour entraîner les animaux mais également une manière dont de nombreuses choses sont apprises dans le monde réel.

Bien que le concept de conditionnement opérant soit valable, de nombreuses exceptions et variations, considérées auparavant comme impossibles, l'ont profondément modifié.

c. Les propriétés des conditionnements (24) (29)

Tant pour le conditionnement pavlovien qu'instrumental, la contiguïté (proximité spatiale et temporelle entre stimulus et réponse) et la contingence (dépendance fiable d'un événement à un autre) sont importantes, mais elles ne sont pas seules en cause.

Elles sont deux éléments essentiels pour comprendre la relation entre la cause et l'effet ou entre le signal et la chose signifiée. Les animaux diffèrent certainement dans les relations cause-effet qu'ils sont capables d'apprendre mais, s'ils sont capables d'apprendre quelque chose, il est vraisemblable qu'ils le font tous de manière similaire. L'aptitude à détecter la relation entre la cause et l'effet est un outil très utile que certaines espèces peuvent exploiter pour atteindre des niveaux étonnement élevés de complexité comportementale. La variété de situations dans lesquelles l'aptitude à répondre à des relations cause-effet est utile correspond à la variété d'espèces qui se sont montrés capables d'apprendre de ces relations.

On peut distinguer cinq propriétés relatives aux conditionnements :

- la 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 entraîneront une salivation.
- la 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.
- la 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).
- l'extinction (inhibition de la réponse) et l'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 qui diffère de l'oubli simple, il nécessite une inhibition de la réponse. Si le stimulus redevient efficace, il n'y a pas besoin de réapprentissage complet, celui-ci est très rapide.

d. Les apprentissages aversifs (24) (29)

Certains apprentissages ne répondent pas au schéma habituel du paradigme du 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. Une fois guéri, l'animal refusera de boire de nouveau cette boisson, même après un seul essai (apprentissage à essai unique). Ce phénomène fut longtemps contesté, mais il 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 ou 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).

7. LES APPRENTISSAGES COGNITIFS (13) (24) (28) (29) (35) (37) **(42) (44) (45)**

La plupart des psychologues reconnaissent aujourd'hui qu'il existe toute une gamme de capacités d'apprentissage allant de l'apprentissage simple des animaux primitifs aux capacités cognitives des hommes. La difficulté consiste à évaluer dans quelle mesure ces capacités sont présentes chez une espèce animale donnée.

Le problème du behaviorisme est sa propension à apporter aux apprentissages une explication totalement externe à l'individu. Tolman, en 1946, montre qu'il existe en fait des mécanismes internes dans les apprentissages. Apprendre doit forger une représentation structurée de l'ensemble des signaux qui caractérisent une situation. À la suite de Tolman, d'autres théories vont chercher à prouver que si l'apprentissage relève d'une activité de l'individu, il est surtout initié et soutenu par une activité mentale. Si l'animal attribue une signification à la situation alors l'apprentissage est possible.

Les apprentissages cognitifs sont les 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.

Jacob von Uesküll, philosophe allemand, publia *Mondes animaux et monde humain* dans les années 1950. Pour lui, chaque espèce vit dans un monde propre ou *Umwelt*, au sein duquel nous ne pouvons pénétrer. L'apprentissage latent est un bon exemple du fait que l'animal possède son propre monde.

a. L'apprentissage latent

Des animaux familiarisés sans récompense à un dispositif expérimental comme un labyrinthe apprennent plus vite que des témoins. Le temps passé à explorer le labyrinthe n'est pas perdu. L'animal a stocké des informations pendant la familiarisation, qu'il réutilise ensuite. Il va choisir rapidement la voie la plus courte. Selon Tolman, l'animal est actif dans la sélection des informations de son milieu, il n'est pas simplement une machine à associer des événements à des situations. Il va mémoriser l'ensemble du parcours d'un labyrinthe.

De nombreuses espèces animales se déplacent à partir d'un point fixe (gîte, nid) et y reviennent. On parle d'espèces « *central place foragers* ». Les animaux doivent mémoriser les positions relatives des différents lieux et mettre en place des trajets. C'est ainsi qu'est née la notion de « carte cognitive » ou représentation spatiale : l'animal acquiert une représentation des trajets, de la position relative des différents lieux de l'environnement, ce qui lui permet d'optimiser son parcours et de choisir de nouveaux trajets.

Ces cartes mentales cognitives existent-elles chez les animaux en dehors des singes ? Elles sont très discutées chez les abeilles et encore imparfaitement identifiées.

- **Représentation spatiale chez les oiseaux**

Certains oiseaux stockent des graines qu'ils doivent savoir retrouver plus tard. Les mésanges possèdent une bonne mémoire visuelle spatiale (en trois dimensions), elles retrouvent 25% des graines en trois jours. Le casse-noix de Clark, corvidé américain, stocke même des graines pour l'hiver qu'il retrouve sous la neige des mois plus tard.

- **Représentation spatiale chez les mammifères**

Une célèbre expérience de E.W. Menzel en 1973 sur le chimpanzé montre l'existence de cette représentation mentale : si on cache de la nourriture dans un enclos en empruntant un trajet compliqué en présence d'un animal observateur, celui-ci va découvrir toutes les cachettes en adoptant une stratégie de moindre distance. La nourriture est cachée en 18 lieux différents avec un parcours volontairement compliqué au sein d'un enclos de 4000m². Un chimpanzé est juché sur les épaules d'un second expérimentateur qui suit le premier, c'est donc un animal informé ou leader. Ensuite toute la troupe (composée de 8 individus) est lâchée dans l'enclos. Les leaders retrouvent presque tous les aliments cachés en effectuant un trajet plus court, les autres cherchent au hasard. Cela signifie que l'animal est capable de réorganiser le trajet qu'il a effectué.

Le labyrinthe de Hebb-Williams s'inspire de ces notions : en modifiant les trajets possibles dans le labyrinthe il est possible de mesurer les capacités « d'intelligence » des rats.

Pour juger des aptitudes de représentation spatiale on utilise souvent le labyrinthe radial. La piscine de Morris est un autre dispositif couramment utilisé dans les laboratoires : l'animal doit nager dans une piscine circulaire et trouver une plateforme immergée qui lui permet de s'échapper, ne disposant pour cela que des repères de l'environnement pour l'aider.

Dans le test du détour, l'animal doit faire un détour pour atteindre la nourriture, en perdant de vue le but. Les chiens et les primates y arrivent sans problème, les poules uniquement par essais erreurs en faisant des zigzags le long de la paroi.

b. L'insight

L'idée que l'apprentissage animal implique des processus cognitifs a une longue histoire. Elle est clairement exprimée dans le gestaltisme qui argue que les animaux finissent par trouver la solution à des problèmes grâce à une tendance innée à percevoir la situation dans son ensemble.

Wolfgang Kohler dirige une série classique d'expériences entre 1913 et 1917 qui exigent des chimpanzés d'utiliser des outils pour obtenir une récompense en nourriture (Figure 9).



Figure 9. Chimpanzé dans une expérimentation de Köhler. (29)

Kohler prétend que ses problèmes ne sont pas les mêmes que ceux de Thorndike car les animaux étudiés par ce dernier, ne pouvaient pas développer la compréhension de mécanisme du loquet qui ouvrait la cage car ce loquet était à l'extérieur de celle-ci et invisible de l'intérieur. Les animaux n'avaient d'autres possibilités que de résoudre le problème par essais et erreurs. Dans les expériences de Kohler, tous les éléments nécessaires à la solution sont visibles.

On donne à un chimpanzé de Kohler deux tiges de bambou dont aucune n'est assez longue pour atteindre le fruit placé hors de la cage. Cependant, les deux tiges peuvent s'emboîter pour faire une tige plus longue. Après de nombreuses tentatives manquées pour atteindre le fruit avec une des deux tige trop courtes, le singe abandonne, commence à jouer avec les tiges et, par hasard, les réunit en mettant le bout étroit de l'une dans le bout creux de l'autre. Alors, le chimpanzé saute et se rue sur les barreaux de la cage pour attirer le fruit avec la longue tige. Kohler interprète ceci comme un exemple de comportement dû à l'*insight* (la découverte soudaine de la solution d'un problème) (Figure 10). Lors d'une autre expérience, on suspend un fruit très haut dans la cage du singe. Il peut l'atteindre en empilant des caisses les unes sur les autres. Certains chimpanzés apprennent à résoudre ce problème.

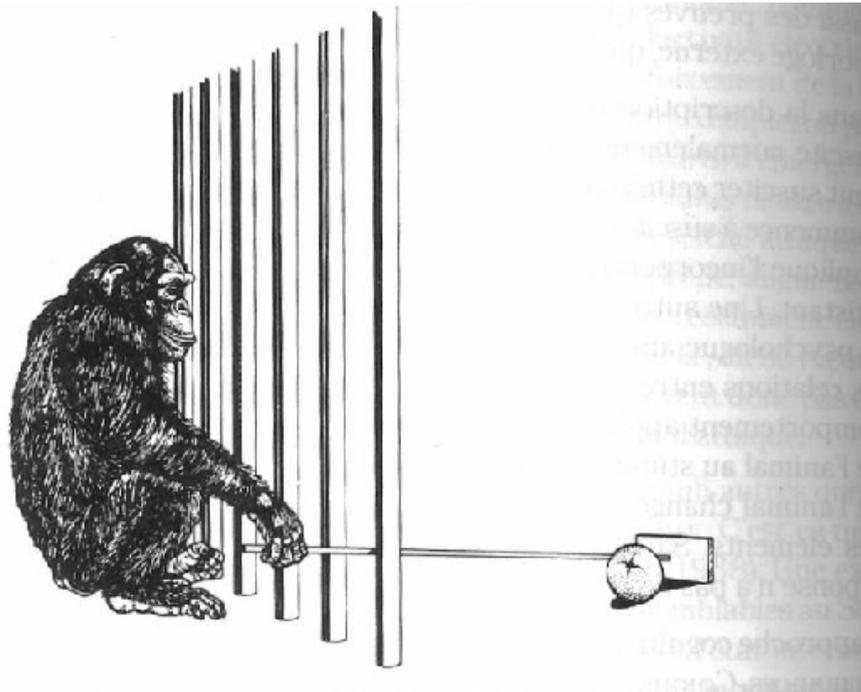


Figure 10. Chimpanzé faisant preuve d'*insight* pour attraper la nourriture convoitée. (13)

En expliquant le résultat de ces expériences, Kohler affirme que les animaux ont fait preuve d'*insight*, un terme utilisé pour décrire la compréhension des relations entre les stimuli et les éléments. L'apprentissage par *insight* diffère de celui par essai et erreur car il implique une illumination soudaine qui apporte une réponse nouvelle.

Mais l'interprétation par le gestaltisme de la résolution des problèmes par les animaux a été critiquée pour de nombreuses raisons. Les expériences sont conçues pour déterminer si les animaux se comportent par *insight* dans des conditions qui sont supposées nécessiter ce comportement. Il n'y a pas de preuve indépendante que la tâche demande de l'*insight* mais si l'animal réussit, on dit qu'il fait preuve d'*insight*. Cette façon de raisonner n'est pas toujours acceptable. Une autre difficulté vient du fait qu'il est très ardu de savoir si la réponse déduite est vraiment originale. Les chimpanzés se lancent dans une quantité de comportements divers, de jeux et de tentatives avortées pour obtenir la récompense. Est-il possible qu'ils arrivent à résoudre le problème par un processus cumulatif d'essais et erreurs ?

Cette question est étudiée par Paul Schiller en 1952 qui cherche systématiquement les composantes innées du comportement de résolution des problèmes chez les chimpanzés. Il donne à 48 nouveaux chimpanzés des paires de tiges pouvant s'emboîter, sans qu'ils aient de problème à résoudre. En une heure, 32 fixent les tiges ensemble, et 19 des 20 adultes le font en moins de cinq minutes. À cause de ces recherches, entre autres, on émet un doute sur

l'interprétation faite par gestaltisme de la résolution des problèmes. Il semble que l'expérience passée de l'animal soit très importante. La familiarité avec des tiges et des boîtes fait une énorme différence dans la façon dont les problèmes sont abordés. Les chimpanzés qui peuvent jouer avec ces objets apprennent leurs propriétés. L'habileté nécessaire pour manipuler les objets utilement pour résoudre les problèmes est, pour une grande part, affaire de maturité. Une fois que l'animal découvre qu'il peut faire telle ou telle manipulation, il a tendance à la répéter. Certaines manipulations sont simplement trop difficiles pour le jeune chimpanzé, mais dès que le comportement s'est intégré dans le répertoire de l'animal, il peut s'employer dans toute une variété de contextes. Ainsi, en observant l'animal utiliser des outils, il est nécessaire de s'assurer qu'il démontre une exploitation flexible de l'outil, indiquant une habileté à raisonner et non un comportement simplement instinctif ou habituel.

La principale différence entre l'apprentissage par *insight* et les autres formes d'apprentissage semble reposer sur la capacité des animaux plus intelligents d'exploiter l'expérience acquise dans d'autres contextes. Cela ne signifie pas pourtant qu'il faut exclure l'*insight* des divers aspects de l'apprentissage. Il est difficile d'étudier les facultés des animaux à résoudre un problème car le chercheur humain n'est peut-être pas à même de comprendre comment l'animal perçoit la situation. Il n'est évidemment pas correct de poser un problème qui dépasse l'habileté de l'animal ou qui va à l'encontre de son penchant naturel. D'autre part, chaque espèce est bien dotée par la nature pour réaliser des prouesses apparemment intelligentes, et nous ne devons pas nous tromper en pensant que ce sont des preuves d'*insight* ou d'intelligence. Ces mots ne sont en réalité que des étiquettes pour des phénomènes qui nécessitent encore une explication.

c. L'imitation

Griffin donne une définition de l'imitation : « imiter c'est reproduire un acte nouveau ou improbable pour lequel il n'existe aucune tendance instinctive ».

La transmission sociale est basée sur différents types d'apprentissage. En 1963, Thorpe classe les niveaux d'imitation dans le cadre social en trois catégories.

- La facilitation sociale.
- Le rehaussement local (*stimulus enhancement*). Un modèle social a le pouvoir de diriger l'attention de l'observateur sur quelque trait saillant de l'environnement et donc d'accélérer le processus d'apprentissage.
- L'imitation vraie. Une réponse nouvelle est soudainement acquise par l'observateur comme dans l'apprentissage par *insight* (c'est-à-dire par compréhension soudaine, lorsqu'un animal résout une situation nouvelle ou un problème nouveau sans qu'il y soit prédisposé génétiquement).

L'imitation semble être très simple à étudier. On regarde deux animaux et l'on observe si l'un copie ce que fait l'autre. Malheureusement, la vie réelle n'est pas si simple. Lors d'une observation, sans un contrôle expérimental attentionné, cela peut être difficile d'être certain que c'est l'imitation qui rentre en jeu. Dans l'exemple bien connu des macaques japonais nettoyeurs de pommes de terre, les chercheurs étaient convaincus d'avoir observé de l'imitation entre ces animaux. Par la suite, des scientifiques étudièrent ces études de manière plus critique. Les résultats obtenus furent plus compatibles avec l'idée que chaque animal apprenait de manière indépendante. Même si l'on est convaincu dans un cas particulier que l'imitation est impliquée, il existe différents moyens par lesquels les animaux peuvent s'imiter les uns les autres et tous ne sont pas également significatifs pour analyser combien l'animal comprend la motivation de l'autre.

Dans certains cas d'imitation, où l'on peut parler d'« imitation vraie » ou apprentissage vicariant, un animal imite le comportement d'un autre car il voit le résultat du comportement de l'autre comme ce qu'il aimerait pour lui. L'animal observateur désire l'objet pour lui-même et ainsi copie l'action de l'autre. Cela montre que l'observateur comprend la motivation de l'autre. L'habileté à comprendre les motivations de l'autre indique la possession d'une théorie de la pensée (« *theory of mind* »).

Exemples :

- La pieuvre 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 à l'intérieur rapidement en présence d'un démonstrateur.
- L'expérience des chimpanzés de Köhler a été réitérée 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, faire un coussin de feuilles ou un éventail à mouches. Il s'agit d'une véritable culture avec utilisation d'outils.

De nombreuses autres formes de comportement peuvent être facilement confondues avec l'imitation vraie.

Le rehaussement local (« *stimulus enhancement* ») est l'une d'entre elles. L'animal est attiré par un objet avec lequel un autre interagit. En 1935, Konrad Lorenz est le premier à reconnaître le « *stimulus enhancement* ». Dans une étude sur les canards, il constate qu'un individu est plus à même de s'échapper de sa volière par un trou dans le grillage s'il se trouve près d'un autre canard en train de sauter à travers le trou. Le fait de voir un congénère passer par le trou, attire l'observateur vers ce trou (Figure 11).

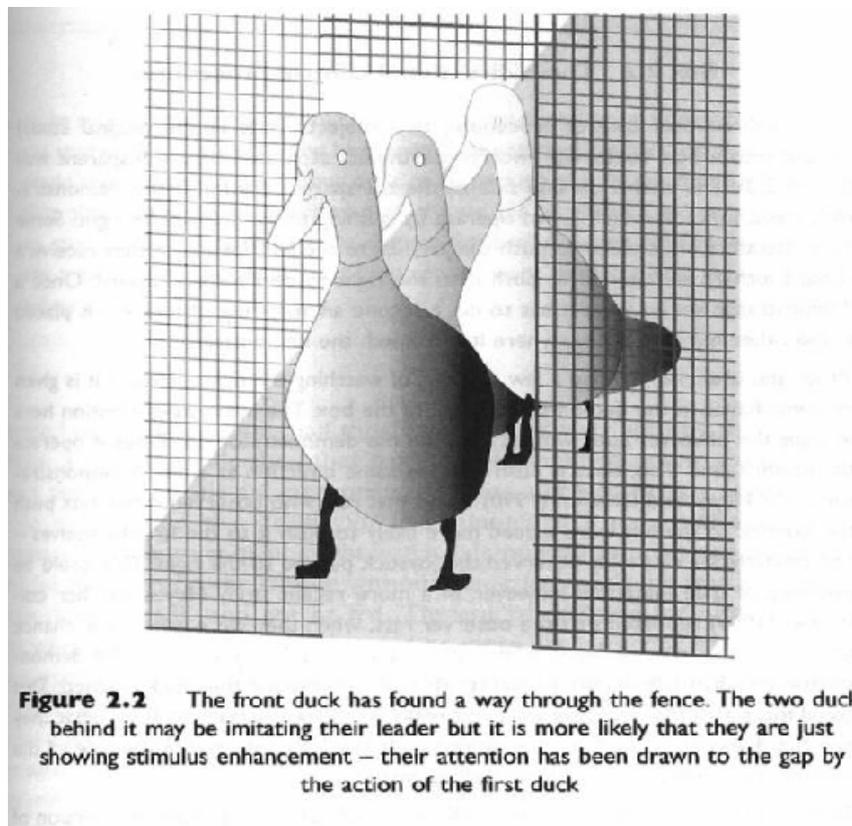


Figure 11. Stimulus enhancement. (29)

Un autre type de comportement peut être confondu avec l'imitation : la facilitation sociale. Les hommes, animaux sociaux, semblent avoir une tendance spontanée à s'imiter les uns les autres sans qu'il y ait besoin d'une raison profonde et certainement sans comprendre la motivation de l'un à réaliser cette action avant de décider de l'imiter ou non.

De nombreux exemples d'imitations, comme les oiseaux se nourrissant en groupe, viennent probablement du simple et automatique processus de facilitation sociale. Le résultat est obtenu en utilisant un modèle de réponse qui se trouve déjà dans le répertoire du sujet observateur.

L'apprentissage par imitation permet de mettre en évidence la théorie de pensée chez les animaux (non humains). La procédure de contrôle bidirectionnel, mise en place par Akers et Zentall sur des cailles japonaises, a permis de savoir quelle forme d'apprentissage social est impliquée dans une expérience d'apprentissage imitatif. Les cailles ont besoin de voir un congénère être récompensé avant de l'imiter dans la réalisation d'une activité, preuve d'une imitation vraie. Il serait intéressant d'effectuer ces « tests d'imitation vraie » sur plus d'espèces animales.

d. Caractéristiques des apprentissages cognitifs.

Selon Vauclair, un apprentissage cognitif doit comporter trois critères : flexibilité des comportements, capacité à mettre en œuvre de nouveaux moyens (la réponse élaborée n'est pas la simple mise en œuvre de comportements préprogrammés) et capacité à généraliser ces moyens nouveaux à des contextes différents (ou partiellement).

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.

Ainsi, les études menées par un ensemble de psychologues, éthologues, sociobiologistes et autres chercheurs permettent d'appréhender les notions d'apprentissage et de mémoire chez l'animal. Une compréhension intégrée de ces notions nous amène à nous intéresser à une approche plus physiologique de ces processus, avec l'étude des structures nerveuses impliquées ainsi que les phénomènes cellulaires et moléculaires qui s'y déroulent.

Seconde Partie

STRUCTURES DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL IMPLIQUÉES DANS L'APPRENTISSAGE ET LA MÉMOIRE

1. HISTORIQUE (4) (24) (17)

À la Renaissance, le fonctionnement cérébral est conçu selon un modèle hydraulique ou « pneumatique ». Le support matériel des processus psychiques est considéré comme étant constitué par le liquide des cavités cérébrales qui circule le long des nerfs.

Avec Descartes et ses animaux machines du 17^{ème} siècle, la vision mécaniste du fonctionnement cérébral commence à voir le jour, elle prend essor avec la phrénologie de Gall : Etude du caractère et des facultés dominantes d'après la forme du crâne (en grec *phrénos* : intelligence).

Pour Gall, le cortex est fondamental et y est assigné à chacune des facultés humaines une localisation particulière et un contrôle indépendant. Gall établit une carte topographique du crâne en supposant que celui-ci est le reflet de la surface cérébrale. Il élabore la phrénologie qui permet par un simple examen des reliefs de la boîte crânienne l'analyse des 35 fonctions intellectuelles comme l'intelligence, l'agressivité, l'espoir, la confiance...Il est surprenant de constater que le caractère hautement spéculatif des idées de Gall n'a pas empêché leur succès et leur utilisation jusqu'au milieu du 19^{ème} siècle.

Dans le même temps, certains médecins comme Flourens développent des théories opposées, considérant que les propriétés du cerveau sont basées sur sa globalité, sans localisations anatomiques précises. Ce second point de vue postulait que les grandes fonctions cognitives et les traits de la personnalité pouvaient se localiser dans le cortex cérébral, mais que ce cortex fonctionnait comme un tout, avec une partie pouvant substituer les fonctions d'une autre. Il fut également avancé que les effets sur les fonctions cognitives, dues à des lésions corticales, étaient dus à l'étendue du tissu lésé et non à sa localisation.

Broca, en 1861, apporte la confirmation partielle des hypothèses de Gall, avec l'étude anatomique post-mortem de certains patients, en particulier Monsieur « Tan-Tan ». Ce dernier comprenait le sens des mots mais ne pouvait répéter qu'une seule syllabe « Tan » agrémentée de « Sacré nom de Dieu ». Lors de la dissection du cerveau de ce patient, Broca découvrit une partie lésée entre le sourcil et la tempe gauche (lobe frontal) correspondant donc à la prononciation des mots. Le centre du langage (aire de Broca) est situé dans l'hémisphère gauche et sa lésion provoque une aphasie motrice (le patient parle de façon incompréhensible mais comprend ce qu'on lui dit).

Les théories localisationnistes vont être largement confirmées par la suite avec la découverte d'un autre centre du langage, celui de la compréhension. Carl Wernicke, peu de temps après Broca, identifia une zone temporo-pariétale impliquée dans le langage grâce à un patient incapable de comprendre le sens des mots et énonçant des phrases sans significations. On décrit depuis l'aphasie de Wernicke (langage volubile avec des mots mais sans phrases compréhensibles).

La grande divergence entre la pensée moderne et la phrénologie réside dans le fait que la localisation ne s'applique pas à des fonctions mais à des systèmes et ce sont les interconnexions et interactions entre les systèmes qui permettent des fonctions cognitives spécifiques.

Dans ce contexte, les systèmes corticaux peuvent être classés sur la base des fonctions auxquelles ils participent. Au niveau du cortex, on connaît les aires des systèmes sensoriels, des aires d'association et les aires motrices. Au niveau sous-cortical, les zones de relais afférentes sensorielles et motrices.

En réalité les processus complexes ne sont pas seulement localisés mais répartis en systèmes qui interagissent. Le système visuel de l'homme comprend 12 étages successifs et 187 connexions entre toutes ces aires visuelles.

2. L'EVOLUTION DU SYSTEME NERVEUX CENTRAL (18) (24) **(25) (29) (44)**

a. La centralisation

L'évolution du système nerveux se caractérise par une centralisation plus ou moins poussée. 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 des mouvements simples comme la locomotion ou la capture d'une proie. Chez les animaux supérieurs les réseaux servent à la régulation des organes végétatifs.

La concentration des réseaux aboutit à un véritable système nerveux.

On trouve plusieurs niveaux de développement :

- les annélides : système segmentaire avec des ganglions et un cerveau plus ou moins développé
- les mollusques : organisation variable, l'aplysie possède 4 ganglions autour de l'œsophage qui sont de gros neurones identifiables.

- les arthropodes et les céphalopodes : ganglions cérébroïdes avec d'importants lobes optiques. Chez les insectes, on trouve des ganglions abdominaux et thoraciques, un ganglion sous-œsophagien et le cerveau. Chez les insectes sociaux, une partie du

cerveau appelée corps pédiculés est plus grosse et joue un rôle important dans la vie sociale.

- les vertébrés : véritable cerveau et moelle épinière.

Les principes de l'évolution sont les suivants :

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

b. L'augmentation de la taille du cerveau chez les vertébrés

Chez les vertébrés, on observe une augmentation progressive de la taille du cerveau. Il apparaît une corrélation entre la taille du cerveau et le poids du corps (Figure 12).

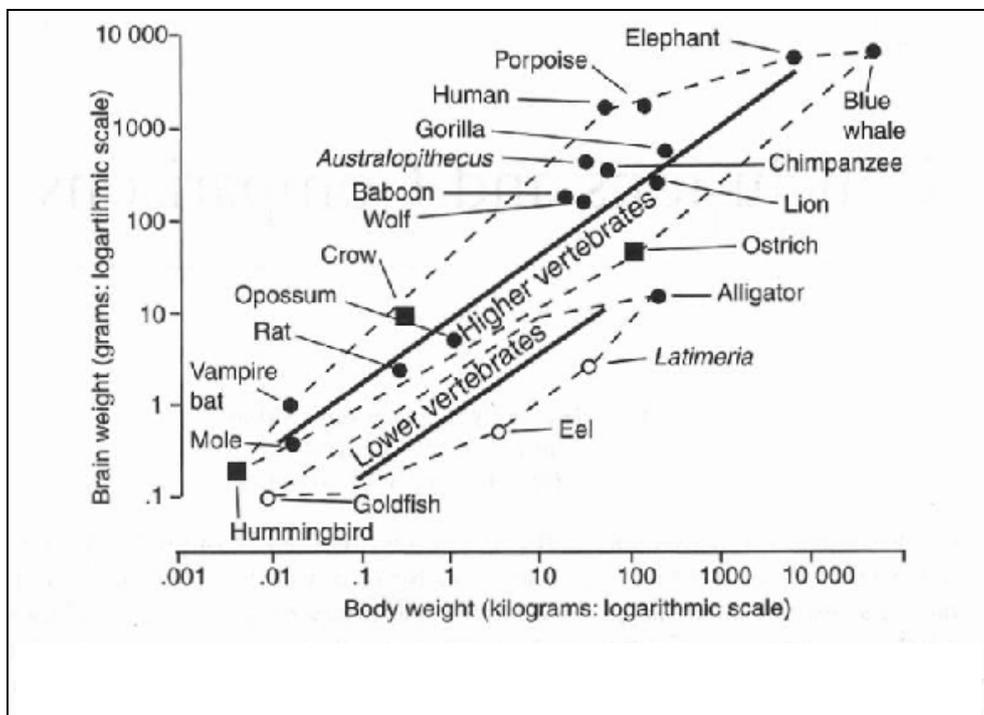


Figure 12. Relation entre le poids du cerveau et le poids du corps chez différentes espèces de vertébrés. (44)

Les animaux les plus lourds ont typiquement les cerveaux les plus lourds. Il est également visible que la relation entre le poids du cerveau et le poids du corps n'est pas la même chez tous les animaux. Dans le graphe, la droite épaisse illustre la relation typique existant entre poids du cerveau et poids du corps. Certaines espèces comme les humains ou les marsouins sont au-delà de la droite, ce qui signifie qu'ils possèdent un cerveau plus grand que la moyenne des cerveaux correspondant à la taille de leur corps.

Pour tenter d'apprécier le niveau de cérébralisation d'une espèce, on relativise donc le poids de son cerveau 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 donne une estimation du volume du cerveau disponible pour des activités cognitives :

$$\text{L'index de céphalisation } K = \frac{\text{poids du cerveau}}{\text{poids du corps}}$$

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 (Figure 13).

La simplicité de l'index de céphalisation est attractive et les valeurs coïncident généralement avec les conceptions populaires de l'intelligence des différentes espèces. Cette simplicité n'est pas sans inconvénients. Il existe de nombreux facteurs derrière la complexité comportementale qui influencent la taille du cerveau d'un animal particulier. Pour les oiseaux qui volent, le poids est un facteur critique. Ainsi, le fait que les oiseaux possèdent des cerveaux plus petits pour leur taille par rapport aux animaux strictement terrestres n'est pas dû à une limitation de leurs capacités intellectuelles mais est le résultat de la pression évolutive qui a conduit à un cerveau plus compact n'augmentant pas de trop le poids de l'animal. À l'opposé, le cerveau des dauphins a évolué sans cette contrainte de gravité, le milieu aquatique rendant le poids de gros cerveaux relativement peu inconvenants.

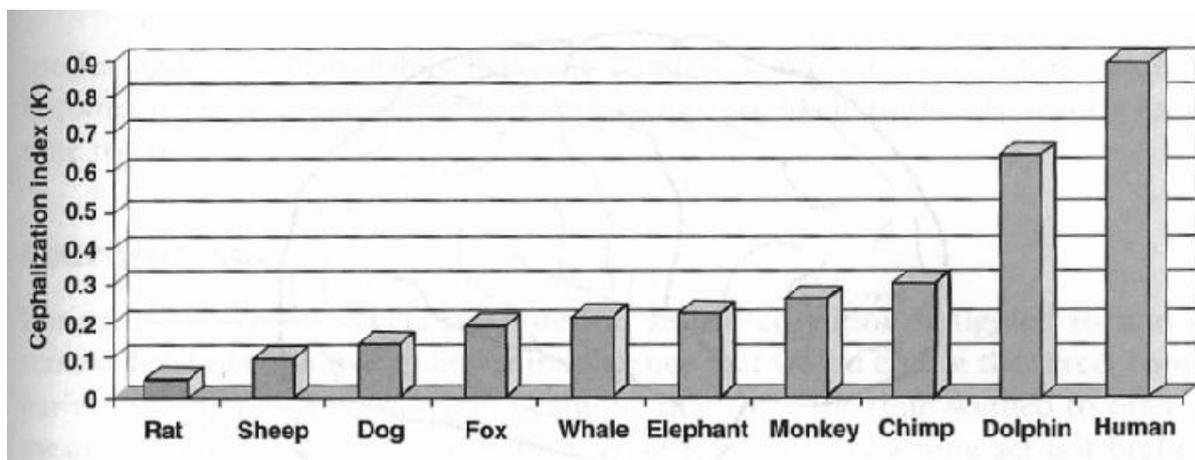


Figure 13. Index de céphalisation chez différentes espèces. (44)

On entend encore souvent parler des autres animaux comme s'ils étaient une forme dégradée des humains, comme s'il y avait une échelle dans la nature et que tout devait tendre vers la nature humaine située évidemment au sommet. Or ce n'est pas ce que l'on observe. Chaque lignée a évolué de façon indépendante et le rat est par exemple parfaitement adapté à son environnement. Il n'est pas en voie d'extinction et vit en parfaite harmonie dans son environnement. On pourrait dire la même chose de la majorité des espèces peuplant cette planète qui ont pourtant des cerveaux beaucoup plus petits que le nôtre.

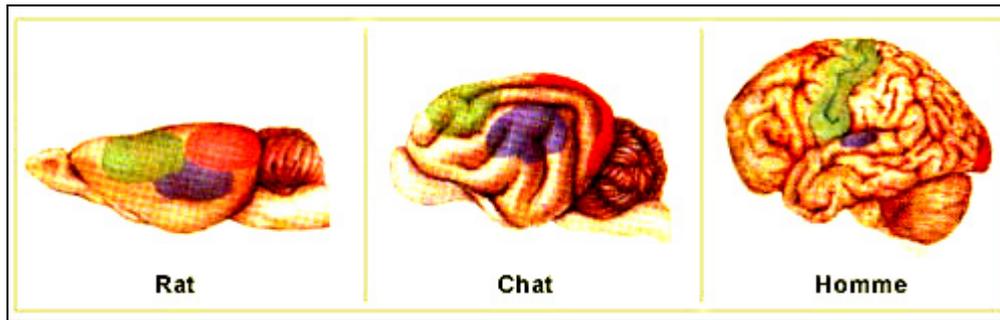


Figure 14. Importance croissante des aires associatives du rat à l'humain, en passant par le chat. Aire sensorimotrice en vert; aire visuelle en rouge, aire auditive en bleu. (18)

Par conséquent le succès, d'un point de vue évolutif, ne dépend pas de la taille du cerveau. On sait d'ailleurs que les gros cerveaux n'ont pas remplacé les petits mais se sont simplement ajoutés à eux, élargissant ainsi la distribution des tailles existantes. D'innombrables petits cerveaux parfaitement adaptés existent encore de nos jours. Les gros cerveaux qui se sont développés plus tard sont simplement le fruit de la tendance intrinsèque de l'évolution à jouer avec toutes les possibilités. La croissance de la complexité observée partout dans la nature ne serait donc pas « l'objectif » de l'évolution, mais bien un « effet secondaire » de ses incessantes expérimentations au fil des millénaires (Figure 14).

c. Télencéphalisation et développement du néocortex chez les vertébrés

Il existe une grande similarité dans l'organisation cérébrale entre les différentes espèces de vertébrés. Leur cerveau 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 donnant les bulbes olfactifs).

Néanmoins les différentes espèces ont aussi des spécialisations cérébrales particulières dues à des contraintes spécifiques de leur environnement.

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 (chauve-souris, dauphins).

Le télencéphale permet les fonctions plus intégrées. Il se développe énormément chez les vertébrés. Il comprend deux parties, la partie primitive avec le cortex olfactif et l'hippocampe et la partie plus évoluée, le néocortex. C'est cette partie qui se développe beaucoup chez les mammifères (Figure 15).

Depuis l'avènement des premiers mammifères il y a plus de 200 millions d'années, le cortex cérébral a pris de plus en plus d'importance par rapport aux structures plus anciennes. Celles-ci ayant fait leur preuve pour assurer certains besoins fondamentaux, il n'y avait aucune raison pour qu'elles disparaissent et l'évolution a donc favorisé l'ajout d'annexes et l'agrandissement plutôt que la reconstruction à partir de zéro.

Cet agrandissement de la surface du néocortex (aussi appelé isocortex) se remarque d'abord chez les mammifères prédateurs comparés aux herbivores. La prédation est une activité difficile mais la capture d'une proie constitue un repas de grande valeur nutritive comparé à la végétation. Or la chasse requiert un système sensoriel et moteur très perfectionné. Un

mammifère ayant un plus grand néocortex se trouve donc avantagé puisque c'est là que se trouvent les aires sensorielles et motrices (Figures 14 et 15).

On observe aussi que la taille du néocortex a pris beaucoup d'ampleur chez les primates depuis les petits singes comme les lémurs jusqu'aux grands singes et aux humains. Pour plusieurs, cet accroissement du néocortex serait un reflet de la complexité croissante de la vie sociale chez les primates. En effet, il semble que la capacité de prédire le comportement des autres dans un groupe ait constitué un grand avantage évolutif. L'accroissement de certaines aires corticales, responsable de compétences sociales comme le langage, aurait donc été retenu.

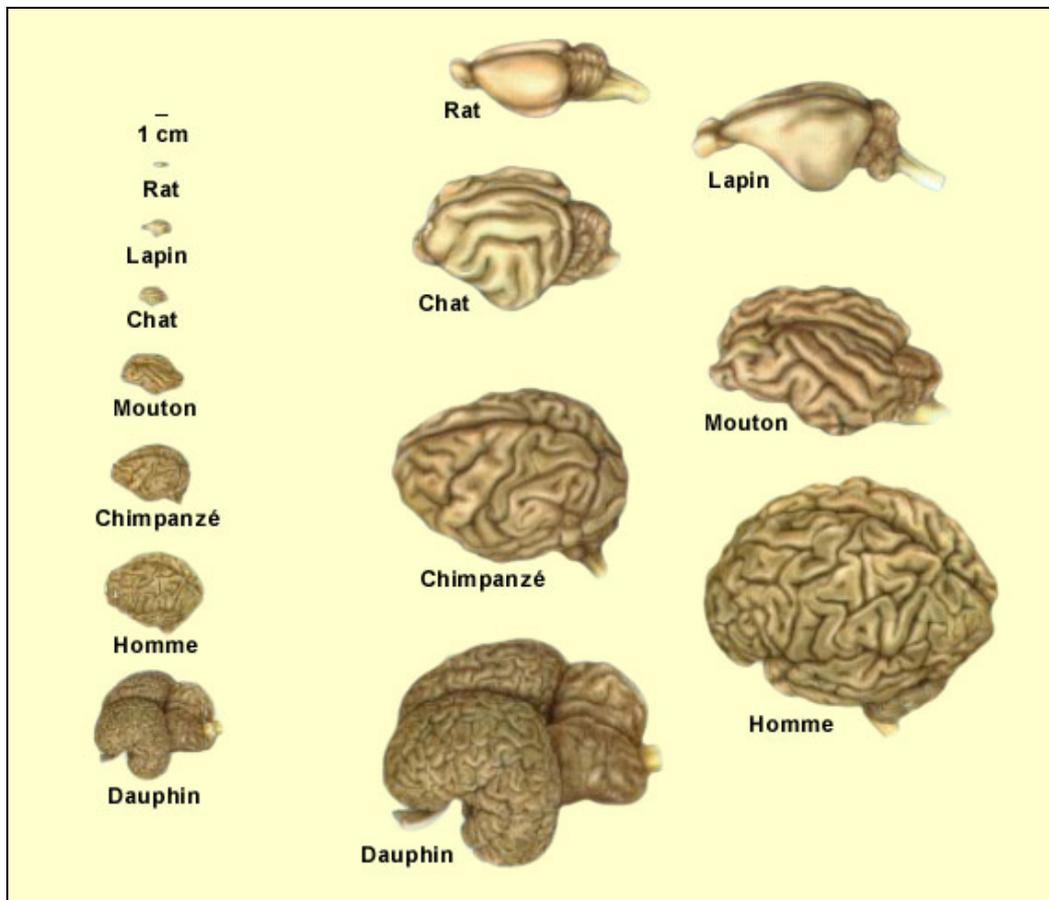


Figure 15. Les cerveaux de différentes espèces de mammifères, à la même échelle à gauche, et agrandis sans être à l'échelle à droite. (18)

L'explication évolutionniste veut que le développement du néocortex favorise les contacts entre individus, notamment sous forme d'épouillage (*grooming*) dont on sait qu'il procure du plaisir par la libération d'endorphines. 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 et ce temps peut atteindre 20% pour des groupes de 65 individus chez le chimpanzé. Cette taille de groupe semble un maximum chez les primates. En estimant la taille des premiers groupes humains à partir de celle mesurée dans les sociétés modernes de chasseurs-cueilleurs, on arrive à une dimension moyenne de 150 individus. Si l'on extrapolait aux humains les 20% de temps passé par les chimpanzés en activité de *grooming*, il faudrait admettre que les humains occupent 40 à 45% de leur temps à s'épouiller ce qui 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 permettant l'accroissement de la taille des groupes.

Un autre point faisant l'unanimité est que l'augmentation des circonvolutions du cortex est un facteur important de l'évolution du cerveau. Ces circonvolutions, en permettant à une plus grande surface corticale de prendre place dans la boîte crânienne, permettent une meilleure organisation des comportements complexes. À un cortex plus étendu correspond évidemment un plus grand nombre de neurones. Mais ce qui augmente surtout chez les mammifères, c'est le nombre de connexions entre ces neurones. Cela ayant pour corollaire que la proportion de matière blanche du cerveau (donc les axones qui effectuent les connexions) ne cesse d'augmenter du rat à l'homme.

Les plus grands changements chez l'humain se situent au niveau du néocortex et plus particulièrement au niveau du cortex préfrontal. Cette région la plus rostrale du cortex, qui est dédiée au contrôle moteur volontaire chez les autres espèces, connaît un développement spectaculaire lors du passage des grands singes à l'humain. Les primates et les espèces pro-hominiennes avec un cortex préfrontal développé ont hérité d'une capacité d'abstraction et de planification que n'ont pas les autres espèces. Le cortex préfrontal semble très riche en neurones aux axones longs qui permettent de relier les différentes régions éloignées du cortex. Plus le cortex préfrontal est important, plus il y a d'axones longs et plus l'émergence de la conscience sera favorisée. L'imagerie cérébrale montre aussi une grande activation du cortex préfrontal dans des tâches de mémorisation et de raisonnement déductif.

Le néocortex permet donc les fonctions mentales les plus évoluées comme les apprentissages complexes, le langage et le sens du monde.

3. L'IMPLICATION DU SNC (24)

Tout au long des recherches sur l'emplacement intracérébral des mécanismes de la mémoire que poursuit la psychophysiologie depuis de nombreuses années, des hypothèses, apparemment inconciliables, sont apparues. Ces mécanismes seraient soit répartis de façon diffuse dans l'ensemble du cerveau, soit, au contraire, localisés dans certaines régions cérébrales privilégiées. A l'appui de la première hypothèse, on peut citer les expériences de K.S Lashley, datant des années 1950, dans lesquelles les rats ont d'autant plus de mal à acquérir ou à retenir un apprentissage en labyrinthe qu'une grande partie de leur cortex cérébral a été détruite (principe de « l'action de masse ») et cela quel que soit l'endroit du cortex où la destruction a été pratiquée (principe de l'équipotentialité corticale).

D'autres observations plaident plutôt en faveur de la seconde hypothèse comme les expériences de J.Konorski dans lesquelles, le chien ayant subi la destruction bilatérale des aires corticales auditives, perd la capacité de retenir pendant plus de quelques secondes la hauteur tonale du son.

Le problème de la localisation des mécanismes de la mémoire apparaît difficile à résoudre. S'il est évident que certaines régions localisées du cerveau jouent un rôle capital dans la fixation mnémonique, il n'en est pas moins probable que le cerveau, dans les processus de mémorisation à long terme tout du moins, doit intervenir dans sa totalité. Les structures impliquées dans la création et la formation des souvenirs puis celles qui concernent les traces mnésiques ne sont pas les mêmes. La mémoire est éclatée, disséminée dans le cortex. Cela a été mis en évidence par TEP (tomodensitométrie par émission de positons).

De nombreuses expériences permettent de croire que cette intervention globale du cerveau ne se ferait pas diffusément mais de manière spécifique d'une région cérébrale à l'autre. En 1960,

Jasper et ses collaborateurs constatent que chez le singe, au fur et à mesure que progresse un apprentissage donné, les « activités » unitaires respectives de la plupart des neurones corticaux enregistrés se modifient quelle que soit l'aire étudiée, mais que ces modifications sont différentes d'une aire corticale à une autre, suggérant que la totalité du cortex participerait à ce processus d'apprentissage, mais de manière spécifique d'une aire à une autre.

L'approche neurophysiologique du contenu de la mémoire effectue la distinction entre trois types de mémoires correspondant respectivement à trois types de mécanismes localisables dans le cerveau :

- la mémoire d'association, sous-tendant aux conditionnement pavlovien et conditionnement opérant, dont les mécanismes seraient essentiellement sous-corticaux et fonctionneraient exagérément après lésion du septum et de l'hippocampe ;
- la mémoire de représentation, permettant la réminiscence d'épisodes antérieurs de la vie ou l'évocation de séquences comportementales, dans un déroulement spatio-temporel précis et correct, dont les mécanismes seraient liés à l'activité des structures temporales profondes, notamment l'hippocampe et le circuit de Papez, ainsi qu'à celle du cortex préfrontal ;
- la mémoire abstraite, gardant en souvenir la signification des événements et des choses, les modes de raisonnement et les techniques de manipulation des concepts, plutôt que des faits précis localisables dans le passé ; les altérations de ce type de mémoire s'observent principalement après des lésions du néo-cortex, pariétal, occipital ou temporal.

4. LE SYSTEME LIMBIQUE (2) (4) (5) (19) (22) (30) (37)

Il est constitué par un ensemble de centres nerveux très profonds abondamment reliés entre eux, mais aussi avec les aires corticales associatives, le thalamus, l'hypothalamus, et les aires pré-frontales.

Fonctionnellement, les territoires du lobe limbique sont responsables de l'organisation des comportements instinctifs fondamentaux et de l'expression des émotions et des motivations, assurant la protection de l'individu et la survie de l'espèce. C'est le domaine de l'instinct. En bref, il s'agit des trois fonctions primordiales qui sont : vivre (motivations alimentaires) ; survivre (en cas de menace, deux comportements opposés, combattre ou fuir) ; se reproduire.

Il comprend les hippocampes, les amygdales, l'hypothalamus, les thalamus, les corps mamillaires, le fornix, le cortex cingulaire et se projette sur le cortex frontal.

a. La formation hippocampale

i. Neuroanatomie

La formation hippocampale se constitue :

- du gyrus denté,
- du subiculum,
- du cortex entorhinal,
- de l'hippocampe (corne d'Amon).

L'hippocampe fonctionne avec ses structures voisines, interconnectées par lui-même, dans le gyrus hippocampal.

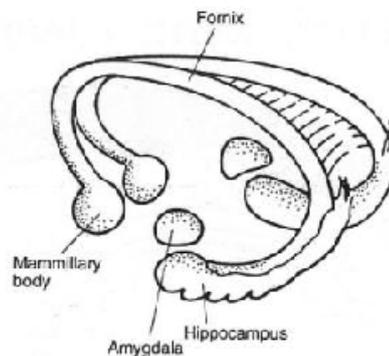


Figure 19.2 The hippocampal formation, fornix, mammillary nucleus, and the amygdala. Above, they are seen obliquely from behind; below, from above.

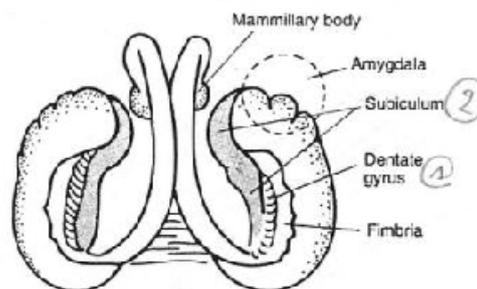


Figure 16. La formation hippocampale, le fornix, les corps mammillaires et l'amygdale. (44)

Chez les mammifères supérieurs, l'hippocampe est une petite structure sous-corticale enroulée sur elle-même et occupant la face médiane du lobe temporal. Attaché à la face dorsale de l'hippocampe le fornix se termine au niveau du corps mamillaire. Connectées à l'amygdale, au septum et au thalamus, ces structures constituent les éléments principaux du système limbique, jouant un rôle fondamental dans l'apprentissage et les émotions (Figure 16 et 17).

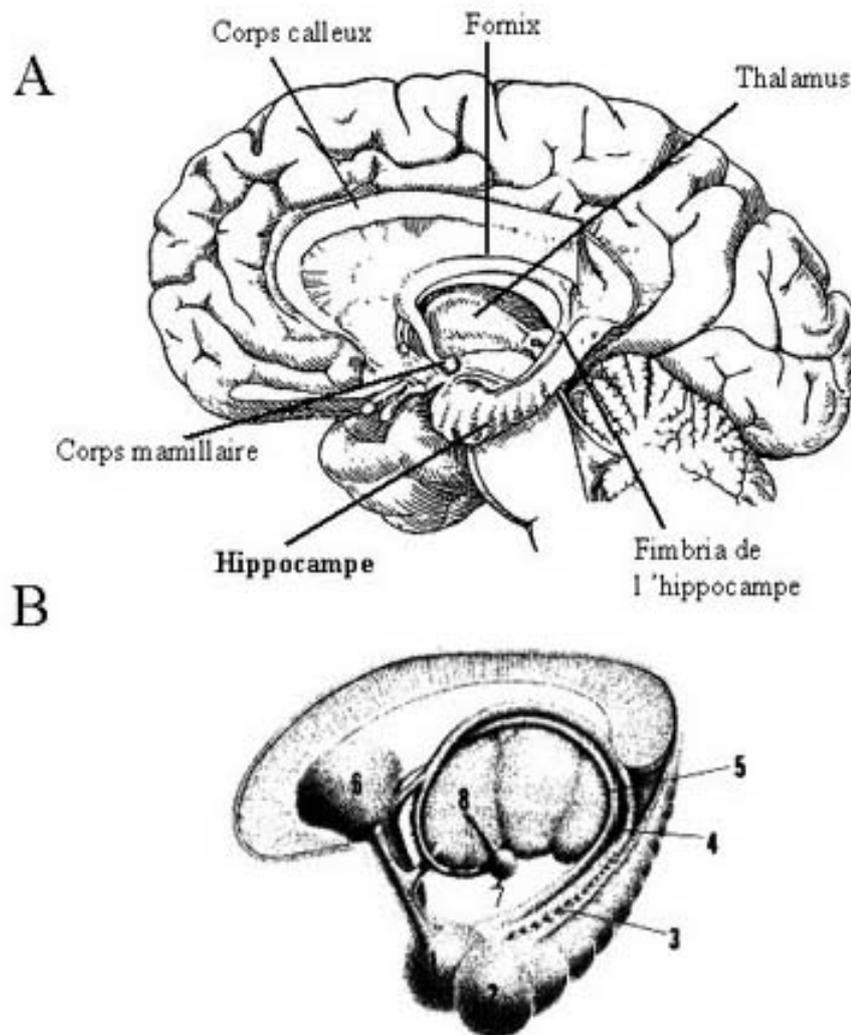


Figure 1 A : Hippocampe humain après ablation de l'hémisphère gauche
B : Le système limbique : 1. Amygdale 2. Hippocampe 3. Fimbria
 4. Fornix 5. Strie terminale 6. Septum 7. Corps mamillaire 8. Thalamus

Figure 17. A:Hippocampe humain B: Le système limbique (44)

L'hippocampe s'organise en quatre couches cellulaires (Figure 18) :

- le *stratum lacunosum-moleculare* (l-m),
- le *stratum radiatum* (r),
- le *stratum pyramidale* (p),
- le *stratum oriens* (o).

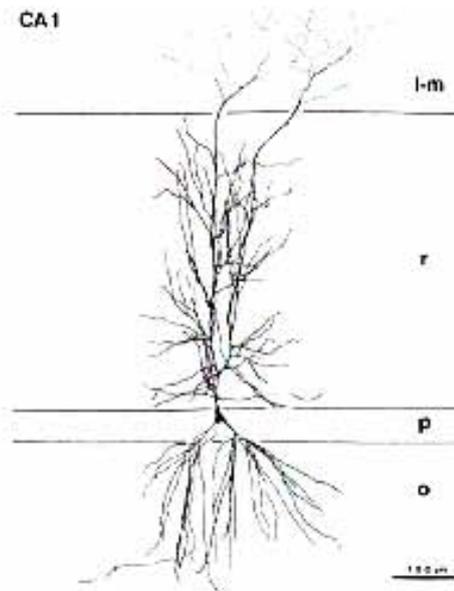


Figure 18. Neurone pyramidal du CA1 et les différentes couches de l'hippocampe. (2)

Les connexions de la formation hippocampale ont deux aspects qui semblent cruciaux pour comprendre les rôles fonctionnels de cette structure : leur aspect extensif avec différentes aires associatives corticales et leurs liaisons directes ou indirectes avec d'autres structures limbiques comme le gyrus cingulé ou le noyau septal.

ii. Connectivité de l'hippocampe

- **Les afférences internes**

Aucun neurone isolé ne contient en lui-même l'information nécessaire à la restitution d'un souvenir. La trace mnésique est plutôt latente, ou encore virtuelle, dans la mesure où son existence ne peut être mise en évidence que lorsque qu'un réseau de plusieurs neurones interconnectés est activé.

Plusieurs souvenirs peuvent être encodés à l'intérieur du même réseau de neurones par différents patterns de connexions synaptiques. De même, un souvenir peut aussi faire appel à l'activation simultanée de plusieurs assemblées de neurones réparties dans différentes aires du cerveau. L'association de ces groupes de neurones corticaux répartis dans différentes aires cérébrales est rendu possible par certains réseaux de neurones pré-câblés pour accomplir cette tâche. Parmi eux, les circuits de la formation hippocampique, impliqués dans la l'établissement de la mémoire à long terme , sont certainement les mieux connus de tous.

L'information en provenance des cortex associatifs visuels, auditifs ou somatiques parvient d'abord à la région parahippocampique du cortex, puis passe au cortex entorhinal et finalement à l'hippocampe comme tel.

À travers celui-ci, l'information va passer successivement à travers trois régions distinctes pourvues de neurones pyramidaux (excitateurs glutaminergiques) et étroitement groupées : les aires CA1, CA2 et CA3 (CA pour Corne d'Ammon). Ce circuit simple est constitué d'une voie principale excitatrice trisynaptique mettant en jeu 4 groupes de neurones et appelé la boucle trisynaptique de l'hippocampe (Figure 19).

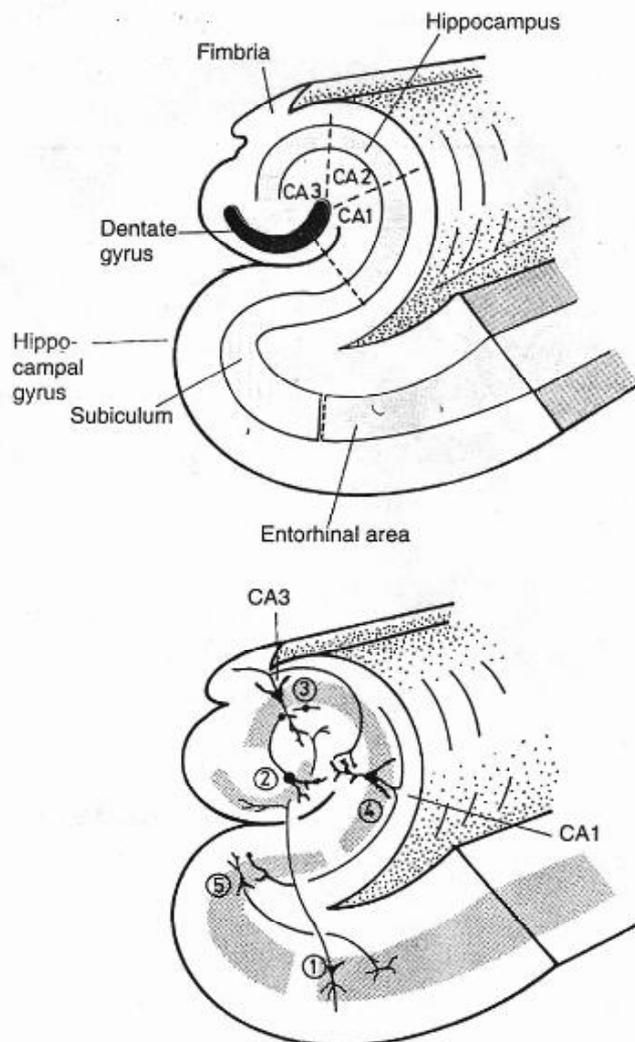


Figure 19.7 *The hippocampus.* Schematized drawing of a frontal section through medial parts of the temporal lobe. Compare Figures 3.26, 19.6, and 19.8, which show corresponding sections. The section is oriented approximately perpendicular to the long axis of the lower, thickened part of the hippocampus (cf. Figs. 3.30 and 19.2). The lower drawing shows one (of several) impulse pathways through the hippocampus. 1 = Pyramidal cell in the entorhinal area; 2 = granule cell in the dentate gyrus; 3 = pyramidal cell in the CA3; 4 = pyramidal cell in the CA1; 5 = pyramidal cell in the subiculum projecting to the entorhinal area.

Figure 19. Afférences internes et boucle trisynaptique hippocampale. (4)

Le flux d'informations à travers l'hippocampe est unidirectionnel :

- les cellules pyramidales du cortex entorhinal envoient leurs axones, formant la voie perforante, vers le gyrus denté pour contacter les cellules granulaires (①)
- les axones des cellules granulaires, les fibres moussues, contactent les cellules pyramidales du CA3 (②)
- les axones des cellules de l'aire CA3 se ramifient en deux : une partie forme les fibres commissurales se dirigeant vers l'hippocampe controlatéral via le corps calleux (③) et l'autre partie forme les collatérales de Schaffer qui font la troisième connexion de la boucle avec les cellules de l'aire CA1 (④)
- ces derniers neurones envoient leurs projections hors de l'hippocampe, vers le subiculum (⑤) qui contacte en retour le cortex entorhinal, formant ainsi une boucle anatomique

Outre cette voie trisynaptique, d'autres régions de l'hippocampe sont également contactées par le cortex entorhinal, comme le CA1 et le CA3, ainsi que le subiculum (Figure 19 et 20).

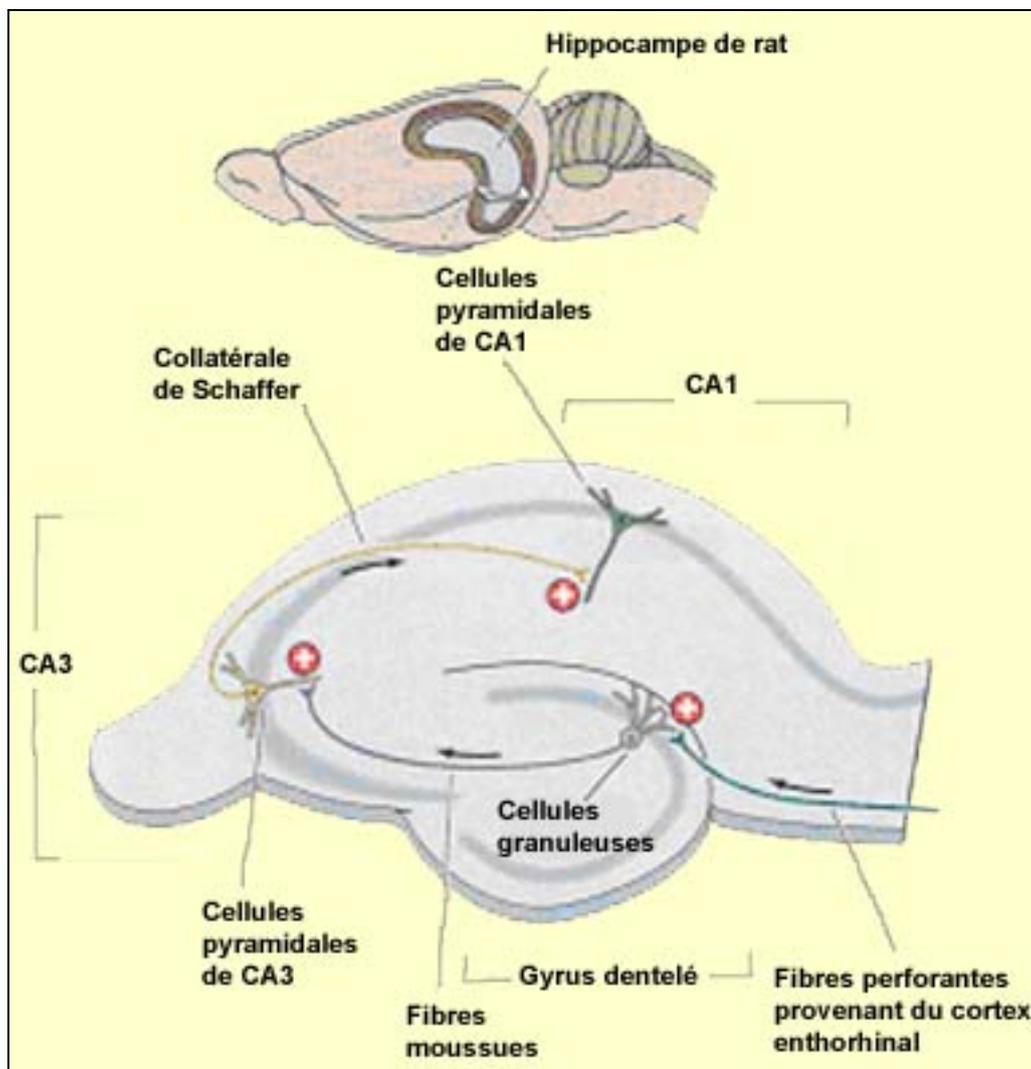


Figure 20. Boucle trisynaptique de l'hippocampe. (19)

- **Les afférences externes**

Le cortex entorhinal reçoit des informations de différentes aires corticales : du cortex préfrontal et de la circonvolution du cingulum, du présubiculum, du cortex temporal, des aires pariétales, du cortex pyriforme, des systèmes sensoriels visuel et olfactif, bien que l'importance de cette dernière diminue avec le développement phylogénétique.

Enfin, l'amygdale projette vers le cortex entorhinal et le subiculum. Toutes ces sources d'informations sont très spécifiques topographiquement. Le cortex entorhinal peut donc être considéré comme un centre de convergence de modalités sensorielles provenant de différentes aires associatives du néocortex.

Les afférences du tronc cérébral émanent de différentes aires : le noyau médian du Raphé, sérotoninergique, exerce une action inhibitrice sur les cellules pyramidales du CA1, du CA3 et du gyrus denté qu'il contacte via la fimbria. Le locus coeruleus, noradrénergique, inhibe des zones des CA1, CA3 et du gyrus denté qu'il contacte via le cortex retrosplénial.

Les afférences du septum médian, cholinergique, se feraient vraisemblablement via la fimbria et le fornix. Elles connectent les neurones pyramidaux et les interneurons des stratum oriens et radiatum de la corne d'Ammon et du gyrus denté. Ces afférences pourraient être responsables de la genèse du rythme thêta.

Une telle variété des afférences hippocampales suggère que l'hippocampe n'est pas concerné spécifiquement par les informations émanant d'une modalité sensorielle particulière, mais plutôt par des informations hautement analysées, extraites de toutes les modalités.

- **Les efférences de l'hippocampe**

La principale voie efférente de l'hippocampe est le fornix. Les neurones pyramidaux concentrent leurs axones dans ce faisceau qui projette vers d'autres structures du télocéphale et du diencephale comme le noyau accumbens, la formation réticulée, l'aire préoptique, le tronc cérébral. Une telle efférence est représentée par le circuit de Papez.

Il part du subiculum pour contacter les corps mamillaires de l'hypothalamus, qui connectent le thalamus, puis le gyrus cingulaire. Cette dernière fournit des informations au cortex entorhinal qui contacte en retour l'hippocampe. Cette boucle anatomique est un élément majeur, avec l'amygdale, du système limbique décrit par Pierre-Paul Broca au 19^{ème} siècle comme jouant un rôle important dans les émotions et la mémoire.

L'hippocampe contacte également le septum, qui renvoie des projections GABAergiques et cholinergiques sur la formation hippocampale et est supposé jouer un rôle régulateur de l'hippocampe dans certains comportements tels que la reproduction ou la nutrition.

Une autre voie efférente de l'hippocampe part du subiculum qui projette vers le cortex entorhinal qui, à son tour, contacte différentes aires associatives du néocortex telles que le cortex préfrontal, le cortex orbitofrontal, la circonvolution parahippocampale et la circonvolution du cingulum (Figure 21).

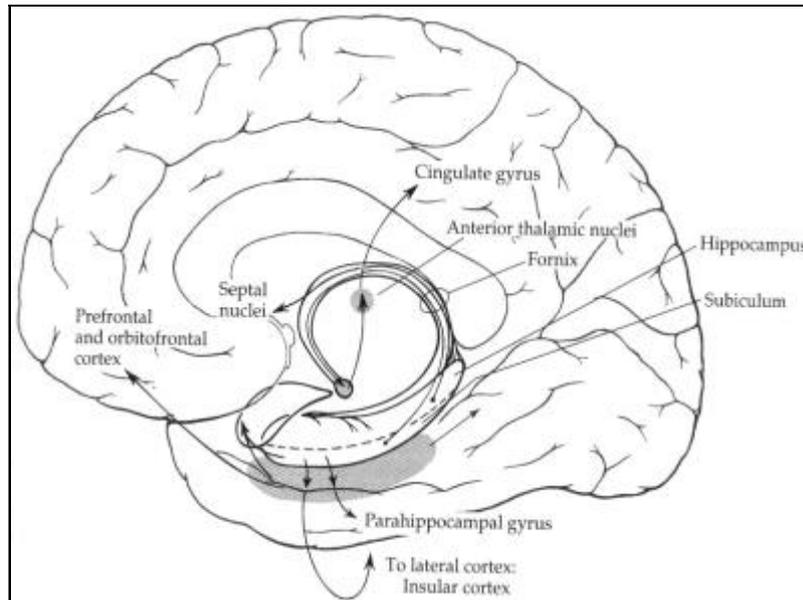


Figure 21. Principales voies efférentes de l'hippocampe (2).

Comme on le voit, l'hippocampe se trouve à un carrefour lui donnant accès à des informations spécialisées provenant de différentes modalités sensorielles. Il serait impliqué dans l'organisation, le triage et la synthèse de ces informations pour influencer en retour des phénomènes endocriniens, viscéraux, moteurs, affectifs et cognitifs.

De plus, la force des connections synaptiques dans une partie de ces différents circuits peut être modifiée par l'activité neuronale, indiquant les capacités adaptatives du système. Toutefois, nous ne savons pas encore quelles informations sont modifiées, dans quelle mesure et de quelle manière cette plasticité synaptique aide l'hippocampe à consolider la mémoire à court terme en mémoire à long terme.

Après avoir été "repassées" un certain nombre de fois dans le circuit de Papez, les associations temporaires d'assemblées de neurones corticaux générées par un événement particulier vont subir un remodelage physique qui va les consolider. Après quelques années, ces associations se stabiliseront et deviendront indépendantes de l'hippocampe. Une lésion bilatérale de l'hippocampe empêchera la formation de nouveaux souvenirs à long terme, mais n'effacera pas ceux qui ont été encodés avant l'accident.

Avec ce désengagement progressif du système limbique, les souvenirs ne transitent donc plus par le circuit de Papez mais se retrouvent encodés dans des zones spécifiques du cortex qui correspondent aux régions où les informations sensorielles qui sont à l'origine des souvenirs ont été reçues (le cortex occipital pour les souvenirs visuels, temporale pour les souvenirs auditifs, etc.). Les traces mnésiques qui passent ainsi au cortex peuvent durer des décennies, voire toute la vie.

iii. Les fonctions de l'hippocampe

La formation hippocampale joue un rôle crucial dans certaines formes d'apprentissage et de mémoire. Un dommage bilatéral de la formation hippocampale conduit à l'amnésie. Des lésions portées à l'hippocampe propre conduisent également à une amnésie mais beaucoup moins sévère que celle observée lors de l'altération totale de la formation hippocampale.

L'hippocampe, bien qu'il ne soit pas le siège des souvenirs, semble jouer un rôle critique dans leur formation et plus précisément dans la mémoire des événements, dite mémoire explicite ou déclarative, par opposition à la mémoire de savoir-faire, appelée mémoire implicite ou procédurale, qui dépend d'autres structures du cerveau telles que les ganglions de la base.

- **Rôle dans la mémoire spatiale : carte cognitive**

L'hippocampe du rat contient une véritable carte spatiale de l'environnement où il évolue.

Si l'on procède à des ablations de l'hippocampe, l'animal est incapable de mettre en œuvre une stratégie, il oublie les chemins parcourus. Certains neurones pyramidaux de la région CA1 vont en effet entrer en activité uniquement lorsque le rat va se trouver dans une région précise de son environnement.

Ces neurones de l'hippocampe ont des propriétés particulières, ils réagissent à des emplacements spécifiques de l'environnement, ce sont des cellules de lieu.

Il en existe deux types : les cellules de direction et les cellules de position. Par diverses substances, il est possible de détruire les fibres myélinisées qui font synapse sur ces neurones et ainsi empêcher l'apprentissage spatial. Ces cellules sont donc capables d'apprentissage et permettent la mise en place de la carte cognitive, représentation spatiale de l'environnement.

Chez la souris en labyrinthe radial, les capacités d'apprentissage sont liées à la richesse de l'hippocampe en fibres : plus l'hippocampe contient de neurones plus l'animal aura une bonne carte cognitive. L'exploration d'un nouvel environnement induira la formation d'une nouvelle carte cognitive qui peut être très stable (semaines, mois).

Les effets observés lors de destruction des cellules hippocampales varient avec la position sociale des animaux et leur situation spatiale dans la cage. Les neurones de l'hippocampe formeraient ensemble une carte cognitive de l'environnement. Les sujets dont la formation hippocampale est lésée ont des difficultés avec la remémoration de la localisation d'un objet et l'association entre objets et espace.

Cependant le centre intégrateur de cette carte cognitive dans le cerveau reste encore inconnu et ne serait certainement pas localisé dans l'hippocampe. Ce dernier, se projetant sur le cortex, contribue aussi à la consolidation des cartes cognitives.

Une des fonctions possibles de ces représentations spatiales dans l'hippocampe serait de créer un contexte sur lequel peuvent se greffer les souvenirs. Un événement mémorisé peut alors devenir autobiographique, c'est-à-dire situé dans le temps et dans l'espace.

Exemple :

L'évolution du phénomène de migration amène, au sein d'une population animale, des adaptations physiologiques, comportementales et cognitives. Les oiseaux migrateurs ont la capacité de retourner, chaque année, sur les mêmes sites de reproduction et de nourriture après de longs voyages. Cette capacité pourrait être due à une évolution orientée vers une amélioration de la mémoire spatiale.

Une étude menée sur deux sous-espèces de moineaux cohabitant en hiver montra que la sous-espèce migratrice *Junco hyemalis hyemalis* obtient de meilleurs résultats à un test de mémoire spatiale que la sous-espèce non migratrice *Junco hyemalis carolinensis*.

La sous-espèce migratrice présente une plus grande densité de neurones hippocampaux que la sous-espèce non-migratrice.

Parmi les oiseaux non-migrants, des différences hippocampales furent recherchées entre les sujets qui occupaient deux lieux d'habitation par an et ceux qui restaient sur leur territoire de reproduction toute l'année. Aucune réelle différence dans la taille et la densité des neurones ou dans le volume hippocampal ne furent constatées, suggérant qu'un aspect de la migration pourrait être due à des différences entre les neurones hippocampaux des espèces migratrices et non-migratrices. Aucune conclusion véritable ne put être émise car l'échantillon n'était pas

représentatif sur le plan statistique mais l'idée qu'une plus grande densité neuronale dans l'hippocampe est le support d'une meilleure mémoire spatiale chez les *juncos* migrateurs pourrait être énoncée.

À l'opposé des résultats issus de comparaisons entre des espèces d'oiseaux ou de mammifères faisant des provisions de nourriture ou non, les oiseaux migrateurs ne semblent pas posséder un hippocampe relativement plus important par rapport au reste du cerveau. Le gain de volume de l'hippocampe observé chez les espèces mammifères ou aviaires qui stockent de la nourriture s'expliquerait par plusieurs mécanismes : production de neurones ou de cellules gliales plus grandes ou en plus grand nombre, projections axonales plus nombreuses pour chaque neurone, composante aqueuse plus importante dans l'hippocampe ou encore contraction du télencéphale restant.

- **Rôle dans la mémoire contextuelle : rôle de comparateur**

Fonctionnant en boucle, l'hippocampe joue un rôle de comparateur entre les stimuli et leur valeur affective. Le premier circuit est fourni par les données provenant du cortex sensoriel et la valeur affective grâce à ces connexions à double sens avec la matière grise ventrale ou noyau accumbens (qui possède un rôle dans les processus hédoniques). C'est ainsi que la mémoire olfactive est liée au système limbique par l'hippocampe.

Chez des singes, des lésions obtenues par une ischémie globale de durée limitée (détruisant sélectivement les cellules) provoquent un déficit de mémoire qui reste cependant moins sévère que le dysfonctionnement observé quand d'autres parties de la formation hippocampale sont également concernées.

- **Rôle dans l'inhibition et l'extinction**

Dans un labyrinthe en T avec récompense alimentaire, l'apprentissage est encore possible chez le rat avec l'hippocampe lésé. L'extinction de cet apprentissage est rapide chez l'animal normal, mais l'animal qui a des lésions continue à se rendre dans l'aile renforcée même si aucune récompense alimentaire n'y est présente. Il y a fixation d'une réponse erronée qui traduit l'absence d'adaptabilité à une situation nouvelle. Chez les jeunes animaux, c'est un peu la même chose, les extinctions apparaissent en relation avec la maturation de l'hippocampe.

- **Rôle du sommeil paradoxal**

Le sommeil a des effets positifs sur la fixation mnésique. S'il fait immédiatement suite à un apprentissage, les performances de rappel seront supérieures. Le sommeil paradoxal semble impliqué : si on réveille le sujet pendant son sommeil paradoxal, la rétention est moins bonne surtout si la tâche est compliquée. Le sommeil est organisé en cycles de 60 à 90 minutes de sommeil lent suivies de 10 minutes de sommeil paradoxal (SP) durant lequel le rêve apparaît. Au cours du sommeil, les cycles ont tendance à se raccourcir avec un allongement du SP et le rêve apparaît dans la dernière phase. Le SP est un stade d'immobilité complète excepté des yeux qui s'accompagne d'ondes thêta identiques à celles qui apparaissent chez l'animal éveillé.

Expériences :

On peut observer des modifications de SP après l'apprentissage, le SP peut augmenter de 30 à 60% après une tâche complexe, alors que les animaux qui échouent dans l'apprentissage ne montrent pas cette augmentation. Ce phénomène a été retrouvé chez les bébés de 6 mois soumis à un conditionnement. Il existe des souches de souris qui ont un taux spontané faible de SP, et corrélativement elles apprennent mal.

Le SP semble donc correspondre au travail cérébral pendant la période de consolidation mnésique. On peut penser que le cerveau revit les événements de la journée, ce qui pourrait être un des rôles importants du rêve. Le SP permet de régénérer les processus cognitifs.

Le dauphin ne dort que d'une moitié du cerveau à la fois, ainsi le corps garde suffisamment de tonus pour se maintenir à la surface de l'eau. En revanche il ne rêve pas (absence totale de sommeil paradoxal).

b. L'amygdale

L'amygdale appartient au système limbique, le cerveau des émotions. Elle a un rôle dans la perception et la gestion du monde par les émotions.

i. Neuroanatomie

Cette structure est un complexe de noyaux possédant chacun une structure interne distincte, des neurotransmetteurs et des connexions propres.

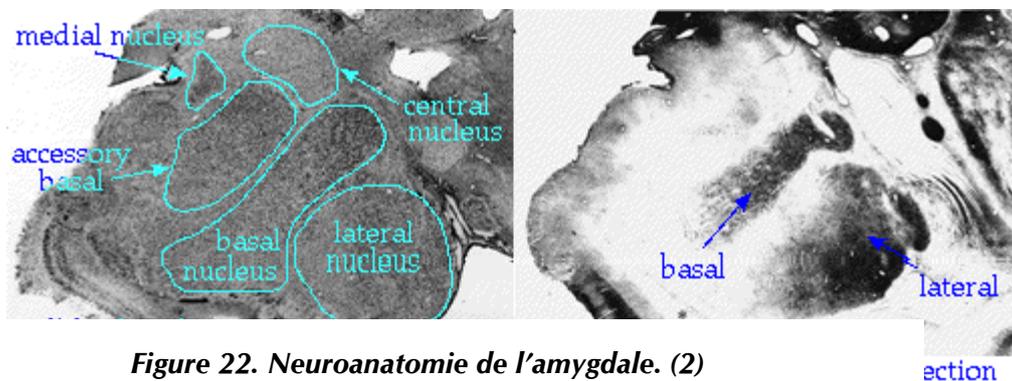


Figure 22. Neuroanatomie de l'amygdale. (2)

On distingue les nuclei centraux médiaux, reliés au bulbe olfactif et à l'hypothalamus. Ils jouent un rôle dans les fonctions du système autonome.

Les nuclei basolatéraux sont principalement connectés au thalamus et au cortex préfrontal (Figure 22).

De nombreuses connexions intrasèques parmi les différents nuclei existent et témoignent de la coopération entre les noyaux.

ii. Les connexions de l'amygdale

- **Les afférences**

Plusieurs données sensorielles convergent vers l'amygdale pour l'informer des dangers potentiels de son environnement. Cette information sensorielle lui parvient soit directement du thalamus sensoriel, soit des aires associatives des différents cortex sensoriels (auditif, visuel et somatosensoriel). D'autres régions du cerveau envoient leurs axones à l'amygdale : l'hypothalamus, le septum et la formation réticulée du tronc cérébral.

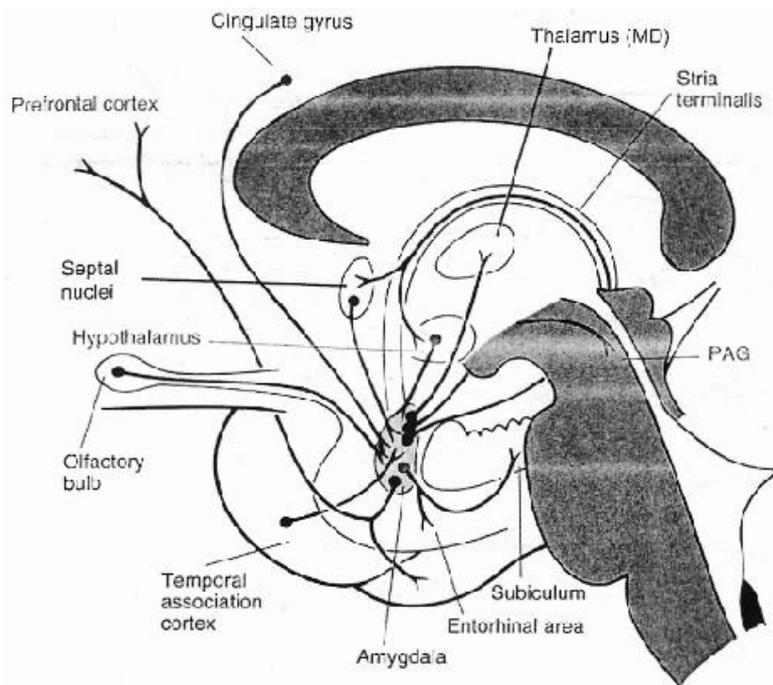


Figure 23. Les principales connexions de l'amygdale. (4)

L'amygdale reçoit aussi de nombreuses connexions de l'hippocampe (Figure 23). Celui-ci étant impliqué dans le stockage et la remémoration de souvenirs explicites, ses connexions à l'amygdale peuvent être à l'origine d'une émotion déclenchée par un souvenir particulier.

L'hippocampe est aussi spécialisé dans le traitement non pas d'un seul stimulus mais d'une collection de stimuli, ou si l'on veut du contexte d'une situation. Or c'est à cause de l'hippocampe et de ses liens étroits avec l'amygdale que tout le contexte associé à un événement traumatisant peut devenir une source d'anxiété.

Des connexions importantes lui proviennent du cortex préfrontal médial. Elles seraient impliquées dans le processus d'extinction qui fait qu'un stimulus provoquant une peur conditionnée perd progressivement de son efficacité s'il est présenté à répétition sans le stimulus nociceptif inconditionnel associé.

Le cortex préfrontal serait également impliqué dans la dernière phase de la confrontation à un danger, celle où après la réaction émotionnelle automatique initiale, il s'agit de réagir et de choisir l'action la plus efficace pour se soustraire au danger (Figure 24).

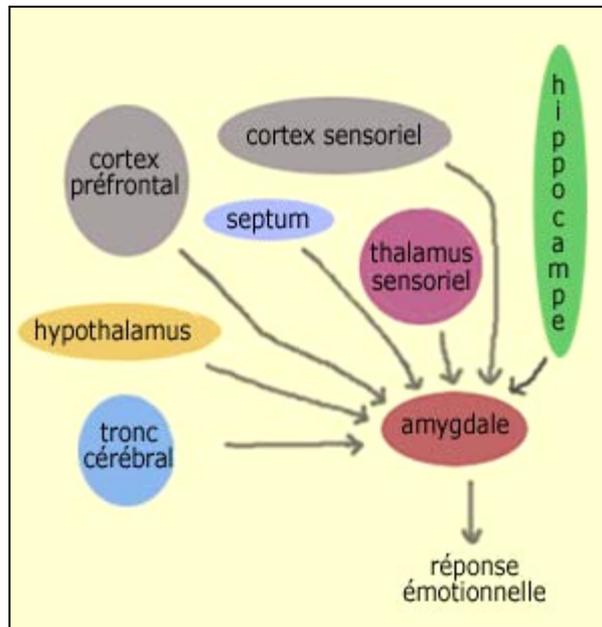


Figure 24. Les afférences de l'amygdale. (17)

- **Les afférences**

L'amygdale doit être capable de contrôler le système autonome afin de provoquer une réponse sympathique immédiate en cas de danger. Les principales données issues de l'amygdale sont destinées à l'hippocampe et aux centres autonomes, incluant les noyaux vagues et les neurones sympathiques.

iii. Fonctions de l'amygdale

Les fonctions de l'amygdale sont complexes. Les connaissances sont encore limitées et l'amygdale participe à plusieurs fonctions mentales importantes qui sont chacune très complexe et dont la plupart n'ont pas encore été élucidées.

Aucune autre partie du cerveau n'est équivalente à cette structure dans son aspect crucial pour les comportements émotionnellement conditionnés. L'amygdale possède trois rôles principaux : la reconnaissance des émotions d'autrui, l'apprentissage du caractère hédonique ou aversif d'un stimulus et enfin le contrôle des réponses émotionnelles.

- **La reconnaissance des émotions**

L'amygdale permet la lecture des émotions d'autrui, en particulier les mimiques faciales et à ce titre, elle intervient dans les relations socio-affectives.

Chez l'homme, la destruction spontanée bilatérale des amygdales provoque la maladie d'Urbach-Wiethe caractérisée par une incapacité à identifier des émotions d'après les expressions faciales. Des dommages portés à son niveau chez les singes conduisent, entre autres, à des difficultés dans leurs interactions sociales.

Mais il ne faut pas attribuer un rôle trop important à l'amygdale dans la cognition sociale. La lecture des émotions faciales est probablement possible pour le chien qui regarde son maître (amygdale) mais celui-ci n'a pas la lecture de l'esprit telle qu'on la connaît chez l'homme (cortex

frontal). De même, la prosopagnosie (absence de reconnaissances des faces familières) est liée au cortex temporal dans son ensemble.

- **Apprentissage du caractère hédonique ou aversif d'un stimulus**

Une fonction importante de l'amygdale est l'établissement de liens entre les stimuli et leur valeur émotionnelle. La majorité des souvenirs a une couleur émotionnelle, cruciale pour l'aptitude à réagir de façon appropriée à un stimulus.

À la suite d'une lésion limitée de l'amygdale, les singes ont des difficultés à apprendre l'association entre objets et leur signification. Ils sont en mesure de reconnaître les objets mais demeurent incapables de les relier à d'autres types d'informations.

Grâce à l'amygdale, le sujet apprend à associer le plaisir à un objet ou à une stimulation et à estimer la valeur hédonique d'un stimulus. À l'inverse le sujet apprend le caractère aversif d'un stimulus. L'amygdale est essentielle dans l'illustration émotionnelle des expériences et des sensations, mais elle n'agit pas seule. Chez le singe, des parties du cortex préfrontal sont nécessaires, avec l'amygdale pour apprendre et se remémorer plus tardivement des associations entre stimuli visuels et retours de nourriture.

La stimulation de l'amygdale provoque des apprentissages motivés par la peur. Elle attribue le caractère aversif aux stimuli et permet les conditionnements à la peur.

- **Contrôle des réponses émotionnelles**

L'amygdale assure le contrôle des réponses émotionnelles : rage, joie ou peur. Son ablation entraîne une baisse de ces réponses.

La destruction bilatérale de l'amygdale de singes provoque leur apprivoisement, ils sont moins agressifs et présentent moins de réactions de défense. Toutes les expressions comportementales des émotions sont réduites.

En contraste avec des singes normaux, les individus dépourvus d'amygdales ne montrent pas de signe de peur lorsqu'ils se trouvent confrontés à un serpent. Ils ne cherchent pas le contact avec les autres membres du groupe et s'isole peu à peu.

Malheureusement, il n'existe pas aujourd'hui d'explications complètes de ces symptômes. Certains peuvent être expliqués par la suppression des effets de l'amygdale sur l'hypothalamus et les centres moteurs autonomes et somatiques du cerveau.

Ainsi, des stimuli sensoriels, comme la vue d'un serpent, bien que gagnant la conscience, ne seraient pas capables de susciter des réactions comportementales normales.

Les symptômes semblent plus dépendre de l'interruption des connections amygdale-cortex cérébral. L'intégration normale des aspects cognitifs et émotionnels du stimulus serait perturbée.

De nombreux changements comportementaux ont été produits chez des animaux par stimulation électrique de l'amygdale.

c. Le cortex cingulaire

Dénoté aussi cingulum, il appartient au système limbique. Les patients humains dont cette aire est lésée (principalement dans sa partie antérieure) présentent le syndrome de mutisme akinétique qui se traduit par une perte totale de l'initiative motrice et du langage : leur face est inexpressive, ils ne bougent pas malgré l'absence de paralysie et ne semblent pas ressentir la moindre émotion.

Le cingulum génère l'impulsion motrice à l'individu ; il est en prise directe avec les cartes cognitives et les systèmes opposants.

5. L'IMPLICATION DU DIENCEPHALE

Le diencephale est composé du thalamus et de l'hypothalamus.

a. Le thalamus et les ganglions de la base

Le thalamus comprend des noyaux antérieur et dorsomédians (ganglions de la base) et joue un rôle dans la motricité. Les corps mamillaires lui sont associés et des lésions de ces deux structures provoquent des amnésies sévères chez le singe et l'homme.

Les noyaux thalamiques sont sollicités dans la mémoire procédurale. La chorée de Huntington est liée à leur destruction, ce qui entraîne une incapacité à mettre en œuvre de nouveaux apprentissages moteurs, malgré le maintien de la mémoire déclarative.

Plusieurs structures cérébrales sont regroupées sous l'appellation de ganglions de la base : le noyau caudé, le putamen, le globus pallidus et le noyau sous-thalamique.

Les ganglions de la base sont impliqués dans une boucle complexe qui les lie à différentes aires corticales. L'information en provenance des aires frontales, préfrontales et pariétales du cortex traverse les ganglions et retournent à l'aire motrice supplémentaire (AMS) via le thalamus (Figure 25).

Les ganglions de la base exerceraient ainsi une action facilitatrice sur le mouvement en focalisant les informations en provenance de différentes régions corticales sur l'AMS. Ils sont aussi susceptibles d'agir comme un filtre bloquant la réalisation des mouvements lorsque ceux-ci sont inadaptés.

Plusieurs des circuits impliquant les ganglions de la base ne sont cependant pas moteurs, mais impliqués dans la mémorisation et le traitement des processus cognitifs et émotifs. La totalité des rôles tenue par les ganglions reste encore largement méconnue.

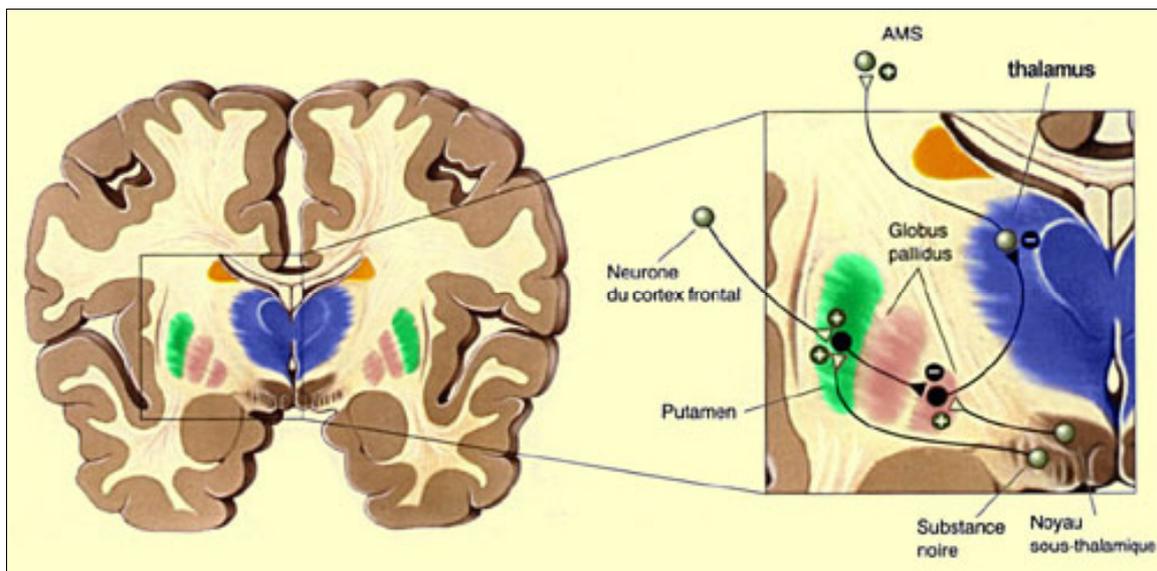


Figure 25. Connexions thalamiques (17)

b. L'hypothalamus et le système de récompense

Deux psychologues, J. Olds et P. Milner ont découvert aux USA en 1954 l'autostimulation chez l'animal. Quand on implante une électrode dans l'hypothalamus latéral d'un rat placé dans une boîte de Skinner où il dispose d'un levier qui envoie un choc électrique, il peut se stimuler lui-même (autostimulation). Dès qu'il a compris, il arrive à s'envoyer jusqu'à 100 stimulations à la minute, délaissant toute autre activité (boisson, nourriture) et ne dormant plus. L'animal devient véritablement compulsif. Si l'animal a le choix entre deux leviers, l'un d'autostimulation de l'hypothalamus latéral, l'autre fournissant la nourriture, ce dernier est négligé. Dans d'autres zones, les deux leviers sont utilisés.

Dans d'autres zones du cerveau, l'autostimulation sera moins forte (10 par minute). Ce phénomène a été retrouvé chez le chat, le chien et le rhesus.

Les principaux centres du circuit de la récompense ont été localisés chez l'homme le long du MFB (faisceau médian du télencéphale). L'aire tegmentale ventrale (ATV) et le noyau accumbens constituent les centres majeurs de ce circuit qui en comporte plusieurs autres comme le septum, l'amygdale, le cortex préfrontal ainsi que certaines régions du thalamus.

Chacune de ces structures cérébrales participerait à sa façon à la réponse comportementale. Tous ces centres sont interconnectés et innervent l'hypothalamus, l'informant de la présence d'une récompense. Le noyau latéral et le noyau ventromédian de l'hypothalamus sont particulièrement engagés dans ce circuit de la récompense.

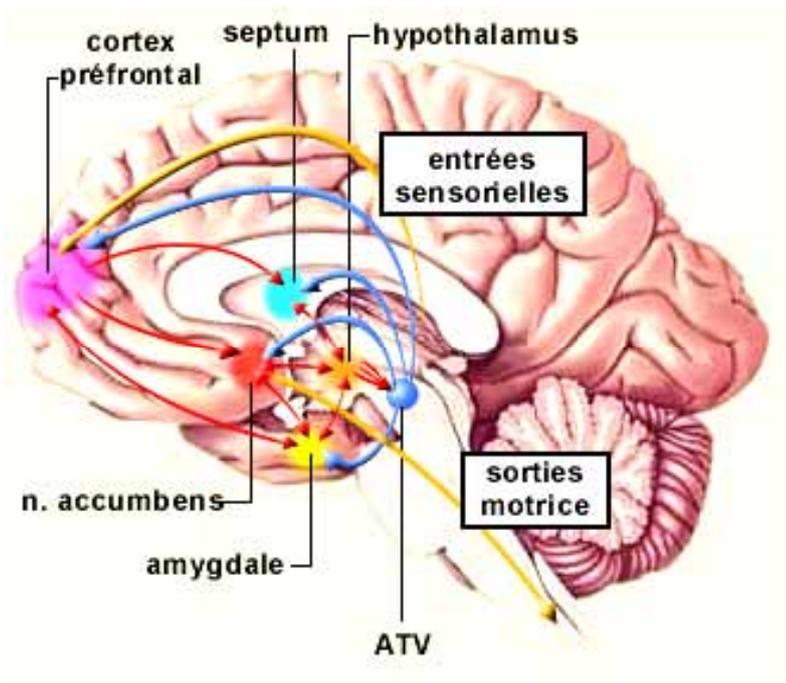


Figure 26. Le circuit de la récompense : un filet de connexions entre différentes structures cérébrales. (17)

L'hypothalamus agit en retour non seulement sur l'ATV, mais aussi sur les fonctions végétatives et endocrines de tout le corps par l'entremise de l'hypophyse (Figure 26).

Il n'y a pas de « centre du plaisir » dans le cerveau du rat, mais toute une structure en fer à cheval ouvert vers l'avant qui part du tronc cérébral, passe par le mésencéphale central (ATV), le MFB, l'hypothalamus latéral, l'aire septale, le noyau caudé. Quelques rares points sont situés dans le cortex frontal. Quand on stimule le MFB, on induit des réactions végétatives de bien-être : baisse du pouls, de la pression artérielle et de la respiration, contraction des pupilles et salivation.

La stimulation électrique des sites d'autostimulation dans l'hypothalamus latéral induit selon les lieux tous les comportements du rat : éveil sexuel, thermorégulation, soif, faim, relations sociales et parentales (ramener les petits), transport des objets, toilette. À l'état normal les comportements contribuant à la survie de l'individu activent les centres de l'hypothalamus et stimulent les circuits de récompense. Le renforcement de ces conduites a donc une valeur adaptative forte.

Les stimulations aversives provoquant la fuite ou la lutte activent le circuit de la punition (ou "*periventricular system*" (PVS) qui permet de faire face aux situations déplaisantes. Mis en évidence en 1962, ce système implique différentes structures cérébrales : hypothalamus, thalamus et substance grise centrale entourant l'aqueduc de Sylvius. Des centres secondaires se trouvent aussi dans l'amygdale et l'hippocampe. Ce circuit fonctionne dans le cerveau grâce à l'acétylcholine et stimule l'ACTH (« *adrenal cortico-trophic hormone* »), l'hormone qui stimule la glande surrénale et la libération d'adrénaline.

La stimulation des régions médianes de l'hypothalamus provoque des réactions aversives : fuite ou arrêt, comme si l'animal était puni, avec des réactions végétatives inverses de celles que l'on observe lors de la stimulation des zones de plaisir. En 1954, Delgado s'est rendu célèbre avec son expérience sur les taureaux de combat qui découvraient la peur dans l'arène après

stimulation de l'hypothalamus médian. Si le rat a la possibilité d'arrêter la stimulation par appui sur levier, il apprendra très vite à faire disparaître ce stimulus aversif.

Il est intéressant de noter que la stimulation du circuit de la punition peut inhiber le circuit de la récompense, appuyant ainsi l'observation courante que la peur et la punition peuvent chasser bien des plaisirs.

Le MFB et le PVS sont donc deux systèmes majeurs de motivation pour l'individu. Ils incitent à l'action afin d'assouvir les pulsions instinctives et d'éviter les expériences douloureuses.

Il en va tout autrement du troisième circuit, le système inhibiteur de l'action (SIA). La mise en évidence de ce système revient à Henri Laborit au début des années 1970. Il est associé au système septo-hippocampal, à l'amygdale et aux noyaux de la base. Il reçoit des informations du cortex préfrontal et envoie ses données à travers les fibres noradrénergiques du locus coeruleus et par les fibres sérotoninergiques du raphé médian. Certains reconnaissent d'ailleurs un rôle majeur à la sérotonine dans ce système. Le SIA est activé lorsque la lutte et la fuite apparaissent impossibles et que le choix d'un comportement ne se résume plus qu'à la soumission passive.

c. Les neuromédiateurs du système de récompense du cerveau

i. Les circuits à dopamine

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour tenter de cerner la relation entre dopamine et plaisir. La première et la plus simple établit un lien causal direct entre la sensation de plaisir et la dopamine. En d'autres termes, l'augmentation du taux de dopamine serait directement responsable de l'impact hédonique d'un comportement gratifiant. La dopamine est le neurotransmetteur clé du système cérébral de récompense.

D'autres expériences, en particulier celles montrant que l'augmentation de l'activité dopaminergique précède le comportement gratifiant, ont toutefois remis en question ce modèle. L'hypothèse que la dopamine agirait comme un facteur facilitant l'apprentissage a alors vu le jour. Selon ce modèle, la quantité de dopamine relâchée par notre cerveau avant une activité serait un reflet du potentiel de plaisir de ce comportement. Selon que l'expérience s'avère plaisante ou pas, le taux du prédateur dopamine s'ajusterait à la hausse ou à la baisse.

Toujours selon ce modèle, l'apprentissage permettrait à la réponse dopaminergique d'être transférée d'un stimulus inconditionnel (le thon pour votre chat) à un stimulus conditionnel (le bruit de l'ouvre-boîte). Cette hypothèse accorde donc à la dopamine un rôle central dans la façon d'apprendre à retenir les sources de gratification.

D'autres recherches ont remis en question ce rôle de modulateur de l'apprentissage. On a découvert que le taux de dopamine diminuait lors d'expériences d'autostimulation chez le rat, et ce, même si l'animal continuait à presser de façon compulsive le levier qui stimulait leur cerveau.

Est alors apparue l'hypothèse qui relie plutôt la dopamine à la nouveauté et à son pouvoir d'augmenter la motivation de l'animal à approcher l'objet gratifiant. Ce « pouvoir incitatif » serait une composante distincte de ce que nous appelons couramment la «recherche du plaisir». Autrement dit, le système dopaminergique serait nécessaire pour vouloir l'objet gratifiant, mais pas pour l'aimer ou pour apprendre à retenir de nouvelles sources de plaisir.

On distingue 8 voies dopaminergiques majeures dans le cerveau. Trois d'entre elles sont particulièrement importantes et prennent naissance dans le mésencéphale (Figure 27).

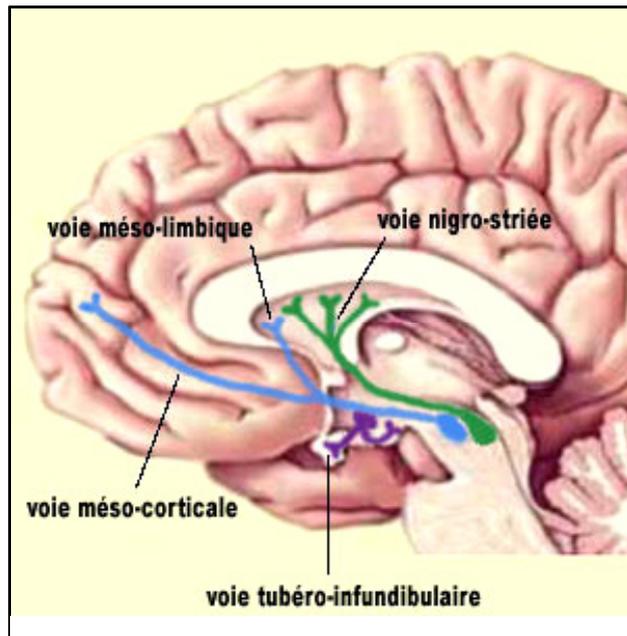


Figure 27. Voies dopaminergiques. (17)

Le faisceau dopaminergique qui est associé au circuit de la récompense, est constitué par la voie méso-limbique qui part des neurones de l'ATV et innerve plusieurs structures du système limbique dont le noyau accumbens. Cette voie est importante pour la mémoire et la motivation de nos comportements.

La voie méso-corticale part aussi de l'ATV mais innerve le cortex frontal et les structures avoisinantes. Un dysfonctionnement de cette voie pourrait être à l'origine de symptômes majeurs tels que les hallucinations et désordres de la pensée.

La voie nigro-striée projette des axones de la substance noire au striatum (noyau caudé et putamen), région impliquée dans le contrôle moteur.

Enfin, mentionnons une quatrième voie dopaminergique, la voie tubéro-infundibulaire, qui va de l'hypothalamus à l'hypophyse et influence la sécrétion de certaines hormones comme la prolactine.

ii. Les circuits des opiacés endogènes

La mise en évidence des enképhalines ou morphines naturelles endogènes dans le cerveau par Hugues et Kosterlitz date de 1975. Depuis cette date on a découvert d'autres substances de ce type comme les endorphines et par simplification on parle d'endorphines. Il s'agit de peptides possédant une petite taille qui ont des récepteurs spécifiques. Le cerveau a donc ses propres substances internes anti-douleur libérées dans toutes les situations de stimulation du système de récompense. Par un effet indirect en agissant sur les neurones inhibiteurs des neurones à dopamine, elles provoquent une libération de dopamine dans les noyaux accumbens, d'où la sensation de plaisir.

Les endorphines ont un rôle important dans la genèse des attachements et la cohésion du groupe social. Le jeune animal séparé de sa mère ou de son groupe social présente des signes de détresse (cris de « désespoir ») relié à un déficit de libération d'endorphines.

iii. Le circuit noradrénergique

Il existe dans le tronc cérébral un petit noyau, le locus coeruleus, qui ne comporte que des neurones de type noradrénergique et des axones très ramifiés qui irriguent pratiquement toutes les aires cérébrales. L'activité de millions de neurones est donc modulée par ces fibres noradrénergiques. Ce système pourrait intervenir dans la perception de l'environnement. La noradrénaline aurait une composante complexe, à la fois de plaisir et aversive.

Il y a trois dimensions dans le couple plaisir/déplaisir :

- une dimension extracorporelle qui correspond aux objets de plaisir, de désir ou de dégoût. Ils ont un pouvoir attractif ou répulsif. Le couple mère-petit est inclus dans cette dimension
- une dimension corporelle : le plaisir est lié à des manifestations du système nerveux parasympathique. Le déplaisir est sous la dépendance du système sympathique (effets inverses).
- une dimension temporelle correspondant aux apprentissages associés à des états de plaisir ou déplaisir.

Selon la théorie des opposants, les comportements (aspects cognitifs compris) s'inscriraient dans un champ de forces opposées approche-plaisir (hypothalamus latéral)/évitement-aversion (hypothalamus médian).

Le contraste affectif est un état de détresse qui apparaît quand on éloigne la source de plaisir (l'objet d'imprégnation chez l'oiseau, l'objet d'attachement chez l'enfant).

6. L'IMPLICATION DU CERVELET (2) (19) (24)

Le cervelet semble jouer plusieurs rôles : il emmagasine des séquences de mouvement apprises, participe à l'ajustement fin (« *fine tuning* ») et à la coordination de mouvements produits ailleurs dans le cerveau, et intègre le tout pour générer des mouvements fluides et harmonieux.

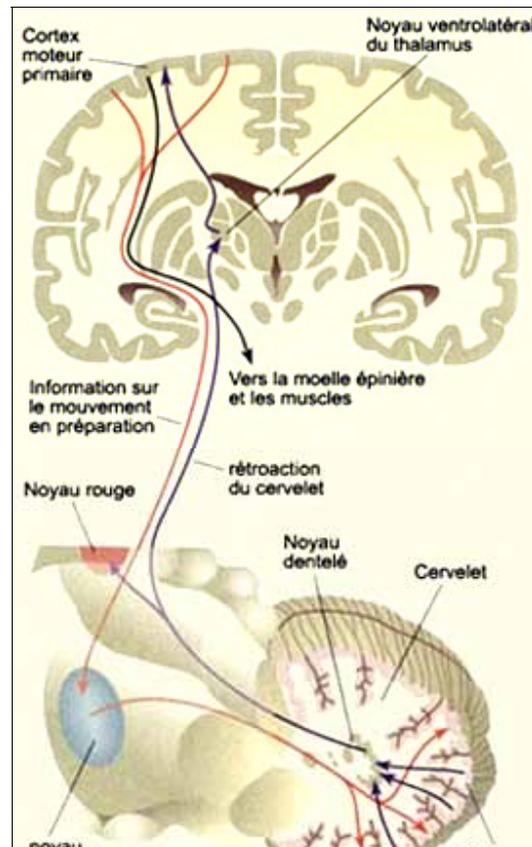


Figure 28. Neuroanatomie et connexions du cervelet. (17)

a.

b. Neuroanatomie

Le cervelet entretient d'étroites relations avec le cortex. Les aires motrices, somatosensorielles et pariétales postérieures de ce dernier envoient un important contingent d'axones vers les noyaux du pont situés dans le tronc cérébral. Les neurones du pont projettent ensuite leurs axones dans le cervelet (Figure 28).

Les deux hémisphères cérébelleux projettent en retour vers le cortex moteur, chez l'humain, par une voie impliquant le thalamus. Cette voie fait relais au niveau du noyau ventrolatéral (VLc) du thalamus. Les hémisphères cérébelleux influencent ainsi la musculature des membres.

c. Fonctions du cervelet

Le cervelet est une machine à apprendre et à mémoriser des mouvements grâce à ses connexions nerveuses modifiables où tout ce qui y est programmé est constamment comparé avec les résultats obtenus. Quand cette comparaison ne permet pas de réaliser de façon satisfaisante ce qui est attendu, l'activité cérébelleuse modifie de façon compensatoire la séquence de mouvement pour rendre l'action plus efficace. Cette mémoire procédurale se constitue donc automatiquement avec la pratique, sans l'aide d'un contrôle conscient.

Le cervelet jouerait également un rôle majeur dans l'apprentissage de la coordination entre les différents segments corporels. Le déplacement de chacun des segments du corps a un effet sur le suivant à cause de sa masse. Le cervelet apprendrait donc à calibrer les commandes musculaires en termes de temps et de force afin de corriger à l'avance l'effet de ces interactions sur la trajectoire.

Plus récemment, on lui a aussi découvert au cervelet un rôle dans le traitement d'informations sensorielles et dans les fonctions cognitives.

7. L'IMPLICATION DU CORTEX TEMPORAL (19) (24)

On connaît l'aire du langage de Wernicke dans le cortex temporal. Le cortex entorhinal, prérhinal et parahippocampique servent de lien avec l'hippocampe pour les stimuli déjà intégrés (les stimuli ne se projettent pas directement sur le cortex).

Les lobectomies temporales provoquent le syndrome de Klüver-Bucy chez le macaque : cécité psychique (ne reconnaissent pas les objets courants), tendance à l'oralité pour l'exploration des objets, hypermétamorphose (obsession de tout explorer, toucher, porter à la bouche et même avaler les objets non comestibles), hypersexualité des mâles envers mâles et femelles avec masturbation, modifications émotionnelles (animaux devenant dociles).

La partie limbique des lobes temporaux semble impliquée, une ablation de la seule partie néocorticale n'entraîne pas l'apparition de maladie.

Le paradigme de reconnaissance différée avec non-appariement (DNMS) est très utilisé pour tester les capacités cognitives des chimpanzés et consiste à placer devant l'animal un objet qui est récompensé. Après un délai variable (de quelques secondes à quelques minutes) pendant lequel l'objet n'est pas visible, on propose à l'animal le même objet associé à un objet nouveau. La bonne réponse consiste à choisir l'objet nouveau. Cette tâche est parfaitement maîtrisée par un singe normal, même avec un délai de plusieurs minutes, mais chez l'animal lésé l'oubli augmente avec le délai. Cela traduit un déficit dans la mémoire de l'objet récompensé.

On trouve dans le cortex temporal du mouton des neurones qui réagissent à des stimuli variés comme d'autres moutons (augmentation de la réponse si augmentation de la taille des cornes), le berger et le chien. Ces cellules codant pour divers types de réponses sont appelées cellules facio-sensibles. L'univers visuel du mouton est limité, mais il est mémorisé par des neurones spécialisés du cortex temporal.

Le singe est un animal très visuel, le cortex temporal inférieur permet les discriminations visuelles. Il existe aussi chez le singe des cellules facio-sensibles dans cette zone. Elles sont peu nombreuses, 5% des neurones, et permettent le codage des faces des autres singes de la troupe. Si on présente des images de différents singes ou de vues de face, de profil, des yeux, des aires

différentes vont s'allumer en RMN. Il y a reconnaissance des visages familiers mais aussi des signaux de menace. Il y a donc possibilité d'attribuer des intentions à l'autre.

Dans l'attention visuelle conjointe, l'animal est capable d'orienter son regard vers un endroit fixé par un congénère. Cela existe chez les chimpanzés et les gorilles, probablement chez les macaques et signifie que l'animal est capable de deviner les centres d'intérêts d'un congénère. C'est le début de la « lecture de l'esprit ». Cette aptitude apparaît très tôt chez le bébé humain, vers 12 mois et est liée à la maturation du cortex temporal.

8. L'IMPLICATION DU CORTEX FRONTAL

Le cortex frontal est très développé chez les mammifères (hypertrophié chez l'homme). On y trouve en particulier à gauche l'aire de Broca ou aire du langage, dont les lésions entraînent des aphasies. Le cortex frontal, et notamment la partie préfrontale, est une zone associative par excellence, sans projections sensorielles directes. Son rôle est demeuré longtemps inconnu, mais les recherches avec la RMN et la TEP ont beaucoup progressé.

Les lésions bilatérales du cortex préfrontal chez le ouistiti affectent les fonctions cognitives : il n'y a plus de jeu, plus d'épouillage, plus d'activité sexuelle, plus de hiérarchie envers les autres animaux du groupe, comme si le « savoir social » du singe était perdu.

La taille du néocortex des primates est proportionnelle à la taille de leurs groupes sociaux (cf partie II.1 Historique).

Au sein du cortex frontal, on distingue la région supraorbitale qui contrôle les réponses émotionnelles et la région latérale impliquée dans les processus intentionnels. Si l'on soumet un singe à des tâches de mémorisation de cibles sur un écran, c'est cette zone qui intervient. La mémoire de travail est donc située dans le cortex frontal (qui reste en relation avec le cortex pariétal et le cortex temporal inférieur). Enfin, le cortex préfrontal intervient dans les tâches de reconnaissance différée avec non-appariement (cf supra).

L'activité des neurones du cortex préfrontal pendant la durée de rétention de l'information, par exemple 20 secondes, est un bon indice de mémorisation. Si le neurone devient inactif, l'animal se trompe. L'hippocampe permet la comparaison des stimuli, puis le cortex frontal les récupère pour les utiliser dans les tâches cognitives.

Le cortex préfrontal intervient dans les tâches cognitives complexes comme il l'est observé par les *learning sets* (apprentissage à apprendre). Ces tâches correspondent à l'apprentissage d'une règle : quand l'animal a réussi une tâche (par exemple choisir l'objet identique à un modèle), on inverse la consigne (choisir l'objet différent). Avec la répétition des tâches, l'animal doit améliorer sa performance. Cela devient impossible en cas de lésions du cortex préfrontal.

9. CONCLUSION

Le système limbique tient deux rôles primordiaux. C'est le centre de la manifestation des émotions, se rapportant soit aux motivations alimentaires (attirance, faim, appétit) soit aux instincts de conservation en cas de danger (combattre ou fuir, c'est-à-dire agressivité, ou répulsion), soit aux instincts fondamentaux de la sexualité.

Le système limbique échange de nombreuses relations avec l'hypothalamus. Il est aussi en relation avec les aires associatives du cortex et spécialement les aires pré-frontales qui ont des fonctions psycho-affectives se rapportant à la personnalité des individus. Toutes ces régions sont connectées, dans les deux sens, par le faisceau médian du télencéphale.

C'est aussi le centre de la mémoire. À l'intérieur du système limbique, le circuit de Papez, utilisant le tubercule mamillaire, le noyau antérieur du thalamus, le gyrus cingulaire, la région de l'hippocampe et le fornix, est responsable de la mémoire de fixation.

L'hippocampe n'est pas nécessaire à la mémoire immédiate, mais essentiel à la consolidation des informations et impliqué dans le traitement de l'information spatiale. Il n'est pas indispensable au rappel d'une information consolidée qui implique des structures corticales. Le stockage de l'information consolidée fait intervenir des structures néocorticales.

L'amygdale intervient dans la connotation émotionnelle au moment de l'encodage et module l'efficacité de celui-ci. Elle intervient avec le cortex frontal médian dans un processus dynamique « d'effacement » d'une mémoire à connotation émotionnelle, mécanisme faisant intervenir les récepteurs cannabinoïdiques et des cannabinoïdes endogènes.

Pour résumer les relations existant entre les différentes mémoires et les structures cérébrales :

- La mémoire procédurale :
 - acquisition graduelle d'habilités (savoir faire) sensorielles, motrices et/ou cognitives
 - noyaux gris centraux, le cortex moteur et le cervelet
- L'amorçage ou priming :
 - facilitation dans le traitement d'un item du fait d'une préexposition (ne nécessite pas un rappel conscient de l'épisode d'encodage)
 - distribution plus diffuse des circuits impliqués mais excluant les lobes temporaux
- La mémoire sémantique :
 - savoirs et connaissances partagés avec d'autres membres de sa culture ;
 - organisation des connaissances conceptuelles régions postérieures du cortex (cortex temporal ventral) pour l'organisation des connaissances ; le rappel et la sélection des connaissances conceptuelles impliquent le cortex préfrontal
- La mémoire épisodique (« what, where, when ») :
 - encodage et rappel d'événements relatifs à l'expérience personnelle
 - cortex préfrontal (gauche) et l'hippocampe
- La mémoire de travail :
 - maintien et manipulation de l'information dans le registre conscient.
 - controverse entre l'organisation neuroanatomique basée sur le processus (cortex préfrontal) ou sur la nature du stimulus (cortex préfrontal, pariétal et temporal).

Les structures nerveuses centrales sont ainsi le site de nombreux mécanismes cellulaires et moléculaires permettant la mise en place de la mémoire et des apprentissages.

Troisième Partie

BASES CELLULAIRES ET MOLÉCULAIRES DE L'APPRENTISSAGE ET DE LA MÉMOIRE

Cajal, histologiste espagnol, postule en 1894 que l'apprentissage doit entraîner des modifications morphologiques permettant une efficacité plus grande des connexions synaptiques et que cela sert de mécanisme à la mémorisation.

Cette idée ne fut pas explorée sérieusement jusqu'en 1948 où Konorski (psychologue polonais) suggère que les associations de stimuli lors d'un apprentissage produiraient 2 types de faits : une modification transitoire de l'excitabilité des neurones et des modifications durables des neurones, avec la mise en place de nouvelles connexions, d'où la notion de plasticité.

Cette plasticité neuronale est très contestée notamment par Eccles qui admet l'idée de modifications de l'excitabilité mais réfute celle de nouvelles connexions.

Le premier apport à la théorie de l'excitabilité est réalisé en 1949 par Hebb (psychologue canadien) qui élabore un modèle pré et post-synaptique de l'apprentissage : il y a mémorisation quand il y a coïncidence entre l'arrivée du stimulus conditionnel et la réponse du neurone au stimulus inconditionnel. Cela entraîne une modification durable du fonctionnement du neurone.

De nos jours, la " règle de Hebb " demeure l'un des facteurs déterminants pour prédire quelles synapses vont être renforcées dans un réseau de neurones. Plus récemment, on a mis en évidence d'autres caractéristiques de la mise en réseaux d'assemblées neuronales. On sait par exemple que la PLT (potentialisation à long terme) qui mène au renforcement synaptique est très spécifique aux neurones actifs simultanément, et uniquement à ceux-là. On sait aussi qu'en plus d'être associative, elle peut aussi être coopérative : l'activité convergente de plusieurs neurones sur un seul facilite le renforcement de ces synapses.

Un autre modèle un peu différent est présenté en 1965 par Kandel et Tauc : le modèle des interactions locales. Pendant les dix dernières années des progrès significatifs ont été réalisés dans ce domaine et les deux mécanismes coexistent actuellement.

Une contribution supplémentaire à ces modèles est apportée par Changeux et Edelman qui énoncèrent en 1976 la théorie de la stabilisation sélective des synapses au cours du développement témoignant de la plasticité du système nerveux en période de croissance, prélude à l'existence de la plasticité au cours des apprentissages.

1. LE DEVELOPPEMENT DU SYSTEME NERVEUX (4) (22) (29)

a. Epigénèse

Les principales particularités du système nerveux (forme macroscopique, position des principaux nuclei et faisceaux) sont établies bien avant la naissance : on parle d'un « *hardwiring* » du cerveau.

À la naissance, le développement du système nerveux est loin d'être terminé.

La croissance des neurones se caractérise par l'expansion de l'arbre dendritique et la formation des axones collatéraux et des boutons synaptiques (Figure 29).

Ces phénomènes permettent une accélération de la conduction ainsi qu'une meilleure précision et efficacité des réseaux neuronaux.

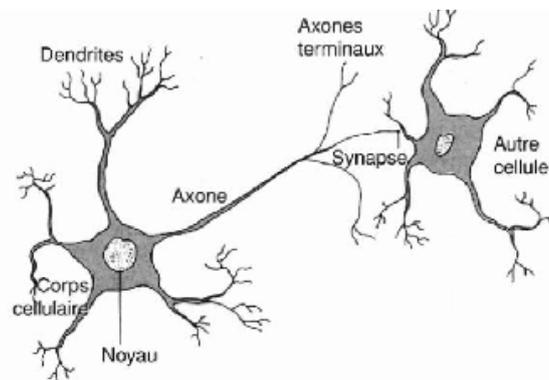


Figure 29. Représentation de deux cellules neuronales. (29)

La myélinisation des connections cortico-corticales a lieu au cours de la même période et signe une maturation fonctionnelle.

b. L'influence de l'environnement sur le développement du système nerveux

La question de savoir comment la croissance post-natale du système nerveux et l'établissement de millions de nouvelles synapses dépendent des interactions cerveau/environnement n'a pas encore trouvé de réponse finale.

La croissance post-natale du cerveau est largement déterminée par le génome mais le statut fonctionnel final des différents systèmes neuronaux et des réseaux dépend, dans une grande mesure, de sa propre utilisation durant une période particulière.

L'activité est nécessaire pour le développement normal du système nerveux. Cela ne concernant pas l'établissement des connections d'un groupe cellulaire à un autre mais plutôt le nombre final de synapses, leur distribution précise et les effets post-synaptiques.

i. Modifications structurales des neurones au cours du développement lors de privations sensorielles

Des privations sensorielles précoces entraînent des altérations anatomiques et fonctionnelles des neurones concernés. Les privations visuelles chez le chaton provoquent un déficit visuel définitif au niveau du cortex visuel. Couvrir une paupière d'un chaton nouveau-né, entraîne un déséquilibre entre les deux yeux. À 3 mois, le déficit visuel définitif et l'animal est aveugle de cet œil. La rétine n'est pas touchée mais les voies (corps genouillés) et le cortex visuel le sont. Les colonnes de projection correspondant à l'œil aveugle ont dégénéré.

On parle alors d'amblyopie (déficit visuel non lié à un défaut de l'œil). On a aussi entraîné des chatons à vivre en univers visuel très limité, par exemple dans un carrousel où le seul univers visuel est formé de lignes horizontales ou verticales. Dans ce cas, seule la vision stimulée est fonctionnelle. L'animal élevé en milieu vertical ne verra pas les lignes horizontales et sera incapable de monter un escalier. L'animal élevé en milieu horizontal se heurtera aux angles de portes.

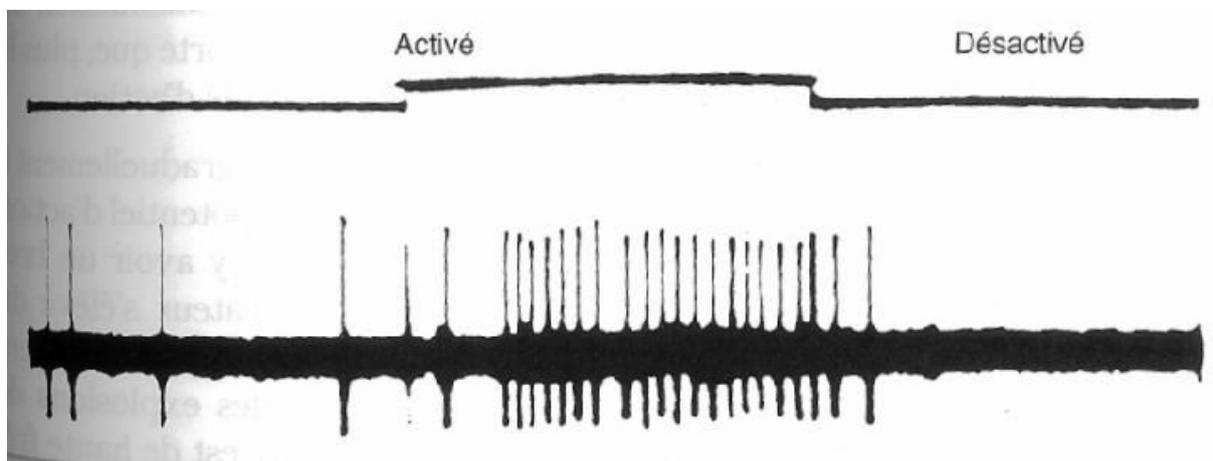


Figure 30. Enregistrement extracellulaire des impulsions nerveuses d'un neurone du cortex visuel d'un chat. On peut remarquer l'augmentation de fréquence quand le stimulus est activé. (29)

ii. Modifications structurales des neurones au cours du développement en milieu enrichi

Les travaux pionniers de Rosenzweig montrent que la quantité et la qualité des stimulations apportées par l'environnement peuvent être très importantes dans le développement de l'animal et avoir un effet plus général et non spécifique que les privations sensorielles spécifiques. Rosenzweig a élevé des rats à partir du sevrage dans de grandes cages, avec de nombreux congénères et des objets variés changés régulièrement.

Le milieu enrichi favorise un développement corporel plus rapide et plus achevé. L'aptitude à apprendre un labyrinthe est meilleure.

En milieu appauvri, les performances comportementales plafonnent à un niveau plus bas.

La maturation nerveuse est liée à ce développement : le cortex est plus épais, les contacts synaptiques des neurones du cortex et du cervelet sont plus nombreux en milieu enrichi (plus de dendrites et plus d'épines dendritiques, 9400 synapses/neurone en milieu enrichi +/-20%), et l'activité enzymatique de ces neurones plus forte. Cela traduit un réseau neuronique plus

dense et plus complexe, certainement plus efficace et engendrant des capacités d'apprentissage plus grandes.

iii. Influence de l'environnement sur le développement des systèmes neurochimiques

Il est notable que les animaux sauvages ont un cerveau plus grand que leurs congénères captifs. Darwin avait déjà entrevu ce phénomène par une comparaison entre des animaux domestiques et leurs cousins sauvages. Les arborisations dendritiques sont plus étendues chez des rats élevés dans un vaste espace avec des jouets rappelant un environnement naturel.

L'influence environnementale responsable peut intervenir très tôt. Des animaux nés en milieu naturel puis capturés ont un cerveau de taille identique. La différence n'est pas génétique car la première génération née en captivité possède un cerveau plus petit que leurs contemporains sauvages. Il est possible que cette différence de taille soit due à un niveau d'apprentissage différent. En effet, la vie sauvage demande un répertoire plus important de comportements adaptatifs. L'expérience produit des changements importants dans le cerveau.

Certaines zones spécifiques du cerveau peuvent se développer en fonction de l'expérience. On connaît l'exemple des mésanges qui cachent les graines pour l'hiver. Si on empêche le fourragement avec stockage chez les jeunes, on bloque la croissance des formations neuronales spécifiques (zone appelée HC comparable à l'hippocampe des mammifères avec rôle dans la mémoire spatiale) permettant la mémoire à long terme chez les animaux.

Une déficience en tryptophane TRY, précurseur de la sérotonine, entraîne une baisse des capacités d'apprentissage de l'adulte. Des rats nourris uniquement au maïs (déficient en TRY) ou des drosophiles élevées en milieu carencé en TRY présenteront par la suite une baisse des capacités d'apprentissage. Ce déficit peut être causé par une baisse de la vigilance liée à l'insuffisance en sérotonine. La choline est aussi importante pour le développement du cerveau (elle intervient dans la fabrication des membranes cellulaires) et des suppléments chez l'animal pendant la gestation et postpartum amélioreront de 10 à 20% les capacités d'apprentissage de la progéniture.

c. Période critique et stabilisation sélective

L'aptitude d'un cerveau mature à conduire une information sensorielle dépend, de façon critique, du système utilisé pendant une période spécifique dans le développement post-natal précoce. Plus tard, une stimulation ne pourra compenser pleinement le manque d'utilisation de ce système durant la période normale de développement rapide.

Des expériences portées sur le système moteur chez de jeunes rats réalisant différentes tâches motrices montrent que certains sujets développent plus de synapses par neurones dans leur cortex cérébelleux. Le facteur décisif n'est pas le niveau d'activité motrice mais plutôt l'activité impliquée dans l'apprentissage de nouveaux comportements moteurs.

L'apprentissage de certaines techniques serait accompagné par des changements synaptiques dans les aires corticales impliquées dans cette tâche. Chez des singes montrant une amélioration de leurs performances à distinguer des tonalités de fréquences différentes, la part du cortex auditif représentant ces fréquences particulières s'accroît également.

La théorie de la stabilisation sélective a été présentée par Changeux en 1983 : les synapses utilisées au cours du développement sont stabilisées, les autres dégénèrent.

La stabilisation sélective, qui a été qualifiée de « darwinisme neuronal », n'est possible que pendant une période critique.

Ce terme de « période critique » s'applique au développement d'une fonction particulière du système nerveux et se réfère à la période pendant laquelle le sous-système est au maximum de sa plasticité (capacité d'adaptation structurale et fonctionnelle maximale). Ces périodes critiques surviennent à moments différents et varient en durée pour chaque système et les comportement.

Cette période débute avec une prolifération des synapses déterminée génétiquement dans un réseau neuronal particulier.

Exemple chez le chat :

Le nombre de synapses par neurones augmente de la naissance jusqu'à l'âge adulte dans le cortex visuel. La plus forte croissance commence à 8 jours (ouverture des yeux) pour se terminer à 1 mois.

Cette augmentation n'a lieu que si le cortex visuel est utilisé.

Un groupe de chatons aux paupières suturées dans la première semaine post-natale et un second groupe avec les nerfs optiques coupés ont été suivis ainsi qu'un groupe témoin.

Les deux premiers groupes ont 30% de synapses/neurones en moins dans leur cortex visuel que le groupe témoin intact. On observe des effets identiques que les signaux afférents de la rétine au cortex visuel soient coupés ou que le cortex soit privé d'une stimulation sensorielle compréhensible et importante (lorsque les paupières sont suturées, il existe toujours des potentiels d'action le long du nerf optique).

La phase de prolifération synaptique est limitée en durée et doit coïncider avec l'utilisation efficace du système pour assurer un développement optimal.

Des bébés singes privés d'utiliser leur vision jusqu'à l'âge de 3 à 6 mois ont besoin de plusieurs mois ensuite pour apprendre à distinguer un rond d'un carré alors que le bébé normal y arrive en quelques jours.

Bien que la période d'intense prolifération synaptique soit brève et bien définie, la période critique pour le développement fonctionnel est habituellement plus longue et ne nécessite pas d'être bien délimitée.

Les aspects de la vision ont des périodes sensibles distinctes et les neurones des différentes couches du cortex visuel acquièrent leurs propriétés caractéristiques à des divers moments.

Comparée à d'autres phases de développement, une période critique est caractérisée par une plasticité et une vulnérabilité croissantes des structures nerveuses impliquées.

Les mécanismes cellulaires sous-jacents à l'accroissement de la plasticité durant la période critique ne sont pas entièrement connus. On sait que les monoamines jouent un rôle important dans le cortex cérébral pendant la phase de prolifération synaptique. Au cours du développement, les fibres monoaminergiques sont les premières à croître. Après la période critique, le taux de monoamines diminue. Elles assurent la réceptivité nécessaire des neurones à de nouvelles synapses.

Ainsi l'absence de stimulation, l'absence d'opportunité d'entraînement ou l'exposition à des influences dangereuses peuvent avoir de sérieux effets pendant la période critique par rapport à d'autres périodes.

2. PHÉNOMÈNES SYNAPTIQUES ET PLASTICITÉ DES RÉSEAUX DE NEURONES (7) (10) (11) (19) (20) (22) (30) (34)

C'est en 1950 que le psychologue américain Donald Hebb postule l'hypothèse que les synapses seraient malléables: l'efficacité avec laquelle elles connectent deux neurones pourrait varier en fonction de l'activité passée. Plus une synapse est utilisée, mieux elle laisserait passer le courant. Selon lui, les synapses pourraient être grandement impliquées dans la mémorisation. Hebb ne peut pas voir plus juste: la synapse est aujourd'hui considérée comme pleinement malléable et c'est cette malléabilité -la plasticité synaptique- qui permet aux neurones de stocker des informations. Chaque information stockée dans le cerveau augmente donc l'efficacité de la connexion entre deux neurones. Mais comment la connexion entre deux neurones peut-elle augmenter en efficacité et ainsi stocker une information? D'importants mécanismes moléculaires sont mis en jeu et parmi ceux-ci, la potentialisation à long terme (PLT) est le mieux étudiée.

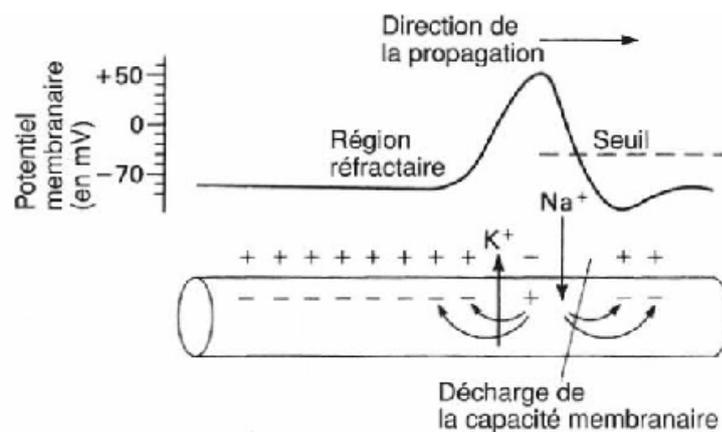


Figure 31. Dépolarisation et création d'un potentiel d'action. (29)

a.

b. Phénomènes synaptiques chez les invertébrés

L'aplysie de Californie est une limace de mer, très étudiée par les neurobiologistes car son système nerveux central est simple avec quelques milliers de neurones tous identifiés (morphologie, connexions, médiateur libéré), dont certains sont géants. Éric Kandel (prix Nobel 2000) a beaucoup étudié cet animal à partir des années 1960 chez qui il y a identifié des modifications du fonctionnement synaptique.

i. Habituation et sensibilisation chez l'aplysie

L'aplysie respire par des branchies (appelées aussi l'ouïe) protégées par le manteau. Le réflexe de retrait des branchies est bien connu : si on excite le siphon ou le manteau de l'animal par un jet d'eau on observe une contraction des branchies qui lui permet de se protéger.

Le réflexe est déclenché par l'activation d'un circuit monosynaptique au niveau du ganglion abdominal, celui-ci comporte seulement 24 neurones sensoriels à acétylcholine. Le neurone

sensoriel transmet le message directement au motoneurone qui commande la contraction et permet le retrait des branchies.

- **Habituation**

Si on procède à une série de stimulations toutes les 10 secondes directement dans le corps cellulaire du neurone sensoriel, on constate que l'activité du neurone sensoriel reste stable mais la réponse du motoneurone baisse (les PPSE diminuent) et le réflexe finit par disparaître. L'habituation est donc un phénomène lié à la modification du fonctionnement de la synapse entre le neurone sensoriel et le motoneurone.

Lors du fonctionnement de la synapse : 3 types de canaux sont activés lors de l'arrivée du potentiel d'action. Les canaux à K^+ règlent la sortie du potassium, les canaux à Na^+ l'entrée du sodium et les canaux à Ca^{++} sont sous l'influence inhibitrice des canaux à K^+ . Le calcium permet la libération du neurotransmetteur par les vésicules synaptiques.

Lors de l'habituation, la répétition des influx entraîne une ouverture des canaux à K^+ donc la fermeture de l'entrée de calcium. La déplétion de calcium induit une inhibition du bouton synaptique qui ne peut plus libérer le neurotransmetteur. L'arrivée d'un influx nerveux sera inefficace, il y a habituation.

L'habituation est donc un processus présynaptique : c'est le neurone présynaptique qui devient moins efficace (le nombre de quanta de neuromédiateur libérés est plus faible).

- **Sensibilisation**

Un bref stimulus électrique sur la tête de l'aplysie entraîne un retrait important des branchies. Après cette stimulation, l'activation du siphon par un jet d'eau provoque un retrait encore plus important: cela correspond à la définition de la sensibilisation où un stimulus devient plus efficace. Ce phénomène est lié à un interneurone facilitateur à sérotonine (appelé L29) qui vient coiffer le bouton synaptique du neurone sensoriel.

L'interneurone facilitateur libère de la sérotonine capturée sur la membrane du neurone sensoriel par un récepteur spécifique associé à la protéine G. Cela entraîne la libération d'AMPC (AMP cyclique = messenger intracellulaire) dans ce neurone sensoriel. Il s'ensuit une série de réactions chimiques qui aboutit à la fermeture des canaux à potassium et donc à l'ouverture des canaux à calcium. La libération des vésicules synaptiques est alors favorisée.

ii. Apprentissage associatif chez l'aplysie

Un conditionnement pavlovien est possible chez l'aplysie : le stimulus conditionnel (SC) est un jet d'eau peu efficace, le stimulus inconditionnel (SI) un choc électrique qui provoque le retrait des branchies. Le conditionnement va consister à associer le SC au SI. Après la période d'association le SC à lui seul provoque le retrait des branchies qui est d'ailleurs beaucoup plus fort qu'un simple stimulus sensibilisateur. Logiquement, on retrouve les mêmes neurones que précédemment : le SC arrive sur le neurone sensoriel, suivi immédiatement du SI par l'interneurone facilitateur qui vient coiffer le bouton synaptique du neurone sensoriel.

L'arrivée simultanée de ces deux influx provoque des mécanismes biochimiques complexes avec l'intervention de diverses protéines impliquées, commençant par une activation d'une

enzyme, l'adényl-cyclase, plus importante que celle provoquée indépendamment par chaque stimulus. Ensuite il y a formation d'AMPC (2nd messenger) qui active une autre enzyme, la protéine kinase. Cela entraîne la phosphorylation du canal potassique qui se ferme et corrélativement l'ouverture des canaux à Ca^{2+} , donc une augmentation de libération du neurotransmetteur (Ach).

Ces phénomènes se retrouvent chez tous les invertébrés, ce qui souligne une convergence étonnante des mécanismes de l'apprentissage. On les retrouve chez la drosophile où de nombreux mutants ont été identifiés. Si l'un des maillons de la chaîne est anormal (par mutation génétique), tout le système est bloqué et l'animal n'apprend pas.

c. Phénomènes synaptiques chez les vertébrés

Chaque fois qu'un individu apprend quelque chose, des circuits nerveux sont modifiés dans son cerveau.

L'apprentissage repose sur la plasticité des circuits du cerveau, c'est-à-dire la capacité des neurones à modifier de façon durable l'efficacité de leur transmission synaptique.

Le façonnage d'un réseau s'effectue donc à partir et grâce à un câblage préexistant. Certains de ces réseaux pré-cablés, jouent d'ailleurs un rôle clé dans la formation des souvenirs.

i. La synapse glutamatergique

Les neurones glutamatergiques sont ceux utilisant le glutamate comme neurotransmetteur au niveau de leur synapse. Un peu plus du tiers des neurones du cerveau sont glutamatergiques.

Le bouton synaptique de la synapse glutamatergique est composé de centaines de vésicules synaptiques contenant ce neurotransmetteur. On trouve aussi sur ce bouton des canaux calciques activés par l'arrivée d'un potentiel d'action qui s'ouvrent alors et laissent entrer du calcium à l'intérieur du bouton.

Cette entrée provoque à la dépolarisation des vésicules synaptiques qui fusionnent avec la membrane et laissent s'échapper des milliers de molécules du neurotransmetteur dans la fente synaptique. Celles-ci y diffusent et vont se fixer aux récepteurs glutamatergiques de la dendrite connectée à ce bouton synaptique. Cette fixation du glutamate aux récepteurs mène à la dépolarisation de la dendrite par entrée d'ions sodium (positifs) et y créera une stimulation.

Il existe cinq types différents de récepteurs à glutamate sur les neurones: le AMPA, le NMDA, le Kainate, le L-AP4 ainsi que le métabotrope. Nous nous intéresserons particulièrement aux deux récepteurs impliqués dans la PLT: le AMPA et le NMDA.

Le récepteur AMPA est un récepteur ionotrope c'est-à-dire couplé à un canal ionique: le canal à sodium. La fixation de glutamate l'active. Le canal sodique qui lui est couplé s'ouvre, les ions Na^+ entrent par diffusion, la dendrite se dépolarise et le potentiel local se propage jusqu'au corps cellulaire.

Ce récepteur joue donc le rôle de traducteur des signaux chimiques envoyés par le bouton synaptique du neurone présynaptique en stimulations électriques sur la dendrite du neurone postsynaptique sur laquelle il est situé (Figure 31).

Le récepteur NMDA est également un récepteur ionotrope calcique. Le canal calcique est cependant bloqué par des ions magnésium (Mg^{2+}). Même si du glutamate se fixe à la surface du récepteur NMDA, l'active et ouvre le canal à calcium, aucun ion Ca^{2+} ne peut entrer, dû au blocage du canal par les ions Mg^{2+} . Pour que ceux-ci se retirent du canal, le potentiel

membranaire de la dendrite doit être aux alentours de 30 mV. Le potentiel membranaire des dendrites est en fait très rarement à 30 mV puisque leur potentiel de repos est de 70 mV et que les potentiels locaux qu'elles conduisent sont la plupart du temps inférieurs à +1 mV (Figure 31).

Les stimulations envoyées par des neurones se connectant à un neurone doivent être remarquablement nombreuses et à haute fréquence pour permettre l'entrée de calcium via les récepteurs NMDA de ce neurone. En effet, si ce neurone reçoit tout à coup simultanément de nombreuses et répétitives stimulations sur ses dendrites, le potentiel membranaire de certaines d'entre elles peut alors atteindre les 30 mV. Cela est suffisant pour provoquer l'expulsion des ions Mg^{2+} des canaux calciques de certains des récepteurs NMDA de ces dendrites pour un très court laps de temps. Des centaines d'ions calcium en profitent pour entrer à l'intérieur de ces dendrites. Cette entrée de calcium activera des mécanismes qui permettennt de renforcer certaines des synapses qui avaient atteint les 30 mV.

C'est donc le récepteur NMDA qui s'occupe d'accepter ou non le renforcement d'une synapse. Il accepte très rarement et uniquement lorsque les dendrites reçoivent d'intenses stimulations. Cette propriété du récepteur NMDA qui lui permet de "sélectionner" les informations est importante et fait de lui le récepteur de la PLT. Finalement, après que les molécules de glutamate aient été libérées par les boutons synaptiques et qu'elles aient activé les récepteurs postsynaptiques, elles sont recaptées par les boutons synaptiques où elles pourront être réutilisées pour assurer une nouvelle transmission synaptique.

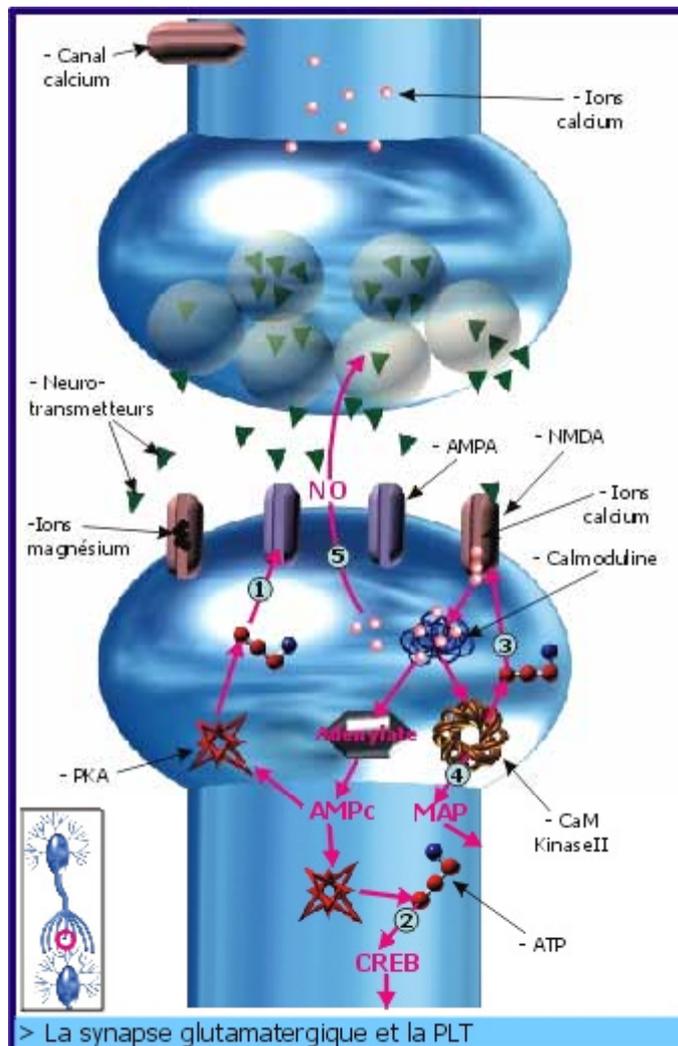


Figure 32. Fonctionnement de la synapse glutaminergique. (19)

ii. Les mécanismes de la PLT

La potentialisation à long terme peut être définie comme l'augmentation d'amplitude de la réponse postsynaptique à la suite d'une intense activation présynaptique.

L'intense activation est généralement courte (< 1 seconde) mais de fréquence élevée (> 100 Hz) : exactement ce qu'il faut pour évacuer les Mg^{2+} du canal calcium du récepteur NMDA.

Des expériences menées sur des lapins et pratiquées par l'anglais Tim Bliss et le suédois Terje Lomo démontrèrent en effet qu'après avoir stimulé brièvement, régulièrement et à haute fréquence un neurone présynaptique, le neurone postsynaptique connecté à lui réagissait plus vite et plus fort et ce, durant plusieurs semaines.

Deux stratégies existent pour renforcer une synapse. La première est d'augmenter le nombre de molécules de neurotransmetteur libérées. Il y a plus de messagers et donc le message passera évidemment bien mieux. Cette stratégie concerne la zone présynaptique de la synapse: le bouton synaptique. La deuxième implique plutôt la zone postsynaptique de la synapse: la dendrite. Elle consiste à augmenter l'efficacité de la réception du message: il y a plus de récepteurs et/ou ceux-ci s'ouvrent beaucoup plus facilement.

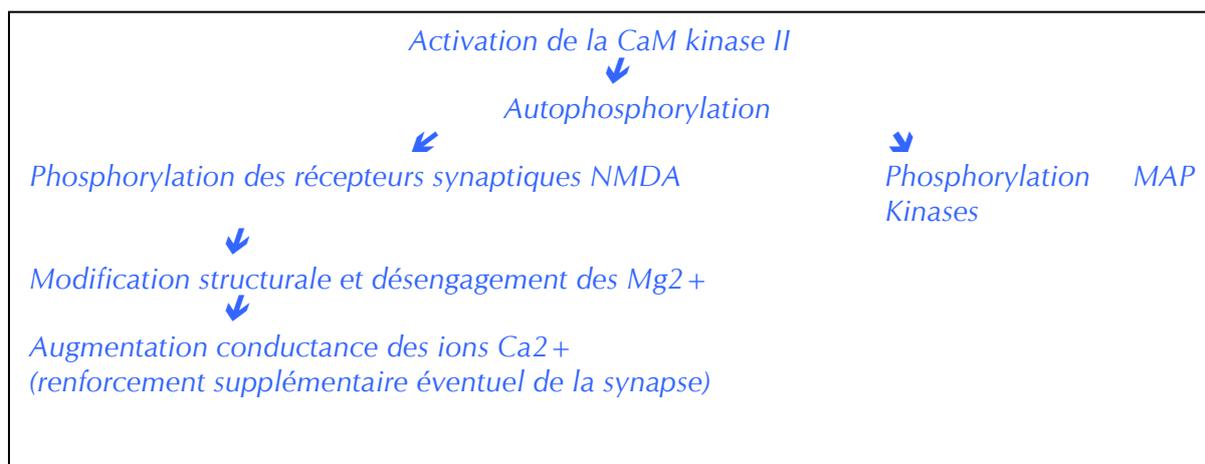


Figure 34. Deuxième processus de la PLT: meilleure efficacité des récepteurs NMDA après leur phosphorylation.

En outre, les CaM kinases II phosphorylent les MAP kinases qui construisent le squelette du neurone en agencant de façon spécifique certaines protéines. La fixation de groupements phosphates sur chacune des MAP kinases libérera de l'énergie par formation de liens chimiques et activera donc ces MAP kinases. Elles placeront des protéines de manière à augmenter la densité des dendrites. La réception des transmissions synaptiques sera encore optimisée. Le message passera mieux et la synapse aura été renforcée.

Un autre mécanisme moléculaire de la PLT est la formation de monoxyde d'azote. En effet, l'entrée importante d'ions calcium via le récepteur NMDA activé entraîne également la formation d'un gaz: le monoxyde d'azote (NO). Celui-ci remonte à travers les fentes synaptiques et se rend aux boutons synaptiques des synapses à renforcer, et provoque la formation de nouveaux neurotransmetteurs. La synapse vient d'être renforcée cette fois au niveau présynaptique contrairement aux autres processus énumérés ci-haut. Il y a plus de messagers et le message passera mieux.

Les cinq processus de la PLT sont :

- la phosphorylation des récepteurs AMPA,
- la phosphorylation de la protéine CREB,
- l'activation de la protéine kinase II calmoduline-dépendante,
- la phosphorylation des MAP kinases et
- la formation de monoxyde d'azote.

Ces cinq processus évoqués amènent à :

- une synthèse accrue de récepteurs AMPA,
- une efficacité supérieure des récepteurs AMPA et NMDA,
- une densité en dendrites et en récepteurs plus importante et
- une augmentation des neurotransmetteurs (par NO).

Ces processus de PLT que nous venons de décrire concernent les synapses de neurones glutamatergiques. Bien que ces neurones permettent le stockage définitif d'informations grâce à la PLT, ce sont les neurones cholinergiques qui leur commandent de le faire.

iii. La synapse cholinergique

Le bouton synaptique de la synapse cholinergique est composé lui aussi d'un canal calcium qui permet d'activer les vésicules synaptiques contenant les neurotransmetteurs d'acétylcholine (ACh) suite à l'arrivée d'un potentiel d'action.

Les vésicules synaptiques fusionnent alors avec la membrane et laissent s'échapper les molécules d'ACh qui iront se fixer sur leurs récepteurs des dendrites connectées à ce neurone. Il existe deux récepteurs à ACh: le récepteur nicotinique et le récepteur muscarinique.

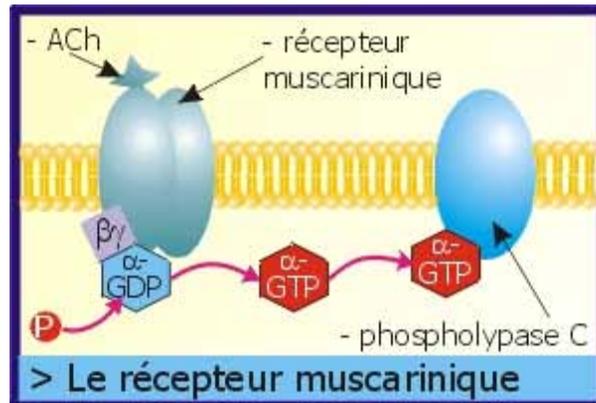


Figure 35. Le récepteur muscarinique. (19)

Le récepteur nicotinique, ionotrope est couplé avec 3 canaux: les canaux sodium, potassium et calcium. Le récepteur nicotinique a le même rôle que le récepteur AMPA: il traduit les signaux chimiques envoyés par le neurone présynaptique en signaux électriques sur le neurone postsynaptique.

Dans le cadre de la PLT, nous nous intéresserons plus particulièrement au récepteur muscarinique.

Il existe trois types de récepteurs muscariniques: M1, M2 et M3. M1 et M3 provoquent une excitation sur la dendrite, M2 induit une inhibition. Le récepteur M1 est le plus présent sur les neurones cholinergiques de l'hippocampe. On le trouve également dans l'ensemble du cortex cérébral, dans le striatum ainsi que dans les ganglions de la base.

Ce récepteur est métabotrope, il est couplé à la protéine G (Figure 35).

C'est d'une façon légèrement plus complexe que les récepteurs muscariniques permettent de traduire les signaux chimiques envoyés par le bouton synaptique en signaux électriques sur la dendrite. Ils procèdent par activation de la protéine G, libération d'inositol triphosphate IP₃, libération de Ca²⁺ et en empêchant l'ouverture des canaux potassium. Les ions K⁺ seront séquestrés pendant un court laps de temps dans le neurone, il y aura création et diffusion d'un potentiel local (Figure 36).

Une fois le message chimique (codé par la libération d'acétylcholine) traduit en signaux électriques sur la dendrite, l'acétylcholine est dégradée. Elle doit en effet être rapidement dégradée pour que le prochain message puisse bel et bien être transmis.

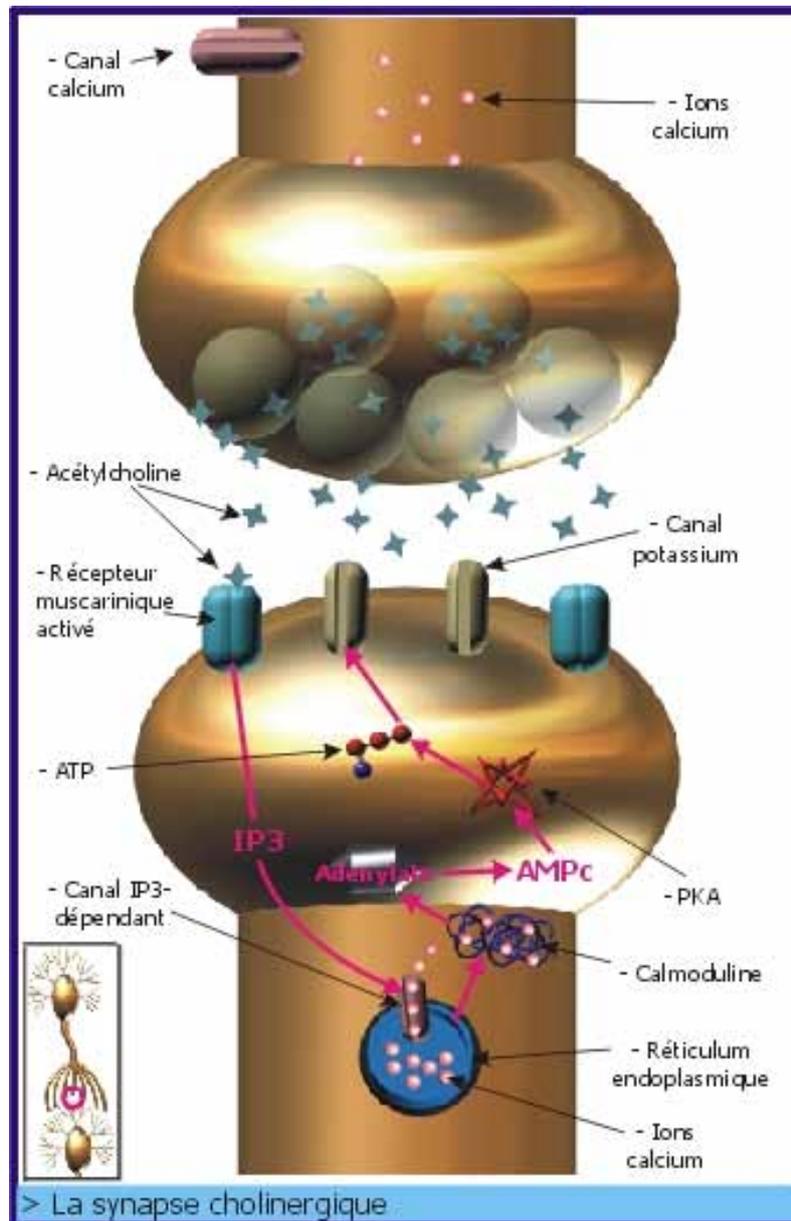


Figure 36. La synapse cholinergique. (19)

iv. L'interaction entre les synapses cholinergiques et glutamatergiques

Dans le cerveau humain, il existe une importante interaction entre les neurones cholinergiques et les neurones glutamatergiques. Lorsqu'une information visuelle a à être mémorisée, elle est transmise de la rétine vers les neurones de la zone visuelle du cerveau. Ces neurones glutamatergiques se connectent aux neurones cholinergiques de l'hippocampe via la voie occipito-temporale (Figure 37).

Les neurones glutamatergiques répèteront constamment l'information visuelle aux neurones cholinergiques de l'hippocampe. Cette répétition continue de l'information à l'hippocampe constituerait en fait la mémoire à court terme. Si les neurones cholinergiques de l'hippocampe n'acceptent pas l'information, celle-ci est oubliée. Si au contraire ils l'acceptent, l'information sera stockée à long terme.

Les neurones cholinergiques de l'hippocampe envoient donc une importante stimulation (courte et à haute fréquence) à certains neurones glutamatergiques de la zone visuelle. Ce sont ces neurones qui stockeront définitivement l'information au cœur de leurs synapses. La stimulation envoyée par les neurones cholinergiques de l'hippocampe arrivera donc aux synapses de ces neurones glutamatergiques de la zone visuelle et permettra à certains de leurs récepteurs NMDA d'évacuer les ions magnésium bloquant leurs canaux calcium. Dès la libération de certains canaux calcium, des centaines d'ions calcium en profiteront pour entrer en une fraction de seconde dans les dendrites des synapses à renforcer. Le calcium arrivé à l'intérieur des dendrites enclenchera alors les fameux mécanismes de PLT et les synapses seront renforcées.

C'est donc grâce à la réponse face à la répétition d'un stimulus des neurones cholinergiques de l'hippocampe que les neurones glutamatergiques des différentes zones du cerveau peuvent enregistrer de nouvelles informations.

Cette interaction entre les neurones cholinergiques de l'hippocampe et les neurones glutamatergiques du cortex est tout à fait fascinante et permet de contrôler efficacement les milliers d'informations circulant constamment dans le cerveau. Ce sont les neurones glutamatergiques qui stockent l'information mais ce sont les neurones cholinergiques qui leur commandent de le faire ou non. Le phénomène de mémorisation est donc soumis *de facto* à l'activité des neurones cholinergiques de l'hippocampe.

Un autre mécanisme mis en évidence au milieu des années 1990 et qui pourrait contribuer à la PLT est ce qu'on a appelé les " synapses silencieuses ". Ces synapses sont bien présentes mais n'interviennent dans la transmission synaptique dans des conditions normales. Cependant, elles pourraient être activées durant la PLT et contribuer ainsi à la réponse synaptique accrue. On a trouvé certaines synapses silencieuses dans l'hippocampe.

La PLT comporte au moins deux phases : l'établissement (ou induction) qui dure environ une heure ; et le maintien (ou l'expression) qui peut perdurer plusieurs jours. La première phase peut être induite expérimentalement par une unique stimulation à haute fréquence. Elle implique l'activité de divers enzymes (kinases) qui persiste après l'élimination du calcium mais n'induit pas de synthèse protéique. La seconde phase nécessite la succession de plusieurs stimulations à haute fréquence pour être mise en route. Contrairement à la phase d'induction, elle requiert la synthèse de nouvelles protéines, telles celles formant les récepteurs et celles qui vont contribuer à la croissance de nouvelles synapses, autre phénomène se déroulant durant la phase de maintien de la PLT.

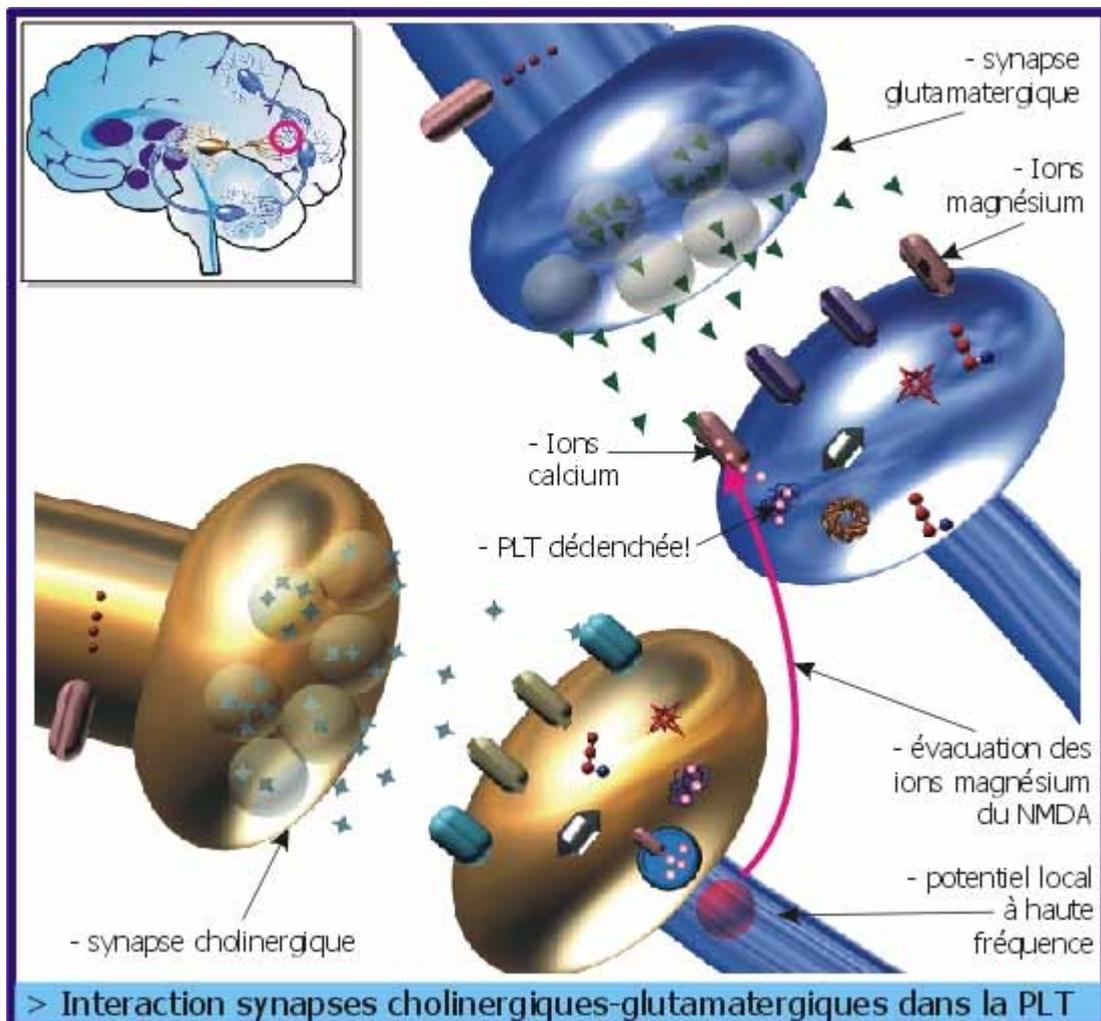
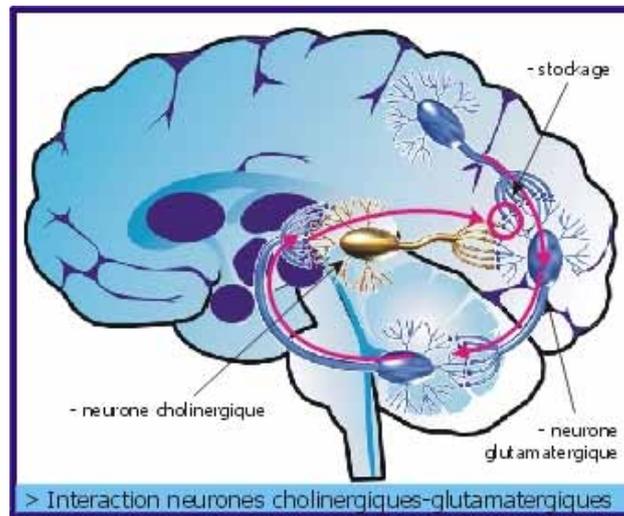


Figure 37. Interaction synapses cholinergiques-glutamatergiques dans la PLT. (19)

v. Les mécanismes moléculaires de la consolidation mnésique

Les hypothèses actuelles sur les mécanismes cellulaires et moléculaires qui sous-tendent l'apprentissage et la consolidation mnésique suggèrent que des régulations géniques rapides et la synthèse de protéines sont nécessaires à la formation de traces mnésiques stables en mémoire à long terme en permettant une modification durable de la structure et du fonctionnement des réseaux neuronaux. Il existe des gènes précoces codant des facteurs de transcription nucléaire qui agissent comme des « commutateurs moléculaires » permettant l'expression d'une plasticité synaptique à long terme.

Pendant les phases précoces de la PLT, la phosphorylation des MAP kinases/ERK conduit à l'activation de deux « commutateurs moléculaires », CREB et Elk-1 qui, en se liant aux sites CRE et SRE des promoteurs de gènes, vont initier la réponse transcriptionnelle des neurones et permettre leur modification à long terme. L'activation de cette voie de signalisation intracellulaire est nécessaire à la régulation transcriptionnelle du gène *zif268* et à la stabilisation durable de la plasticité synaptique de l'hippocampe. Le gène *zif268* est utile au maintien à long terme de la PLT dans l'hippocampe.

Chez des souris mutantes n'exprimant pas le gène *zif268*, la transcription de base et la plasticité à court terme sont normales mais la plasticité à long terme ne dure pas au-delà de quelques heures. Les souris mutantes auront une mémoire à court terme normale dans différents tests comme l'alternance spontanée, la transmission sociale de la préférence alimentaire et la reconnaissance des objets. Mais il existera une atteinte sélective de la mémoire à long terme dans ces tâches et dans les tâches de mémoire spatiale ou non (aversion gustative conditionnée). Ainsi un gène précoce est essentiel à la stabilisation de la plasticité synaptique et à l'expression de la mémoire à long terme.

vi. La dépression à long terme

La dépression à long terme (ou LTD), phénomène inverse de la PLT, a été découverte au début des années 1980 dans le cervelet où elle joue un rôle important. Ses mécanismes sont un peu moins connus que ceux de l'autre grand mécanisme de plasticité synaptique, la potentialisation à long terme (ou PLT), qui fut mise en évidence au début des années 1970. On s'est cependant vite aperçu que la LTD n'était pas limitée qu'au cervelet et qu'elle se produisait aussi dans les synapses du cortex, de l'hippocampe, du striatum, etc.

Si la LTD est si commune, c'est probablement parce qu'elle jouerait un rôle essentiel dans la mémorisation. Contribue-t-elle directement au stockage des souvenirs comme la PLT ou nous fait-elle seulement oublier les traces des anciens apprentissages pour nous permettre d'en acquérir de nouveaux, la question demeure ouverte. Certains modèles de la mémoire procédurale postulent par exemple que les réseaux nerveux du cervelet deviendraient plus performants en " déprimant " les synapses qui ont conduit à des erreurs lors d'un apprentissage moteur.

À l'inverse de la PLT déclenchée par une stimulation synaptique à haute fréquence, la LTD est produite par des influx nerveux arrivant à la synapse à basse fréquence (1 à 5 Hertz). La synapse subit alors une transformation inverse à la PLT : au lieu de voir son efficacité augmentée, la connexion synaptique est affaiblie.

La raison de cette différence provient de l'effet que ces deux différents patterns d'activation vont avoir sur la concentration de l'ion calcium à l'intérieur de la cellule : une augmentation importante du calcium pour la PLT ou une faible augmentation pour la LTD. Ces niveaux différents de concentration du calcium intracellulaire vont amener l'activation de seconds messagers distincts. Dans le cas de la PLT, beaucoup de calcium rendra actives des protéines kinases, tandis que le peu de calcium libéré par la LTD activera plutôt des phosphatases. Ces enzymes vont modifier la synapse pour la rendre moins efficace au passage de l'influx nerveux. Il est intéressant de noter que ce sont les mêmes neurotransmetteurs (glutamate) et les mêmes récepteurs (NMDA) qui sont impliqués dans l'entrée, massive ou restreinte, du calcium dans le neurone. L'oubli engendré par la LTD est donc un processus aussi actif que la PLT qui emploie, du moins au début de la cascade de réactions chimiques, les mêmes molécules.

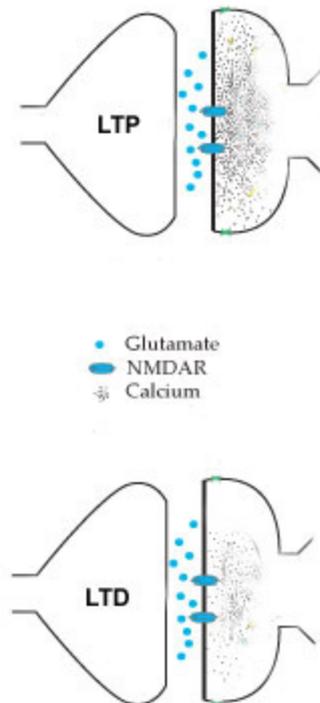


Figure 38. Synapses glutaminergiques dans la LTD. (40)

Bien entendu, la mémorisation ne dépend pas uniquement de la PLT dans quelques synapses de l'hippocampe. Par exemple, plusieurs travaux indiquent que les grands systèmes de neuromodulation du cerveau (comme ceux utilisant la dopamine ou la sérotonine) influencent aussi grandement la plasticité synaptique.

Ces neuromodulateurs font partie des mécanismes moléculaires par lesquels des facteurs comme la motivation, la récompense ou l'émotion peuvent influencer l'apprentissage. On commence donc à pouvoir relier des observations psychologique à des processus moléculaires précis, même si on est encore loin de comprendre toutes les influences que subissent nos milliards de connexions cérébrales modifiées à chaque jour.

vii. Les modifications du fonctionnement des neurones en relation avec l'apprentissage

- **Apprentissage associatif au niveau d'un neurone**

Un enregistrement de l'activité d'un neurone pyramidal de l'hippocampe ou du cortex en réaction à un stimulus présynaptique faible montre un PPSE (potentiel postsynaptique excitateur) sous-laminaire stable. On peut provoquer une dépolarisation de la cellule par un stimulus antidromique (en sens inverse) associé à ce même stimulus présynaptique sous-laminaire. La cellule va alors garder la « mémoire » de ce fait et il y a apparition d'un PA (potentiel d'action) lors de présentations ultérieures de stimulations sous-laminaires. Le stimulus sous-laminaire qui était auparavant inefficace devient efficace par mémorisation du neurone. Cela permet un apprentissage associatif dont on trouve la trace au niveau neuronal.

Expérimentalement on peut reproduire la PLT : Coupler une activité présynaptique à une activité post-synaptique produit la PLT. Une stimulation simple appliquée à une collatérale de Schaffer évoque un potentiel excitateur post-synaptique (ou EPSP) dans une cellule pyramidale de la région CA1. Ce type de stimulus unique ne provoque aucun renforcement de la connection.

Cependant, quand le potentiel de membrane du neurone post-synaptique de CA1 est brièvement dépolarisé (en appliquant un courant dans l'électrode d'enregistrement) en conjonction avec une stimulation à la collatérale de Schaffer, il se produit un renforcement durable dans les EPSPs du neurone post-synaptique.

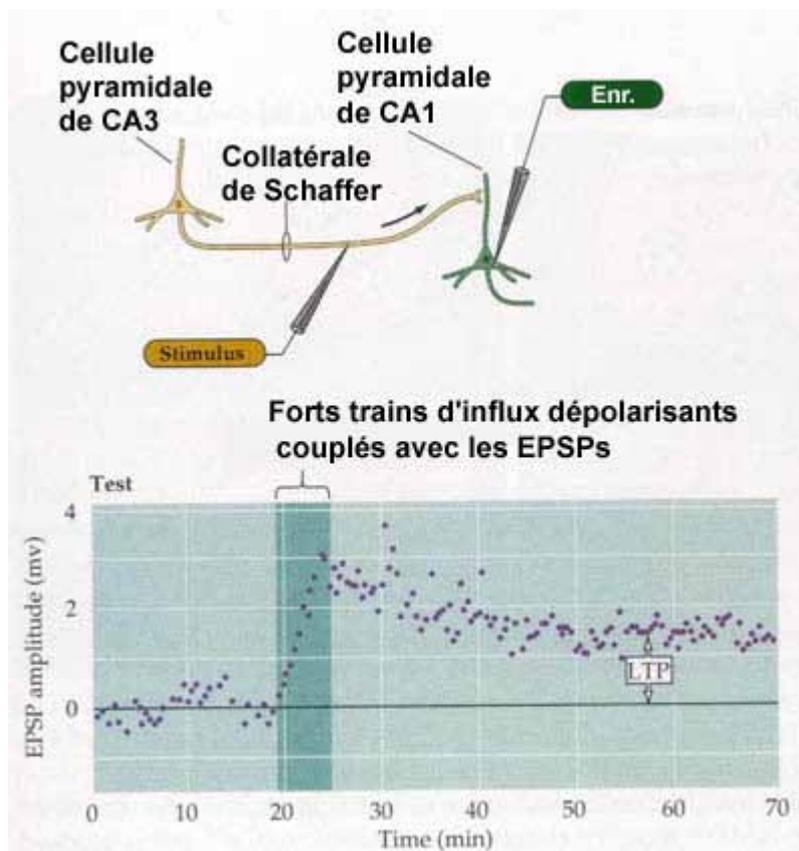


Figure 39. Apprentissage associatif au niveau d'un neurone

Dans le cortex visuel primaire il existe des neurones sensibles spontanément à un stimulus précis tel qu'une barre lumineuse verticale, qui réagiront peu à une barre horizontale. Si on associe une stimulation électrique à un stimulus horizontal, on peut renverser la préférence fonctionnelle du neurone. Il y a mémorisation de patterns de réactions appris qui persiste plus de 2h. Ces phénomènes permettent de comprendre les réactions aux visages familiers chez le singe, aux têtes connues chez la brebis, énoncées à propos du cortex temporal.

3. CONCLUSION

On dispose maintenant de nombreux arguments pour affirmer que la PLT et la DLP permettent l'apprentissage chez les mammifères :

- La PLT est liée au rythme thêta dans l'hippocampe, en relation avec le sommeil paradoxal où réapparaît ce rythme. On a vu qu'il s'agissait d'une période très importante pour la consolidation.
- Si un animal est élevé en milieu enrichi, cela augmente le nombre de récepteurs à GLU dans l'hippocampe, c'est-à-dire que les capacités d'apprentissage plus fortes sont liées à des possibilités supérieures de PLT.
- Dans les apprentissages spatiaux impliquant l'hippocampe, la PLT semble importante. Par exemple dans la plate-forme à trous où l'animal doit localiser et mémoriser l'emplacement d'un trou contenant une récompense, il y a parallèle entre oubli et PLT. Si l'on bloque les récepteurs à NMDA (récepteurs du glutamate) l'apprentissage spatial devient impossible dans la piscine de Morris.
- Enfin la PLT et la DLP se retrouvent au niveau du néocortex, ce qui semble nécessaire pour expliquer la mise en place de la mémoire déclarative.

On peut réellement considérer que la synapse est le véritable lieu d'apprentissage et de mémoire grâce à ses propriétés de plasticité. La synapse est inhibée ou activée en fonction des événements et des contingences entre événements, elle en garde donc la trace. Ces phénomènes correspondent à des mécanismes universels dans le règne animal. Le calcium y joue un rôle prépondérant.

On peut décrire la mémoire sur un plan physiologique. Les Informations d'origine sensorielle, majorées en intensité par le contexte motivant ou émotif (rôle du thalamus) ou psycho-affectif (rôle des aires pré-frontales) atteignent les territoires psychiques ou aires de gnose sensorielle du cortex. Elles sont stockées dans un premier temps (mémoire immédiate) dans les aires de gnose du cortex sensoriel (d'ou la notion de mémoire visuelle, auditive, olfactive...), puis au niveau du cortex de toutes les aires associatives (pré-frontales, pariétales et temporales). Il existe donc une notion de pénétration progressive, jusqu'aux sites de la mémoire de fixation (mémoire à long terme).

Le mécanisme du stockage repose sur des modifications moléculaires progressivement stables dans le cytoplasme du neurone, sous l'influence de signaux bio-électriques, d'autant plus actifs qu'ils sont répétitifs (circuits réverbérants). Ces modifications moléculaires sous stimulation nerveuse concerneraient la synthèse d'une nucléo-protéine, dont le support est l'ARN, intervenant dans les processus d'information de la cellule (notion de codage bio-électrique et neuro-chimique dans les neurones). Le phénomène de re-mémorisation) est activé par une pulsion spontanée ou provoquée, dont les agents profonds sont le système réticulaire activateur ascendant (SRAA), puis le circuit de Papez et le thalamus (système réticulaire diffus), puis les aires associatives concernées, au niveau du néo-cortex.

Les études physiologiques permettent ainsi de comprendre certains phénomènes qui sous-tendent aux comportements observés et étudiés par les éthologues.

Quatrième Partie

APPROCHE ETHOLOGIQUE DE L'APPRENTISSAGE

Bien que l'étude scientifique du comportement animal trouve ses origines dans le travail de scientifiques du 18^{ème} siècle comme Gilbert White (1720-1793) et Charles Leroy (1723-1789), on considère que le père de l'étude scientifique du comportement animal est Charles Darwin (1809-1882). Celui-ci a influencé le développement de l'éthologie de trois façons majeures. D'abord et surtout, sa théorie de la sélection naturelle a planté les bases pour que l'on considère le comportement animal en termes d'évolution, un aspect clé de l'éthologie moderne. Ensuite, on peut considérer le point de vue de Darwin sur l'instinct comme précurseur direct de ceux des fondateurs de l'éthologie classique. Enfin, les observations de Darwin sur le comportement animal furent importantes, particulièrement celles qui venaient de sa foi en la continuité évolutive de l'homme et des autres animaux. Georges Romanes, disciple de Darwin, écrivit le premier traité général sur la psychologie comparative. Cependant son évaluation des preuves peu critique et son enclin à doter les animaux de raisonnement et de sentiments (comme la jalousie) conduisirent à une révolte conduite par Conway Lloyd Morgan à la fin du 19^{ème} siècle. Ses vues sur l'objectivité inspirèrent l'école behavioriste de psychologie, initiée par John Watson (1913). Le behaviorisme suscita une amélioration appréciable du contrôle des expérimentations et de l'évaluation des preuves mais fut critiqué particulièrement par les éthologistes européens Konrad Lorenz et Niko Tinbergen, comme étant trop stérile et coupé de la réalité. Ils estimaient que le comportement animal devait être étudié dans l'environnement naturel. Actuellement l'approche moderne du comportement comprend certaines particularités dérivées du behaviorisme et de l'éthologie des débuts et met l'accent sur l'explication des comportements en termes d'activité du système nerveux.

1. LE COMPORTEMENT ANIMAL (13) (16) (23) (28) (29) (47)

a. Le développement comportemental

Les schémas comportementaux résultent de l'interaction complexe entre stimuli et conditions internes de l'individu. Les systèmes internes de traitement de l'information s'installent au cours du développement de l'œuf fécondé à l'adulte (ontogenèse) et influencent le patron comportemental.

Tous les animaux se composent des mêmes matériaux de base. Les différences entre les espèces résultent de la façon dont ces matériaux sont assemblés.

Les gènes contrôlent le développement en codant pour des protéines régulatrices de l'organisation des processus embryonnaires. Ces protéines provoquent des réactions spécifiques dans les cellules qui possèdent les récepteurs adéquats à leur surface et cela dans des conditions environnementales particulières.

Certains éthologistes des débuts ont cru que le comportement était déterminé directement par les gènes. En 1965, Konrad Lorenz propose la métaphore d'un plan analogue à celui qui précède la construction d'un immeuble. Le plan génétique représente le plan destiné à la construction d'un animal adulte. Lorenz, reconnaissant qu'il faut des matériaux et de la main d'œuvre pour la construction d'un immeuble, distingue les conditions nécessaires pour la traduction du plan en un immeuble et les informations contenues dans le plan dont dépendent les caractéristiques de l'immeuble terminé.

Mais en 1970, Lehrman suggère que le plan génétique n'est pas isomorphe avec la structure qu'il représente comme un projet d'architecture le serait. Hebb, quant à lui, précise qu'il ne faut pas chercher la part du rôle des gènes et de l'environnement dans leur influence sur le comportement.

Il existe une variété de registres selon lesquels les patrons comportementaux se développent et ce panel passe du comportement le moins influencé au plus influencé par les facteurs environnementaux.

i. Épigenèse de Brown

Le déterminisme des premiers éthologistes a cédé la place à la reconnaissance d'influences génétiques et environnementales inextricablement liées en ontogénie, non comme le concevait Lorenz, mais selon les lignes d'un processus : l'épigenèse, par lequel chaque étape du développement pose les jalons de la suivante sans les imposer.

En 1975, Brown propose un schéma de cette épigenèse. Partant du début du développement dans l'œuf fécondé (ou zygote) :

- Soit **P1** : phénotype à l'étape suivante du développement
G1 : ensemble des gènes actifs pour guider la croissance et la différenciation durant l'intervalle **G1**
E1 : environnement dans lequel le développement se déroule.
- Soit **P2** : phénotype à l'étape suivante du développement déterminé par :
P1 + G1 + E1 ⇒ **P2**
- Soit **P3** : phénotype à l'étape suivante avec :
P2 + G2 + E2 ⇒ **P3**

Ainsi **P3** est déterminé par la façon dont **P2** a été transformé par les gènes **G2** et les influences environnementales **E2** affectant le développement entre **P2** et **P3**.

Le développement ne peut accéder au stade suivant que si le phénotype de l'animal en développement est approprié, les produits génétiques corrects disponibles et les conditions environnementales intervenant dans certaines limites.

Pendant les premiers stades du développement, la composante environnementale englobe surtout les facteurs biochimiques qui entourent le jeune embryon. À un stade ultérieur, la composante **E2** peut consister en l'environnement post éclosion. Après l'éclosion ou la naissance, l'environnement d'un animal comprend les informations recueillies par ses organes sensoriels mais aussi les conditions biochimiques basées sur le niveau alimentaire, etc. Dans ces conditions, l'apprentissage peut prendre place et influencer de façon permanente le phénotype comportemental de l'animal.

ii. Relation entre comportement inné et acquis

Les premiers éthologues insistaient sur la part de l'inné dans les comportements, alors que les psychologues découvraient les immenses possibilités de l'apprentissage, en particulier chez les animaux de laboratoire. L'affrontement prit la forme d'un débat très controversé entre l'inné et l'acquis (« *nature* » de Lorenz et « *nurture* » de Lehrman). Actuellement, il existe un consensus parmi les éthologues qui considèrent que tout comportement résulte d'influences génétiques et d'influences environnementales qui interagissent. Il existe une part d'apprentissage dans tous les comportements, même dans ceux qui apparaissent les plus stéréotypés.

Les comportements innés sont essentiellement liés à la maturation et à la motricité. On ne connaît guère de comportements complexes innés, peut-être la peur du serpent chez les chiens et les singes, la peur des fèces de prédateurs chez les rongeurs (envers les déjections de chat) et les ruminants (envers les déjections de loup). La peur du serpent est souvent considérée comme innée, mais reste très discutée. Chez le macaque, elle n'est pas innée : un jeune isolé n'a pas peur, mais si des adultes à proximité présentent une réaction de peur, le jeune apprendra et adoptera cette même réaction.

Il est intéressant de rechercher la relation entre le comportement appris et inné en comparant les espèces nidifuges (éclosion à un stade tardif du développement) aux espèces nidicoles (éclosion précoce).

Si on les compare au même stade de développement physique (comme l'apparition des premières plumes), les oiseaux nidifuges sont encore dans l'œuf quand apparaissent les premières plumes alors que les œufs des espèces nidicoles sont déjà éclos à ce même stade de développement.

Quand l'oisillon nidifuge naît, l'oisillon nidicole a déjà eu le temps d'apprendre beaucoup ; mais l'oiseau nidifuge peut avoir développé de façon innée des capacités que l'oiseau nidifuge a dû apprendre.

Exemple du chant :

Le pinson à couronne blanche (nidicole) apprend le chant dans le nid mais l'espèce domestique, nidifuge, qui passe sa petite enfance dans l'œuf, naît avec la capacité innée à vocaliser sans exposition préalable.

Ainsi, plus tardivement on aura **P3 + G3 + E3 ⇒ P4**. Les effets de l'expérience postnatale sont observables dans les espèces nidifuges et nidicoles. Le comportement qui est clairement influencé par l'environnement n'est pas inné mais il existe peu de différences avec les premiers stades de développement. La mesure dans laquelle les facteurs environnementaux sont prédéterminés dépend de la variabilité de l'environnement. Dans l'œuf, la variabilité environnementale est faible et le comportement considéré donc comme inné. Hors de l'œuf,

pourtant, la variabilité peut également être faible et le comportement dépendre des circonstances écologiques propres à l'espèce. Ainsi, le comportement post-natal d'un oiseau nidifuge peut être tout aussi déterminé que le comportement prénatal d'un oiseau nidicole.

D'un point de vue évolutif, il est très important que le développement donne des résultats particuliers et que les influences de l'environnement soient telles qu'elles permettent ces résultats.

iii. Influence de l'environnement sur le comportement

Certaines formes de comportement n'apparaissent qu'à un stade de développement donné alors que d'autres semblent se développer sans aucune pratique.

Ainsi chez les pigeons, les battements d'ailes et la capacité à voler n'apparaissent qu'à un certain âge mais cette aptitude s'améliore avec la pratique.

En 1939, Grohmann a travaillé sur les pigeons. Il disposait d'un groupe de pigeons vivant dans un tube (de sorte qu'ils ne pouvaient pas bouger les ailes) et d'un second groupe vivant dans une volière sans la moindre contrainte. Quand ce dernier groupe eut atteint un stade de vol satisfaisant, Grohman libéra le premier groupe (empêché de voler) qui fut capable de voler immédiatement après sa libération.

En 1981, Provine étudia des poussins dépourvus de plumes (par mutation) qui développèrent aussi les réflexes vestibulaires de battements d'ailes bien qu'inefficaces.

À première vue, ces deux expériences suggèrent que le comportement est indépendant des facteurs environnementaux, mais il ne faut pas croire que la capacité de voler se développe quelles que soient les éventualités ontogéniques. Elle dépend plutôt de conditions essentielles, même si les connaissances actuelles dans ce domaine sont limitées.

Si on compare les vocalisations de pigeons et de volailles domestiques, elles apparaissent très stéréotypées et ne surviennent qu'à un certain stade de développement. Ces vocalisations semblent indépendantes de l'expérience auditive mais dépendantes des conditions hormonales qui existent au cours du processus général de maturation.

iv. Les phases sensibles du développement

Certains animaux semblent programmés pour apprendre des aspects particuliers de leur environnement pendant des phases particulièrement sensibles de leur développement.

Le jeune de nombreuses espèces nidifuges manifeste un attachement sans discernement envers les objets mobiles mais certains stimuli semblent plus efficaces que d'autres pour susciter une réponse. Dans l'environnement naturel, les stimuli les plus efficaces sont apportés par la mère et l'approche maternelle est souvent récompensée par un contact corporel, de la chaleur ou de la nourriture trouvée par la mère. En laboratoire, on peut ainsi augmenter l'attachement à un modèle par des récompenses alimentaires.

Le processus d'apprentissage par lequel l'attachement à la mère se développe normalement est appelé l'imprégnation. Elle se fait au cours d'une phase particulièrement sensible du développement variant avec les espèces et les circonstances. Au-delà de l'attachement, c'est une forme d'apprentissage qui affecte l'individu sur le long terme dans son comportement envers ses parents, ses pairs et ses partenaires sexuels.

Ce type d'apprentissage peut être influencé par une récompense mais n'en dépend pas comme il ne dépend pas d'une conséquence particulière de son comportement. C'est un apprentissage préprogrammé qui fait partie du processus normal de développement quelles que soient les circonstances présentes.

v. Le comportement juvénile

Tout au long de sa vie, l'animal doit être bien adapté à son environnement. Le développement comportemental n'est pas seulement la construction des patrons comportementaux adultes. L'animal juvénile va souvent présenter un comportement qui ne se reproduira jamais plus tard. Ce comportement caractéristique lui permet de répondre de façon adéquate à des événements qui surviennent dans son environnement comme l'apparition d'un prédateur ou l'apport de nourriture par un parent.

2. LE CONCEPT D'INSTINCT (13) (23) (24) (28) (29) (44) (45)

Actuellement, le problème de l'instinct suscite toujours de très nombreuses discussions entre éthologues et psychologues.

Selon D.Vincent « l'instinct est une capacité innée d'un animal à acquérir un comportement typique de l'espèce dans des conditions appropriées au milieu et notamment au contact de parents et congénères. L'homme n'apprend pas à parler, pas plus que l'oiseau n'apprend à voler. Ce savoir est déposé dans son cerveau avant même sa naissance ».

a. Le concept d'instinct

Darwin a posé les fondations du point de vue éthologique classique proposé par Lorenz et Tinbergen. En 1937, Lorenz prétend qu'une bonne part du comportement animal est constituée d'un certain nombre de patrons moteurs fixés, caractéristiques de l'espèce et largement déterminés génétiquement. Il postule ensuite que chaque patron moteur fixé, ou instinct, est motivé par une énergie spécifique de l'action (Lorenz, 1950). Il compare cela à un liquide dans un réservoir. Chaque instinct correspond à un réservoir séparé, et lorsqu'on présente un stimulus de déclenchement approprié, le liquide se déverse sous forme d'une énergie instinctive qui donne naissance au comportement approprié.

En 1951, Tinbergen suggère que les réservoirs, ou centres des instincts, sont disposés de façon hiérarchique, de sorte que l'énergie responsable d'un type d'activité, comme la reproduction, entraîne un certain nombre d'activités subordonnées, comme la construction du nid, la parade et le comportement parentaux.

Lorenz et Tinbergen ont donné de nombreux exemples de ce qu'ils considéraient comme des schémas de comportements instinctifs.

Mais le concept éthologique classique de l'instinct ne donne pas entière satisfaction.

Il suggère que les forces instinctives dynamisent certains aspects du comportement, mais de nos jours, on ne regarde plus la motivation en termes d'énergie ou d'urgences instinctives. De plus, ce concept implique que certains comportements sont innés en ce sens qu'ils se développent indépendamment des influences de l'environnement ; or on ne pense plus que les influences génétiques sur le comportement sont indépendantes des influences environnementales.

Ainsi, on en est arrivé à utiliser le terme inné pour des activités caractéristiques de l'espèce en conservant à l'esprit que les influences précoces de l'environnement sont aussi caractéristiques de l'espèce. Les circonstances dans lesquelles les différents membres de l'espèce se développent sont souvent très semblables.

Les comportements innés apparaissent comme des capacités intrasèques des organismes vivants à se mouvoir et à agir de manière à assurer au mieux les impératifs de conservation de l'individu et de reproduction de l'espèce. Ils sont caractéristiques de l'espèce et se composent de patrons moteurs fixés déclenchés par des stimuli signes spécifiques. Ces comportements instinctifs sont adaptatifs car la sélection naturelle agit sur eux comme sur les autres caractères génétiquement déterminés.

b. Exemples de comportements instinctifs (3)

i. L'instinct des termites

Lors de l'édification des termitières, le changement de forme de la construction produit par l'activité des termites ouvriers, stimule des réponses nouvelles et oriente le travail. Lorsqu'un pilier de l'édifice atteint une certaine hauteur, il détermine automatiquement une modification dans le comportement des constructeurs : le termite ouvrier, parvenu à ce stade, dépose mécaniquement sa boulette de terre, non plus dans le sens d'un allongement vertical mais latéralement, amorçant la réalisation d'une voûte.

ii. L'instinct chez le sphex à ailes jaunes

Cet insecte hyménoptère non-social meurt en fin de ponte et a la particularité de creuser un terrier pour y déposer ses œufs. Mais, avant l'opération, la femelle sphex part à la recherche d'une proie, généralement un grillon, pour assurer la nourriture et le développement de ses larves : le grillon n'est pas tué mais paralysé par un venin instillé au niveau de ses ganglions cérébroïdes par le dard du sphex. La femelle l'entraîne vers le terrier, qu'elle explore une dernière fois avant d'y enfouir sa capture. Jean-Henri Fabre tenta l'expérience d'éloigner de plusieurs mètres le corps du grillon pendant la vérification du terrier. La femelle rechercha alors sa proie et, avant de la faire entrer, recommença la visite du terrier. Fabre répéta l'opération quarante fois, sans que le sphex modifie son comportement.

iii. Les déclencheurs de stimuli (3)

En dehors de pures interventions hormonales expérimentales, les éléments déclencheurs de comportements plus ou moins complexes ne sont pas de simples excitations d'organes sensoriels. Il s'agit, en général, de configurations de stimuli divers, comme le démontra Nikolas Tinbergen en utilisant des leurres (reproductions plus ou moins grossières d'un simulateur du comportement étudié).

Le cas de l'épinoche mâle

Les épinoches vivent en trous de manière pacifique jusqu'à l'époque de la reproduction, où le mâle s'isole pour se constituer un territoire et construire un nid dans lequel il accueillera une

femelle pour l'inciter à pondre. Parallèlement à cette nouvelle activité, l'aspect du mâle se modifie : ses yeux prennent une teinte bleue, le dos passe du brunâtre au verdâtre, l'abdomen rougit. Or toute épinoche ainsi modifiée est pourchassée par son homologue jaloux de son isolement. Ce qui déclenche ce comportement de menace est plus particulièrement l'apparition de la couleur rouge ventrale : un mâle expérimentalement peint en blanc n'est pas attaqué, mais un leurre, même très grossier, figurant le contraste dos verdâtre/ventre rouge sera obstinément poursuivi.

Le stimulus signal chez les oiseaux

Un stimulus signal très subtil a été étudié chez les oiseaux. Il s'agit de la disposition précise des couleurs du bec et de ses taches, qui déclenche chez le jeune la large ouverture du bec pour l'enfournement de la nourriture par le parent. Chez le goéland argenté, le bec de l'adulte est jaune avec une petite tache rouge bien visible à son extrémité. Le jeune réclame impérativement sa nourriture à un leurre reproduisant ce contraste, même si le leurre ne rappelle en rien une tête ou un bec d'oiseau.

De la même manière, les poussins sont systématiquement épouvantés par un leurre rappelant la configuration d'un oiseau de proie si ce leurre se déplace dans le sens du vol de l'oiseau ; le même leurre volant en sens inverse les laisse indifférents. Les stimuli signaux conservent leur valeur spécifique dans toutes les espèces, qu'il s'agisse de comportements innés ou acquis, toujours automatiques.

3. IMPREGNATION ET PHENOMENE D'EMPREINTE (13) (24)

(25) (28) (29)

a. La découverte de l'imprégnation

Les premiers travaux sur l'imprégnation sont réalisés par Spalding en 1872 et repris en 1954 par Haldane. En 1911, Heinroth est le pionnier de la méthode comparative et observe des oisillons élevés en incubateur, manipulés par un homme avant d'être introduits dans une famille d'oies. Ces derniers sont alors incapables de s'attacher à des parents de leur espèce. Plus tard, Lorenz élargit les observations d'Heinroth en insistant sur la différence entre l'imprégnation et un apprentissage ordinaire. L'imprégnation est un phénomène irréversible, intervenant à un stade particulier du développement. Lorenz confirme les observations d'Heinroth sur les oisons et étudie le phénomène chez les colverts, pigeons, choucas et nombreux autres oiseaux.

Selon Lorenz, le comportement manifesté en réponse à l'empreinte est inné mais la reconnaissance de l'objet de l'empreinte ne l'est pas. Le jeune animal s'imprègne vers tout objet mobile qu'il rencontre à un stade précis de son développement puis il dirige son comportement filial, sexuel et social vers cet objet.

La réponse est déclenchée par une grande variété de stimuli mais d'efficacité inégale. Jusqu'à un certain point, l'efficacité d'un stimulus peut augmenter avec sa visibilité mais il peut aussi provoquer la fuite s'il est trop surprenant.

Plus l'animal suit et se familiarise avec un objet et moins il est attiré par les autres. De plus, la réponse peut être amplifiée par des récompenses alimentaires. Dans la nature, la réponse est le contact avec la mère et la récompense est le bien-être qu'elle procure tant par le contact que par la chaleur qu'elle diffuse.

Pour Heinroth et Lorenz, les jeunes de nombreuses espèces nidifuges, courant très tôt après leur naissance, montrent un attachement presque sans discrimination aux objets mobiles. Les oisons

et les canetons que l'on sépare de leur mère suivent une personne qui se promène lentement, un leurre grossier de canard ou même une boîte en carton. Un agneau suit toute personne qui le nourrit au biberon même si il n'a pas faim. Même lorsque l'agneau a été sevré et qu'il a rejoint son troupeau, il s'approche et suit son premier soigneur, comme s'il était son parent et, adulte, lui reste attaché, illustrant le fait que l'empreinte a des conséquences à court et long termes.

L'empreinte se distingue des autres formes d'apprentissage habituelles. Pour Lorenz, l'empreinte ne se produit qu'à un moment précis du début de cycle de vie de l'animal. Cette période critique d'imprégnation est généralement brève (chez les oiseaux). Une fois acquise, l'empreinte est irréversible et détermine les comportements sexuels et social futurs.

En réalité, on sait maintenant que période critique et irréversibilité ne sont pas absolues. Les jeunes peuvent encore s'imprégner après la période critique, même si cela devient de plus en plus difficile. La durée de cette période dépend de la qualité des stimuli : si elle est faible, la durée sera plus longue. On peut aussi amener un animal à s'accoupler avec un partenaire ne correspondant pas au stimulus d'imprégnation, ou changer le modèle sexuel au moment de la puberté. Une oie imprégnée par l'homme pourra accepter ses congénères comme partenaire si elle reste suffisamment longtemps avec eux sans revoir l'homme mais continuera à traiter ce dernier comme un partenaire de sa propre espèce.

L'animal sensibilisé répondra aux caractéristiques générales de l'objet-stimulus plutôt qu'à des caractéristiques particulières ou uniques de cet objet. Ainsi c'est l'image plus générale des caractères communs à tous les objets qui sera fixée et non l'image particulière de l'objet parental. Dans les conditions naturelles, la généralisation des caractères correspond aux caractères de l'espèce. Il suffit de quelques instants de contacts mère-petit pour qu'une imprégnation à long terme soit acquise. L'empreinte est une forme d'apprentissage social précoce. Ce phénomène a été retrouvé chez des espèces de poissons, d'insectes et de mammifères. Chez ces derniers, l'empreinte fait plutôt place au mécanisme de l'attachement social qui est de même nature mais plus complexe et plus étalé dans le temps. Des cas d'empreinte simple ont cependant été observés chez des cobayes et des chiots.

b. Les modalités d'empreinte

L'empreinte s'opère de différentes manières dont l'importance relative varie avec l'âge, l'expérience de l'individu et l'espèce.

i. L'empreinte visuelle

L'empreinte visuelle est importante dans les espèces où la vision est un sens prépondérant. L'objet d'empreinte peut être très éloigné de l'espèce mais cela n'est pas le cas dans toutes les espèces. Tout objet ne peut être indifféremment adopté mais la diversité est quand même importante. Les déclencheurs (ou signaux significatifs) sont aussi variés que les objets dans leur forme, leur couleur (bien que certains soient plus efficaces que d'autres chez quelques espèces). Ainsi, le canard est sensible au jaune et au vert tandis que le poulet l'est au bleu et au rouge.

Plusieurs auteurs (Lorenz, Tinbergen, Fabricius) ont insisté sur l'influence du mouvement. Quand l'objet choisi comme substitut des parents (un coussin par exemple) demeure immobile, le poussin né en incubateur pépie désespérément et semble effrayé. En revanche, dès que cet objet est déplacé, il le suit. A contrario, il l'abandonne dès l'arrêt du mouvement. La primauté du mouvement est démontrée dans l'expérience suivante (Lorenz en 1935, reprise par Fabricius en 1962) : placé entre un objet quelconque mais mobile et un canard empaillé, donc un

individu de son espèce mais immobile, le caneton sera bien plus intéressé par le premier (Figure 40).

Dispositif classique utilisé par Hess pour l'étude de l'empreinte chez le canard. Un canard adulte empaillé tourne automatiquement en émettant le gok-gok, cri d'appel typique. Le caneton ne suit le canard-leurre que si celui-ci est animé d'un mouvement. Immobile, il s'en désintéresse. Avec ce dispositif, il est possible de faire varier plusieurs paramètres de l'empreinte, en particulier le rythme de déplacement.

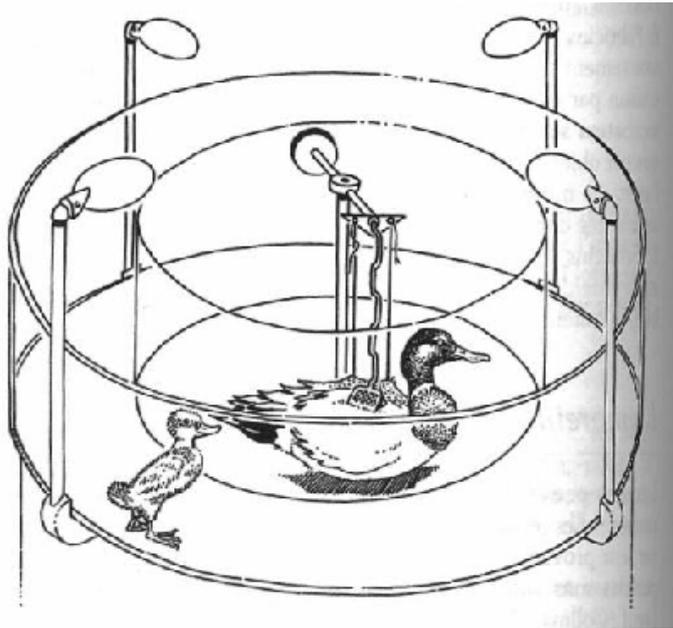


Figure 40. Etude de l'empreinte du canard. (13)

ii. L'empreinte auditive

Les sons peuvent jouer aussi un rôle important dans le phénomène. Les oisillons les recherchent et tentent d'en trouver leur provenance. Les signaux sonores sont particulièrement importants pour déclencher l'accompagnement.

L'empreinte auditive (caquetage de la mère) peut se produire à un moment différent de l'empreinte visuelle. Elle peut commencer deux à trois jours avant l'éclosion dès que l'embryon d'oiseau normalement couvé entend, à travers sa coquille, les émissions sonores de sa mère. Après sa naissance, ce sont les mêmes stimulations auditives familières qu'il recherche. En 1968, Gottlieb montre que lorsqu'un embryon de canard était privé temporairement d'audition, la reconnaissance des cris de son espèce après l'éclosion était modifiée ultérieurement.

En conclusion, l'empreinte est d'autant plus efficace que les couleurs stimulantes sont vives, contrastées et animées, que les sons sont brefs, intermittents, et plus proches de ceux qu'aura pu expérimenter l'embryon auparavant.

c. Les phases sensibles de l'apprentissage

Lorenz pensait que cette période où l'imprégnation pouvait s'effectuer était due entièrement à des facteurs endogènes semblables à ceux impliqués dans l'induction embryologique ; mais aujourd'hui, on sait que cette période est très affectée par l'expérience.

En 1959, Guiton travaille sur des poussins. Lorsque ceux-ci sont en groupe, ils cessent de suivre l'objet mobile 3 jours post-éclosion mais ils sont plus tardifs à le faire lorsqu'ils sont isolés. Ainsi, les poussins élevés ensemble, s'imprègnent les uns sur les autres.

Gottlieb (1961-1971) suggère que les expériences qui suivent l'éclosion sont peu importantes et que le début de la période sensible n'est dû qu'à la maturation. Cependant, des études plus récentes (Landsberg 1970) le contredisent. Les expériences post-natales seraient tout aussi importantes. Les études de Hess (1959) et Bateson (1979, 1990) suggèrent aussi qu'il existe des changements d'acuité, de maturation du système visuel et de certaines parties du cerveau qui seraient impliqués dans le déterminisme de la période.

Chez de nombreuses espèces d'oiseaux, les poussins ont tendance à explorer et à se rapprocher de nouveaux objets et non à les éviter. Après quelques jours, ils sont plus craintifs vis-à-vis des objets non familiers. Le moment où ce changement apparaît dépend des conditions d'élevage.

À la naissance, rien n'est familier, rien n'est étrange. Mais à mesure qu'il se familiarise avec certains stimuli, le jeune devient capable de les distinguer des autres. En quelques jours, il peut apprendre les caractéristiques de son environnement immédiat et les distinguer de nouveaux stimuli et ainsi éviter les objets non familiers.

Dans la nature, la mère et ses petits deviennent très vite familiers et la plupart des autres objets seraient au départ non familiers. Hess montre que le graphique de l'augmentation de la vitesse de locomotion en fonction de l'âge corrèle avec celui qui montre le début de la phase sensible chez les poulets (Figure 41) et que le graphique des réponses de peur en fonction de l'âge correspond à la fin de cette période (Figure 42).

Il existe plusieurs périodes sensibles en fonction du type d'imprégnation. Ainsi, la période critique pour l'imprégnation sexuelle est plus tardive que celle pour l'imprégnation filiale.

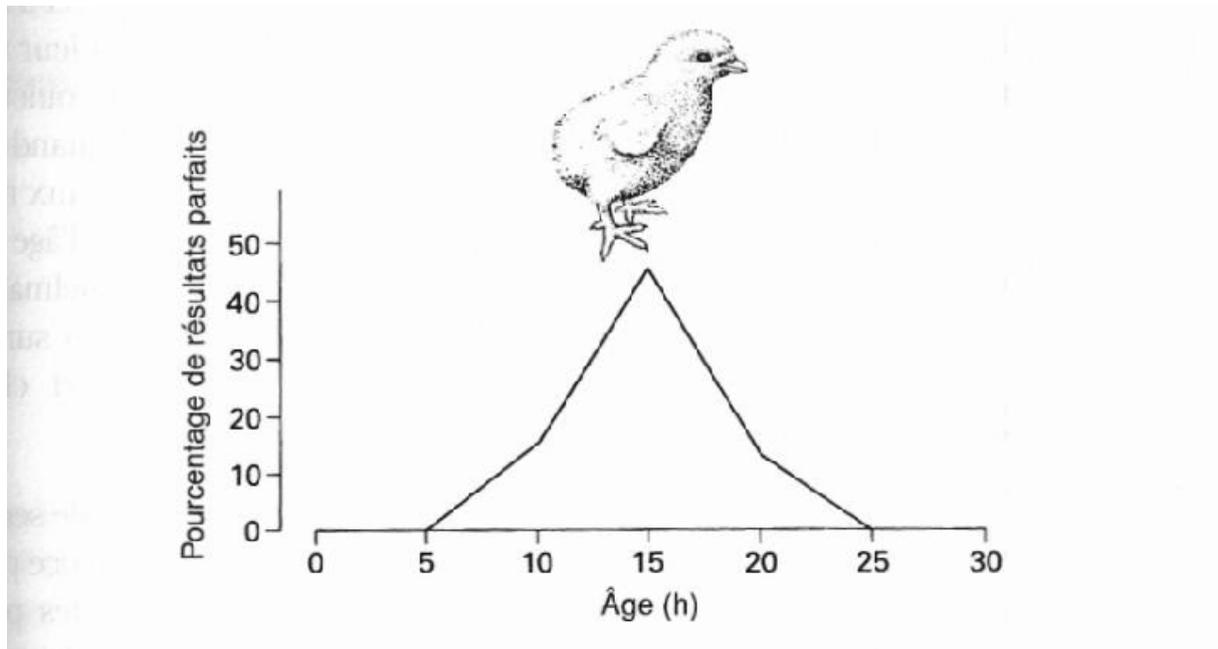


Figure 41. La période sensible chez les poussins : résultats obtenus par des poussins de différents âges dans un test de laboratoire sur la réponse de suite. (29)

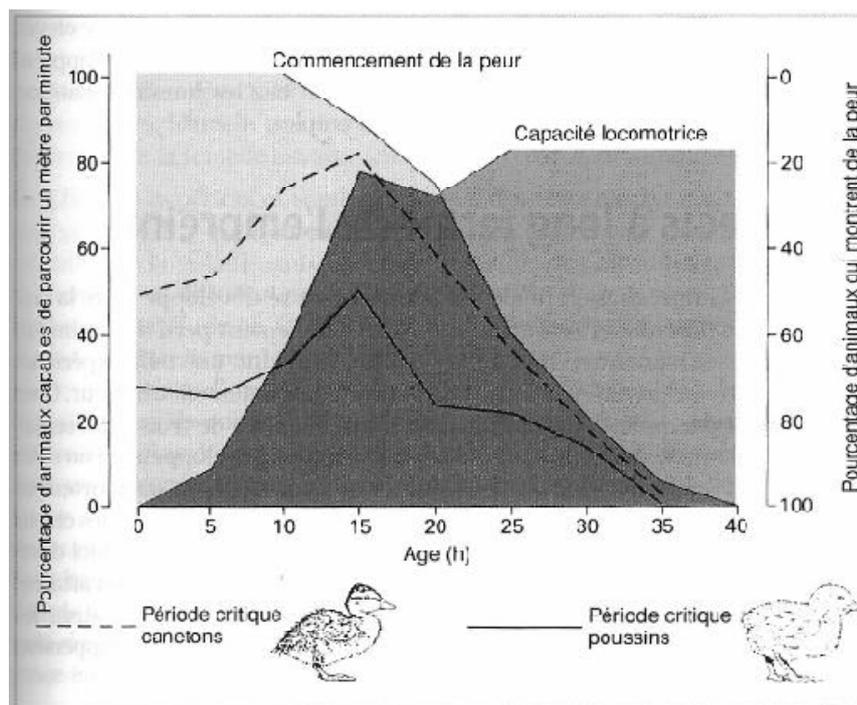


Figure 42. Périodes empiriquement et théoriquement critiques pour les poussins et les canetons colverts. (29)

Les périodes empiriquement critiques pour les poussins et les canetons sont respectivement représentées par les lignes continue et pointillée. La zone pâle représente la proportion d'oiseaux qui ont une réponse de peur. La zone sombre représente la proportion d'oiseaux qui passent un test de locomotion. La partie très foncée (où les deux zones se recouvrent) représente la période théoriquement critique en supposant qu'elle soit déterminée par ces deux facteurs (d'après Hess, 1959).

i. Facteur temporel

Le facteur temporel est fondamental. Selon l'âge, et celui-ci peut se chiffrer en heures de vie, les poussins répondent à des stimuli plus ou moins perfectionnés. Dans leurs toutes premières heures de vie, les canetons répondent à des stimuli simples et grossiers. Au cours des heures suivantes, la réponse d'accompagnement (suivre l'objet nouveau) se spécialise et se fixera le plus souvent sur le « premier compagnon » rencontré. L'empreinte a lieu au cours des premiers jours de vie. Après quelques jours, la réaction d'approche diminue et disparaît. La durée de la période sensible varie aussi avec l'espèce et les conditions de l'environnement.

ii. Facteur social

Le groupe social influence également la durée de la période critique. Élevés en société, les canards se sensibilisent mutuellement et leur période sensible est plus courte que celle des animaux élevés isolément. Un animal isolé (situation anormale pour une espèce sociale) a un temps de sensibilisation plus long, ce qui lui offre plus de possibilités de recevoir une empreinte. Les poussins élevés en société ont, quant à eux, davantage à ce que l'imprégnation sociale à leur espèce soit rapidement terminée.

L'empreinte peut également être stoppée à cause d'autres modèles de comportement incompatibles qui apparaissent à ce moment. Les réactions de peur sont de ce type : si un animal ressent de la crainte pour un objet donné, il ne manifeste pas la réponse d'approche de l'empreinte et celle-ci est remplacée par la catégorie de comportement qui lui succède (évitement, fuite).

iii. Facteur hormonal

En 1981, Landberg montra le rôle important des hormones dans la détermination des phases sensibles pour l'imprégnation. Quelques années plus tard, Immelmann travaille sur les diamants mandarins et distingua deux pics de production de testotérone :

- à 18-22 jours quand l'oiseau quitte le nid en dôme et voit pour la première fois la vraie taille et la vraie couleur de ses parents.
- à 34-38 jours, très vite après le sevrage, l'oiseau quitte ses parents et intègre un groupe d'oiseaux non-reproducteurs
- à 70 jours, le niveau est celui d'un adulte sexuellement actif

La testostérone aurait un effet d'organisation dans le développement cérébral des oiseaux et d'autres espèces.

d. L'attachement

L'empreinte correspond au développement de relations d'attachement sur un modèle de l'environnement, juste après la naissance. Une relation d'attachement se caractérise par un lien affectif envers le sujet (ou l'objet) d'attachement. La présence de ce sujet entraîne un apaisement, un bien-être alors son absence du sujet provoque des réactions de détresse.

i. Expériences initiales

Les influences subies au cours des premiers moments de la vie sont déterminantes et le comportement de l'adulte sera grandement affecté par celui du tout jeune animal, en dehors même du processus d'empreinte, limité à une période précise. Le choix des partenaires sexuels n'est pas déterminé seulement par les « qualités » de ce partenaire mais aussi par le type d'interaction sociale vécu pendant la première enfance. Le type de parents semble très important à cet égard. Un animal choisit un partenaire d'un certain type car il a eu des parents d'un type particulier.

Une expérience sur des rats réalisée par Seitz en 1957 montre que les femelles avec 6 petits sont plus maternelles que celles s'occupant de 12 petits. Plus tard, ces derniers deviennent des adultes plus émotifs, moins lourds, multipliant les amas de nourriture et les accouplements. Si la femelle est perturbée par des décharges électriques légères pendant le maternage, les petits seront des adultes plus émotifs et chétifs. Il en sera de même si on perturbe le maternage des petits en changeant de mère toutes les 24 heures. Si les petits d'une femelle de souche agressive sont élevés par une femelle non agressive, ils seront moins agressifs. Dans la même idée, les petits d'une mère non agressive élevés par une femelle agressive seront agressifs. Ces expériences sont des exemples de stimulation longue durée.

Les stimulations courte durée ont une toute autre influence. Ainsi des jeunes caressés et isolés quelques minutes par jour, présenteront une exploration et une réaction d'évitement (apprentissage) accrues et une émotivité moindre.

Ainsi toutes les expériences du jeune âge sont essentielles et influencent grandement les futurs comportements sexuel et social de l'individu. Cependant, il faut se garder de généraliser ces conclusions à toutes les espèces.

Dans le jeune âge, l'environnement social est très important. Lorsque l'on fait cohabiter des jeunes hamsters ou rats qui ont été pour certains d'entre eux isolés pendant leur enfance, une défaillance des comportements sexuels sera constatée chez les rats orphelins. La même expérience menée chez des cobayes conduira à des troubles sexuels et sociaux (hiérarchiques notamment).

Une expérience réalisée par Thomson et Mesalk sur des chiens montre que si on les isole pendant leur enfance, les chiens adultes sont plus anxieux, émotifs et moins intelligents. Leurs relations sociales sont totalement perturbées, ces chiens occupant toujours la place de dominés par rapport aux chiens normaux. Ces chiens élevés dans un environnement artificiel, privés de stimuli extérieurs, ont été privés de la relation fondamentale mère-enfant.

Les expériences sur le jeune âge sont encore plus décisives chez les primates que chez les autres mammifères comme le montre les expériences de Harlow (1958 à 1970). Elles soulignent l'importance de la qualité du contact mère-enfant et mettent en évidence ce type particulier d'empreinte : l'attachement.

Harlow isole des Macaques rhésus à leur naissance et les élève au biberon en utilisant différents types de « mères artificielles » ou de substitution : avec fourrure, en fil métallique, chaudes ou à température ambiante, à bascule ou stable, allaitantes ou non.

De ces observations, Harlow mis en évidence quatre variables permettant au processus d'attachement de se développer :

- Une variable primordiale :
 - o La qualité du contact, variable la plus importante pour les jeunes chez qui le réconfort du contact est essentielle. Des simulis de femelles en chiffon offrent un contact beaucoup plus apprécié par les petits que des femelles en métal, même distributrices de lait.
- Trois variables secondaires :
 - o L'allaitement : jusqu'à 100 jours, entre deux femelles en chiffon, les petits s'attachent plus à celle allaitant.
 - o Le mouvement : jusqu'à 150 jours, l'attachement est plus important envers une femelle qui bascule qu'envers une femelle immobile.
 - o La température : les petits s'attacheront plus à une femelle en métal réchauffée qu'à une femelle en chiffon mais sans chaleur.

Ainsi le réconfort du contact est une variable primordiale qui favorise l'affection du jeune pour sa mère. Le contact corporel est plus important que l'allaitement et le déplaisir de la faim. Les petits singes sans mère avaient une très grande affection pour un simple linge moelleux et étaient très malheureux quand on les en privait.

ii. La séparation

Dans des expériences de séparation, les effets sur les petits sont aggravés quand ces derniers peuvent voir l'être d'attachement mais ne peuvent avoir de contacts avec lui. L'importance des facteurs change avec le temps. Ce sont les mêmes facteurs qui créent l'attachement et favorisent le processus de séparation puis les contacts sociaux élargis vers les compagnons de jeu et de même âge.

Il existe différentes modalités de séparation. Chez les singes arboricoles, une autre femelle peut voler un petit et se l'approprier avec l'accord de la mère. D'une autre façon, le jeune ressent le besoin de rompre les liens avec sa mère et d'explorer les environs. Le rejet par la mère au moment du sevrage favorise ce comportement exploratoire.

Le système d'affection entre compagnons est le plus important dans le développement de comportements sexuel et sociaux normaux.

iii. L'isolement

Les expériences de Harlow sur l'isolement depuis la naissance de bébés macaques rhésus, mettent en évidence des troubles très importants et souvent irréversibles.

Des petits sont séparés de leur mère à l'âge d'un jour puis élevés isolés pendant 90 jours. Certains sont réintroduits avec des jeunes du même âge tandis que d'autres restent isolés. L'observation de leurs comportements montre alors que l'absence de la période d'attachement mère-enfant a des effets moindres si les petits sont par la suite mis en présence de congénères.

Si on isole des petits pendant 12 mois et qu'on les met ensuite en présence d'animaux du même âge, ils n'arrivent pas à établir de relations sociales avec eux. La période sensible pour l'établissement des liens sociaux a été supprimée et ces animaux présentent un comportement social qui restera limité plusieurs années voire à vie. Ils sont agressifs et incapables d'avoir des

liens sociaux normaux avec les autres. Quant à leur comportement sexuel, il est inexistant ou faible.

Plusieurs troubles sont observables suite à l'isolement pendant l'enfance. Sur le plan sexuel, on note une répugnance des femelles envers les mâles, qui eux sont incapables de s'accoupler. Une femelle inséminée rejettera ses nouveaux-nés voire les tuera.

Sur le plan social, les animaux isolés sont plus apeurés face à un objet effrayant et orientent leur attaque sur eux-mêmes. Des animaux isolés de tout stimuli sociaux pendant leurs premiers mois auront des troubles pendant 3 à 4 ans. En cela, les processus d'attachement sont proches des processus d'imprégnation.

Face à la douleur, les animaux « isolés » la supportent davantage et quand ils attaquent les dominants (comportement anormal en soit), ils supportent mieux les blessures et réitèrent ces attaques. Quant à l'apprentissage, il sera au début beaucoup plus lent (en raison de la forte émotivité des animaux) mais atteindra par la suite une cadence quasi similaire à celle des animaux normaux. Le phénomène d'extinction sera plus lent, les jeunes isolés ne réalisant pas l'inadéquation de leur réponse.

Les jeux pendant l'enfance sont très importants car ils permettent d'apprendre à exprimer sa dominance, à connaître le rôle sexuel des autres, à développer des comportements d'agressivité ou de menace au moment et lieu adéquats pour les mâles, à choisir un comportement d'approche ou de retrait et à adopter les postures adéquates dans leur relation avec les mâles pour les femelles.

La théorie de l'attachement définit l'attachement comme un processus qui fait passer l'enfant (humain ou animal) d'un état purement biologique au statut d'être social. Jusque-là, on pensait que l'affectivité était le résultat d'un apprentissage et plus ou moins de la maturation. Les théories classiques présentaient l'affectivité comme un besoin secondaire né du renforcement venant de la satisfaction des besoins physiologiques (faim, soif), cette dépendance physique engendrant une dépendance psychique. Ce n'est qu'en 1958, avec les expériences de Harlow (primates) et Bowlby (hommes), que l'affectivité fut élevée au rang de besoin primaire au même titre que la faim ou la soif.

e. Les aspects à long terme de l'empreinte

i. L'empreinte filiale

Il semble important pour le juvénile d'être capable de distinguer ses parents des autres adultes, sachant que les autres adultes sont susceptibles de le tuer. Pourquoi n'existe-il pas une image prénatale des parents ? Une réponse serait que l'apparence (ou l'odeur ou le son) des animaux d'une espèce change tout comme l'espèce évolue. La flexibilité de l'empreinte est aussi un avantage sélectif.

L'empreinte filiale apparaît chez les animaux précoces comme les oiseaux nidifuges (oies, canards, cailles) et les mammifères herbivores qui doivent suivre leur mère. C'est un comportement adaptatif car la mère sait mieux que les jeunes trouver de la nourriture, un endroit pour dormir ou éviter les prédateurs.

Konrad Lorenz a élevé des oisons (oies cendrées) en incubateur. Après avoir passé le début de leur vie auprès de Lorenz, ils suivent fidèlement leur « mère adoptive » et ne reconnaissent pas les adultes de leur espèce. La mère biologique n'est donc pas forcément le modèle d'attachement filial. Les études de Bateson et Horn ont montré l'intervention de l'Hypersérié Ventral Intermédiaire et Médian dans le phénomène d'empreinte chez le poussin.

La recherche de la mamelle est le premier acte de l'agneau nouveau-né. Les premières tétées ont de nombreux effets dont celui d'apprendre à reconnaître sa mère. Le canal visuel semble prépondérant dans cette reconnaissance, suivi, plus tard de l'identification des cris de celle-ci. Les six premières heures sont déterminantes dans l'établissement du lien mère-petit. L'agneau est capable de discriminer sa mère d'une brebis étrangère entre 12 et 24 heures après la naissance.

Chez les mammifères herbivores, alors que le jeune doit suivre sa mère immédiatement, l'empreinte filiale n'existe pas chez tous. Chez le gnou, les femelles mettent bas en commun, le jeune est sur pied en quelques minutes et en moins d'une heure il court aussi vite que sa mère. Souvent l'imprégnation maternelle ne suffit pas et de nombreux petits se perdent.

Chez les animaux de compagnie, une double empreinte semble exister à la fois à la mère et à l'homme.

Chez les fourmis, les guêpes ou les abeilles, l'apprentissage de l'odeur coloniale se produit lors de l'émergence, et même au stade larvaire dans certains cas. Chez les fourmis c'est l'odeur des congénères qui est importante, chez les guêpes c'est l'odeur du carton du nid qui sert de signal d'apprentissage et chez l'abeille c'est l'odeur de la cire. L'abeille ouvrière nouveau-née apprend à reconnaître l'odeur de la reine dans les jours qui suivent l'éclosion imaginale.

L'imprégnation filiale permet l'attachement entre la progéniture et ses parents (vrais ou adoptifs), lien qui perdra de son importance à l'âge adulte mais qui pourra avoir des conséquences essentielles sur le comportement ultérieur.

ii. L'empreinte environnementale

Les saumons adultes, après plusieurs années de migration, reviennent dans le cours d'eau de leur naissance pour frayer. Cette capacité repose sur une empreinte olfactive portant les caractéristiques de l'eau de la rivière natale.

Chez les insectes phytophages, il existe une empreinte alimentaire amenant l'adulte se nourrir sur la plante où il a vécu.

Le jeune animal s'imprègne des caractéristiques de son territoire qui lui seront utiles par la suite.

iii. L'empreinte sexuelle

Chez les oiseaux, l'empreinte peut avoir des effets profonds sur les préférences sexuelles. On peut facilement faire des expériences d'échange de parents nourriciers chez la volaille, les canards et les pigeons. Si les individus d'une souche d'une couleur donnée sont élevés par des parents d'une autre race ou d'une autre couleur, la progéniture préfère en général s'accoupler à des oiseaux qui ont la couleur de ses parents adoptifs plutôt que la sienne.

Des chercheurs ont amené la confusion chez des pinsons zébrés en plaçant leurs petits dans le nid de pinsons bengalis ou en croisant des pinsons zébrés et bengalis. Ils sont parvenus à obtenir des oiseaux qu'ils ont nommé « transes », incapables de savoir quelle espèce était la plus attractive pour eux. En effet, même les pinsons qui étaient correctement imprégnés par l'espèce adoptive pouvaient changer leur point de vue en se basant sur leur expérience. Chez de tels mâles, il a été proposé l'éventualité d'une imprégnation sexuelle en deux étapes. Dans le premier stade, sensoriel, durant jusqu'au 40^{ème} jour, les oiseaux apprennent à quoi « l'objet sexuel » doit ressembler. Dans le second stade, celui de la vérification, le mâle courtise la

femelle et s'accouple avec elle. La préférence initiale est soit consolidée si la femelle est de la même espèce que les parents éducateurs, soit modifiée si elle d'une espèce différente (5).

Schutz travailla avec différentes espèces de canards et montra que les mâles préféraient les partenaires sexuels semblables à la mère qui les avait élevés alors que les femelles préféraient les mâles de leur espèce quelle que soit leur expérience précoce. Chez les espèces étudiées, il existait un dimorphisme sexuel, les mâles étant très visibles et les femelles toutes semblables. Chez la sarcelle chilienne, il n'existe pas de dimorphisme sexuel et sept femelles élevées par des colverts s'accouplèrent avec des colverts.

Lors de dimorphisme, les femelles peuvent facilement faire la différence entre les mâles mais l'inverse est plus difficile. Les femelles ont en général un modèle inné d'accouplement et n'ont donc pas besoin d'empreinte mais les mâles doivent se baser plus sur leur expérience précoce pour identifier leur propre espèce.

Plusieurs années après, Immelmann fit d'autres études sur ce thème. Les oiseaux, élevés par des parents adoptifs d'une autre espèce puis réintroduits plus tardivement avec des congénères homospécifiques, choisirent l'espèce adoptive même si ils n'avaient pas été en contact avec elle pendant plusieurs années.

Ainsi, un contact bref avec des parents adoptifs tôt dans la vie de l'oiseau, exerce une influence plus durable que les contacts sociaux de longue durée survenant pendant la vie adulte. Il fut cependant observé que chez les adolescents, une réimprégnation était possible.

Chez les mammifères, il n'y a pas d'empreinte sexuelle par rapport à un modèle visuel, mais ils orientent leur choix sexuel en fonction de leur expérience olfactive précoce en relation avec le système CMH (complexe majeur d'histocompatibilité) qui permet un marquage olfactif individuel.

Des souris de laboratoire construisent pendant la période d'allaitement un modèle de référence avec leur mère et leur fratrie. Elles l'utiliseront pour trouver un partenaire sexuel un peu différent pour éviter la consanguinité. En revanche, elles coopéreront avec des congénères de même CMH pour faire des nids communs.

Dans la vie sauvage, l'élevage croisé est rare mais possible. Si cela arrivait souvent, la sélection naturelle favoriserait l'évolution des mécanismes pour l'éviter.

iv. L'empreinte sociale

Chez les chiens, il existe une période sensible de 3 à 10 semaines, pendant laquelle les contacts sociaux normaux se développent. Chez les primates, les contacts mère-petit sont très importants pour le développement de relations sociales normales.

f. Empreinte et apprentissage

Lorenz soutenait que l'imprégnation était fondamentalement différente des autres formes d'apprentissage mais Bateson et Hinde défendirent l'idée que l'imprégnation correspondait à un rétrécissement des préférences préexistantes et qu'en cela elle était un processus ayant beaucoup en commun avec les autres formes d'apprentissage par la perception.

Les expériences portant spécifiquement sur des stimuli précis peuvent donner la preuve de l'apprentissage par perception. Chez le pinson, le développement du plein chant nécessite

l'exposition durant une période précise du début de la vie d'une description d'un chant complet qu'il peut enregistrer par apprentissage perceptif puis qu'il aura l'occasion de pratiquer plus tard. Il existe une controverse à propos de l'apprentissage par la perception car il est difficile de déterminer dans quelle mesure les animaux doivent apprendre à organiser le monde qu'ils perçoivent et dans quelle mesure leur reconnaissance des stimuli extérieurs est innée.

Bateson insista sur l'importance de l'apprentissage perceptif dans l'imprégnation en constatant que les poussins s'imprégnaient plus facilement sur des formes qui leur étaient familières dans leur environnement. Deux types de changements plastiques sont impliqués : l'établissement d'une représentation interne de l'objet familier et l'appropriation par cette représentation des systèmes qui contrôlent les comportements filial et sexuel.

Le poussin peut apprendre ce qui concerne sa mère grâce à un apprentissage par perception et apprendre à donner les réponses qui le mènent auprès d'elle par un conditionnement instrumental. Mais le poussin ne peut apprendre la réponse adéquate que pendant la période de l'imprégnation.

Bateson et Wainwright ont montré que tandis que la familiarité avec un stimulus d'imprégnation augmentait, les poussins développaient une préférence de plus en plus forte pour des stimuli légèrement différents de celui qui leur était familier. Dans la nature, cette tendance pourrait avoir l'effet de les familiariser avec les différents aspects de leur mère. La faculté de reconnaître ses parents sous divers angles ne peut se développer que si les jeunes oiseaux élaborent une image composite des traits de leurs parents.

Il existe certains types d'apprentissage qui se font sans renforcements mais peuvent être modifiés par ces derniers. Les animaux donnent des réponses qui sont instrumentales car elles permettent un accès à des stimuli familiers comme le chant d'un congénère ou la vue d'un partenaire. Le rôle du renforcement dans la situation d'imprégnation est de la même sorte. Fonctionnellement, l'imprégnation est une forme d'apprentissage préprogrammé comme l'apprentissage du chant, de l'environnement ou l'apprentissage latent.

La stimulation sensorielle précoce peut induire une altération morphologique de régions cérébrales particulières mais, lorsque la plasticité neuronale est réduite, en fin de période sensible, une stimulation extérieure ne peut plus produire que des changements biochimiques du tissu nerveux. La meilleure stabilité des caractères morphologiques du cerveau peut expliquer la relative irréversibilité de l'empreinte. Les caractéristiques distinctives de l'empreinte seraient davantage liées à une forme de stockage de l'information qu'à son mode d'acquisition.

g. Aspects fonctionnels de l'empreinte

On pensait que la reconnaissance de son espèce était un phénomène inné mais Lorenz montra que des canetons élevés en couveuse pouvaient adopter l'homme comme mère. La seule programmation génétique, mûrie au cours de la croissance est insuffisante pour expliquer la reconnaissance des congénères et le développement des comportements sociaux.

Dans les études de Heinroth, les oisons élevés en couveuse refusent l'oie comme mère et évitent les adultes de leur espèce en persistant à suivre l'homme. Heinroth en conclut qu'il y a adoption, comme être d'attachement, du premier objet mouvant de dimensions suffisantes rencontrées après la naissance. C'est la preuve que la reconnaissance de son espèce résulte d'un apprentissage dès le plus jeune âge.

La reconnaissance des parents, des partenaires sexuels et sociaux n'est pas innée et l'empreinte ne joue pas tant un rôle essentiel dans la reconnaissance de l'espèce mais est plutôt un apport

supplémentaire. Un oiseau peut répondre à ses congénères même s'il n'a pas eu l'expérience nécessaire.

L'imprégnation a tendance à se produire dans les espèces où l'attachement au parent, au groupe familial ou à un membre du sexe opposé est un aspect important dans l'organisation sociale.

Ainsi, chez les ovins et caprins, la mère identifie son petit en le léchant et n'est sensible à son odeur que durant sa première heure de vie.

Chez les goélands, il y a reconnaissance spécifique du cri de leurs parents par les petits et réciproquement. Ces cris, appris à un stade précis du développement, servent après des périodes de séparation et aident à garder l'intégrité de la famille.

Chez les canards, les oies et les pinsons, la période sensible pour l'imprégnation sexuelle correspond aux soins parentaux. Le jeune est susceptible de s'imprégner pendant qu'il fait partie d'un groupe familial. De même, la fin de la période sensible précède le moment où il se mêle à d'autres oiseaux.

L'empreinte sexuelle est plus importante pour la reconnaissance des proches que pour celle de l'espèce. Elle permet à l'animal d'apprendre les caractéristiques de ses proches et de choisir un partenaire qui semblera légèrement différent, mais pas trop, de ses parents et de ses frères et sœurs. L'animal établit un équilibre entre les avantages des croisements à l'intérieur (*inbreeding*) et à l'extérieur (*outbreeding*) de la famille.

Le moment de l'imprégnation sexuelle est associé au développement du plumage adulte, donnant ainsi au jeune oiseau une bonne occasion d'apprendre à quoi ressemblent ses congénères. Cependant, il semble que cela ne soit pas vrai pour les oiseaux nidifuges. Ainsi dans les espèces nidicoles, l'imprégnation sexuelle coïncide souvent avec le moment où les jeunes prennent l'apparence d'adultes (4^{ème} semaine chez le colvert et pendant 1 mois). À l'état domestique, le plumage adulte est plus long à acquérir et l'imprégnation sexuelle est plus tardive (étude chez la caille).

Chez les cygnes de Bewick, il existe des marques faciales distinctes entre les individus et les membres d'une famille ont tendance à avoir la même face. Les couples ont des marques faciales qui diffèrent plus que ce que le hasard seul dicterait. Ainsi, les jeunes évitent l'*inbreeding* (accouplements entre proches parents) (Figure 43).

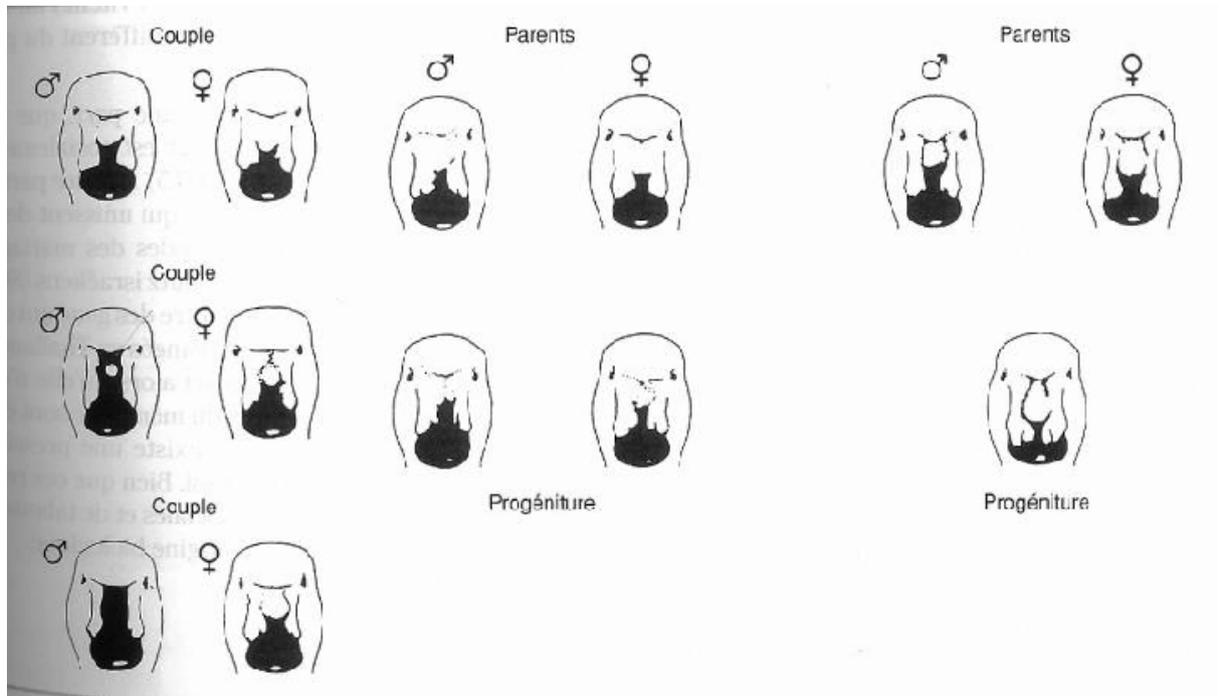


Figure 43. Schéma facial des cygnes de Bewick. (29)

La progéniture a tendance à ressembler à ses parents (à droite) suggérant que la forme du dessin est héréditaire. Les partenaires ont souvent une apparence différente (en haut), suggérant que les cygnes choisissent activement l'outbreeding.

L'imprégnation est un processus fondamental pour assurer un développement comportemental harmonieux et efficace des jeunes animaux. L'inné et l'acquis sont en constante interaction et permettent à ce développement de se mettre en place.

Le jeune disposera alors des outils pour devenir un adulte capable d'assurer sa survie et celle de son espèce.

Cinquième Partie

APPRENTISSAGES DU JEUNE ANIMAL DANS SON MILIEU NATUREL

Comment le jeune animal devient-il un adulte compétent ? Tandis qu'une partie de la réponse s'attache à la maturation et à l'acquisition de certaines habiletés, une autre se relie à l'apprentissage de ce qu'il est possible de faire et de quelle manière le faire.

1. LES MOYENS D'APPRENDRE : COMMENT FAIRE OU SAVOIR UNE NOUVELLE CHOSE (13) (23) (28) (44) (29)

Certains bébés animaux naissent avec la majorité des aptitudes qui leur seront utiles et n'ont besoin de rassembler que peu d'informations. D'autres, en revanche, doivent apprendre de nombreuses choses et collecter quantité d'informations s'ils veulent survivre. On distingue ainsi plusieurs modes d'apprentissage qui peuvent coexister et se compléter : apprentissage latent, apprentissage par essais et erreurs, apprentissage social... D'autres processus entrent également en jeu comme la maturation, l'imitation, etc.

a. Programmes ouverts et programmes fermés

Les espèces varient de façon extrême dans l'importance de leur répertoire comportemental appris. Le zoologiste Ernst Mayr a proposé la métaphore des programmes fermés et ouverts. Il définit le programme fermé comme celui qui n'accepte pas de modifications tandis que le programme ouvert autorise des données supplémentaires durant la vie de son détenteur.

Un animal possédant un programme fermé reconnaît ses partenaires sexuels sans avoir eu besoin d'apprendre à quoi ressemble son espèce et utilise habituellement une ou deux caractéristiques clé ou une manifestation ritualisée. Un animal avec un programme ouvert apprend à quoi ressemble les partenaires sexuels recherchés, souvent en observant sa propre famille. De nombreuses espèces ont des programmes fermés pour certains aspects de leur comportement et des programmes ouverts pour d'autres.

Les espèces qui ont une courte durée de vie ont, par conséquent, peu de temps pour apprendre et auront tendance à posséder plus de programmes fermés qu'ouverts. Les animaux dont les parents prennent soin et restent longtemps auprès d'eux, auront, quant à eux, la chance d'apprendre pendant toute cette période où ils sont protégés et dès lors peuvent se permettre d'avoir une majorité de programmes ouverts.

À chaque fois qu'il existe, de façon habituelle, une réponse correcte à une situation clairement reconnaissable, un programme fermé est parfait. Mais si les choix qui se présentent à l'individu sont plus complexes, et l'environnement changeant, les programmes ouverts semblent plus avantageux. « Le grand avantage sélectif de pouvoir apprendre est que cela permet de stocker bien plus d'expériences et bien plus d'informations détaillées à propos de l'environnement que l'ADN d'un zygote fécondé ne peut transmettre » écrit Mayr. Dans un environnement continuellement changeant, l'oiseau ne peut pas se reposer seulement sur son génome. Il existe de trop nombreux déficits dans le réseau des informations innées. S'approprier l'information par l'apprentissage (contrairement à l'avoir stockée dans ses gènes) épargne de la place dans le génome, c'est une solution d'économie. Bien sûr, cela nécessite un cerveau important et fonctionnel donc consommateur d'énergie métabolique.

b. L'inné de l'acquis et inné acquis (The nature of nurture, and nurturing nature)

Les notions de programmes fermés et ouverts réfèrent aux notions de l'inné et de l'acquis, deux sources de comportement qui sont, depuis fort longtemps, le sujet de multiples études et débats. De nombreux livres sur le comportement, spécialement humain, commencent par un passage obligé sur la part de l'inné et de l'acquis dans le développement comportemental. Mais l'inné et l'acquis sont imbriqués. Il existe une quantité d'exemples de programmes fermés dans le monde animal bien qu'ils soient souvent améliorés par l'expérience. Un comportement inné est bien souvent modifié par l'apprentissage.

L'interaction entre l'inné et l'acquis peut être observée chez les oiseaux amoureux hybrides. Des chercheurs ont croisé des perruches à face orange avec des perruches de Fischer. Les perruches à face orange, pour construire leur nid, coupent de longues bandes d'écorces ou de feuilles, rangent les extrémités de ces bandes entre les plumes de leur arrière-train et s'envolent vers le lieu de nidification. Les perruches de Fischer, comme de nombreuses autres espèces d'oiseaux, transportent les bandes nécessaires à la construction du nid dans leur bec. Les jeunes hybrides issus du croisement de ces deux espèces qui s'apprêtent à nicher pour la première fois agissent dans une totale confusion. Ils coupent de belles bandes et semblent pouvoir ranger quelque chose dans leur plumage mais n'y arrivent presque jamais. Occasionnellement, ils semblent penser que porter les bandes dans leur bec peut s'avérer efficace, mais, auparavant, ils s'essaient toujours à les ranger entre leurs plumes. Après deux mois d'essais plus ou moins fructueux de stockage dans leur plumage, les jeunes hybrides transportent 40% des bandes d'écorces dans leur bec mais passent toujours beaucoup de temps à réaliser les gestes de rangement entre les plumes avant de s'envoler. Il faudra à peu près trois ans avant qu'ils abandonnent cette technique.

c. Conditionnement retardé et apprentissage latent

L'apprentissage latent s'attache à tout ce que l'animal apprend sans obtenir une récompense dans un futur immédiat.

Karen Pryor travailla avec des poulets, leur appris à danser puis tenta de leur apprendre à le faire seulement une fois sa main droite levée. Au début le poulet répond sans y prêter attention à des faits indiquant qu'il va être récompensé. Progressivement, il devient meilleur. Soudain, il remarque qu'une action a quelque chose à voir avec le fait d'être récompensé et commence à porter attention à l'élément clé plutôt qu'à danser. Quand, par coïncidence ou par la persévérance de l'entraîneur, il offre la bonne attitude en présence de l'élément clé et qu'il en est récompensé, le sujet « intègre l'image ». À partir de ce moment, il sait ce que signifie l'élément clé et répond correctement.

James Gould décrit une expérience similaire pendant l'apprentissage conceptuel chez les abeilles. Les abeilles apprennent que le nectar récompensé est marqué par un marqueur soit asymétrique soit symétrique. Le marqueur change, ainsi l'abeille ne peut pas uniquement apprendre quel marqueur est correct mais doit aussi apprendre si le marqueur correct est toujours l'asymétrique. La courbe d'apprentissage est différente de celle des tests standards au cours desquels les abeilles apprennent qu'une odeur, une couleur ou une forme particulières sera toujours récompensée. Pendant l'apprentissage conceptuel, il n'y a pas de progression évidente jusqu'au 5^{ème} ou 6^{ème} test, alors qu'au cours d'un apprentissage normal il y a une progression croissante à partir du 1^{er} test. Ce délai est caractéristique de ce qui est appelé les *learning sets* ou « apprendre à apprendre ».

d. Apprentissage par essais et erreurs

C'est une forme d'apprentissage basé sur l'exploration de l'environnement et de successions d'action par tâtonnement (essais et erreurs) sur ce dernier pour arriver à l'acquisition d'une nouvelle connaissance. Apprendre par essais et erreurs revient à expérimenter pour constater ce qui est efficace. C'est une technique adaptée pour les espèces dont la durée de vie est longue et autorise la multiplicité des tentatives.

e. Apprentissage par la pratique

Une façon d'apprendre est de pratiquer. Si l'exercice est généralement ennuyeux, le jeu est un moyen efficace d'apprendre. Ainsi, sur les côtes péruviennes, des jeunes goélettes incas de deux mois, tout juste aptes à voler et incapables encore d'attraper suffisamment de poissons, ont été observés « pratiquer la pêche » de manière très ludique. Après avoir attrapé un poisson et l'avoir porté en triomphe, certains jeunes le relâchent et renouvellent leur attaque. D'autres s'exercent à la pêche au ras de l'eau ou s'exerceront à des acrobaties. Les adultes goélettes ne font pas cela, car la pêche est indispensable à la survie.

f. Rôle de la maturation

La maturation du comportement est un processus irréversible de l'ontogénie. Elle ne dépend pas de l'expérience et est distincte de l'apprentissage. Le processus de maturation agit sur une aptitude comportementale héritée mais qui n'est pas disponible chez l'individu avant que son organisme (système nerveux et musculaire) se soit suffisamment développé pour permettre l'expression de ce comportement. Quand un animal progresse dans la réalisation d'une tâche ou dans la reconnaissance d'une chose, il est possible que cela ne soit pas relié à l'apprentissage car il est facile de confondre croissance et apprentissage. Des poussins nouveaux-nés montrent un picorage approximatif et manquent, souvent de loin, leur cible. Alors qu'ils grandissent, leur précision s'améliore et les marques de picorage s'étendent dans un cercle plus restreint et plus proche de la cible dès l'âge de 4 jours. Hess réalisa diverses expériences en masquant plus ou moins la vue des poussins et en instaurant différentes modalités pour obtenir la nourriture. En observant ces poussins avec le test du ver dans le sable, tous montrèrent une meilleure précision de leur picorage quelle que soit leur expérience. Hess attribua ainsi cette performance à l'âge et à la maturation et non à l'apprentissage.

g. Apprentissage social

Les animaux influencent le comportement de leurs congénères. L'un des aspects de l'apprentissage social est sa direction, en parlant de manière métaphorique. Dans l'apprentissage vertical, les animaux passent l'information aux générations suivantes de façon conservatrice. Si les animaux apprennent de leur propre génération, c'est de l'apprentissage horizontal, rapide, éphémère et plus approprié à la transmission d'informations pertinentes par rapport aux changements soudains de l'environnement. Enfin l'apprentissage oblique correspond à l'apprentissage du jeune par un individu d'une autre génération mais qui n'appartient pas à sa proche parentèle. Les bébés éléphants prospectent dans les gueules des autres éléphants afin de savoir ce qu'ils mangent et s'autorisent cette liberté avec d'autres individus que leurs mères. La vie en communauté permet à l'individu d'apprendre de ses congénères, des manières d'agir et des techniques. Elle est, par exemple, un facteur très favorable pour l'obtention de nourriture.

i. Facilitation sociale et rehaussement local (*stimulus enhancement*)

Dans la facilitation sociale, la vue d'un congénère réalisant une action inspire l'observateur à faire lui-même cette action (qu'il sait déjà faire).

Le rehaussement local est une forme très commune d'apprentissage social. L'observateur ne copie pas ce qu'un premier animal réalise, mais l'intérêt supérieur suscité pour un lieu ou une chose peut éventuellement pousser l'observateur à faire la même action que l'observé. Ces notions sont à différencier de l'imitation. Dans le rehaussement local, le sujet n'a pas vu, compris et copié ce qu'un autre a fait mais son intérêt a été accru par son observation de l'autre. Il existe une histoire très populaire à propos de mésanges qui apprirent à percer le capuchon de bouteilles de lait et boire la crème présente en surface. Cette habitude, considérée comme copiée d'un oiseau sur l'autre, se serait dispersée à travers toute l'Angleterre tel un feu de forêt. Jugée autrefois comme un cas d'imitation, elle relève plutôt du rehaussement local. Un oiseau observe un congénère sur une bouteille de lait et pense que ces bouteilles sont un bon lieu pour se percher.



Figure 44. Une mésange bleue ouvre une bouteille de lait pour avoir la crème. (29)

L'oiseau, toujours à la recherche de nourriture et utilisant pour cela le picorage, apprendra à examiner les bouteilles de lait s'il découvre une fois une bouteille ouverte et ne se demandera pas quel est le meilleur moyen pour ouvrir la bouteille, obtenant ce qu'il veut en picorant. En laboratoire, des oiseaux mis en présence d'une bouteille de lait et n'ayant aucune expérience préalable de cette situation et sans aucun individu à copier, parviennent à l'idée de picorer à travers le papier pour obtenir la crème en moins de 15 minutes. Ainsi, il semblerait que les mésanges, dans différentes régions d'Angleterre, découvrirent cela de façon indépendante, rendant le phénomène plus rapide qu'il ne l'est (Figure 44).

ii. Imitation

Comme nous l'avons vu dans la première partie de cet exposé, l'imitation est un type d'apprentissage social et un terme qui, selon Frans de Waal, est à réserver aux cas où la solution à un problème est copiée avec compréhension à la fois du problème et des intentions de l'individu observé.

De nombreux exemples sont constatés chez les oiseaux, les marmosets, les dauphins et les grands singes (gorilles, orangs-outangs, chimpanzés). Au zoo de Knoxville, les vétérinaires voulaient réaliser des frottis vaginaux réguliers sur des femelles pandas rouge afin de déterminer le moment propice pour une fécondation. Ne voulant pas que cette procédure soit une source de stress pour la femelle, ils l'entraînèrent à accepter cet acte comme une routine et furent capables de le réaliser facilement en lui offrant un panier de pommes pendant qu'ils effectuaient le prélèvement. Pendant la procédure, ses petits étaient toujours à ses côtés (la séparation mère-petit étant vécu comme un stress important). Quand les bébés femelles devinrent pubères, les vétérinaires planifièrent de les entraîner à accepter les frottis vaginaux comme ils l'avaient fait pour leur mère, mais ce fut inutile, les jeunes femelles savaient ce qu'il fallait faire et dégustaient les fruits, prêtes pour la procédure.

iii. Autres formes d'apprentissage social

Dans une école de dressage de chiens de police en Afrique du sud, une étude fut menée sur vingt portées de chiots Berger Allemand. Certains étaient nés d'une mère n'ayant pas reçu d'entraînement spécifique et d'autres avaient une mère entraînée à trouver des sachets de narcotiques. Les chiots furent séparés en quatre groupes :

- un groupe dans lequel les chiots restèrent auprès de leur mère jusqu'à l'âge de 6 semaines.
- un groupe dans lequel les chiots restèrent auprès de leur mère jusqu'à l'âge de 12 semaines.
- un groupe où les chiots restèrent avec leur mère 12 semaines et la virent travailler pendant l'âge de 6 à 12 semaines.
- un groupe où les chiots, issus de chiennes de travail, restèrent avec elles 6 semaines mais ne les virent jamais travailler.

Après 6 ou 12 semaines, les chiots furent mis à un entraînement d'obéissance, mais aucun ne travailla avec des narcotiques ou travailla le rapport. À l'âge de 6 mois, les chiots furent testés dans leurs aptitudes à suivre les directions données par les maîtres-chiens et à rapporter les sachets de narcotiques. Leurs performances étaient notées de 0 à 10.

Les chiots des femelles non entraînées montrèrent des performances similaires qu'ils soient restés 6 ou 12 semaines avec leur mère. Les chiots qui étaient restés 6 semaines présentèrent également les mêmes aptitudes que leur mère travaille ou non. Mais les chiots restés 12 semaines auprès de leur mère et l'ayant vu travailler, firent preuve d'excellentes performances. Il est évident que les chiots apprirent par l'observation de leur mère pendant son travail. Les chiots n'obtenaient aucune récompense si leur mère rapportait des narcotiques, donc le conditionnement opérant n'est vraisemblablement pas un facteur ayant intervenu. De même, leurs mères étaient absentes durant ces tests, ainsi ni l'imitation ni la facilitation sociale ne purent être impliquées.

h. Émulation

L'émulation n'est pas exactement de l'imitation mais elle lui est bien supérieure. Quand un animal émule un autre, il ne le copie pas exactement, mais tente de parvenir au même résultat que lui.

Dans la nature, l'apprentissage social n'implique pas forcément l'exacte copie du comportement du démonstrateur. Des observateurs naïfs veulent habituellement atteindre le même objectif que le démonstrateur et développent pour cela leur propre méthode.

Les jeunes animaux n'ont pas la possibilité d'apprendre ce qu'est le monde par ce qu'on peut leur en dire et tous ne peuvent pas apprendre par imitation mais chacun dispose de plusieurs procédés d'apprentissage. Ces méthodes pourront les aider à vivre dans le monde qui les entoure. S'ils naissent dans un environnement différent de celui dans lequel leur espèce a évolué, ils ont besoin de ne pas se reposer seulement sur leurs comportements fixés génétiquement mais ils doivent faire appel à différents moyens pour trouver des solutions aux nouveaux problèmes auxquels ils sont confrontés.

2. APPRENDRE LES BASES POUR APPREHENDER LE MONDE

(28) (29)

Dans la nature, il est primordial que les bébés animaux apprennent à se déplacer d'un lieu à l'autre de manières adaptées à leur espèce : marche, nage, vol, grimpe. Il existe des patterns moteurs innés et d'autres éléments qui peuvent aider certaines espèces plus que d'autres et ainsi promouvoir certaines activités plus que d'autres.

a. Percevoir son environnement

Les actions qui sont fortement déterminées génétiquement sont les plus difficiles à discerner. Les animaux, comme les hommes, n'ont pas besoin d'apprendre à voir ou écouter même si ils deviennent meilleurs avec la maturation. L'inné et l'acquis interagissent si bien que les neurones se connectent en réponse à une lumière ou un son présentés aux sens et si les jeunes ne perçoivent pas les stimulus sensoriels que leur environnement envoie continuellement, ils auront de grandes difficultés à survivre.

Mais il ne s'agit pas seulement de percevoir le monde, il faut comprendre ce qui est perçu. Les poussins ne savent pas à quoi ressemblent l'eau. Assoiffés, une fois l'eau dans le bec, ils boivent avec gratitude mais, même le poussin le plus assoiffé marchera nonchalamment dans les flaques sans soupçonner que ce qui lui est nécessaire se trouve sous ses pattes. Heureusement les poussins picorent, de façon automatique, toute irrégularité qu'ils voient et ainsi en attrapant les graines flottant sur l'eau, ils humidifient leur bec et font instantanément le lien.

b. Contrôler son corps

i. Apprendre à explorer son environnement

Le renardeau, qui n'ouvrira ses yeux qu'à l'âge d'une semaine, naît dans un environnement obscur où il y a peu de choses à voir. Le mois suivant, ses yeux se sont ouverts, son corps a grandi et lui et ses frères s'apprentent à sortir de la tanière, à découvrir ce qui les entoure et à jouer. Mais il n'a pas besoin d'apprendre à saisir les choses avec sa gueule.

Francesco Antinucci a comparé la manière dont les singes commençaient à saisir les objets. Le bébé macaque mangeur de crabe marche (sur ses quatre pattes) précocement au cours de sa petite enfance, avant même d'avoir développé la coordination de ses mains. Ainsi, lorsqu'il veut examiner une chose attractive, il peut s'en approcher et l'explorer avec sa bouche, goûtant, rongant ou mettant l'objet dans sa gueule. Le bébé gorille, quant à lui, a déjà développé une coordination très satisfaisante de ses mains pendant qu'il commence à explorer son environnement et développe très tôt une coordination visio-tactile. Il investiguera d'abord les objets avec sa bouche mais le fera rapidement en utilisant, à part égale, ses mains et sa bouche. Le bébé capucin travaille déjà avec la coordination visio-tactile quand il commence à marcher et il investiguera ainsi les objets en utilisant principalement ses mains (en cela le bébé humain se rapproche du bébé capucin car il saisit les choses avant même d'être mobile).

ii. Apprendre à se servir de sa trompe

Les éléphanteaux se tiennent rapidement debout après la naissance et sont capables de marcher. Mais ils doivent apprendre à contrôler et utiliser leur trompe, un membre n'ayant rien à voir avec l'histoire évolutive d'une patte, mais constitué de 50 000 muscles qui attendent de savoir quoi faire. Quand les éléphanteaux n'y prêtent pas attention, ils marchent sur leur trompe et trébuche. Pour boire de l'eau, le bébé s'agenouille et utilise sa bouche plutôt que sa trompe pour prendre l'eau et la faire gicler dans sa bouche comme le font les adultes. L'éléphanteau ainsi passe de nombreuses heures, assidu, à essayer de contrôler sa trompe, la faisant tourner, la suçant, tentant d'attraper tout objet à sa portée.

iii. Apprendre à se déplacer dans son environnement

• Apprendre à se mettre debout et à marcher

Tous les bébés primates semblent lents comparés aux juvéniles d'espèces précoces (herbivores) capables de se mettre debout, de marcher voire même de courir très vite après leur naissance. En fonction de sa place dans l'écosystème, chaque espèce développe une stratégie différente, mais, même les jeunes animaux précoces connaissent des débuts difficiles.

Sarah McCarthy, vétérinaire équin, constata que certains poulains semblaient plus forts ou plus coordonnés que d'autres mais qu'un programme commun se retrouvait chez tous. Ainsi, la plupart des poulains normaux parviennent à se mettre debout après quelques essais et leurs performances s'améliorent de façon remarquable au fur et à mesure de leurs essais de sorte, qu'à peine âgés de quelques heures, les poulains sont capables de se mettre debout instantanément. À l'inverse, ils présentent plus de difficultés à se coucher en se renversant sur le côté, cet acte ne semblant pas être automatique et demandant plusieurs jours avant d'être maîtrisé. On peut expliquer cette différence par l'importance de la station debout pour cette espèce. Le poulain nouveau-né doit être debout afin de pouvoir téter sa mère et s'enfuir face à un prédateur. La gravité est toujours suffisante pour amener un poulain fatigué à se coucher, mais se lever est une action qui nécessite des préceptes innés.

Les bébés primates, comme le bébé humain, ne pourront marcher qu'une fois assez matures quelle que soit l'expérience. Malgré un réflexe bien connu du bébé qui lève alternativement ses jambes au contact du sol ; sa tête trop lourde, sa musculature trop faible et son équilibre vacillant ne lui permettent pas de marcher avant un certain âge.

• Apprendre à s'agripper et s'émanciper progressivement

Les bébés primates doivent impérativement savoir s'agripper à leur mère. Les mères (singes et grands singes) peuvent utiliser leurs quatre membres pour se déplacer et n'ont pas besoin de porter dans leurs bras leur progéniture. Les chimpanzés nouveaux-nés ont besoin d'aide pour s'accrocher, et leurs mères ont l'habitude de fixer fermement leur petit contre elles avant de se déplacer. Les très jeunes chimpanzés sont accrochés contre l'abdomen de leur mère. Pendant un temps, le petit ne peut pas changer de position et si sa mère le remonte sur son dos, il y reste et peut observer, au-dessus des épaules de sa mère, où il est transporté. Quand les bébés chimpanzés prennent de l'âge, leur mère les encourage à marcher (d'abord sur les quatre membres) en les posant à terre et s'éloignant un peu. Elle le regarde tendrement avec des petits grognements et des expressions faciales jusqu'à ce que le bébé titube vers elle. Une femelle chimpanzé a aussi été vue encourager son fils aîné à marcher sur ses membres postérieurs en le tenant par les mains et en reculant doucement, l'encourageant à vaciller vers elle. Un bébé

chimpanzé de 8 mois commence à tituber en s'éloignant de sa mère, capable de tourner autour d'elle et de la regarder. La première fois que le bébé chimpanzé Prof laissa délibérément sa mère Passion ce fut pour se suspendre à une petite branche devant elle. Après s'être détaché d'elle, il resta suspendu un moment puis retourna agripper sa mère.

- **Apprendre à grimper**

Benjamin Kilham recueille trois oursons âgés de 7 semaines et leur permet de grimper aux arbres pour la première fois à l'âge de 13 semaines : « Bien que leurs techniques de grimpe ne soient pas maîtrisées, les oursons savaient immédiatement comment les développer et spécialement comment positionner leurs pattes pour trouver l'équilibre. Ils furent tenaces à apprendre et pratiquer ». Ainsi, en trois jours, ils étaient devenus experts en la matière.

Le bébé singe hurleur commence à grimper en se dispersant progressivement autour de sa mère, explorant de ses doigts, sa bouche, ses oreilles et ses yeux. Puis, toujours accroché à elle, il se lance et agrippe une branche. Quand il devient un peu plus âgé, il se détache de sa mère et grimpe sur des branches pendant 10 à 30 secondes. Quelques mois après, le jeune grimpe partout, saute difficilement entre les branches et fait la navette entre le dos de sa mère et les branches. Il commence alors à se suspendre par sa queue pendant quelques minutes puis lutte maladroitement avec les autres jeunes. À l'âge d'un an, il reste suspendu par sa queue pendant de longues périodes, pivotant autour, touchant feuilles et branches. Parfois, deux jeunes peuvent lutter ou se chamailler tout en étant suspendus.

Grimper aux arbres vient naturellement chez les bébés chimpanzés suffisamment âgés, à condition seulement qu'ils en aient l'habitude et l'occasion.

Les orangs-outangs sont d'exceptionnels grimpeurs et utilisent des patterns locomoteurs flexibles inhabituels dans un environnement difficile par rapport à leur poids. Évoluant dans une végétation luxuriante, ces grands singes se doivent d'être très attentifs à ce qui les entoure, juger les arbres et déterminer des trajectoires. Biruté Galdikas remarqua que les individus sauvages utilisaient fréquemment un arbre comme point de départ pour évaluer quel chemin ils allaient emprunter. Ce « *pole-tree* » est utilisé par le singe comme une perche lui permettant de se balancer et d'atteindre d'autres arbres. Des individus recueillis dans le centre de Biruté Galdikas et relâchés par la suite en forêt, furent incapables de maîtriser cette technique tout au long de leur vie. Dans cet environnement, ces singes sont beaucoup plus alertes à ce que les choses bougent, se courbent ou se cassent sous leur poids. Povinelli et Cant suggèrent que l'orang-outang a une conception de lui-même. Leur hypothèse est que la locomotion chez les grands singes qui négocient avec un habitat fragile, instable, discontinu et imprévisible sous l'effet de leur poids, est régie par l'intervention d'une expérimentation mentale ou une simulation dans laquelle le sujet est capable de planifier des actions et d'en prédire les conséquences avant de les réaliser. Les deux scientifiques suggèrent que tous les grands singes possèdent un ancêtre commun qui était une créature arboricole sélectionnée pour sa conception de lui-même.

Les chats sont d'excellents imitateurs, et si les petits peuvent voir leur mère grimper dans les arbres, ils copieront sa façon de monter et de descendre. En revanche, s'ils ne sont pas conduits à l'observer, ils pourraient être déconcertés une fois en haut de l'arbre, incapables de savoir en descendre.

- **Apprendre à voler**

Il est habituel que les jeunes oiseaux quittent leur nid avant même de savoir voler convenablement. Ils apprennent vite devant se méfier des multiples prédateurs aux aguets.

La majorité des patterns moteurs pour le vol sont innés. Les jeunes oies apprennent ainsi à s'envoler, voler, planer, déceler. Mais elles doivent également apprendre à estimer les distances et les altitudes et à juger des conditions éoliennes. Les parents oies découragent leur progéniture à voler trop précocement. Les oisons font savoir qu'ils aimeraient voler en déployant leurs ailes et en secouant leur bec. Au cours des premiers jours, les parents émettent des cris d'alarme qui inhibent les jeunes oiseaux à s'envoler. Si, malgré ces cris, les petits s'envolent, les parents les rejoignent et les dirigent, leur indiquant où planer, comment se mettre dans le vent et choisir des lieux de vol sécurisés.

- **Apprendre à nager**

Les loutres des rivières européennes rampent sur leurs nageoires à l'âge de 4 semaines, marchent et courent à 7 semaines mais ce n'est qu'à l'âge de 3 mois qu'elles commencent à nager. Les jeunes loutres ne sont pas égales durant cette étape, certaines étant plus impatientes que d'autres. Le plus souvent, la mère loutre amène ses petits avec elle afin qu'ils l'observent. Barbotant avec leurs quatre pattes en même temps, ils ne savent pas utiliser leur queue, qu'ils gardent raide.

Les loutres doivent savoir se sécher après leur nage, comportement considéré comme acquis. En effet, des orphelins soignés par des hommes dans des centres de réhabilitation peuvent développer des pneumonies et il est nécessaire de limiter les temps de baignade des petites loutres ainsi que de les encourager à se sécher dans des serviettes.

Les dauphins, nageurs performants, nagent dès leur naissance. Cependant, ils ont toujours certaines techniques à apprendre. Le biologiste marin Hal Whitehead écrit : « Les dauphins nouveaux-nés ont tendance à porter leur tête au-dessus de l'eau lorsqu'ils sont en surface, et cela prend un mois ou deux avant qu'ils sachent rouler calmement à la surface pour respirer ».

c. Explorer son environnement

Une fois que le jeune sait se déplacer de la façon caractéristique de son espèce, il peut entreprendre l'exploration de son environnement. De nombreux jeunes commencent ces explorations alors qu'ils sont toujours auprès de leurs parents et peuvent ainsi apprendre les caractéristiques des zones qu'ils traverseront le jour où ils s'aventureront par eux-mêmes. Les jeunes renards roux, les écureuils rouges, les rats kangourous de Merrian sont parmi les espèces connues pour faire de telles excursions.

Les juvéniles des wallabies à cou rouge et les kangourous gris orientaux accompagnent leur mère partout durant la période où ils restent dans la poche marsupiale. Un peu plus âgés, ils accompagnent leur mère en marchant à ses côtés. Il est rapporté qu'à l'approche de la fin de la période où mère et petit sont intensément liés, les mères de ces deux espèces emmènent leurs petits dans des promenades exceptionnellement longues autour des limites de leur territoire sans but précis, comme si elles permettaient à leurs petits une familiarisation finale de cette zone.

d. Le jeu : une activité polypotente

Le jeu est l'ensemble des activités motrices réalisées durant la période post-natale sans but précis, mais dans lequel les patterns moteurs nécessaires dans certains contextes sont souvent utilisés d'une autre manière et dans une séquence temporelle modifiée. S'il est dirigé vers un autre être vivant, on parle de jeu social.

L'étude du jeu est récente, de sorte qu'on ne sait pas encore si la plupart des mammifères le pratique. Mais cette activité ne vient pas sans coût. Les petits peuvent se blesser ou être attrapés par un prédateur pendant qu'ils se distraient.

Ainsi, le jeu doit nécessairement avoir une valeur biologique supérieure au risque qu'il implique. Parmi ces avantages, l'exercice, la formation des connections neurales, la pratique des objets et de la communication (sauts, vocalises, contacts) avec ses partenaires, l'obtention d'informations à propos de soi et de ses congénères sont des éléments essentiels pour le développement comportemental de l'individu (Figure 45).

Il existe trois différences entre le jeu et la pratique. Le jeu animal survient de façon aléatoire et variable contrairement à la pratique qui montre moins de variations à mesure de la maîtrise des actions. Deux chatons jouant au combat vont mixer des bonds latéraux de peur avec des fuites soudaines de panique pour se mettre en sécurité. Une fois experts, les animaux continueront à jouer.

*« Jeu » chez
de jeunes gorilles
les jeux des jeunes sont très
variés et jouent un grand rôle
dans l'apprentissage des
futurs adultes.*

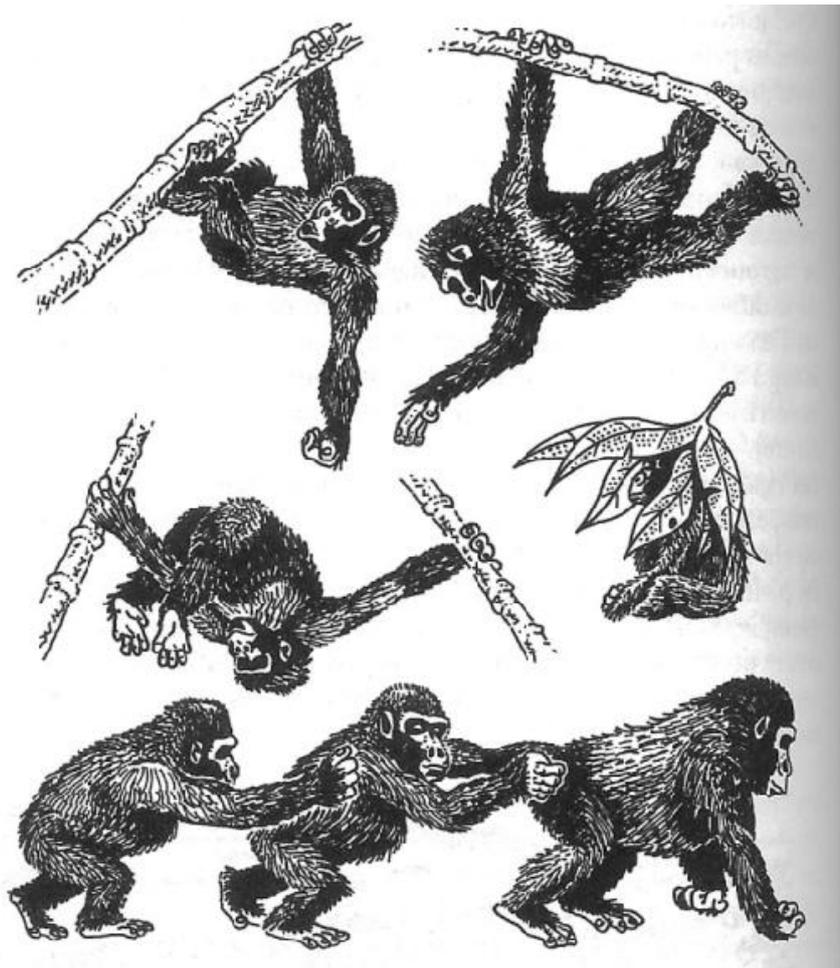


Figure 45. Le jeu de jeunes gorilles, un apprentissage de la vie. (13)

Le jeu permet au jeune d'apprendre à appréhender le monde qui l'entoure. Un ourson polaire, attendant que sa mère chasse à quelque distance de là, commence à courir sur la glace, glissant, plongeant la tête la première dans des cuvettes de glace fondante en faisant de grosses éclaboussures. Alors qu'il saute dans les airs, un phoque surgit de l'eau face à lui, se demandant probablement d'où venait ce vacarme. Le jeune ours agrippe le phoque, l'attire sur la glace et le tue. Puis, au lieu de le manger, il joue avec, courant partout en le transportant dans sa gueule et le lançant dans les airs. Il le jette dans des bassins créés dans la banquise et plonge pour le rattraper. Quand sa mère le cherche et aperçoit qu'il joue avec sa proie, elle accourt et la mange, montrant à son petit l'utilisation adéquate d'une proie.

Jouer avec des objets peut parfois être précurseur de l'utilisation d'outils où l'objet de jeu permet aux jeunes de s'entraîner comme on l'observe chez de jeunes aigles avides de transporter dans les airs un objet pour le lâcher, l'attraper dans leurs serres et ainsi s'entraîner à chasser durant des heures. Jouer avec les objets permet aussi à l'animal de découvrir ce qui constitue son environnement.

L'apprentissage par essais et erreurs durant le jeu s'illustre par l'exemple des perroquets du Parc National d'Arthur Pass en Nouvelle-Zélande. Vivant dans les régions alpines, cette espèce a connu des périodes où la nourriture était difficile à trouver. Dans cet environnement rigoureux et peu généreux, le perroquet a développé un niveau d'intelligence et de flexibilité rivalisant avec les singes les plus compétents. Ainsi, en plus de jouer entre eux, les individus du parc furent observés en train d'examiner et de jouer avec tout objet à leur portée. Les biologistes observèrent un jeune persévérant à ouvrir un sac de chips par essais et erreurs. Les adultes savaient comment ouvrir le sachet, en le tenant d'une patte et en le saisissant avec le bec puis jetaient leur tête en arrière pour déchirer le sachet. Les jeunes perroquets avaient une idée générale de ce qu'il fallait faire, mais agissaient souvent dans le désordre. Le jeu permet de maîtriser les actions motrices nécessaires à la réalisation d'un geste et donne l'occasion d'apprendre par essais et erreurs puis par observation d'un adulte.

Les dauphins aiment jouer avec des objets, sans objectif précis. Ils attrapent les objets dans leurs joues et les manipulent en utilisant l'eau et l'air, aspirant et soufflant. Ils semblent ainsi fascinés par les turbulences créées par les poissons ou les objets qu'ils manient. Mais apprendre à former des bulles est plus qu'un passe-temps ludique. Les dauphins adultes (ainsi que les orques et les baleines) utilisent les bulles pour confondre et encercler les poissons. Le but du jeu se transforme ainsi en utilisation d'« outil » de chasse.

Le psychologue Samuel Wasser écrit à propos du jeu du tigre qu'« il est organisé afin de maximiser les interactions sociales durant une période donnée, impliquant une précision et un comportement flexible de la part des participants, facilitant l'évaluation de ses propres habilités compétitives ainsi que celles des autres et améliorant l'aptitude à évaluer les autres durant les périodes de non jeu comme un adulte le fait ».

Les tigrons ont principalement deux types de jeu : « je vais t'attraper, mon ennemi » et « je vais t'attraper, mon dîner ». Les bébés tigres sibériens étudiés au Zoo County de Milwaukee de l'âge de 9 mois à 13 mois n'avaient pas perdu le goût pour ces jeux, mais ils étaient plus surnois, en utilisant beaucoup plus les rochers et les souches lorsqu'ils traquaient les membres de la famille. Ils apprennent aussi que les autres tigres n'étaient pas toujours joueurs. Trois solutions s'offrent à un tigre qui en détecte un autre en train de le traquer : rester là et se faire bondir dessus, s'enfuir et être pourchassé ou arrêter ce qu'il est en train de faire et fixer du regard le tigre qui le traque. En utilisant ces signaux, les tigres jouent, s'échangeant les rôles de proie et de prédateur.

Quand des animaux sociaux, tels des loups adultes, jouent ensemble, ils peuvent aussi apprendre dans quelle condition se trouve l'autre. Même si cela ne doit pas être l'unique motivation du jeu, on peut imaginer que le loup qui apprend que son adversaire est plus fort et plus rapide mettra ses intentions de côté et pourra, par conséquent, vivre plus longtemps sans prendre de risques vains.

Comme l'écrit Marc Bekoff, le jeu est le temps idéal pour apprendre les règles sociales de base. Il n'y a pas de meilleure condition que le jeu social pour apprendre les habitudes sociales, les transgressions étant peu pénalisées quelles qu'elles soient. Les individus apprennent jusqu'où il est acceptable de mordre, heurter ou donner un coup de bec et ainsi apprennent à jouer loyalement.

Colin Allen et Marc Bekoff ont noté que les enfants commençaient à jouer avec d'autres avant même qu'ils aient développé une théorie de la pensée (*theory of mind*), donc avant qu'ils comprennent par exemple, que tout le monde ne sait pas ce qu'eux savent.

Allen et Bekoff suggèrent que le jeu est un moyen qui peut être utilisé par les bébés animaux pour « apprendre à distinguer leur perception d'une situation donnée de la réalité (par exemple apprendre à distinguer une réelle menace d'un prétendu risque).

En considérant cette idée, il paraîtrait surprenant que des créatures cognitivement sophistiquées atteignent cette capacité sans l'aide des expériences offertes par le jeu ». Les jeunes singes hurleurs sauvages initient le jeu en se tirant chacun par la queue. Parfois, les plus gros jouent un peu trop rudement, les petits essaient de partir mais les aînés les tiennent par la queue. Soit les petits couinent et les gros les lâchent soit une mère intervient et les petits sont alors libérés.

Quand un tigre en mord un autre trop fort, et que le mordu réagit avec outrage, le tigre qui a commis l'offense commence à lécher l'autre là où il l'a précédemment mordu. Ils apprennent à maîtriser leur force et leur morsure.

Ainsi, les animaux apprennent les uns des autres à travers le jeu. Si les petits coyotes trichent ou escroquent, les autres jeunes ne joueront pas avec eux. Les bébés dingos apprennent au cours des jeux de combat quand ils doivent se soumettre.

Un dingo adopté jeune et élevé par des humains, n'avait jamais joué avec d'autres jeunes de son espèce et possédait un répertoire complet de comportements agressifs mais aucune attitude de soumission. Quand il fut âgé de trois mois, il fut relâché dans la nature où il put jouer avec les membres d'une portée de cinq dingos sauvages du même âge. Les jeunes furent déconcertés par lui et sa croyance apparente dans le fait qu'il était invincible. Même si il perdait lamentablement, il persistait à adopter une attitude agressive. Après deux jours il ne montrait toujours pas de comportement de soumission (essentiellement parce qu'il ne savait pas comment faire) et devint le leader, les autres petits suivant ses mouvements et se soumettant passivement de façon systématique dès qu'un contact direct était établi.

Au cours des parties de jeux, les petites goélettes alternent, plus ou moins, les rôles. Ainsi même un individu subordonné pourra avoir l'occasion de triompher ou du moins de jouer un rôle différent. Les adultes peuvent, dans certaines espèces, être un partenaire de jeu pour un jeune qui n'a pas de congénères de son âge pour se distraire.

Les comportements sociaux ne sont pas utilisés souvent au cours de la vie des animaux et le jeu est l'occasion de les pratiquer. Les pandas sauvages grandissent seuls auprès de leur mère, sans autres juvéniles avec qui jouer. Mais la mère initie souvent le jeu au cours duquel son jeune va apprendre les vocalisations et les postures dont certaines seront celles adoptées pendant l'accouplement comme monter et mordre la nuque de sa partenaire.

Les jeunes chimpanzés sauvages aiment jouer avec des poupées (bâton, proie morte...). Ils en prennent tendrement soin, les caressant, les épouillant, dormant avec eux. Une jeune femelle bonobo avait adopté comme poupée un écureuil que son frère avait tué. Elle le transportait partout, positionnant soigneusement sa tête, entourant ses pattes autour de ses hanches comme

le ferait un mère bonobo avec son petit. Quelques mois plus tard, sa mère donna naissance à un petit. La jeune femelle suivit alors sa mère partout, faisant avec sa poupée tout ce que sa mère faisait avec son nouveau-né.

Le jeu est donc une activité essentielle dans la jeune vie de l'animal. Il lui permet de contrôler son corps, de se déplacer, d'acquérir les règles sociales de son espèce et d'appréhender un monde nouveau.

Les bébés animaux chancèlent, battent des ailes, plongent dans le monde, maîtrisant les techniques de base et jouant. Ils se préparent à rencontrer de nouveaux challenges et ils apprennent à apprendre.

3. APPRENDRE A RECONNAITRE SON ESPECE ET SA VIE SOCIALE (13) (23) (28) (29)

a. Reconnaître son espèce

Le jeune animal doit apprendre à quelle espèce il appartient. Il doit apprendre qui sont les membres de sa famille et à quelle espèce ils appartiennent. Par le processus d'empreinte, le jeune parvient à reconnaître ses parents voire ses semblables. Ce processus dure plus ou moins longtemps et intervient à des moments différents en fonction de l'espèce. Grâce à l'imprégnation, l'animal social apprend à reconnaître les membres de son groupe, l'animal territorial apprend qui sont ses voisins, les animaux vulnérables apprennent à échapper aux autres et tous les animaux apprennent à discerner leurs ennemis. De plus, l'empreinte sera une clé dans le futur choix du partenaire sexuel. Enfin, si tout se passe bien, ces animaux auront la chance d'imprégner leurs petits et de leur apprendre qui ils sont.

Considéré au début comme réservé aux oiseaux, le phénomène d'empreinte a été observé et étudié chez de très nombreuses espèces de vertébrés (mammifères, poissons, oiseaux). Il existe, comme nous l'avons vu dans la partie précédente de cet exposé, plusieurs types d'empreintes : filiale, sexuelle, parentale, environnementale, sociale... Chacune impliquant des effets à court et à long terme. Un animal qui aura correctement formé l'image de ses parents, de ses congénères, de ses ennemis et de ses partenaires sexuels potentiels n'aura certainement pas de problème à reconnaître ses petits. Cependant, après des croisements en élevage, on a vu des animaux commettre des erreurs ou exagérant les frontières de l'espèce.

Il existe certains groupes d'oiseaux qui n'élèvent pas leur propre progéniture mais forcent d'autres espèces à le faire à leur place. Cette pratique est appelée le parasitisme de nid. Le coucou est l'un des meilleurs exemples. Pendant l'absence des parents, la femelle coucou immisce son œuf parmi les œuf des fauvettes rousses qui le couvent comme les autres. L'œuf de coucou éclot avant les autres et le jeune coucou piaille, grandit et mange plus que les poussins fauvettes rousses. Souvent, il pousse les œufs hors du nid, un par un. Ainsi, une femelle coucou peut faire élever de nombreux petits par des couples dévoués de fauvettes rousses.

Nombre d'oiseaux, spécialement ceux qui ont évolué en présence de parasites de nid, détruiront les œufs étrangers alors que d'autres ne le feront pas. Les œufs de coucou ressemblent souvent aux œufs de leurs hôtes non volontaires, tachetés si les œufs de l'hôte le sont, bruns si les œufs le sont... Cela soulève deux questions à propos de la reconnaissance des espèces qui s'applique à tous les parasites de nid. Pourquoi la fauvette rousse ne peut-elle pas faire la différence entre ses propres œufs et ceux des coucou ? Et comment le coucou, qui est

élevé tendrement par ses parents fauvettes, saura s'accoupler avec un autre coucou et non avec une fauvette rousse ?

Comme il existe certains oiseaux qui ne reconnaissent pas leurs œufs, il en existe qui le peuvent et qui abandonnent leur nid si un coucou y a pris place. Aux Etats-Unis, des études ont suggéré que des espèces qui avaient vécu depuis longtemps dans la même zone géographique que les bouviers – parasites de nid – étaient devenus suspicieux par rapport aux œufs étrangers au contraire des espèces ne vivant pas dans la même zone.

Certains oiseaux s'imprègnent de leurs œufs ou de leurs bébés dans les premiers temps et après la première saison de reproduction, les oiseaux se rappellent l'aspect de leurs œufs.

Le parasite de nid doit faire face à la situation complexe d'identifier l'aspect de sa propre espèce alors qu'il est élevé par une autre. Mark Hauber proposa l'idée que les espèces parasites avaient besoin d'un mot de passe pour se reconnaître les unes les autres. Ce mot de passe peut consister en un appel, une parade ou toute autre forme de comportement que les espèces savent réaliser et reconnaître de façon innée.

Les jeunes bouviers ne semblent pas s'imprégner de leurs parents adoptifs. La femelle bouvier place ses œufs dans des nids de diverses espèces hôtes et les œufs ne se trouvent pas rassemblés tous dans le même nid hôte.

Quand ces jeunes quittent leurs parents adoptifs, ils rejoignent des hordes immenses de jeunes bouviers du même âge. Comment savent-ils qu'ils doivent rejoindre ce groupe ? Hauber suggère qu'il existe un appel de rassemblement spécifique des bouviers qui constitue ce mot de passe et appelle le jeune bouvier à rejoindre le groupe. Mâles et femelles utilisent ce cri qui ne semble pas avoir été appris. En effet des poussins élevés en laboratoire et n'ayant jamais entendu les appels d'un adulte, montrent un intérêt particulier lorsque l'enregistrement de cet appel leur est soumis. Les jeunes bouviers répondent deux fois plus à cet appel de rassemblement qu'à d'autres appels de bouviers ou d'espèces autres. Dans ces groupes de jeunes bouviers, le juvénile est pour la première fois en présence de congénères de sa propre espèce. Ils peuvent ainsi apprendre, par le phénomène d'empreinte, qui peut être un partenaire sexuel potentiel.

Durant cette période, ils apprennent aussi à se comporter selon leurs coutumes spécifiques. Les femelles bouviers, même élevées en milieu isolé, répondent au chant du mâle bouvier, et indiquent leur opinion sur celui-ci, « phrase par phrase » en exécutant de petits battements d'ailes. De cette façon, les femelles apprennent aux mâles à perfectionner leur chant. Ainsi, étape après étape, l'information génétique interagit avec l'information acquise, les bouviers rencontrent d'autres bouviers et perpétuent la carrière de parents qu'ils n'ont jamais rencontrés.

b. Apprendre la vie sociale de son espèce

L'apprentissage des règles sociales et la reconnaissance des congénères au sein de l'ordre hiérarchique est très important.

Chez les poussins, le comportement d'établissement des dominances est inné. Mais si la tendance est bien innée, l'expérience individuelle, sorte d'apprentissage social, est indispensable pour en apprendre les modalités. En général le *peck-order* (ordre des coups de bec où le dominant est le seul à donner les coups de bec) s'établit à l'âge de 7 à 8 semaines chez les mâles et 9 semaines chez les femelles (Figure 47).

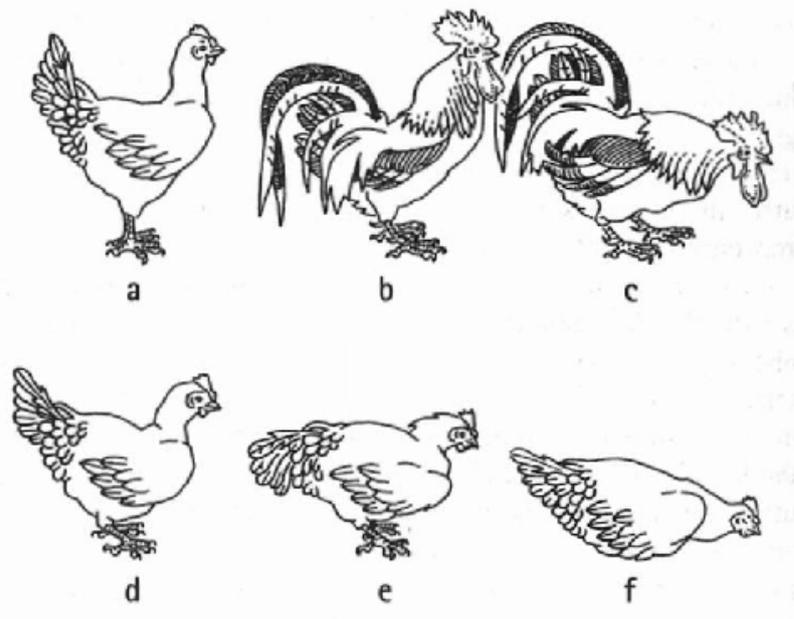


Figure 46. Postures de dominance et de soumission chez les poules. (13)

Les poules ont des attitudes bien spécifiques pour marquer leur rang dans la hiérarchie. La dominance est marquée par la tête élevée et les plumes gonflées (a). Chez les coqs, la même attitude est marquée par les pattes semi-fléchies (b). Si la tête, en outre, est légèrement baissée, c'est signe d'attitude très agressive (c). Chez la poule, cette position, pattes semi-fléchies indique une non-agression (d). On la voit ensuite en posture de soumission € puis d'incitation à l'accouplement (f).

Ce qui se déroule dans la petite enfance joue un rôle important dans l'émotivité. Celle-ci influence les réactions du sujet, et donc induit, le cas échéant, des perturbations dans la vie sociale de l'adulte. D'autres facteurs comme l'état de santé, le taux hormonal, le sexe entrent également en compte.

Toute hiérarchie animale dépend de la capacité des animaux à se reconnaître entre eux : si les poulets ne parvenaient pas à se reconnaître, les coups de bec seraient lancés au hasard et non dans l'ordre bien organisé que l'on observe habituellement. Or, même si la hiérarchie ne s'instaure que plus tard, les poulets semblent se reconnaître dès l'âge de trois semaines. De nombreuses observations suggèrent que la crête et les plumes de la tête sont des éléments importants dans cette reconnaissance chez les poules.

La mémoire est aussi un facteur déterminant dans la hiérarchie. Si on enlève des poules appartenant à un groupe bien hiérarchisé, elles se souviennent de leurs anciennes compagnes durant six semaines. Passé ce délai, elles les considèrent comme des étrangères. Si l'on prélève des poules dans un groupe donné et qu'on les place successivement dans plusieurs autres groupes également bien hiérarchisés, elles occuperont un rang différent dans la hiérarchie de chaque groupe d'accueil. Si on laisse les poules « non-résidentes » une heure par jour dans chaque groupe d'accueil, elles seront toujours très bien reconnues et elles-mêmes ne se tromperont jamais sur leur rang. La fréquence des rencontres entre les poulets au sein du groupe renforce naturellement cette mémoire.

Dans un troupeau naturel, le jeune veau s'intègre facilement dans une structure sociale existante, en fonction de son âge et du rang de sa mère. Dans des lots homogènes de jeunes élevés sans leur mère, les relations hiérarchiques s'établissent vers 4-6 mois. La présence d'une mère rend les veaux plus précoces et les relations sociales peuvent commencer à partir de quelques semaines d'âge. L'apprentissage joue donc un rôle déterminant dans les conditions d'établissement de la hiérarchie.

Chez les mammifères, la hiérarchie s'établit souvent par le biais du combat à l'issue duquel la dominance revient au vainqueur. Le dominé, se retire ou manifeste une posture de soumission. L'apprentissage intervient également pour maintenir ces relations hiérarchiques, qui une fois établies, réduisent la nécessité d'une agression plus continue ou plus soutenue.

Chez les singes, des primatologues comme T.E. Rowell, considèrent la hiérarchie en termes de flux : elle serait la conséquence de l'apprentissage de chaque individu durant chaque interaction que l'individu soit acteur ou spectateur. Par la suite, l'ordre des relations établi se maintient grâce à un conditionnement social.

4. APPRENDRE A COMMUNIQUER (3) (13) (21) (28) (29) (25)

La plupart des animaux naissent en sachant quoi « dire ». Les chatons savent comment miauler pour attirer l'attention de leur mère, grogner pour écarter un autre chaton de leur nourriture, cracher quand ils se sentent attaqués. Quand un autre petit grogne ou que leur mère ronronne, ils savent ce que cela signifie. Les chimpanzés, eux, utilisent des sons et des gestes innés pour communiquer.

La capacité à apprendre comment communiquer vocalement est retrouvée dans quatre ordres de mammifères (primates, cétacés, pinnipèdes et chauve-souris) et trois ordres d'oiseaux (psittaciformes, passériformes et trocholiformes).

Même si les espèces n'apprennent pas à vocaliser (au sens mécanique), elles doivent apprendre le plus souvent la signification ou la provenance de certains sons. La première tâche qui incombe au bébé est de reconnaître la voix de ses parents. *In utero*, le bébé n'entend pas seulement les battements cardiaques de sa mère mais aussi sa voix. Les femelles lamas fredonnent pour leurs bébés et les femelles gestantes commencent à faire cela plusieurs semaines avant la naissance. Les poussins, quant à eux, entendent les voix de leurs parents alors qu'ils sont encore dans l'œuf.

Un nouveau-né otarie à fourrure répondra à l'appel de toute femelle mais après quelques jours il ne répondra qu'à sa mère. Des chercheurs ont étudié une colonie d'otaries à fourrure d'une île de l'Océan Indien, et ils ont constaté que la mère ne quittait pas son petit pour aller se nourrir tant qu'elle et son petit ne reconnaissaient pas leurs voix respectives parmi toutes celles de la colonie.

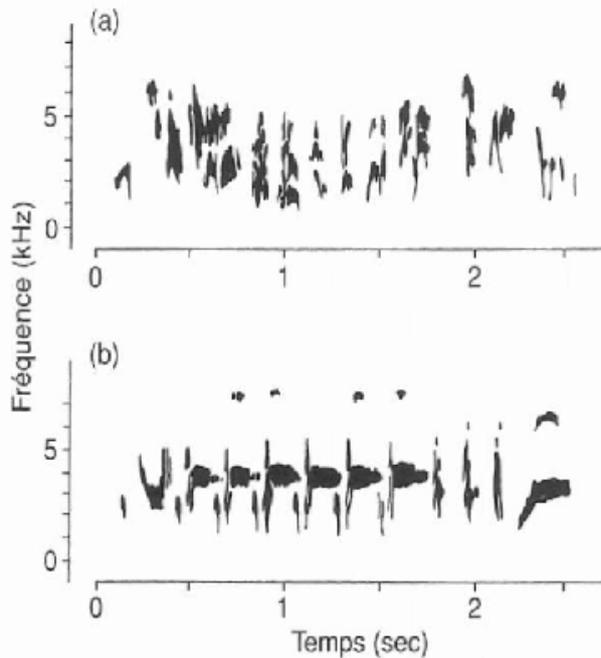
a. Les oiseaux : apprendre son chant

Pour les oiseaux, l'apprentissage du chant est un avantage sélectif. Si l'on considère que les femelles sont attirées par les meilleurs chanteurs, qu'elles s'accouplent avec eux, donnent naissance à de nombreux petits et si les oiseaux aiment l'innovation, alors la capacité à apprendre un peu donne un avantage aux mâles. Si le cerveau permet l'apprentissage vocal, certaines espèces peuvent utiliser leur chant pour d'autres activités, comme établir un territoire ou l'identité d'un groupe.

Les fauvettes rousses enrichissent leur répertoire tout au long de leur vie. Connaître de nombreux chants indique que l'oiseau est un survivant, peut-être en raison de son génome. En effet, la plupart des petits issus d'un père excellent chanteur survivront et s'accoupleront l'année suivante.

Le modèle de base de l'apprentissage du chant de l'oiseau fut principalement développé à partir de l'étude des bruants à crête blanche, même s'il se retrouve dans de nombreuses espèces.

Pendant leur jeunesse, ces oiseaux traversent une période sensible au cours de laquelle ils entendent et mémorisent les sons et les chants des bruants à crête blanche, principalement leur père mais aussi des oiseaux occupant les territoires voisins. Pendant cette période, les jeunes ne chantent pas.



Développement du chant chez le canari (*Serinus canaria*).

Chant pour soi (des juvéniles) : le spectrogramme du son montre l'irrégularité du phrasé et le manque de précision (a). Le chant normal (adulte), en revanche, montre un phrasé régulier et des notes relativement pures et dépourvues d'harmoniques (b).

Figure 47. Développement du chant chez le canari. (3)

Plus tard, ils rentrent dans une période de sous chant, chant inexpérimenté dans lequel ils semblent répéter doucement tous les chants qu'ils ont été amenés à entendre durant leur jeunesse. Quand les mâles sont plus vieux, qu'ils occupent des territoires spécifiques et courtisent les femelles, ils chantent d'une manière experte et plus forte une sélection choisie de chants, que l'on désigne comme les chants cristallisés (Figure 47 et 48).

Les oiseaux chanteurs ont des patrons innés qui leur donnent une idée générale de leur principal type de chant. Le modèle leur indique quelle est la bonne durée du chant, la gamme de tonalités exacte et le nombre de phrases adéquat. Les oiseaux apprennent beaucoup plus facilement s'ils ont un tuteur actif (père, adulte voisin) pour les aider à comparer et à contrôler leur chant.

Calibre auditif modèle

Les études de Konishi (1965) et Marler (1970) ont conduit au développement du calibre auditif modèle. D'après ce modèle, le jeune oiseau éclôt avec un « calibre » brut qui définit les caractéristiques approximatives du chant de l'espèce. Pendant la phase sensible de l'apprentissage du chant, alors que l'oiseau entend chanter de nombreuses espèces, il ne mémorise que les chants qui correspondent à ce modèle. Le calibre brut devient alors un calibre exact : une représentation du ou des chant(s) que l'oiseau chantera lorsqu'il sera adulte.

Quand l'oiseau commence à chanter pour la première fois, il entend son propre chant et le compare au calibre modèle. D'habitude, l'oiseau émet d'abord un chant pour soi plutôt bas et variable qui se développe pour devenir plus fort et modulable. En quelques semaines, le chant modulable se transforme et prend toutes les caractéristiques du chant de l'espèce.

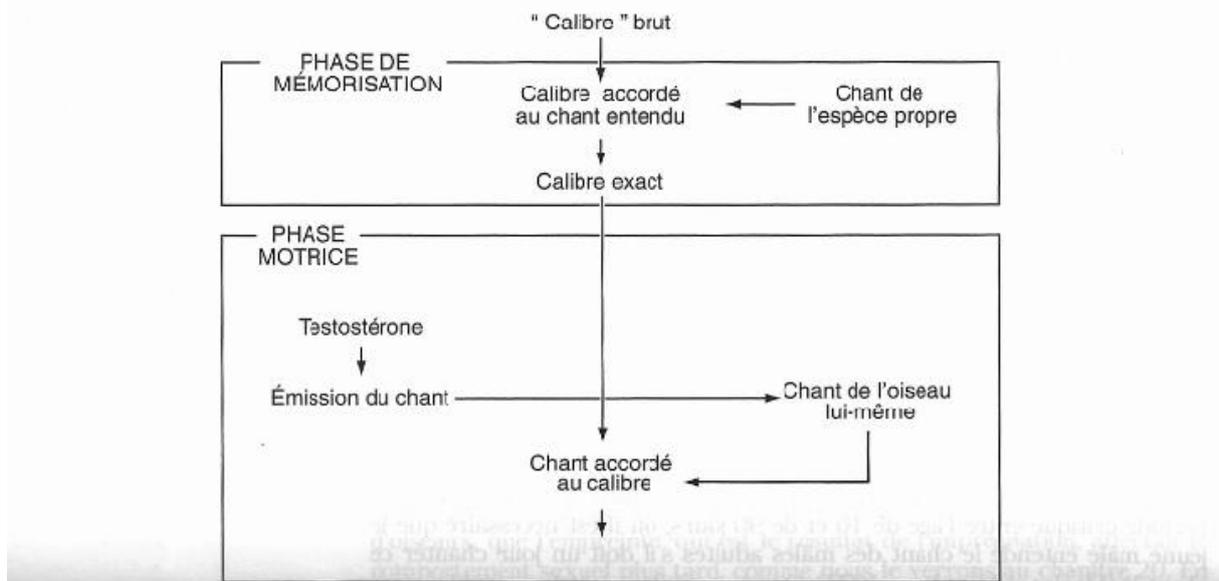


Figure 48. Les différentes étapes de l'apprentissage du chant. (29)

Des études ont mis en évidence des données supplémentaires et des exceptions à ce modèle de base. En effet, il apparaît que la période sensible soit plus flexible qu'on ne le pensait surtout chez les oiseaux qui n'ont pas entendu au cours de cette période un chant valant la peine d'être retenu. Ces oiseaux vont être capables d'apprendre d'autres chants plus tardivement. Certaines espèces, comme les canaris et les étourneaux, sont ce qu'on appelle des « *open learners* » (apprentis ouverts littéralement), qui changent de chant chaque année (Figure 49).

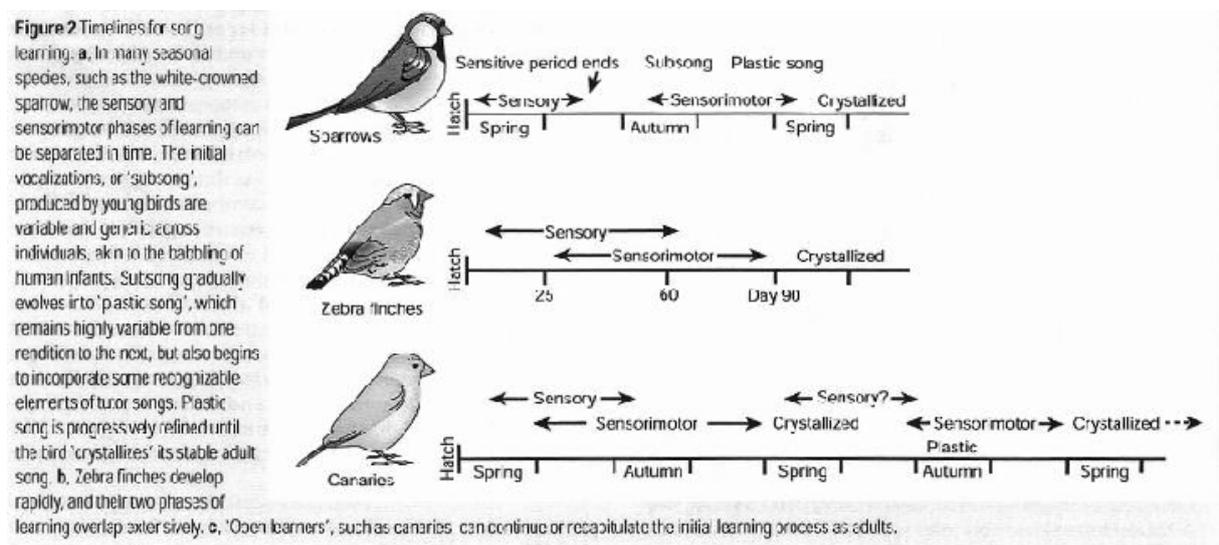


Figure 49. Chronologie de l'apprentissage du chant chez différentes espèces. (3)

Les pinsons sauvages zébrés commencent à pratiquer leur sous-chant dès l'âge de 4 semaines alors qu'ils sont toujours avec leur famille. Des observateurs qualifièrent cet exercice de babillage, le jeune ayant du mal à contrôler ses cordes vocales et à produire correctement un chant. Ce sous-chant peut être apparenté au babillage rencontré chez les bébés humains.

Le chant n'est pas toujours l'exclusivité du mâle. Chez le cardinal, mâles et femelles chantent, mais manient différemment cette activité. Tous apprennent en premier sur le territoire de leur père, puis, alors que les femelles cessent de chanter, les mâles continuent d'apprendre dans la zone où ils ont établi leur territoire. C'est ainsi que la femelle aura l'accent de son habitat natal tandis que le mâle chantera comme les autres mâles de son nouveau territoire. Dans certaines espèces où l'on pensait que seul le mâle chantait, il a été découvert que les femelles chantaient aussi mais jamais durant la couvaison et l'éducation des petits, deux périodes durant lesquelles le chant est étudié. Les femelles bruants à crête blanche chantent durant l'automne, l'hiver et le début du printemps mais stoppent une fois la période de nidification commencée. Ainsi, dans un nid de bruants à crête blanche, les jeunes poussins femelles et mâles écoutent le chant de leur père et le mémorisent. Bien que la mère puisse chanter, les petits ne le soupçonnent pas car la femelle demeure silencieuse durant leur croissance.

En dehors de quelques cas, les oiseaux apprennent le chant de leur espèce. Quand les mâles apprennent de nouvelles chansons sur des nouveaux territoires ou lorsqu'ils sont en compétition avec leurs voisins, ils peuvent être aidés par la croissance de nouveaux neurones. Fernando Nottebohm étudia les canaris et constata une croissance des neurones à chaque printemps dans une partie du cerveau impliquée dans l'apprentissage du chant.

Il est nécessaire également de souligner l'importance des dialectes dans la reconnaissance de son espèce ou du lieu. Un mâle autochtone possèdera plus d'informations sur ce territoire et sera ainsi génétiquement mieux adapté aux conditions locales.

b. Les mammifères : apprendre la communication adaptée à son espèce

Les bébés ouistiti pygmées commencent à babiller sans cesse à partir de deux semaines et étoffent leurs premiers babilllements de nouveaux sons. Quand ils vieillissent, ils le font beaucoup moins et maîtrisent progressivement des sons émis par les ouistiti adultes.

En élevage dans un milieu isolé et insonorisé, les primates souffrent le plus souvent de déficits nets et irréversibles mais les oiseaux réagissent différemment. Ainsi si les bruants à crête blanche sont élevés dans un milieu insonorisé, ils développent un « chant isolé » composé de quelques syllabes. Cependant, après un certain stade, ils ne pourront plus apprendre un chant normal.

Chez les chauve-souris, la communication vocale est aussi importante. Mère et petit se retrouvent parmi les milliers d'individus grâce à leurs voix et leurs odeurs. De plus, chaque groupe s'identifie par un chant ; un étranger sera ainsi facilement distingué.

Les jeunes chauve-souris sont nourries par leur mère pendant plusieurs mois. Une fois plus aguerries, elles rejoignent les autres individus de leur âge et apprennent à trouver la nourriture en suivant leurs aînées. Quelques temps après, les femelles tentent de rejoindre un groupe. Les membres d'un groupe ne sont pas liés entre eux et l'on a vu des sœurs se joindre à différents groupes. En un à cinq mois, une nouvelle femelle maîtrise le cri de son groupe.

Chez les chats, la mère émet deux types de miaulements différents en fonction de ce qu'elle rapporte. Si la proie est un rat (« je vous rapporte quelque chose qui doit être traitée avec prudence ») la version sera plus intense que s'il s'agit d'une souris (« je vous rapporte une petite chose inoffensive »).

Le ronronnement du chat est originellement le signal du chaton tétant sa mère, signal signifiant un bien-être du petit. L'avantage du ronronnement est qu'il peut être émis alors même que le chaton est en train de téter. Il est ensuite utilisé par la mère s'approchant de ses rejetons pour appeler à la tétée, par les chatons désirant jouer avec des adultes, par les dominants prévenant les autres de leur approche ou encore par des chats affaiblis ou menacés.

Les vervets utilisent cinq cris d'alarme différents pour prévenir leur groupe de la nature du danger : léopard, aigle, babouins, serpents ou humains. Ces cris sont vitaux. Près de 30% des petits vervets les maîtrisent à l'âge d'un an, la plupart des autres qui en sont incapables se font capturés par des prédateurs. Les petits vervets émettent des cris d'alarmes parfaitement articulés dès l'âge d'un mois mais ils sont hésitants quand au moment de les énoncer. Les adultes donnent des cris d'alerte aux aigles seulement quand une menace par des aigles ou des rapaces est réelle, mais les juvéniles les utilisent pour tous les oiseaux de grande taille. Il leur faudra près de six mois afin d'adopter la bonne attitude en fonction du cri d'alarme entendu.

Les bébés vervets ignorent la signification du chant de l'étourneau mais à l'âge de un ou deux mois, ils répondent au cri de l'étourneau en regardant en direction du son. Quand ils ont quatre ou cinq mois, ils répondent aux cris d'alarme terrestre en courant dans un arbre. Ils distinguent éventuellement les cris d'alarme des étourneaux dénotant un prédateur terrestre de l'alerte à l'aigle et se comportent de façon appropriée.

Le zoologiste Maurice Burton éleva de jeunes lapereaux orphelins. Ses voisins avaient également adopté un jeune lapin mais celui-ci était âgé de plusieurs mois. À l'entente du cri d'alerte d'une carouge, il se réfugiait dans un coin sombre mais les lapins de Maurice Burton ne montraient aucune réaction telle, suggérant que le jeune lapin adopté à un âge plus avancé eût appris que le cri d'alarme de la carouge était une cause d'inquiétude. Les lapins de Maurice Burton, certainement parce qu'ils n'avaient jamais observé les membres de la famille Burton se comporter avec terreur à l'écoute d'un cri d'alarme de carouge, n'avaient pas appris à comprendre ce signal au demeurant important dans la nature.

Un petit animal aussi prisé que le lapin trouve un avantage certain à apprendre les cris d'alarme du plus grand nombre d'espèces possible. Les lapins ont mieux fait de comprendre la communication vocale que de vocaliser, d'autant que nombre de leurs prédateurs sont attirés par leurs appels.

Les dauphins utilisent des ultrasons pour se diriger, trouver leur nourriture et communiquer. Ils émettent des sifflements nommés « sifflements de signature ». Même s'il existe une controverse il semble que les dauphins reconnaissent clairement le sifflement de chaque individu et qu'ils répondent par un son du même type s'ils entendent ce sifflement de la part d'un congénère. Les bébés dauphins ne naissent pas avec ce sifflement particulier. Il leur faut près de six mois de sifflements saccadés, murmurés et désordonnés avant de produire un sifflement continu et clair.

Tous les primates, exceptés les humains, utilisent des appels innés qu'ils ne modifient que très peu par apprentissage. Six bébés singes écureuils furent élevés isolément avec leur mère comme unique compagnon. Quatre des six paires mère-petit étaient vocalement normales. Le petit de la cinquième paire était sourd congénitalement. Dans la sixième paire, le petit était normal mais la mère, suite à une chirurgie des cordes vocales, ne pouvait pas émettre les appels spécifiques des singes écureuils. Elle pouvait seulement grogner. Les chercheurs étudièrent les vocalises des jeunes pendant leur croissance et constatèrent que chacun savait réaliser tous les sons propres à son espèce.

Les primates utilisent également un ensemble de signaux non vocaux pour communiquer. Les mâles chimpanzés tambourinent brièvement le tronc des arbres ou émettent des sortes de hululements haletants. Le tambourinage des arbres s'entend au moins à un kilomètre à la ronde et porte une signification claire même si on ignore encore le caractère sophistiqué de cette information. Ces tambourinages, émis par le mâle dominant, indiquent l'orientation que le groupe doit suivre ou, en fonction de la séquence, signifient qu'il faut rester en place. Les

chimpanzés, animaux sociaux, doivent être capables de comprendre ces messages et il semblerait que cette compréhension nécessite un apprentissage.

5. APPRENDRE A VIVRE (12) (13) (28) (29)

S'il est très important pour l'animal de savoir à quelle espèce il appartient et comment savoir communiquer, il est vital pour le jeune d'apprendre à vivre et survivre dans son environnement. Une occupation comme manger des végétaux ne semble pas requérir un apprentissage plus poussé que pour d'autres activités ; mais pour réussir cette tâche, il faut apprendre à éviter ses propres prédateurs.

a. Connaître son environnement

Une des premières choses que le jeune doit apprendre pour acquérir son indépendance est la connaissance de son environnement. Certains juvéniles restent où ils sont nés tandis que d'autres partent à la recherche de nouveaux territoires mais tous doivent apprendre à discerner les zones leur offrant de bonnes conditions de vie.

Les chevaux de Prezwalski montrent une ténacité particulière à rester à un endroit précis.

Les grives européennes ont l'habitude de nicher au milieu des forêts de pins. De nombreuses forêts européennes de conifères furent rasées mais les jeunes grives sont retournées sur leur lieu de naissance pour élever leur famille et se sont trouvées non plus dans une forêt de pins mais dans une plaine à ciel ouvert. Malgré une telle ténacité à retourner en ce lieu, même fondamentalement modifié, certaines grives ont niché ailleurs. Heureusement, elles y ont prospéré. La génération suivante, montrant une empreinte environnementale, appris que les plaines à ciel ouvert constituaient un endroit convenable pour nicher et elle s'y installa et s'y accoupla.

b. Savoir sélectionner sa nourriture

Les bébés animaux doivent aussi apprendre à identifier ce qui est bon à manger et ce qui ne l'est pas. Tandis que certains animaux mangent tout ce qu'ils voient, d'autres, plus conservateurs, ne mangent que ce qu'ils ont ingéré par le passé ou qu'ils ont vu d'autres manger.

Les bébés singes hurleurs du Costa Rica avalent tout fruit ou tout objet ayant la forme d'un fruit qu'ils sont amenés à croquer. Ils gaspillent du temps à essayer de manger la coquille d'une graine ou un morceau de bois mais cela n'est pas nocif et ils arrêteront vite. Ils sont cependant beaucoup plus suspicieux par rapport aux feuilles. Ils pourront goûter une feuille qu'ils n'ont jamais vu mangée par un adulte, mais ils ne la mangeront pas. Au lieu de rester agrippé et gémissant, le bébé suit de très près sa mère d'arbre en arbre et voit les feuilles que sa mère mange. Quand elle se nourrit, souvent suspendue par sa queue, son bébé se nourrit à ses côtés, se suspendant à une branche de la même façon. Quand elle met une branche dans sa gueule pour en manger les feuilles, le bébé met dans sa bouche les feuilles de la même branche et les mange. L'attitude adoptée par chaque bébé singe hurleur vis-à-vis des feuilles est vitale car, contrairement aux fruits, certaines d'entre elles contiennent une forte concentration de composants nocifs.

Beaucoup de jeunes animaux apprennent à connaître ce que les autres mangent – et qui est présumé bon à manger – en sentant leurs gueules. Benjamin Kilham, qui éleva de nombreux bébés ours orphelins, constata que les oursons aimaient sentir sa bouche et mangeaient tout ce qu'il avait lui-même mangé.

Des orangs-outangs réintroduits dans la forêt indonésienne apprennent les uns des autres ce qu'ils pouvaient manger dans la nature. Quand un jeune orang-outang fut emmené dans le camp de la forêt de Sungai Wain, il apporta avec lui ses connaissances à propos de certaines choses qui étaient bonnes à manger et ses congénères apprennent de lui. Les singes « ignorants » réussissaient à se faire offrir des morceaux de ce que les autres mangeaient et, s'ils aimaient, essayaient d'en trouver par eux-mêmes. Dans de tels groupes, les « experts » sont intensément observés et imités.

Une des stratégies culinaires est d'essayer de manger tout ce qui est vu. Cette technique est appropriée pour les charognards comme certains perroquets de Nouvelle-Zélande qui purent survivre à des périodes de famine au cours de leur évolution.

Marianne Riedman conclut de ses observations que les loutres de mer apprennent leurs préférences alimentaires de leur mère ainsi que les techniques qu'elles utilisent.

Si les bébés dingos grandissent en chassant une grande variété de proies, ils seront plus aptes à apprendre à chasser une nouvelle proie que les dingos déjà spécialisés depuis leur enfance. Cette capacité à adapter son régime alimentaire à ce qu'offre l'environnement est un avantage sélectif indéniable.

S'il est nécessaire d'apprendre ce qui est bon à manger, il faut apprendre ce qui ne l'est pas. Le psychologue John Garcia appelle ce phénomène l'aversion gustative acquise. Il montra que des rats avaient appris à haïr les aliments dont l'ingestion était suivie de nausée (même si elle survenait des heures plus tard et si elle n'était pas causée directement par eux).

Ce phénomène fut étudié dans de nombreuses espèces même les plus simples. Ne prendre que peu de temps à connaître les aliments qui rendent malade a une valeur indéniable dans la survie de l'individu.

À l'opposé de l'aversion gustative acquise (détester le goût des aliments nocifs), il faut apprendre à aimer le goût des aliments qui ont des effets bénéfiques.

Les chimpanzés peuvent rechercher les feuilles de certaines plantes qu'ils avalent entièrement au lieu de les mâcher comme ils en ont l'habitude. On émet l'hypothèse que ce pouvait être pour se débarrasser de parasites intestinaux. Ce comportement acquis reste non élucidé. Personne n'a été amené à observer une mère chimpanzé administrer à son petit ce type de feuilles. De même personne n'enseigne aux chiens ou aux chats à manger des brins d'herbe, comportement dont on spéculé qu'il possède un effet thérapeutique en certaines occasions. Cette automédication semble reposer sur une aptitude innée à reconnaître toutes les plantes « médicinales ». Mais les bébés chimpanzés observent attentivement leur mère faire. Un jeune de deux ans met ces mêmes feuilles dans sa bouche, les mâche et les recrache. Ce n'est qu'à l'âge de sept ans qu'il l'avalera comme les adultes.

Il n'est pas difficile d'imaginer les jeunes animaux apprendre à manger une plante que leurs aînés mangent souvent et qui les fait se sentir mieux ou apprendre à se frotter avec une telle plante. Mais comment les animaux apprennent à consommer des plantes médicinales qui sont utilisées rarement, cela est un sujet beaucoup moins clair.

Au Kenya, une femelle éléphant à un stade avancé de gestation, quitta précipitamment son groupe, suivie de ses filles, et s'arrêta quelques kilomètres plus loin près d'un arbre dont elle mangea une grande partie du feuillage tandis que ses filles l'observaient. La biologiste qui assista

à cette scène montra des feuilles de cet arbre à une femme d'un village masai voisin qui lui révéla qu'elles étaient parfois utilisées par les femmes lors d'accouchements laborieux. Est-ce que les filles de l'éléphante avaient compris ce que leur mère faisait et s'en souviendront-elles en cas de besoin ?

c. Savoir se procurer sa nourriture

Lorsqu'un l'animal sait ce qui est bon à manger, il doit le trouver même si ce n'est pas évident. De longues études, principalement sur les oiseaux, ont été conduites afin d'éclairer le concept de la recherche de l'image, représentation mentale de la créature recherchée. Les orangs-outangs de Bornéo, suivis par Biruté Galdikas, mangent près de 400 aliments différents : insectes, fruits, feuilles, champignons... Ils semblent apprendre que si un arbre particulier fournit des fruits, alors les autres arbres du même type produisent également ces fruits. Dans cette forêt où les arbres sont éparpillés, les orangs-outangs doivent se souvenir où ils ont vu ces arbres. Ils semblent ainsi que des cartes cognitives leur permettent de se diriger directement vers les zones dont ils se souviennent.

Les jeunes condors de Californie qui ont grandi dans la nature peuvent suivre leurs parents une fois qu'ils sont capables de voler et ainsi apprendre à observer ce que les autres charognards consomment.

i. Les oiseaux : pêcheurs, chasseurs, picoreurs

Pour de nombreux animaux, savoir comment saisir la nourriture une fois celle-ci localisée est problématique surtout lorsqu'il s'agit d'une proie vivante. Selon Marc Hauser, le jeune junco à yeux jaunes est l'un des chercheurs de nourriture le plus inapte parmi les oiseaux. Il peut à peine transporter un ver sans le lâcher. Le manger est encore plus délicat. Des adultes ont parfois été observés sauter au-dessus des jeunes et replacer convenablement le ver dans leur bec, de façon à ce qu'il puisse l'avaler sans difficulté.

Sur les bords de la rivière Gaspereau en Nouvelle-Écosse, les jeunes hérons chassent de manière beaucoup moins rentable que les adultes. Il semble que leur technique ne soit pas aussi précise et fine que celle des adultes. Les juvéniles s'exercent d'abord avec des objets flottant comme des brindilles ou des algues en attaquant, saisissant et relâchant l'objet inlassablement. Mais les hérons gagnent en maîtrise avec l'âge. À 10 semaines, ils obtiennent à manger dans 18% de leurs attaques, et une semaine plus tard, dans les mêmes conditions, ils attrapent leur proie dans 55% du temps, presque autant que les adultes.

La négociation entre subsister grâce à la générosité des parents et faire le travail soi-même a été étudiée chez plusieurs espèces et le facteur principal est lié au degré de coopération des parents. Davies observa comment des jeunes gobe-mouches gris sauvages passaient d'un stade où ils mendiaient de la nourriture à un stade où ils se nourrissaient de façon autonome. Au début, le jeune, perché sur sa branche, émet un cri signifiant « nourris-moi » et les parents apportent de gros insectes savoureux jusqu'à ce que ses cris cessent. Le jeune observe les alentours, picore de-ci ce-là et explore. Les jours passant, il poursuit ses parents tout en leur quémandant de la nourriture et ne reste plus simplement immobile à les appeler. Il commence à attraper des insectes à distance de ses parents et à cogner les insectes contre les branches (pour les rendre plus faciles à avaler). S'il n'arrive pas ensuite à l'avaler, l'adulte peut prendre l'insecte, le frapper plus intensément puis le rendre au petit. Il devient alors de plus en plus difficile pour le petit d'obtenir de la nourriture de ses parents mais, en même temps, il améliore sa prise de nourriture. Après s'être exercé à attraper les insectes au vol mais en demeurant toujours debout

sur une branche, le jeune, dont le vol s'est nettement amélioré, adopte la technique employée par les adultes en chassant les insectes tout en volant.

Ainsi, l'indépendance et l'autonomie s'acquièrent progressivement et cela peut prendre, pour certaines espèces d'oiseaux, jusqu'à plusieurs mois.

ii. Les primates : cueilleurs, bricoleurs et savants

Parmi les primates, les singes écureuils, qui grandissent vite, ont besoin d'apprendre les techniques de chasse et de cueillette rapidement. Une fois le bébé capable de se mouvoir, il ne reste pas agrippé à ses parents ce qui minimise ses chances de les observer et de les imiter. Les adultes ne partagent pas ce qu'ils mangent avec les petits. Ainsi, les petits, dès l'âge d'un mois, mettent tout ce qu'ils trouvent dans leur bouche puis rapidement se focalisent sur ce qu'ils peuvent réellement manger. À deux mois, certains d'entre eux sont observés tirer une feuille incurvée pour y trouver une chenille et introduire des feuilles entre leurs dents pour prendre le maximum d'insectes. Initialement, les bébés singes n'ont pas de très bonnes capacités motrices et doivent apprendre différentes techniques et réaliser des gestes sûrs et fluides. L'une des tâches les plus dures qu'ils doivent maîtriser et apprendre est celle d'attraper les chenilles urticantes. Ils doivent apprendre à se servir de leur queue pour tenir la chenille pendant qu'ils enlèvent les poils urticants avant de la manger. Les adultes aident les jeunes dans leur apprentissage des techniques de chasse. Ils les alertent quant au danger que représente les chenilles empoisonnées. Dans un groupe de singes qui marchait en forêt, devant une grosse chenille noire, les adultes passèrent leur chemin après l'avoir brièvement regardé, mais quatre bébés s'arrêtèrent pour l'examiner. Un adulte mâle accouru, hurla un avertissement et s'interposa entre les bébés et la chenille. Les jeunes jetèrent alors un regard apeuré sur la créature et s'en allèrent. Les adultes interviennent de façon similaire pour éloigner les bébés des opossums, des serpents et des chouettes.

Certaines nourritures demandent une préparation. Les gorilles des montagnes de Karioke, au Rwanda, mangent des plantes herbacées et n'ont aucune difficulté à en trouver. Assis au milieu de la forêt équatoriale, ils sont entourés de plantes dont très peu sont toxiques ou indigestes. Ainsi apprendre ce qui est bon à manger n'est pas une tâche principale pour le jeune gorille. Mais une grande partie de ces plantes ont des épines, des crochets ou des coques solides et apprendre à les manger n'est pas chose facile. Les gorilles sont friands d'orties, mais n'aiment pas être piqués. Les adultes cueillent les feuilles d'orties et plient l'extrémité urticante et les côtés pour former un fagot qu'il mange. Les jeunes gorilles ne maîtrisent pas cette technique et continuent à se faire piquer quand ils commencent à manger des orties.

Les gorilles apprennent comment appréhender des nourritures difficiles par essais et erreurs, mais les jeunes gorilles semblent imiter parfois leurs aînés. Ainsi le jeune gorille plie les feuilles d'orties en observant que sa mère le fait avant de pouvoir les manger, mais il ne copie pas précisément ses gestes. À la place, il cherche par lui-même comment les plier et ainsi chaque gorille a sa propre méthode idiosyncrasique pour exécuter les mêmes techniques procédurales.

Les loutres sont réputées pour utiliser des pierres pour assommer les poissons. Les bébés loutres restent avec leur mère pendant six mois voire plus, recevant une grande partie de leur nourriture de leur mère et perfectionnant leurs techniques. Dans une étude les petites loutres obtenaient de la nourriture dans 13% de leurs plongées alors que leur mère obtenait une proie dans 70% des cas. Au début, les petits ne savent pas ce qu'ils peuvent réellement considérer comme leur nourriture. Comme pour de nombreuses autres espèces, les petits apprennent de leur mère les techniques leur permettant d'obtenir leur nourriture.

iii. Les grands prédateurs : chasseurs et traqueurs

Les ours polaires restent avec leur mère pendant deux ans et leurs prouesses de chasse s'affinent progressivement. Le jeune d'un an suit de très près sa mère, l'observe et renifle tout ce qu'elle touche. Quand elle commence à traquer une proie, l'ourson se couche, observe et attend. Occasionnellement, impatient, il s'approche de sa mère trop tôt et celle-ci le charge avec menace ou le frappe de sa patte. L'ourson se couche de nouveau et attend autant que nécessaire.

Les jeunes dauphins observent et travaillent assidûment la technique de leurs parents. Quand des techniques de chasse sont observées seulement dans une seule voire quelques zones particulières, il semble qu'elles soient apprises et non innées. En effet, en fonction des conditions environnementales, une même espèce pourra utiliser différents procédés. Ainsi les dauphins vivant dans les eaux profondes ne trouveront pas efficace la technique qui consiste à assommer des bancs de poissons en surface à l'aide de sa queue, pourtant employée par les dauphins de récifs coralliens.

- **Les félins : de terribles tueurs**

Les lions du désert de Kalahari sont connus pour utiliser une technique spéciale sur les gemsboks, des antilopes dotées de dangereuses cornes. Au lieu d'attaquer les gemsboks au niveau de la gorge, ils s'abattent le plus souvent sur le bassin et leur cassent les pattes arrières, restant ainsi le plus hors de portée des cornes.

Dans le parc d'Etosha, les lions ne cassent jamais les pattes arrières de leur proie. La technique des lions du désert de Kalahari est une spécificité locale. À Etosha, la variété de proies s'offrant aux lions est plus grande et il se peut que les lions de Kalahari, qui ont peu d'options autres que les gemsboks, eurent à développer cette technique efficace.

Malgré la maîtrise innée dont font preuve les chatons pour attaquer une chaussette, les chats et les grands félins doivent apprendre certaines choses concernant la chasse. Les félins élevés par des hommes et réintroduits en milieu sauvage montrent une très bonne adaptation à leur habitat quel qu'il soit, ont peu de problèmes pour s'accoupler et les femelles font de bonnes mères. Mais attraper suffisamment de proies pour survivre (et faire vivre ses petits) est plus difficile. Il faut tout d'abord apprendre qu'il est possible de sauter sur un autre être vivant que son partenaire sexuel. Ensuite, il est nécessaire d'affiner sa technique de traque, de discerner les proies comestibles et parmi elles, distinguer les proies faciles des plus agressives. Enfin, il faut savoir ouvrir et manger une carcasse.

Les mères félins provoquent des situations éducatives parfaites. Souvent, la mère commence à rapporter une proie morte afin que les petits apprennent à quoi ressemble leur nourriture. Ensuite la mère rapporte une proie blessée et les petits essayent de la tuer eux-mêmes. Enfin, elle leur apporte une proie « en parfait état » et ils apprennent à la poursuivre et l'attraper.

Paul Leyhausen observa les chatons domestiques apprendre à administrer la morsure fatale à sa proie même si le pattern moteur est supposé inné. Typiquement, le chaton garde la proie entre ses mâchoires et quand quelque chose lui fait penser qu'il y a une compétition, comme sa mère ou un frère un peu trop proche, il serre et tue sa victime. Les chats adultes qui n'ont pas appris cela durant leur enfance, en sont capables mais cela demandera un stimulus plus puissant.

Dans d'autres espèces de félins, les petits accompagnent leur parent durant la chasse et, lorsqu'ils sont plus âgés, sont autorisés à tenter leur chance sur une proie. De son étude sur le comportement de prédation d'une femelle guépard et de ses quatre petits, Randall Eaton conclut que la traque et la poursuite des proies étaient des patterns comportementaux innés et donc que les guépards n'avaient pas besoin d'une expérience significative pour les réaliser. En revanche,

ils avaient besoin de l'expérience pour savoir quel animal était une proie potentielle. Saisir et tuer une proie requièrent plus d'expérience et sont donc des comportements flexibles.

Une tigresse de Ranthambhore amena ses quatre petits là où un buffle était attaché comme appât et le blessa légèrement en s'abattant sur son arrière-train. Elle s'assit et observa pendant ses tigrons encercler le buffle qui les menaçait. Finalement, l'un d'entre eux l'attaqua et le renversa. Son frère s'assit rapidement sur le buffle tandis que le premier le tua d'une morsure à la gorge. La tigresse les rejoint pour manger la victime tandis que les deux autres petits s'occupaient de l'arrière-train de l'animal. Les tigres ont deux méthodes pour en finir avec leur proie : les petites proies sont mordues à la nuque et meurent rapidement, les plus grosses sont tuées d'une morsure à la gorge qui les asphyxie. Les jeunes tigres ont l'habitude d'utiliser la morsure à la gorge même pour de petites proies, vraisemblablement parce que cela est plus facile et moins dangereux.

Les félins inexpérimentés s'entraînent parfois en attrapant une proie qu'ils ne mangeront pas forcément.

Habituellement, les lions ne rapportent pas de proies encore vivantes à leurs petits et les lionceaux restent dépendants de leur mère plus longtemps que dans la majorité des espèces félines. Des lions de deux ans n'auront probablement pas encore tué une proie eux-mêmes, bien qu'ils aient pu aider à l'effort de groupe. Les lionceaux qui n'ont que quelques mois suivent et observent les adultes du groupe durant leur chasse. Plus âgés, ils accompagnent les adultes durant leurs chasses nocturnes. Au cours de ces chasses, les lionnes adoptent différents rôles, appelés par Stander « les centres et les ailiers ». Ils ne copient pas simplement le comportement de leur mère, bien qu'ils aient appris en regardant les adultes. Une jeune lionne dont la mère est un centre pourra voir que les ailiers sont nécessaires et ainsi traquer de façon coordonnée.

Une tigresse sauvage était en train de chasser, accompagnée de ses trois jeunes petits. Découvrant un chital dans un lieu favorable, elle s'accroupit à terre. Adoptant son attitude, les petits s'accroupirent à leur tour. L'un d'entre eux, impatient car il ne voyait rien, leva sa tête pour regarder la chital. Sa mère grogna doucement et le petit se tapit de nouveau à terre. Un moment plus tard, il releva encore sa tête, la femelle grogna, il se recoucha. Mais il ne pouvait s'empêcher de regarder et bientôt la chital le remarqua et une traque de plus devint vaine. Quand la survie de la famille le nécessitait, la mère mettait de côté ses petits et pouvait chasser sans leur « aide », grognant après eux s'ils la suivaient. Ainsi, comme les tigrons peuvent être nuisibles pour la chasse, ils deviennent avec le temps, des coopérateurs efficaces.

Pour certains prédateurs, tuer sa proie est une chose plus facile que de la manger. La taille imposante de leur victime, sa peau épaisse et solide ou sa fourrure rendent plus délicate la l'ouverture de la carcasse. Au Népal, des biologistes ont essayé de nourrir des tigrons orphelins de 6 mois en leur donnant une chèvre. Les jeunes tigres parvinrent à tuer l'animal mais, avec leurs dents de laits et leur manque d'expérience, ils furent incapables d'ouvrir la carcasse, bien qu'ils la léchèrent jusqu'à l'épiler totalement.

Pour survivre les animaux sont souvent aidés par de nombreux caractères innés, mais l'apprentissage est toujours indispensable car si la nourriture disponible dans leur environnement change, il leur permettra de s'adapter.

6. COMMENT NE PAS ETRE MANGE (13) (14) (28) (29)

Il est vital pour les bébés animaux d'apprendre à identifier leurs prédateurs. En effet, même au sommet de la chaîne alimentaire, les juvéniles sont des êtres tendres, naïfs et sans défense. Cependant, être effrayé par tout animal ne se révèle pas toujours utile car tous ne sont pas forcément des prédateurs. Ainsi, il vaut mieux est de savoir distinguer amis, ennemis et non-combattants. Pour beaucoup de bébés animaux, il y existe des périodes critiques durant lesquelles ils apprennent qui sont leurs amis et leur famille. Une fois cette période terminée, ils semblent moins tolérants à accepter de nouveaux individus dans leur vie. Dans certains cas ces discriminations sont innées mais exprimées grâce à l'apprentissage ou alors elles sont au prix de quelques égratignures.

Les stimuli qui conduisent à la peur sont de deux sortes. Les stimuli signes qui provoquent une réponse innée d'évitement ou d'aversion sont très variable d'une espèce à l'autre. Ces stimuli sont associés aux prédateurs (silhouette de faucon pour les jeunes oiseaux), aux plantes vénéneuses (champignons) ou aux animaux venimeux (serpent). On peut citer la posture pétrifiée souvent rencontrée chez les espèces normalement bien camouflées, le comportement thigmotaxique (courir à l'abri, éviter les zones ouvertes et les contacts) et les signaux d'alarme pour empêcher l'attaque et prévenir les autres. Un apprentissage par essais et erreurs de tels comportements vitaux ne serait pas compatible avec la survie de l'animal. Les animaux ont donc tendance à avoir des réactions de défenses innées qui sont par nature des réflexes mais qu'un apprentissage peut modifier.

La seconde catégorie de stimuli sont ceux qui conduisent à une réponse de crainte ou d'évitement par conditionnement.

Les primates et certainement d'autres animaux, présentent une réponse innée aux taches des léopards. Les patrons tachetés des léopards, jaguars et de nombreux autres félins plus petits semblent être issus d'un pattern commun ancien.

Beaucoup d'espèces, incluant les primates, sont effrayées par les serpents. Cependant, le débat quant à la nature innée ou acquise de cette peur est encore d'actualité.

Il est fréquent de rencontrer ses ennemis et il est vital de savoir comment réagir. Heureusement il n'y a que peu d'animaux qui doivent prendre le temps d'apprendre ces aptitudes. Courir, s'immobiliser, se cacher, plonger, tout ce qu'un animal prédaté exécute est généralement inné et la pratique ne fait qu'aider à maîtriser ces habilités. Des poissons qui reçoivent une éducation normale et dont les parents viennent de la dangereuse Mer Rouge seront plus combattifs que les poissons issus d'une mer plus pacifique, ce qui montre l'effet héréditaire de certaines caractéristiques comportementales. Mais les poissons de la Mer Rouge seront plus combattifs s'ils ont reçu une éducation normale à l'inverse des poissons orphelins, car apprendre à éviter son père peut s'avérer utile pour savoir esquiver face à un brochet.

Les oiseaux se rassemblent parfois en une immense masse pour effrayer, menacer voire attaquer des prédateurs, allant chercher d'autres oiseaux perchés sur leurs branches, hurlant des cris d'alarme, voletant autour d'eux voire même leur donnant des coups de bec sur la tête. Cette coopération pour assaillir un ennemi est constatée de façon courante, et les petits apprennent facilement par observation à assaillir un oiseau effrayant comme le faucon, puis à affiner leur comportement d'assaut vers les plus effrayants. Ils apprennent à distinguer un groupe de faucon (les affamés) plus terrifiant et dangereux qu'un autre (les faucons immobiles). Ainsi, les pies ont un ensemble de peurs innées mais elles apprennent à distinguer et juger les dangers, évitant ainsi de gaspiller de l'énergie et du temps à fuir devant la plupart des autres êtres vivants.

Mais cela ne se vérifie pas dans toutes les espèces d'oiseaux. Selon Lorenz les bébés choucas n'ont aucune idée de qui sont leurs ennemis et aimeraient être amis avec des indésirables tel un renard ou un chat.

L'activité de « *mobbing* » (se rassembler et assaillir un être vivant) donne au jeune animal naïf des indications concernant ceux dont il doit se méfier (Figure 50).

L'*inspection* est l'autre comportement qui permet de donner de telles informations. Les observateurs de faune sauvage sont souvent surpris quand ils notent que les espèces de proie ne s'envolent pas toujours à la vue de prédateurs ou d'attaques et peuvent même s'attarder à fixer l'ennemi.

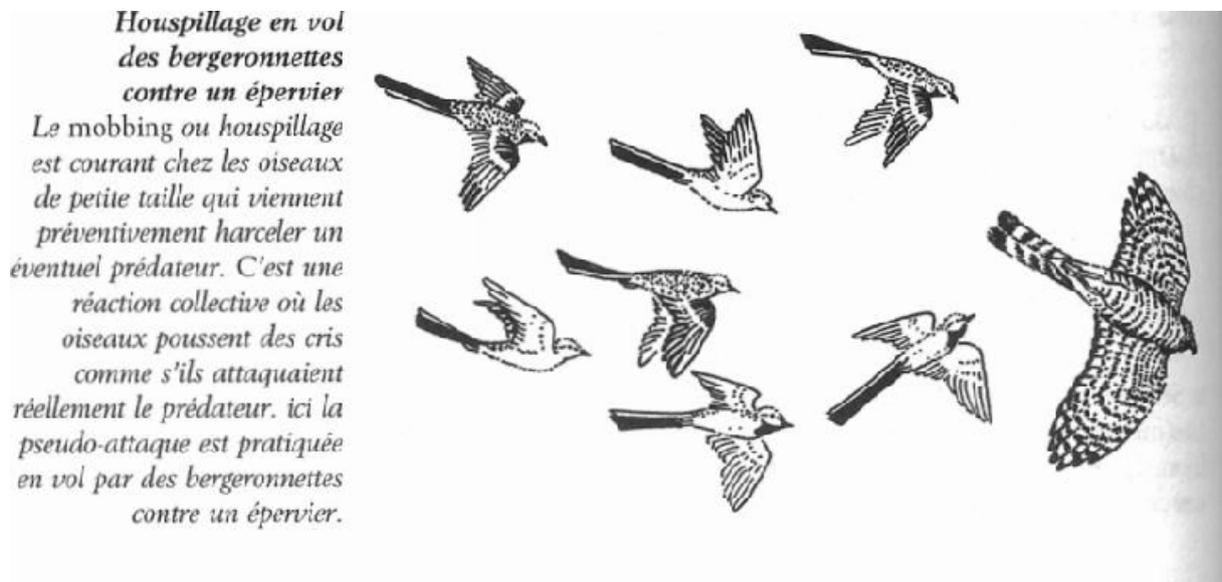


Figure 50. Activité de mobbing. (13)

Les *gazelles de Thomson* inspectent nombreux de leurs prédateurs. Elles passent plus de temps à surveiller les prédateurs traqueurs comme les guépards et les lions que les prédateurs coureurs comme les hyènes ou les chiens sauvages. Les jeunes gazelles et les adolescentes sont celles qui surveillent et approchent le plus les guépards. Les faons n'inspectent pas du tout les guépards : soit leurs mères les tiennent à l'écart soit les faons sont couchés, la tête à terre, gardant littéralement un profil bas. Cette habitude des animaux de proie à observer, sous ses yeux, un prédateur en train de manger l'un des leurs est parfois appelé le « *phénomène du spectateur* ». Le buffle spectateur apprendra sûrement à se méfier des lions car l'enjeu est important. Les prédateurs, face à des groupes de gazelles qui les surveillent, peuvent renoncer à leur chasse. Les gazelles, grâce à cette inspection, peuvent récolter des informations sur ces prédateurs : aspect, déplacement, odeur,...

Ainsi, lors de réhabilitation d'animaux en milieu naturel, il est nécessaire de leur apprendre au préalable à repérer les prédateurs et adopter le comportement adéquat. Cela semble plus facile pour certaines espèces. Celles qui ont vécu pendant des millénaires sans prédateurs, sur les îles par exemple, sont souvent trop confiantes.

Des *furets* ont montré qu'ils étaient plus enclins à apprendre des autres furets, en observant leur expression, plutôt qu'à examiner l'image du prédateur même. Les élans, quant à eux, semblent avoir une capacité innée à reconnaître les grizzly.

Apprendre quel est l'environnement adapté à sa survie ne suffit pas. Les jeunes doivent aussi savoir où rester dans cette zone. Dans la plupart des cas les animaux élevés en captivité puis relâchés dans la nature ne disposent pas des informations essentielles.

Au cours d'un projet de réhabilitation de *tamarins* au Brésil, les individus relâchés étaient incapables de se cacher des prédateurs (ils ne semblaient même pas avoir conscience du danger)

et ne savaient pas s'orienter dans la forêt. Des observations relativement similaires concernent des loups, des chimpanzés, des perroquets ou des fouines. Les animaux étaient incapables de discerner les situations qui les mettaient en danger, à savoir où se déplacer, où dormir ou quoi manger. Malgré les efforts fournis par les personnes avant de les relâcher, certains cas de réhabilitation s'avèrent plus infructueux que d'autres.

En fait ce que les animaux apprennent le plus vite c'est à identifier le type de danger. Les mères souris seront d'autant plus attentives aux loups si elles ont déjà perdu plusieurs petits à cause de ce prédateur. Ce n'est pas dû à une sensibilité accrue envers tout danger potentiel, car, si plusieurs de ses petits ont été tués par une voiture, sa vigilance à l'écoute des hurlements des loups ne sera pas augmentée comme elle le sera si plusieurs de ses petits ont déjà péri sous leurs crocs. Elles observent une discrimination entre tous leurs prédateurs.

Un jeune ourson polaire d'un an montrant un intérêt certain pour un buggy Toundra (gros véhicule métallique) contenant des humains, marchait dans sa direction. Quand sa mère essaya de le pousser ailleurs, il refusa partir. Elle s'en alla, s'arrêta, se retourna et s'assit. Elle agita ses pattes et grogna. Son petit abandonna le buggy et vint la rejoindre. La mère l'emmena un peu à l'écart et le câlina avant que tous deux s'en aillent. C'est ainsi qu'elle lui laissa comprendre qu'elle considérait les humains comme une menace.

L'animal comestible qui détecte un prédateur aux alentours, a intérêt à lui faire comprendre qu'il est repéré et qu'il n'a aucune chance de l'attraper par surprise. Ainsi les antilopes s'enfuient en effectuant des bonds petits et hauts ce qui les rend peu discrètes mais font savoir au prédateur qu'il a été repéré et ce par des créatures capables de bondir énergiquement. De la même façon, le lièvre se tient sur ses pattes arrières, son corps et ses oreilles érigés. Encore une fois, le message est clair.

Apprendre à éviter un danger est l'une des formes d'apprentissage les plus utiles. Les réactions innées à des dangers particuliers (comme les grands oiseaux avec de grandes serres) est très utile. Mais les menaces surviennent tout au long de la vie et pouvoir apprendre à se comporter de façon adaptée face à un nouveau danger est un atout considérable pour survivre.

7. INVENTION, INNOVATION ET OUTILS (9) (13) (25) (28) (29) **(42) (47)**

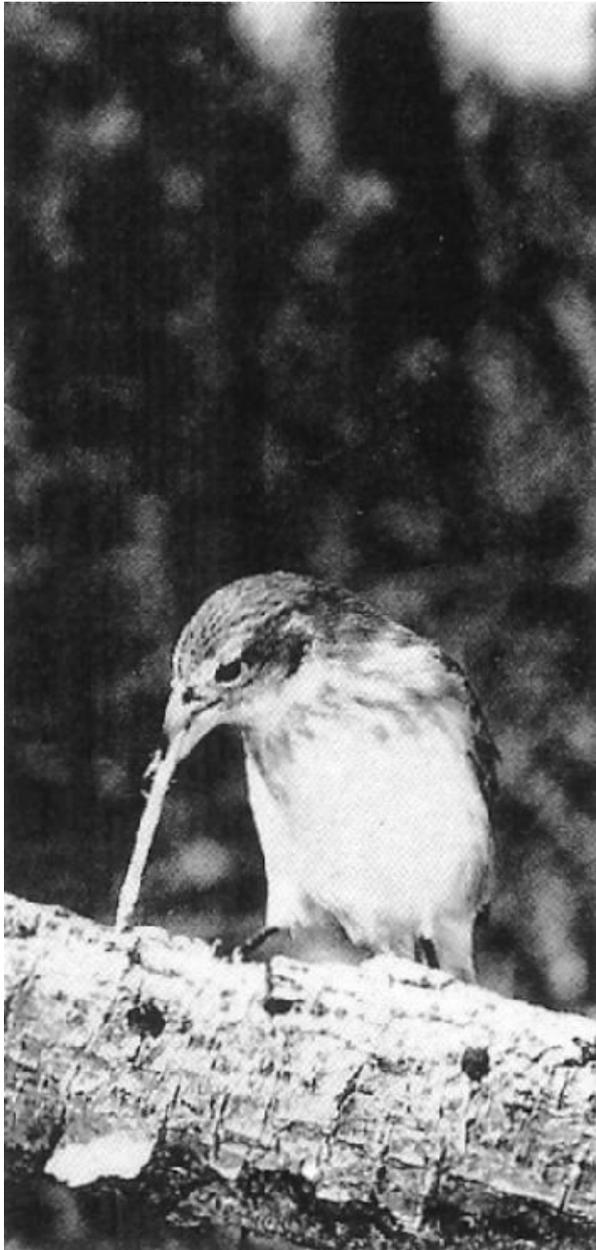
Les bébés animaux sont particulièrement impatients et ils sont capables d'apprendre de nombreuses choses qui deviennent plus difficiles à apprendre plus âgés. Cependant les animaux apprennent toute leur vie. De nouvelles connections neurales se forment, des nouvelles idées sont reçues et de nouveaux comportements sont exprimés.

La précision des gestes et donc le contrôle moteur est un facteur essentiel pour maîtriser l'utilisation d'un outil quel qu'il soit.

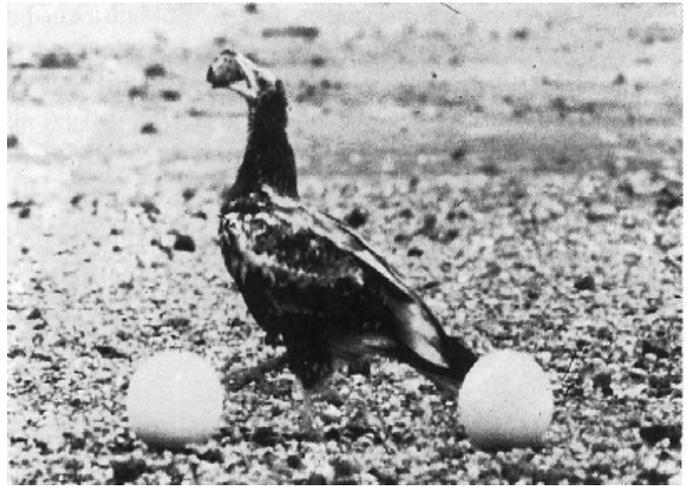
Une étude anglaise sur la néophilie, l'innovation et l'apprentissage social chez les singes callitrichidés (lions tamarins, ouistiti et tamarins) a confirmé l'hypothèse que les espèces qui dépendaient de leur capacité à rechercher de la nourriture par exploration et manipulation étaient beaucoup moins néophobiques et plus innovatrices que les autres. La néophobie étant associée souvent à une spécialisation de l'espèce dans leur activité de recherche.

Dans une troupe de primates, on peut attendre une innovation chez les animaux de bas rang social car les dominants sont satisfaits avec ce qu'ils possèdent déjà. Chez des macaques en captivité, les animaux de rang social bas se montrent les plus performants dans la réalisation d'une action telle que pousser un levier pour obtenir une récompense. Les subordonnés essaient plus longuement et assidûment même si l'obtention de récompenses reste irrégulière. Les individus dominants qui perdent leur statut s'améliorent.

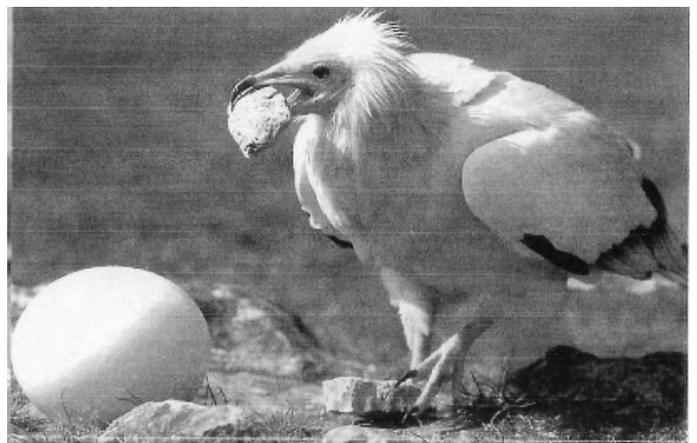
Les grives chanteuses d'Europe écrasent les escargots sur des pierres qu'elles utilisent comme des enclumes. Certains pensent qu'elles apprennent cela d'autres grives alors que d'autres penchent plus vers une détermination génétique. C.J Henry éleva des grives dès leur naissance et leur offrit des escargots, des morceaux de bois, des pierres, des galets. Les jeunes grives furent enthousiastes envers ces objets, les picorant, les soulevant, les transportant, les secouant, les frappant. Au début, elles se concentraient sur les galets qu'elles cassaient sur le bois, ce qui était plus facile que de tenir des escargots. Une fois qu'elles eurent écrasé et mangé un escargot, leur intérêt se précisa énormément sur les escargots. Même si elles continuaient à écraser de nouvelles choses, elles furent vite ennuyées avec ces objets non comestibles. Henry nota que des jeunes carouges (une espèce qui ne mange pas habituellement d'escargots) faisaient tout ce que les grives exécutaient (picorer, soulever...) mais ne montraient pas autant de persévérance. Ainsi la technique par essais et erreurs combinée à des tendances innées semblent conduire à l'écrasement des escargots à l'aide d'une pierre comme enclume : « un animal qui, de façon innée, se saisit de larges objets dans son environnement et qui les frappe au sol de façon répétée, préfère le résultat obtenu avec les surfaces dures et adopter ce comportement avec les éléments qui sont comestibles. Il deviendra inévitablement un casseur d'escargot autodidacte » (Figure 51).



Un pinson des Galapagos utilise une brindille pour fouiller afin d'attraper une proie.



Un vautour s'apprête à jeter une pierre sur un œuf d'autruche.



Neophron percnopterus du Kenya, s'apprêtant à casser un œuf d'autruche à l'aide d'une pierre. L'utilisation d'outils est généralement plus répandue chez les oiseaux novateurs que chez les autres.

Figure 51. Exemples d'utilisation d'outils chez les oiseaux. (21 et 29)

Dans certaines régions d'Afrique, les bonobos utilisent des chapeaux de pluie. Cette technique qui nécessite de ces primates de posséder le concept de la construction d'un outil, et demande une sélection des matériaux, un agencement particulier et une utilisation à bon escient. Cette technique, par transmission verticale et imitation, passera de la mère à ses petits.

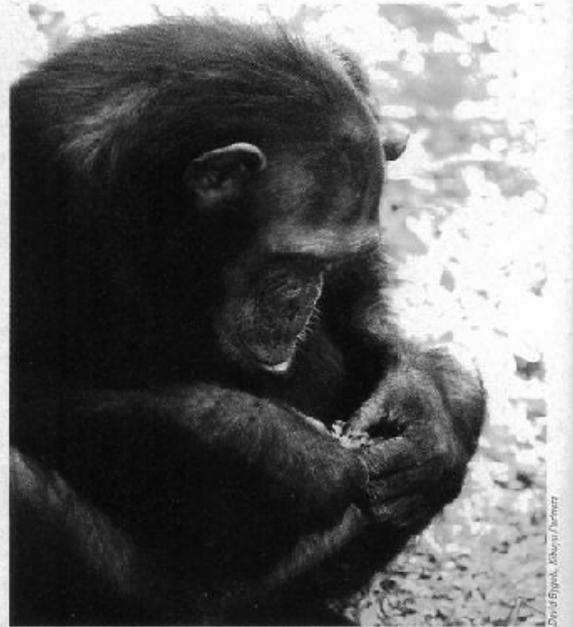
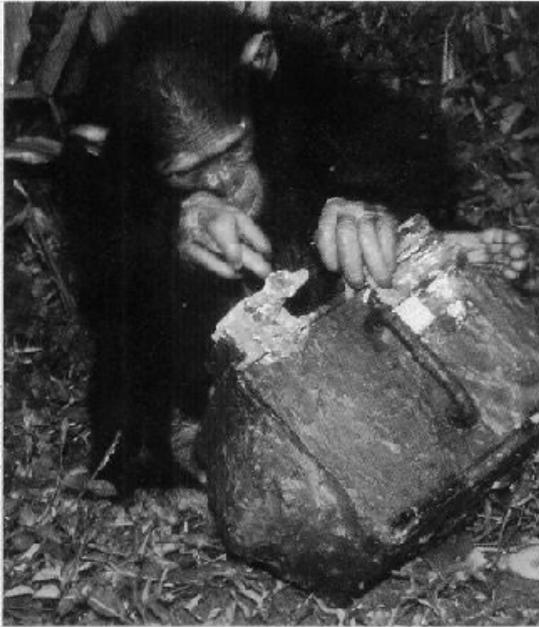
Les enfants chimpanzés n'essaient pas de pêcher des termites. Ils restent assis près de leur mère pendant qu'elle pêche, la regardant, jouant avec des bâtons et mangeant occasionnellement des termites. À deux ans, ils introduisent de façon régulière des bâtons dans les termitières. Leurs tiges sont de la mauvaise taille et du mauvais type et ils les introduisent maladroitement et les retirent trop tôt. Les jeunes de trois ans font mieux en utilisant des tiges plus longues et en étant plus patients. Ceux de quatre ans parviennent à attraper des termites bien qu'ils ne laissent pas

les tiges aussi longtemps que ne le font les adultes. À cinq ou six ans, ils sont aussi performants que les adultes (Figure 52).



Figure 52. Un chimpanzé utilise une baguette pour fouiller une termitière. (43)

Les enfants chimpanzés de Gombe prennent plus de temps à maîtriser la pêche aux fourmis car ces dernières les mordent. Si un petit n'est pas agrippé à sa mère pendant qu'elle chasse les fourmis, il reste à quelques mètres d'elle et copie sa position, concentré à reproduire le geste même si il n'attrape rien.



4. CE JEUNE CHIMPANZÉ (à gauche) s'exerce à «épousser» le fruit artificiel qu'on lui a donné, après avoir regardé d'autres individus le faire. Grâce à ces expériences, les primatologues étudient comment les chimpanzés apprennent en imitant les autres. À droite, le toilettage mutuel est un comportement commun à tous les chimpanzés, mais la méthode pour se débarrasser des tiques et des poux diffère selon la communauté. Les chimpanzés d'Afrique de l'Est et de Gombe (tel celui qui est photographié ici) s'arrêtent par moments de toiletter un congénère pour toiletter des feuilles.

À Gombe, les chimpanzés posent les parasites qu'ils trouvent sur une pile de feuilles, puis les écrasent avec l'ongle du pouce avant de les manger. À Budongo, ils les mettent sur des feuilles pour les examiner avant de les manger ou de les jeter. Sur le site de Tai, ils n'utilisent pas de feuilles, mais plaquent les parasites sur leur avant-bras et les frappent à plusieurs reprises avec leur index pour les écraser. Toutes les communautés de chimpanzés d'Afrique de l'Est utilisent des feuilles lors de l'épouillage, ce qui suggère une origine commune à cette pratique.

Figure 53. Exemples d'utilisation d'outils chez les chimpanzés. (43)

Les jeunes capucins sont de fervents casseurs de noix certainement en raison de leur attrait pour manipuler les objets et du fait que les adultes les éloignent des sources de nourriture facilement accessibles. Il leur faudra plusieurs années pour devenir compétents.

On mit à disposition d'une colonie de capucins, une boîte avec des trous communiquant avec des sacs remplis de sirop ainsi que des branches éparpillées dans leur cage. Il fallut plusieurs jours aux adultes pour mettre au point une technique efficace. Une femelle âgée de huit mois, explorait la boîte scrupuleusement. Elle mettait ses doigts dans les trous et saisissait des branches ayant compris qu'elles avaient quelque chose à voir avec l'obtention de sirop et frappait les petites brindilles contre la paroi de la boîte. Dix-sept jours, plus tard, elle et sa mère plongeaient un bâtonnet ensemble : « La main de la fille était littéralement sur celle de sa mère quand le bâtonnet était introduit ». Elle eut alors à retirer le bâtonnet elle-même et en lécha le sirop. Deux jours après, elle essayait toute seule, maladroitement, tenant de ses deux mains un bâton qu'elle dirigeait vers la boîte, manquant les trous à chaque fois. Deux jours plus tard, elle y parvenait et deux semaines après, elle fabriquait ses propres bâtons.

On présente à des éléphants semi-captifs dans un camp où de nombreuses mouches dérangent les occupants des branches énormes de *Butea*. Les éléphants n'aimaient pas manger les feuilles de *Butea*, elles ne les intéressaient donc pas comme nourriture mais constituaient un outil efficace pour chasser les mouches. Chacun préparait son « balai » à sa manière. Un éléphanteau de dix-huit mois prit une branche, issue d'une grosse branche qu'un adulte avait cassée, et s'en servit pour chasser les mouches. Un second de neuf mois essaya mais ses gestes étaient trop peu coordonnés pour réussir. Ces observations comme des cas d'imitation et d'émulation, prouvent que les éléphants peuvent être considérés comme aussi habiles que les primates.

Fruth et Hohmann étudièrent la fabrication des nids chez les bonobos et les chimpanzés. Cette construction, qui nécessite quelques minutes, implique trois éléments : une charpente solide, un matelas central et une couche de feuilles et de brindilles. Ce comportement des jeunes primates

n'est pas encore clairement élucidé. Ils ont une urgence innée à construire un nid et développent leurs techniques par la pratique.

La plupart des actes de cette construction est innée et la majorité des décisions surviennent quand l'animal compare ce qu'il construit à un modèle inné. Par la suite il aura une image mentale de ses nids précédents et pourra s'en servir pour réussir sa construction. Les singes élevés par les hommes sont capables de construire des nids parfaits avec les matériaux requis.

Dans la nature, les nids sont vitaux pour la survie des bébés oiseaux et il est compréhensible que les oiseaux aient besoin dès la naissance de savoir comment réaliser une tâche aussi complexe et essentielle.

L'innovation se construit sur l'apprentissage. Parfois, l'animal fait simplement tout ce qu'il pense avec un bâton, observe et apprend qu'une action particulière peut conduire à de bons résultats. Par ailleurs, l'animal peut apprendre en même temps ce que le bâton permet de faire et comment l'utiliser. Si l'on peut diviser l'intelligence, on distinguera l'habileté à apprendre d'une part et l'*insight* (qui peut conduire à l'innovation) d'autre part.

8. APPRENDRE A ETRE PARENT ET A EDUQUER SA PROGENITURE (13) (28) (29) (41)

Élever des petits est vital pour la survie de l'espèce et, comme pour d'autres comportements fondamentaux, l'inné et l'acquis interagissent. La sélection du partenaire sexuel est importante. Le mâle doit posséder de bon gènes et la femelle doit avoir de bonnes compétences. Certains se basent sur la dominance sociale, le poids, les modèles faciaux, la vigilance vis-à-vis des prédateurs, etc.

a. Choisir son partenaire

Une étude sur la sélection du partenaire sexuel chez les oies bernacles, relève de cinq stratégies différentes :

- l'« accouplement aléatoire » : l'animal choisit le premier mâle potentiel.
- la stratégie du « seuil fixé » : le premier mâle qui remplit un minimum de caractéristiques nécessaires est sélectionné.
- la stratégie de « décision par étape » : la femelle décide à chaque rencontre avec un mâle potentiel soit de continuer à chercher soit de s'arrêter.
- la stratégie de « comparaison séquentielle » : l'animal rencontre aussi plusieurs candidats mais compare toujours aux précédents
- la stratégie du « meilleur parmi N » : la femelle compare N mâles potentiels, les classe d'une certaine manière, et choisit le meilleur.

Comment ces oies apprennent-elles ce qui est bien pour elles ? Malheureusement leurs tentatives de « bons mariages » sont indistinguables des mariages qui durent. Ce qui fait qu'une oie est aimable ou compatible à une autre reste encore un mystère.

Chez des perroquets, les couples qui s'étaient choisis élevaient plus de poussins et de bien meilleure manière que les couples « forcés ».

Dans les espèces où les soins parentaux sont limités ou absents comme chez de nombreux poissons, les jeunes ont peu d'occasions d'apprendre d'un adulte de la même espèce. Chez les guppys (petits poissons), l'identification du bon partenaire sexuel est déterminée par la composition de la niche écologique dans laquelle l'individu se trouve et les préférences sexuelles nécessitent un apprentissage de la part des individus.

b. Savoir s'accoupler

Les animaux font souvent preuve d'un intérêt particulier pour le sexe mais dans une confusion totale quant à sa nature et sa fonction réelles. Les tigres doivent apprendre à s'accoupler. Deux partenaires inexpérimentés connaîtront certaines difficultés ou surprises. Le mâle, durant l'accouplement, saisit la femelle par le cou ce qui provoque chez elle une certaine irritation qui la conduit, une fois l'accouplement fini, à se retourner et agresser le mâle. Le mâle doit ainsi apprendre à anticiper cette réaction et se détourner au bon moment.

Bien souvent, les animaux s'accouplent avec un ou une partenaire plus expérimentés, ce qui leur apprend à agir convenablement.

c. Savoir préparer l'arrivée de son petit

Avant de pouvoir chérir leurs petits, les oiseaux doivent s'occuper de leurs œufs qui nécessitent d'être gardés constamment au chaud, d'être suffisamment humides et quotidiennement tournés. Les oiseaux ont généralement un désir inné très grand de s'occuper de leurs œufs.

Si les animaux savent comment construire leur nid, ils ont besoin d'apprendre à sélectionner le lieu adéquat à l'abri des prédateurs et du froid et aussi en fonction de l'ensoleillement. Les geais vivent longtemps et accumulent l'expérience tout au long des années. Les jeunes geais font plus souvent l'erreur de choisir un site ensoleillé sans prendre en compte les habitudes alimentaires des voisins. Quand un geai élève ses jeunes avec succès, il construira son prochain nid dans un endroit et d'une façon similaires. De plus, la capacité à s'adapter rapidement aux changements environnementaux est un atout pour la survie.

Il est difficile de comprendre comment les primipares peuvent savoir qu'elles donnent naissance à moins qu'elles comprennent en voyant d'autres femelles le faire. Dans de nombreuses espèces, la femelle primipare a tendance à s'isoler, ne se sentant pas bien. Quelle doit être sa surprise quand elle découvre son poulain, ses quatorze petits ou son gros œuf. Heureusement, la nature dote les parents d'un comportement qui leur épargne ces problèmes.

Les patterns comportementaux reproducteurs élaborés (nidification, couvain, soins des jeunes) des oiseaux, mammifères et de certains insectes sont le produit du développement d'interactions entre la femelle (ou les parents) et le jeune. La séquence du comportement reproducteur des Dermaptères se construit autour d'interactions entre la femelle et ses larves qui s'organisent en boucle. L'apprentissage perceptif des caractéristiques de la femelle par les larves explique le *homing* (retour) des jeunes vers le terrier maternel. La présence des larves au terrier explique à son tour l'entretien de la réactivité et de l'attractivité de la femelle envers elles. La mise en place des aptitudes maternelles de la femelle est corrélée à sa transformation physiologique et endocrinienne et l'entretien de ces aptitudes est permis par la présence des œufs, puis des larves, qui jouent tour à tour le rôle de stimuli motivationnels.

d. Savoir prodiguer les soins et nourrir ses petits

L'attachement entre une mère et son petit se manifeste progressivement. Les premiers soins dispensés dès la naissance (aide à la naissance, nettoyage, ingestion des annexes embryonnaires) et le léchage (présent chez beaucoup de mammifères) déclenchent des réactions essentielles chez la mère qui se lie à son ou ses petits.

Chez les mammifères, savoir donner la tétée n'est pas toujours chose évidente et nécessite que la toute jeune mère ait vu au préalable des femelles accomplir ce geste primordial. Des primates femelles élevés par l'homme ne savent pas comment agir avec leurs petits et il faut souvent l'intervention de l'homme pour leur montrer.

Chez les gros mammifères marins, les femelles orques ont des mamelles identifiées par une tache blanche sous la queue. Les bébés sont attirés instinctivement vers cette tache blanche comme le sont les oisillons goéland qui picorent la tache rouge du bec de leur mère (Figure 54). Si la jeune orque se dirige malencontreusement vers les taches blanches que sa mère possède également derrière les yeux, les autres femelles la dirigeront vers la bonne tache.



**Figure 54. Un jeune goéland argenté frappe la tache rouge sur le bec de l'un de ses parents.
(21)**

Chez les primates, selon le degré d'immaturation de l'enfant, les comportements maternels sont différents au départ ; soit le petit peut instantanément s'agripper à sa mère soit elle le porte dans sa gueule avant qu'il puisse s'agripper. Chez les anthropoïdes, les petits sont plus dépendants de leur mère pour les soins, la chaleur, le transport. La mère chimpanzé sait d'emblée, sans apprentissage, donner tous les soins indispensables (lavage, séchage, *grooming*) mais certains aspects se perfectionnent avec l'apprentissage. Chez toutes les espèces mammifères, l'agrippement, le toucher, les stimulations proprioceptives (qui apprennent, en quelque sorte, l'espace au jeune) vont se pratiquer par un ajustement réciproque. Au départ, l'attachement est

le résultat de mécanismes internes et innés où toute une série de réactions stéréotypées (adaptées aux réactions de la mère et de l'enfant) et cohérentes sont intégrées. L'agrippement et le contact corporel sont essentiels pour l'attachement et la formation du lien social. La femelle en a besoin pour son équilibre de femelle allaitante et le petit pour édifier son futur lien social.

Les juments deviennent de meilleures mères avec les années. Dans les populations sauvages, les petits nés de mères plus âgées survivent pour la plupart. Les juments plus expérimentées ne travaillent pas aussi dur que les jeunes mères car elles ciblent leurs soins avec plus de succès. Elles sont plus attentives et câlines avec leurs poulains quand ils sont très jeunes (jusqu'à trois semaines) et moins quand ils grandissent. Elles favorisent au maximum le contact avec leur tout jeune petit. Mais cette attitude semble être le résultat de l'expérience, les jeunes mères qui ont perdu un poulain changent leur comportement lors de leur prochain poulinage et agissent plus comme leurs aînées.

Les jeunes fauvelles des Seychelles aident leurs parents à prendre soin de la couvée suivante, acquièrent ainsi une expérience et auront par la suite de meilleurs succès de reproduction et d'éducation. Les femelles construisent la plus grande partie du nid tandis que les mâles doivent le protéger.

Chez les campagnols de prairie les jeunes aident également leurs parents. Plus le père sera dévoué, plus les jeunes resteront pour l'aider et seront d'excellents parents. Leurs petits grandiront plus vite et seront plus gros au moment du sevrage. Les futurs parents agissent ainsi, en étant dévoués à leurs petits, peut-être parce qu'ils ont appris cela ou parce que la présence de leur père durant leur enfance a affecté leurs taux d'hormones et par là leur comportement ou est-ce plus vraisemblablement une interaction de ses deux possibilités.

e. Protéger ses petits

Une des principales responsabilités des parents est d'assurer la sécurité de leurs petits, empêcher qu'ils soient mangés, qu'ils tombent du nid ou qu'ils ingèrent du poison. Les mères chimpanzés et les adolescents n'aiment pas voir les bébés mettre des choses étranges dans leur bouche, et s'ils les aperçoivent avec un aliment nouveau, ils leur enlèvent rapidement.

Éloigner ses petits des prédateurs est une pression constante pour les parents, les jeunes animaux étant faciles à attraper, tendres et de bonne taille pour que les prédateurs se concentrent sur eux.

La sécurité offerte par les parents permet de garder les petits vivants et leur donne également le temps et la confiance pour apprendre. La présence des parents permet au jeune d'explorer son environnement plus volontiers, en offrant une atmosphère protectrice, confortable et en minimisant le stress. Il existe une association évidente entre les émotions et l'apprentissage tant chez l'homme que chez l'animal.

f. Apprendre le monde à ses petits

Si on considère que les animaux non humains enseignent leurs petits, T.M Caro et M.D Hauser en distinguent trois procédés: l'enseignement d'opportunité, le coaching et l'enseignement actif.

L'enseignement d'opportunité consiste à donner aux autres une chance d'apprendre qu'ils n'auraient pas autrement : une mère guépard apporte à ses petits une jeune gazelle et la libère pour qu'ils l'attrapent.

Dans le coaching, l'animal regarde l'autre faire, encourage les bons mouvements et désapprouve les mauvais. Le jeune vervet apprend à améliorer la précision de ses cris d'alarme, en donnant un cri d'alerte seulement s'il s'agit d'un aigle ou d'un faucon et non d'une colombe ou d'une feuille morte. Quand il émet le bon cri d'alarme, il peut être encouragé par le fait que les autres répètent ce cri. Peut-être qu'ils donneraient de toute façon ce cri, donc ce n'est pas réellement du coaching. Mais parfois, le jeune pousse le mauvais cri d'alarme et effraie sa mère. Quand celle-ci voit qu'elle s'est cachée d'une colombe et non d'un aigle, elle peut le « gifler », le coaching a lieu.

Dans l'enseignement actif, un animal veut d'un autre qu'il apprenne quelque chose et modifie son comportement en fonction de ce que l'élève fait. Beaucoup pensent que les animaux n'enseignent pas réellement car ils ne possèdent pas une théorie de la pensée et donc qu'ils ne peuvent pas se mettre mentalement à la place de l'autre et percevoir ce qu'il sait ou ne sait pas. Si l'animal ne sait pas que le jeune ne sait pas, comment peut-il lui enseigner ? Certains arguent que cette connaissance est nécessaire pour certaines formes d'enseignement mais pas pour toutes.

L'exemple canonique d'enseignement actif par les parents vient des chimpanzés casseurs de noisettes. Même ceux qui définissent l'enseignement de façon très stricte l'accepte bien que cela soit rare.

Les chimpanzés sauvages du Parc National Taï en Côte d'Ivoire cassent des noisettes sur une pierre qu'ils utilisent comme une enclume et les frappant avec une pierre ou une branche qui servent de marteau. La technique demande des années pour être maîtrisée, et les mères chimpanzés encouragent leurs petits à développer cette technique de différentes manières. Christophe Boesch divise ce comportement des mères chimpanzés en stimulation, facilitation et enseignement actif.

Elles stimulent le cassage de noisettes en laissant à côté de l'enclume des marteaux et quelques noisettes, ce qu'elle font souvent quand leurs petits montrent un intérêt dans le cassage de noisettes vers l'âge de trois ans. En plusieurs occasions, la mère dispose une noisette sur l'enclume, place le marteau à côté et laisse cela, facilitant la tâche aux jeunes singes inexpérimentés. Les mâles et les femelles qui n'ont pas de petits ne laissent pas leur matériel traîner ainsi au risque qu'on leur vole. Les mères aident aussi en donnant des noisettes ou des marteaux à leurs enfants, ce qui se traduit souvent par autoriser le petit à voler le marteau.

Quelques fois, Boesch observa un chimpanzé enseigner activement à un jeune comment s'y prendre efficacement. Il repositionnait la noisette sur l'enclume ou montrer comment tenir convenablement le marteau (Figure 55).

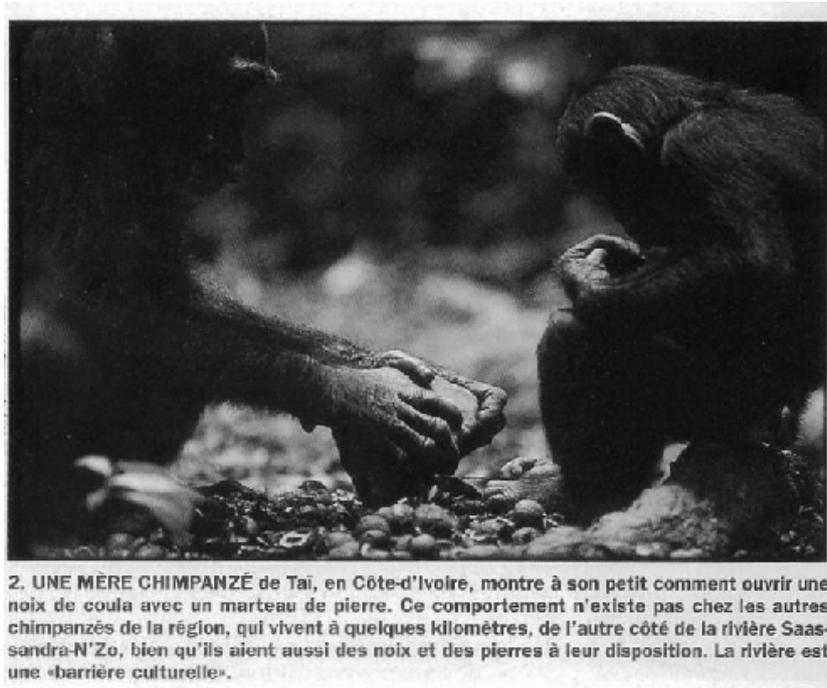


Figure 55. Education chez des chimpanzés. (43)

Les parents apprennent aux plus jeunes les limites à ne pas dépasser. Les chimpanzés adolescents qui accompagnent les adultes pendant des patrouilles aux frontières de leur territoire, acquièrent des indications sur le comportement à adopter dans ces activités dangereuses. S'ils font le moindre son, ils seront réprimandés par les aînés qui les bousculeront ou prendront des mimiques de menace.

L'utilisation des outils n'est pas activement enseignée. L'apprentissage des débutants implique l'observation, la stratégie des essais et erreurs, l'opportunité d'apprendre et occasionnellement le coaching.

Les parents savent créer des situations d'apprentissage. La séquence du parent indulgent qui facilite le travail de son petit est commune. Dans une famille de mésanges qui fut observée en Israël, alors que les oisillons venaient de naître, les parents leur apportaient des insectes et les mettaient dans leurs becs. Quand ils furent âgés de deux semaines, presque entièrement plumés, les parents se perchaient à l'entrée du nid et les oisillons devaient sauter s'ils voulaient l'insecte. Bientôt les parents se perchaient à l'entrée du nid une seconde, montrant la proie tentatrice et s'en allaient, encourageant les jeunes à voler après eux.

Ainsi les jeunes animaux apprennent leur vie, et s'ils survivent, ils pourront peut-être devenir parents. Aidés par leur instinct, ils apprennent à être de bons parents. Ils pourront même aider leurs propres enfants à apprendre à leur tour.

9. LA CULTURE ANIMALE (13) (23) (28) (29) (31) (42) (43) (47)

L'essence même de la culture est d'apprendre des autres. Or le débat sur l'existence réelle d'une culture chez les animaux est toujours ouvert et il s'agit de prime abord de définir plus précisément ce qu'est réellement la culture.

a. Définitions et caractéristiques de la culture animale

Quelques scientifiques la définissent comme une transmission non génétique de comportements. Selon Frans de Waal : « la culture est le mode de vie partagé par les membres d'un groupe mais pas nécessairement avec les membres d'autres groupes de la même espèce. Elle recouvre le savoir, les habitudes, les techniques incluant les tendances et les préférences et dérive du fait d'avoir été exposé aux autres et d'avoir appris d'eux ». Dans cette définition, savoir comment l'animal apprend des autres est peu important.

Des anthropologistes soutiennent qu'il ne peut y avoir de culture sans langage. Les critères que doit posséder une culture sont l'innovation, la dissémination, la pérennité, la standardisation, la diffusion, la tradition, la non subsistance et la naturalité. En utilisant ces critères, on peut argumenter que les chimpanzés ne montrent pas de comportements culturels et certains dauphins non plus. Michael Tomasello, malgré de nombreux doutes quant à l'utilisation trop facile du terme de culture, préfère penser que certains animaux comme certains humains montrent un comportement culturel, se ralliant ainsi à de Waal et à certains primatologues pionniers qui utilisent une définition large de la culture.

Ainsi on parlera de culture quand il y aura transmission d'un savoir par apprentissage social. On aboutira à une diversité comportementale entre groupes d'une même espèce. Pour tous les animaux sociaux, connaître les coutumes de son groupe et les manières d'y communiquer sont essentielles et nécessitent un apprentissage de la part du jeune.

L'apprentissage social semble cependant avoir une valeur adaptative dans un environnement relativement stable au cours des générations. Quand l'environnement change rapidement, la probabilité que le comportement des autres reflètent plus les conditions passées que présentes augmente et donc la probabilité que la copie de ces comportements soit « inadaptative » augmente.

Galef a mis en évidence à quel point l'information acquise auprès des congénères est essentielle pour connaître les denrées alimentaires qui peuvent s'avérer toxiques et les éviter. Des rats vivant dans la nature ou élevés socialement ne manifesteront pas d'évitement à certaines nourritures s'ils ont déjà vu leurs congénères en consommer.

Danilo Mainardi a même avancé « qu'une transmission culturelle de comportement peut être soit « conservatrice » soit « innovatrice » ». Dans le premier cas, la transmission sociale peut s'avérer une contrainte pour le choix d'un régime adéquat puisque les individus ne peuvent essayer de nouvelles nourritures fournissant des rapports énergétiques ou des composants nutritionnels plus intéressants que les aliments habituels. La transmission culturelle de type conservateur permettrait aux jeunes individus de différencier dans leur environnement les aliments acceptables de ceux qui sont potentiellement dangereux. Les cas d'innovation sont moins fréquents évidemment ; ils donnent précisément lieu, par imitation, à l'instauration d'habitudes comportementales comme le cas des patates douces des macaques japonais. La capacité à transmettre socialement des habitudes et des informations serait apparue indépendamment dans différents groupes d'animaux. Une telle transmission n'est donc pas génétique mais constitue une hérédité comportementale qui diffère dans sa signification adaptative.

b. La transmission culturelle d'informations et de pratiques

i. Les primates : modèles d'étude de la culture animale

Ces quinze dernières années, 39 comportements transmis culturellement ont été recensés chez les chimpanzés allant de l'utilisation d'outils à des formes de communication et à des coutumes sociales (Figure 56). L'orang-outang, considéré jusqu'à présent comme ne possédant 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 feuille pour attraper des fruits, des nids pour y jouer et non y dormir.



3. LA POIGNÉE DE MAIN au-dessus de la tête lors du toilettage est une attitude courante chez les chimpanzés de la forêt de Tai, de Mahale et de Kibale, mais n'a jamais été observée à Gombe. Ici, deux mâles se toilettent mutuellement tout en se tenant la main. On a observé que les deux communautés qui vivent à proximité de Mahale ont une façon différente de joindre les mains : contrairement à ses voisins, une des communautés évite le contact des paumes. En 40 ans d'observation à Gombe, la poignée de main n'a jamais été observée ; parfois un chimpanzé qui en toilette un autre attrape une branche située au-dessus de sa tête, mais jamais la main de son partenaire.

Figure 56. Exemple de comportement culturel. (43)

Quelle que soit l'adaptation d'un animal individuel à son environnement, que cette adaptation soit apprise ou physiologique, les adaptations acquises ne peuvent se transmettre à la descendance par voie génétique. Mais l'information peut se transmettre de parent à enfant par imitation et imprégnation : on parle alors d'échange culturel. Les périodes sensibles de l'apprentissage apparaissent tôt dans la vie et les petits apprennent alors principalement de leurs parents.

En étudiant les facteurs favorisant le développement de culture chez les chimpanzés, Sue Taylor Parker met en évidence des habilités cognitives comme l'imitation, l'aptitude à enseigner par démonstration et le caractère social de la dispersion par les femelles. Si la plupart des petits apprennent de leur mère, dans les espèces où les femelles bougent d'un groupe à l'autre, ils apporteront leurs traditions à leur nouveau groupe.

Les jeunes apprennent parfois rapidement des choses que les parents ont laborieusement maîtrisées. Apprendre pendant l'enfance aide parfois à développer les structures cognitives de l'enfant. Les performances des parents peuvent conduire à une expérience d'apprentissage plus focalisé chez leurs petits qui pourront affiner leurs techniques voire se spécialiser à mesure qu'ils grandiront.

Les formes simples de comportement traditionnel ne requièrent aucune aptitude d'apprentissage particulière. Elles apparaissent comme la conséquence inévitable des conditions dans lesquelles le jeune grandit et de la tendance des animaux juvéniles d'emprendre leur habitat, leurs parents et leurs pairs.

Les jeunes orangs-outangs ne sont pas programmés génétiquement et doivent être éduqués à propos de leur environnement. Dans la nature, ils passent plusieurs années auprès de leur mère pour apprendre à trouver la nourriture, à maîtriser différentes techniques.

L'imitation a un rôle important dans la transmission des connaissances chez les chimpanzés et les orangs-outangs. Cependant, ils semblent plus aptes à imiter leurs proches et leurs congénères que des étrangers.

ii. Sources de nourriture et préférences alimentaires

Les cultures se font par la transmission d'informations apprises aux autres membres du groupe et pas seulement aux petits de l'enseignant. Certains animaux sociaux bénéficient d'avoir des aînés cultivés, qui ne sont, par ailleurs, pas nécessairement les leaders. Le primatologue Hans Kummer étudia les babouins d'Ethiopie et observa que le mâle le plus âgé connaissait les meilleurs chemins pour éviter les obstacles et où trouver des racines comestibles tandis que les jeunes travaillaient sans succès. Il fut même observé à diriger le groupe vers un point d'eau au milieu des buissons un jour de sécheresse où aucun n'avait encore trouvé à boire.

Chez les éléphants, il y a un avantage sélectif immense à appartenir à une troupe dirigée par une femelle âgée. En effet, elle est la meilleure pour mener son groupe vers des plans d'eau ou des sources de nourriture, pour reconnaître les appels des autres familles ou pour discerner les dangers.

Les buffles vivent dans des zones où les plantes riches sont éparpillées et où les pâtures sont trop pauvres en protéines à un certain moment. Ils sont en compétition avec les autres herbivores, particulièrement les éléphants. Les décisions concernant où pâturer sont importantes pour leur survie et sont basées sur la connaissance locale de l'état des pâtures dans différents endroits.

De nombreuses préférences culinaires sont le résultat d'un apprentissage social qui influencent grandement le développement comportemental. Boyd et Richerson suggèrent aussi que lorsqu'il existe plusieurs démonstrateurs potentiels et copiables pour un individu, leurs différences (âge, rang social) peuvent biaiser la probabilité que l'observateur adopte leur comportement. Ainsi, les démonstrateurs avec certaines caractéristiques ont une plus grande influence que d'autres.

iii. Dialectes

Chez les baleines à bosse, le chant modèle dépend du lieu de vie de chaque population. Tous les mâles d'une même population produisent le même chant, qui évolue avec le temps. Tous les chanteurs maintiennent ces changements, impliquant une transmission culturelle et une évolution comme chez les oiseaux chanteurs.

Les troglydites rayés apprennent leur appel WAY (« where are you ? ») principalement de leurs parents, les femelles de leur mère et les mâles de leur père et de leurs frères. Les jeunes oiseaux copient fidèlement les chants de leurs aînés. Quand les chercheurs trouvèrent deux groupes d'oiseaux très éloignés dont les mâles avaient un chant WAY très similaire, ils étudièrent leurs généalogies et constatèrent que les deux groupes avaient un arrière-grand-père commun mort vingt ans auparavant. Celui-ci avait quitté un groupe familial pour un autre et emporta le chant familial avec lui.

Il existe aussi des stratégies pour utiliser le bec : les huîtres pie sont de deux types, marteleurs (percent la coquille) ou poinçonneurs (sectionnent le muscle). Cette technique est apprise par les parents.

iv. Routes migratoires

Les dialectes animaux constituent une forme rudimentaire de tradition. Les voies de migration de certains mammifères et oiseaux sont d'autres formes de comportement traditionnel. Les oies, les canards et les cygnes migrent en groupes composés de juvéniles et d'adultes. Les juvéniles apprennent la route caractéristique de leur population, s'arrêtant aux escales traditionnelles et aux endroits de reproduction et d'hivernage habituels. Le saumon fraie en eau douce et migre vers la mer. Les jeunes empreignent l'odeur de leur cours d'eau natal et ils y retournent lorsqu'ils sont adultes pour frayer aux endroits traditionnels.

Les rennes aussi se montrent fidèles aux voies de migration et aux lieux de mise bas. Les jeunes rennes qui voyagent avec leur troupeau apprennent les repères tout au long du chemin et acquièrent ainsi un plan migratoire. En raison des mauvaises conditions d'herbage le long de la route de leur migration, des éleveurs de rennes transportèrent leurs troupeaux dans des camions jusqu'à leurs traditionnelles pâtures hivernales. Mais au printemps, quand les rennes entreprirent leur migration dans le sens inverse, certains restèrent sur place. Au cours de l'embarcation, les structures sociales des groupes furent perturbées ce qui conduisit de nombreux animaux à ne pas connaître la route à emprunter. Forcés d'être dispersés sur les plateaux hivernaux de façon à disposer suffisamment de nourriture, ils ne pouvaient pas avoir connu les repères géographiques et aucun individu n'était assez sécurisant pour être suivi durant la migration printanière.

Les paysages changent avec le temps, et les informations concernant la direction et le chemin à emprunter sont importantes et ne peuvent être inscrites dans les gènes. La transmission culturelle est un bon moyen pour passer ces informations vitales chez beaucoup d'espèces.

La culture permet à l'animal d'apprendre ce que ses prédécesseurs ont appris sans y passer autant de temps et courir autant de risques. Les animaux, en se basant sur l'amélioration des découvertes des générations précédentes, parviennent à mener des vies plus confortables et réfléchies que leurs ancêtres qui, cependant, n'étaient pas moins intelligents qu'eux.

10. L'INTELLIGENCE ANIMALE (28) (29) (44) (33) (32)

Les études sur l'évolution du cerveau sont fascinantes car elles ont des applications dans la compréhension de l'évolution de l'homme. Par conséquent, les chercheurs sont très désireux de découvrir l'essence et les causes d'intelligence.

Elle est inévitablement décrite dans le respect des attributs humains, nous considérant nous-mêmes en êtres intelligents et en comparant les autres espèces par rapport à nous. Ce point de vue est légitimé par le fait que les hommes sont dotés d'un cerveau très sophistiqué, montrent des comportements extrêmement complexes et gèrent bien de nouvelles situations, généralisant d'un problème à l'autre.

Malheureusement les critères applicables aux humains ne sont pas nécessairement appropriés pour évaluer les caractères des autres espèces. Il faut se garder de tout anthropocentrisme exagéré. Il n'y a aucun fondement à supposer que toute intelligence est une intelligence « *human-like* », ni même à la préconception que l'intelligence des primates soit une intelligence « *human-like* ». Dire que les prouesses intellectuelles sont comparables chez les espèces et utiliser l'homme comme point de comparaison, revient à se rallier aux idées pré-Darwiniennes de *scala naturae* à propos de l'intelligence. Si classer les espèces en une seule lignée phylogénétique en se basant sur les membres existant encore comme critère est discutable, les conditions écologiques et les pressions de sélection ont changé au cours du temps, et classer des espèces contemporaines séparées par des millions d'années d'évolution en se basant sur des caractères exprimés est injustifiable.

Supposer un continuum d'intelligence entre les espèces d'aujourd'hui est incompatible avec une perspective évolutionniste, et cette préconception ne doit pas être utilisée pour guider les études sur l'évolution du cerveau.

Il manque une définition de l'intelligence qui nous permettrait d'énoncer comment l'animal fait face à sa propre écologie et non pas comment il tend à se rapprocher d'un comportement humain.

L'apprentissage est retrouvé dans toutes les espèces et englobe une variété de niveaux d'adaptation. Il est souvent très spécialisé, inflexible et spécifique. L'intelligence qui n'existerait que chez certains animaux à longue durée de vie et possédant un cerveau de taille importante est quant à elle généralisée, flexible et largement étendue même si elle est aussi spécifique à l'espèce.

L'évidence de l'utilisation d'outils et du comportement par *insight* suggère que les animaux peuvent parfois tirer profit de leurs expériences et s'impliquer de nouvelles manières pour obtenir les résultats désirés et de fait avoir une forme de raisonnement. Il faut rester prudent, cependant, de ne pas revendiquer cela trop hâtivement. Il est nécessaire de montrer que l'animal utilise vraiment un *insight* et ne se repose pas sur un apprentissage par essais et erreurs précédant l'expérimentation. Au regard de l'utilisation des outils, nous devons également s'assurer qu'elle indique une habilité à raisonner et n'est pas juste un comportement instinctif ou habituel.

Dans la nature l'utilisation d'outils se développe probablement chez un individu grâce à un mélange d'apprentissage imitatif et instrumental. Certains biologistes, tout en admettant que l'utilisation d'outils n'est pas, en soi, un signe d'intelligence, arguent qu'elle prépare le terrain pour un comportement réellement intelligent, qui implique l'innovation.

Les psychologues comparatistes modernes adoptent le point de vue darwinien selon lequel chaque espèce a ses propres problèmes à résoudre et a ainsi fait évoluer ses aptitudes pour les résoudre. Chaque espèce est adaptée à sa propre niche écologique. Les différentes niches écologiques posent divers problèmes à leurs occupants et cela inclut des demandes cognitives

différentes. L'évolution n'est pas linéaire, elle emprunte une multiplicité de voies dont chacune représente une adaptation à un ensemble différent de circonstances.

Les études sur la structure du cerveau et les capacités des espèces rendent suffisamment clair le fait que les différentes espèces, dans des conditions écologiques différentes, présentent toutes une variété de types d'intelligence. Cela rend l'intelligence difficile à définir mais met l'accent sur l'importance d'étudier l'intelligence animale d'un point de vue fonctionnel au même titre que l'analyse des mécanismes impliqués.

Une autre conception issue de la robotique animale soutient que l'intelligence n'est pas vraiment fonction des mécanismes qu'un animal possède, mais qu'elle répond plutôt à la question de savoir si l'animal peut donner la meilleure réponse au problème posé. Des expériences de robotique animale ont conclu qu'un comportement intelligent n'est pas simplement affaire de cognition, mais qu'il est le produit de la capacité comportementale et des conditions environnementales.

Les animaux peuvent-ils non seulement détecter des comportements intentionnels mais aussi les comprendre ? À défaut d'une théorie de l'esprit aussi sophistiquée que la nôtre, disposent-ils au moins des rudiments qui leur permettraient quelque appréciation des rapports entre intentions et actions et de leur portée morale ?

Parce qu'ils sont nos plus proches cousins, les chimpanzés semblent le mieux placés pour partager avec nous une compréhension des intentions. Les comportements de tromperie tactique sont fréquents parmi eux : un chimpanzé qui découvre une source de nourriture s'en éloigne si d'autres sont présents pour y revenir quand ils seront partis. Dans les années 1980, bon nombre de primatologues ont cru que ces comportements témoignaient de la capacité des chimpanzés à raisonner sur les états mentaux de leurs congénères et à manipuler intentionnellement leurs croyances (sur la situation, sur les relations entre moyens et fins, sur les conséquences de tel ou tel choix d'action).

Comprennent-ils au moins que les autres ont des buts et des intentions ? Là encore, s'ils sont capables d'inférer les effets probables d'une action qu'ils observent et d'agir en conséquence, les chimpanzés ne semblent pas apprécier les intentions sous-jacentes à ces actions. En particulier, ils ne discriminent pas entre action intentionnelle et action non intentionnelle : ils demanderont de l'aide aussi bien à un humain qui a renversé intentionnellement un jus de fruit qui leur était destiné qu'à un humain qui l'a renversé accidentellement.

Si les chimpanzés exploitent avec virtuosité les régularités comportementales qu'ils détectent, ils semblent en revanche ne pas pouvoir inférer l'existence des états mentaux qui sous-tendent ces comportements. Pour autant qu'ils soient capables de jugement moral, celui-ci ne peut donc relever que de l'ordre de la moralité objective.

Les différences de performances entre les espèces n'ayant pas pu être réduites simplement à des facteurs motivationnels ou perceptuels, il est sérieusement suggéré qu'il n'y a pas de différence entre les intelligences des espèces non humaines. Euan MacPhail propose que toutes les espèces ont approximativement un niveau égal d'intelligence. Cela dépend, bien évidemment, de la façon dont on définit l'intelligence. La démarche de MacPhail considère l'intelligence comme la capacité à apprendre les relations causes-effets. Une large part d'espèces sembleraient être capables d'apprendre des conséquences de leurs actions, et des relations entre les signaux et les choses signifiées dans leur environnement, et ce, de manière très similaire.

Bien que les habiletés perceptuelles contribuent à la cognition, elles ne seraient pas représentatives des cas de cognitions animales. Des comparaisons éloquentes entre les espèces sont difficiles à établir en raison du petit nombre d'espèces étudiées et de la façon dont la question a été abordée par les différents chercheurs.

En considérant l'aptitude des animaux à comprendre les pensées des autres, il n'existe qu'un test largement répandu : la reconnaissance de soi dans un miroir. L'animal reconnaît-il l'image qu'il voit comme étant lui-même ? Quelques espèces seulement en sont capables : humains,

chimpanzés, bonobos et gorilles. Les autres espèces étudiées (du poisson au singe) traitent leur image soit comme un autre membre de leur espèce soit comme rien du tout.

Malheureusement ce test ne contribue pas à une bonne compréhension de la théorie de l'esprit et on peut avancer, qu'à ce jour, aucune différence éloquentes dans les capacités à posséder une théorie de l'esprit n'a pu être démontrée.

Des études sur les concepts comme « identique/différent » ou les concepts perceptuels comme le concept d'un arbre ou d'une personne, n'ont été menées que sur un échantillon restreint d'espèces (pigeons, singes, chevaux) et aucune conclusion sur la distribution de cette aptitude parmi le monde animal ne peut en être tirée.

Les recherches sur la notion du temps et des nombres suggèrent que ces concepts sont fondamentaux chez une majorité d'animaux. Ils semblent conscients du temps au cours d'une journée et capables de mesurer des intervalles de temps courts. Même si peu d'études systématiques ont pu être réalisées, il ne semblerait y avoir une grande différence parmi les espèces dans leur rapport au temps. De même, une variété d'espèces serait sensible aux nombres absolus et relatifs.

La mémoire est un domaine de recherches où des différences basées sur les spécialisations écologiques ont été trouvées. Les oiseaux qui stockent des graines durant l'hiver dans différentes cachettes peuvent se souvenir de leurs situations beaucoup plus que leurs espèces proches qui ne stockent pas leur nourriture. Hormis ces capacités de mémoire différentes, il n'a pas été possible de démontrer que ces oiseaux (stockeurs) avaient des systèmes mémoriels fonctionnant différemment. Les tests de mémoire ont été utilisés chez diverses espèces, mais ils sont trop différents pour autoriser quelque comparaison que ce soit. Cependant, malgré des capacités variables, il réside une très grande similarité entre les moyens utilisés pour mémoriser parmi les espèces.

Les multiples études sur l'apprentissage sériel, l'utilisation d'outils, l'apprentissage spatial, la permanence de l'objet, le raisonnement transitif inférentiel, le dressage... n'ont conduit à aucune conclusion réellement éloquentes quant à l'intelligence animale n'a pu en être tirée.

Concernant les habiletés spontanées de communication, très différentes selon les espèces, ce sont les abeilles qui présentent le système de communication le plus complexe. Aucune autre espèce, pas même les grands singes (excepté les humains), ne communique autant d'informations. Les singes vervets peuvent communiquer quel type de danger s'approche parmi plusieurs, mais n'ont pas un système leur permettant de communiquer plus d'une dimension d'information. Mais les animaux montrant au cours d'expériences des aptitudes qu'ils ne présentent jamais en milieu sauvage, il est possible que des systèmes de communications sophistiqués puissent être trouvés dans la nature dès lors que les chercheurs auront développé de meilleures méthodes pour les étudier.

Ainsi, même si les analyses comparatives de la cognition animale suggèrent une grande diversité, il n'existe à ce jour que très peu de différences claires entre les espèces. Cela est peut-être dû à des habiletés cognitives similaires chez les espèces non-humaines. Cette conclusion peut sembler intuitivement fautive, mais les évidences ne sont pas assez probantes pour la rejeter.

CONCLUSION

Au cours de ces deux derniers siècles, les conceptions et théories sur l'apprentissage se sont succédé, confronté et complétées mais toutes ont participé à l'avancée des connaissances sur la mémoire et l'apprentissage.

Au cours de cet exposé, nous venons de voir comment le jeune animal devient un adulte compétent et capable d'assurer la pérennité de son espèce.

C'est une interaction continue entre le patrimoine génétique de l'animal et son environnement qui influence son développement. Le jeune appréhende le monde, guidé par ses instincts et par ses expériences. Il lui faut apprendre à reconnaître ses parents et ses semblables puis, une fois plus âgé, distinguer ses alliés de ses prédateurs. Par imprégnation, il acquiert les informations essentielles pour le choix de son futur partenaire sexuel. Par le jeu, il améliore ses déplacements, s'initie aux règles sociales et aux techniques de chasse. Il rencontre certaines situations où il apprend par conditionnement et association, d'autres où il apprend par imitation. Ces processus d'apprentissage et de mémorisation reposent sur des mécanismes moléculaires et cellulaires encore complexes qui se réalisent au sein de structures cérébrales cependant bien identifiées.

Par la lecture de tous ces exemples, il serait tentant de trouver une loi universelle régissant les règles de l'apprentissage du jeune. Ainsi, même si l'on peut conclure à des bases physiologiques communes, avec notamment une plasticité neuronale et cérébrale essentielles à la mémoire et à l'apprentissage, il serait périlleux de se contenter de ces explications. En effet, on se heurte en premier lieu à un excès de simplification et de généralisation. Il est nécessaire de se garder de tout anthropomorphisme et anthropocentrisme en s'attachant à interpréter les observations et les expérimentations en les considérant dans le monde perceptuel propre à chaque espèce. En second lieu, parler d'intelligence et surtout comparer les capacités intellectuelles de différentes espèces est difficile et controversé car chacune dispose d'aptitudes et d'incapacités particulières qui rentrent dans le jeu de la sélection naturelle et de l'évolution et lui permettent d'être adaptée à son environnement.

Ces nouveaux domaines de recherche que sont la cognition et l'intelligence animales n'en sont qu'à leurs balbutiements et leur étude s'accompagnera indéniablement de nouvelles interrogations.

De même, les neurosciences, la psychologie physiologique et comparative et l'éthologie sont des domaines largement ouverts à l'investigation.

**Le Professeur responsable
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon**

Pr. C. CHAIVE

Le Président de la thèse

**Vu : Le Directeur
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon**

LE DIRECTEUR

Stéphane MARTINOT



Vu et permis d'imprimer

Lyon, le

**Pour le Président de l'Université,
Le Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales,
Professeur D. VIDAL-DURAND**

8 OCT. 2005



BIBLIOGRAPHIE

1. **Boussaoud, D.** (2001)
La mémoire des savoirs faire.
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL: <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>
2. **BOUTILLIER, B., OUTREQUIN, G.** (2005)
Neuroanatomie. Le système limbique. (Page consultée le 8 février 2005) [En ligne]. Adresse URL : <http://www>
3. **BRAINARD, M.S., DOUPE, A.J.** (2002)
What songbirds teach us about learning.
Nature, may 2002, **417**, 351-358
4. **BRODAL P.** (1998)
The cerebral cortex and limbic structures
In: The central nervous system. Structures and functions. Second edition
Oxford University Press, Oxford, 550-580.
5. **CRISTOL, D.A. , et al.** (2001)
Migratory dark-eyed juncos, Junco hyemalis, have better spatial memory and denser hippocampal neurons than nonmigratory conspecifics.
In: Animal behaviour, 2003, **66**, 317-328
6. **Cybersciences.com.**
Gastronomie chez les chimpanzés. (Page consultée le 23 septembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.cybersciences.com/cyber/3.0/N1993.asp>
7. **Davis, S.** (2001)
Mécanismes moléculaires de la consolidation mnésique..
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL: <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>
8. **Danchin, E.** (2004)
Des animaux qui s'espionnent : évolution culturelle et/ou biologique. (Page consultée le 23 septembre 2004). [En ligne]. Adress URL : <http://www.gazettelabo.tm.fr/2002breves/0804/animaux.html>.
9. **DAY, R. et al.** (2003)
Neophilia, innovation and social learning : a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys.
In : Animal Behaviour, 2003, **65**, 539-576.
10. **Debanne, D.** (2001)
Plasticité des réseaux neuronaux et mémoire : aspects cellulaires et moléculaires.
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL: <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>

11. **Edeline, J.M.** (2001)
Plasticité des systèmes sensoriels adultes induite par apprentissage : un moyen de dissocier les mécanismes impliqués dans l'apprentissage de ceux impliqués dans la plasticité neuronale ?
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>.
12. **GALEF, B.G., et al.** (2004)
Effects of environmental stability and demonstrator age on social learning of food preferences by young Norway rats.
Animal Behaviour, 2004, **68**, 697-702
13. **GOLDBERG, J.** (1998)
Les sociétés animales, communication, hiérarchie, territoire, sexualité...
 Delachaux et Niestlé, Paris, 346pp.
14. **GRIFFIN, A.S., EVANS, C.S.** (2002)
Social learning of antipredator behaviour in a marsupial.
Animal behaviour, 2003, **66**, 485-492
15. **HAUSER, M.** (2002)
À quoi pensent les animaux ?
 Ed Odile Jacob, Paris, 338pp.
16. **HINDE, R.A.** (1976)
Le comportement animal. Le développement comportemental, quelques aspects de l'apprentissage.
 Tome 2, p678
17. **Laflamme, D.** (2004)
Fascinante mémoire. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.csrs.qc.ca/mitchellmontcalm/proj/neuromod/3.html>.
18. **Laflamme, D.** (2004)
Le bricolage de l'évolution. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.csrs.qc.ca/mitchellmontcalm/proj/neuromod/3.html>.
19. **Laflamme, D.** (2004)
Les mécanismes moléculaires de la mémoire. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.csrs.qc.ca/mitchellmontcalm/proj/neuromod/3.html>.
20. **Laroche, S.** (2001)
Plasticité synaptique, apprentissage et mémoire.
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>.
21. **LEFEBVRE, L.** (2001)
L'intelligente cervelle des oiseaux.
 La Recherche, novembre 2001, n°347, 42-45.
22. **Lenoir, A.** (2000)
 « Apprentissage-Mémoire ; Neurobiologie de la mémoire ». In, Lenoir. *Cours de licence de psychologie* (2000). (Page consultée le 23 septembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.univ-tours.fr/desco/Apprent-Mémoire.html>.

23. **Lenoir, A.** (2004)
«Développement des comportements». In, Lenoir. *Licence de Biologie-Biologie des comportements* (2004). (Page consultée le 29 juillet 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.univ-tours.fr/desco/Apprent-Mémoire.html>.
24. **Lenoir, A.** (2004)
« Introduction aux neurosciences comportementales 1 ». In, Lenoir. *UE 2 de Licence de psychologie* (2001). (Page consultée le 23 septembre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.univ-tours.fr/desco/LicPsy/Neurosci-Intro.html>.
25. **Lenoir, A.** (2004)
« Evolution de l'intelligence et de la conscience ». In, Lenoir. *Licence de Biologie-Biologie des comportements* (2004). (Page consultée le 29 juillet 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.univ-tours.fr/desco/Apprent-Mémoire.html>.
26. **MAGURRAN, A.E., RAMNARINE, I.W.** (2004)
Learned mate recognition and reproductive isolation in guppies.
Animal behaviour, June 2004, **67**, 1077-1082
27. **Martin, C.** (2005)
Apprentissage. (Page consultée le 7 février 2005). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.psybernetique.com/Introduction/appren.html>.
28. **McCARTHY, S.** (2004)
Becoming a tiger. How baby animals learn to live in wild.
HarperCollinsPublishers, New York, 418pp.
29. **McFARLAND, D.** (2001)
Le comportement animal. Psychobiologie, éthologie et évolution. 3^{ème} édition.
De Boeck Université, Bruxelles, 613pp.
30. **Meunier, M.** (2001)
Neuroanatomie fonctionnelle de la mémoire.
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL : <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>.
31. **NOAD, M et al.** (2000)
Cultural revolution in whale songs.
Nature, 2000, **408**, p537.
32. **PACHERIE, E.** (2004)
La moralité objective des chimpanzés.
Sciences et Avenir, Hors série, juin/juillet 2004, **139**, 25
33. **RIFKIN, S.** (2004)
The evolution of primate intelligence. (Page consultée le 12 août 2004). [En ligne] Adresse URL : <http://www.hcs.harvard.edu/~husn/BRAIN/vol2/Primate.html>.
34. **Schulz, D.E** (2001)
Signaux contextuels, neuromodulation et plasticité cérébrale.
Proceedings of a conference on : Neurobiologie de la mémoire, Lyon, 14-17 mai 2001. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL: <http://www.isc.cnrs.fr/memoire.html>
35. **SHETTLEWORTH, S.J.** (2001).

« *Animal cognition and animal behaviour* ».

In *Animal behaviour*, 2001, **61**, 277-286.

36. Universidad Nacional Autónoma de Mexico

A brief introduction to the brain : Memory. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne].

Adresse URL: <http://www.ifisiol.unam.mx/Brain/memory.html>.

37. Universidad Nacional Autónoma de Mexico

A brief introduction to the brain :Cognitive functions. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne]. Adresse URL: <http://www.ifisiol.unam.mx/Brain/speech.html>.

38. Universidad Nacional Autónoma de Mexico.

A brief introduction to the brain : Learning. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne] .

Adresse URL: <http://www.ifisiol.unam.mx/Brain/learning.html>.

39. Universidad Nacional Autónoma de Mexico.

A brief introduction to the brain : Behavior. (Page consultée le 6 novembre 2004). [En ligne] .

Adresse URL : <http://www.ifisiol.unam.mx/Brain/behav.html>.

40. Université du Québec de Chicoutimi.

La mémoire. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL :

<http://www.uqac.quebec.ca/dse/3psy206/varapp/memoia.html>.

41. Vancassel, M. (2004)

Auto-Organisation et sélection naturelle : le comportement parentaux et l'exemple des insectes Dermaptères. (Page consultée le 27 octobre 2004). [En ligne]. Adresse URL :

<http://www.utc.fr/arco/activites/ecoles/Bonas77/Vancassel.html>.

42. VOELKL, B., HUBER L. (2000)

True imitation in marmosets.

Animal Behaviour, 2000, **60**, 195-202.

43. WHITEN, A., BOESCH, CH. (2001)

Les cultures des chimpanzés.

Pour la science, mars 2001, n°281, 87-93.

44. WYNNE, C.D.L (2001)

Animal cognition, the mental lives of animals.

Palgrave, New York, 213pp.

45. Yahoo encyclopédie.

Yahoo encyclopédie-L'instinct. (Page consultée le 10 juillet 2004). [En ligne].

Adresse URL : http://fr.encyclopedia.yahoo.com/articles/so/so_1328_p0.html.

46. Yahoo encyclopédie.

Yahoo encyclopédie-Le conditionnement. (Page consultée le 10 juillet 2004). [En ligne]. Adresse

URL : http://fr.encyclopedia.yahoo.com/articles/sy/sy_1180_p0.html.

47. Yahoo encyclopédie.

Yahoo encyclopédie-Les comportements animaux. (Page consultée le 10 juillet 2004). [En ligne].

Adresse URL : http://fr.encyclopedia.yahoo.com/articles/so/so_2369_p0.html.

Marion GRAPPERON-MATHIS

L'APPRENTISSAGE DES PETITS DANS LE MONDE ANIMAL

Thèse Vétérinaire : Lyon, le 14 novembre 2005

RÉSUMÉ :

Comment le jeune animal devient un adulte compétent et capable d'assurer la pérennité de son espèce? Les théories se sont succédé et confronté mais toutes ont participé à l'avancée des connaissances sur la mémoire et l'apprentissage. Une interaction continue entre le patrimoine génétique et l'environnement influence le développement du jeune animal. Il appréhende le monde, guidé par ses instincts et ses expériences. Il doit apprendre à reconnaître ses parents et ses semblables puis distinguer ses alliés de ses prédateurs. Par imprégnation, il acquiert les informations essentielles pour le choix de son futur partenaire sexuel. Par le jeu, il améliore ses déplacements, s'initie aux règles sociales et aux techniques de chasse. Selon les situations, il apprend par conditionnement et association ou imitation. Les processus d'apprentissage et de mémorisation reposent sur des mécanismes moléculaires et cellulaires complexes qui se réalisent au sein de structures cérébrales bien identifiées.

MOTS CLÉS :

- APPRENTISSAGE
- COMPORTEMENT ANIMAL
- MÉMOIRE
- RELATION MÈRE-PETIT

JURY : Président : Monsieur le Professeur Guy Annat
 1^{er} Assesseur : Madame la Professeur Marie-Claude Chauve
 2^{ème} Assesseur : Madame Jeanne-Marie Bonnet

DATE DE SOUTENANCE :

14 novembre 2005

ADRESSE DE L'AUTEUR :

Château de l'Herbaudière
79400 SAIVRES