

# Tester les capacités de métacognition pour étudier la conscience chez les mammifères

LUDOVIC CALANDREAU, RACHEL DEGRANDE, PLOTINE JARDAT ET LEA LANSADE

*Equipe Cognition, Ethologie, Bien-être animal ; UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRAE, CNRS, Université de Tours, Nouzilly)*

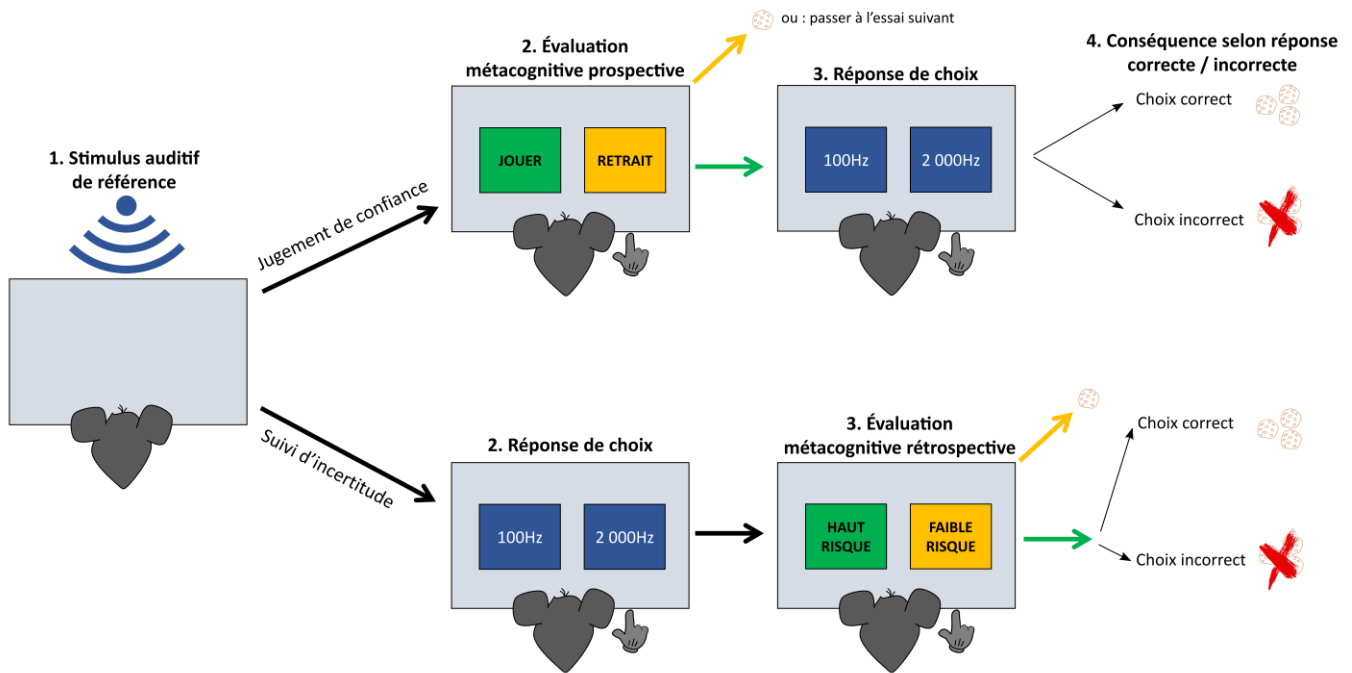
Chez les animaux, étudier la conscience ou les processus mentaux de manière générale reste relativement compliqué. En effet ces derniers ne peuvent pas rapporter verbalement s'ils sont conscients de leurs actions, de ce qu'ils ont ou non en mémoire, ou de ce qu'ils comprennent des informations présentées. Pour contourner cette difficulté inhérente aux études animales, les recherches ont consisté à développer des méthodologies pour étudier des processus mentaux qui, chez l'humain, impliquent un traitement conscient des informations. L'étude de la métacognition animale est probablement un des domaines de recherche où ce type de développement méthodologique a été très poussé et qui a largement contribué au questionnement sur la conscience chez les animaux.

La métacognition est une forme de cognition qui permet à un individu d'évaluer le niveau de ses connaissances. En d'autres termes, elle lui permet de rendre compte « qu'il sait qu'il sait » ou « qu'il sait qu'il ne sait pas », et donc qu'il a conscience de son niveau de connaissance. Cette faculté mentale a longtemps été considérée comme exclusivement humaine mais une étude pionnière chez le dauphin en 1995 a remis en question cette vision (1). Depuis cette expérience, un développement important de paradigmes expérimentaux a été entrepris pour tester la métacognition animale, en particulier chez les mammifères. Ces paradigmes permettent de tester deux aspects de la métacognition : le monitoring métacognitif (i.e. la capacité à juger de son propre état de connaissance) et le contrôle métacognitif (la capacité à rechercher des informations lorsqu'un manque de connaissance a été détecté) (2).

## Tester le monitoring métacognitif

L'évaluation du monitoring métacognitif repose sur l'apprentissage préalable d'une tâche. L'objectif est ensuite d'intégrer une variation dans la tâche qui met l'animal face à une incertitude. L'animal pourra exprimer cette incertitude grâce à un système d'auto-évaluation. Trois types de tests comportementaux sont généralement utilisés : des tests de discrimination perceptive, de mémoire ou de recherche de nourriture. Dans les tests de discrimination, les animaux sont dans un premier temps entraînés à différencier des stimuli en fonction de leurs propriétés sonores ou visuelles. Par exemple, dans l'étude pionnière chez le dauphin, celui-ci était entraîné à classer un son en fonction de sa fréquence (basse ou haute) afin de recevoir une récompense alimentaire. Dans une autre étude chez des singes, ces derniers devaient classer un stimulus visuel selon qu'il était peu ou très pixellisé. Les tests de mémoire, quant à eux, sont généralement fondés sur le test d'appariement différé à un échantillon. Au cours de celui-ci, un échantillon (par exemple une image) est d'abord présenté au sujet au début de l'essai. Après un court délai, l'animal doit retrouver parmi différents éléments (différentes images) celui qui correspond à l'échantillon présenté précédemment afin d'obtenir de la nourriture. Enfin, dans le test de recherche de nourriture, également appelé test de dissimulation de nourriture, le sujet doit chercher une récompense après avoir vu l'expérimentateur la cacher.

Quelle que soit l'épreuve initiale, une fois que le sujet est capable d'effectuer le test, la difficulté de celui-ci est augmentée afin d'intégrer des situations pour lesquelles l'animal ne peut pas / a du mal à trouver la réponse



**Figure 1 : Principe d'une tâche de monitoring métacognitif.** Dans cet exemple, l'animal entend dans un premier temps un stimulus auditif. Dans la tâche de jugement de confiance, l'auto-évaluation sur l'incertitude de la réponse se fait avant la réponse au test (évaluation prospective : à quel point est-il sûr de pouvoir donner la réponse correcte). Dans la tâche de suivi d'incertitude, l'auto-évaluation se fait après la réponse au test (évaluation rétrospective : à quel point est-il sûr d'avoir donné la réponse correcte). Les options de retrait ou de faible risque permettent de signifier une incertitude élevée et l'animal obtient une récompense intermédiaire.

correcte (incertitude élevée). Pendant le test de discrimination perceptive, les deux stimuli présentés aux animaux deviennent plus difficiles à discriminer (par exemple stimuli de fréquence très proche). Dans l'appariement différé à un échantillon, le délai de temps entre la présentation de l'échantillon et le moment où les animaux doivent le retrouver est augmenté, ce qui oblige l'animal à maintenir en mémoire les informations. Dans le test de recherche de nourriture, les expérimentateurs peuvent cacher la nourriture hors du champs de vision de l'animal, déplacer la nourriture pour induire une confusion, ou encore prolonger le délai entre le moment où la nourriture est cachée et le moment où l'animal est autorisé à venir la récupérer. L'intérêt sous-jacent de rendre le test plus compliqué est que si l'individu est capable de juger son propre état de connaissance, il devrait être capable de détecter le niveau de difficulté du test et différencier les situations où il est certain de connaître la réponse de celles où il ne l'est pas. Selon ce degré de certitude, l'animal devrait être capable d'émettre une appréciation qui est fonction de son niveau de connaissance. Pour évaluer cette capacité, il existe deux manières de proposer à l'animal d'exprimer son état d'incertitude : le suivi d'incertitude, ou le jugement de confiance (Figure 1).

Dans le suivi d'incertitude, l'animal peut choisir d'accepter ou de refuser d'effectuer l'un des tests

présentés ci-dessus. Pour cela une option « de retrait » lui est proposée. Cette option entraîne une valeur de récompense plus élevée (en quantité ou en qualité) que la récompense donnée pour une réponse incorrecte, mais plus faible que la récompense donnée pour une réponse correcte. La prédiction est qu'un animal capable de monitoring métacognitif réalisera plus souvent le test lorsqu'il est certain de la réponse et choisira l'option de retrait lorsqu'il est incertain. Des mammifères tels que le dauphin, le singe rhésus, l'orang-outan, le chimpanzé ou encore les rats ont refusé de manière sélective les tests les plus difficiles (1, 3, 4, 5). Ces résultats suggèrent qu'ils sont tous capables d'un suivi métacognitif, et que cette capacité est donc présente dans une large diversité d'espèces allant des primates aux rongeurs. En revanche, cette épreuve semble plus difficile pour les singes capucins et les corbeaux à gros bec, qui n'utilisent pas ou peu l'option de retrait (6, 7).

Dans le jugement de confiance, il n'y a pas d'option de retrait, l'animal ne peut pas refuser le test et doit faire un choix. Cependant, une fois que le sujet a terminé le test, il lui est demandé d'évaluer la qualité de sa réponse. Pour cela, avant d'avoir accès à la récompense, l'animal doit sélectionner, soit une icône de risque faible, soit une icône de risque élevé. Si le sujet sélectionne l'icône à faible risque, il obtient une petite récompense qu'il ait

donné ou non la bonne réponse. Si le sujet choisit l'icône à haut risque, il obtient une récompense importante en cas de réponse correcte, mais une perte tout aussi importante (voire aucune récompense) si la réponse est incorrecte. L'animal comprend la signification de ces icônes au fur et à mesure des essais. L'hypothèse est qu'un animal capable de monitoring métacognitif sélectionnera l'icône à haut risque pour les essais dans lesquels il est certain d'avoir répondu correctement et l'icône à faible risque pour ceux dans lesquels il pense pouvoir s'être trompé. La capacité de jugement de confiance a été testée avec succès chez des macaques rhésus (3).

Ces deux méthodes testent des moments différents où l'évaluation métacognitive est réalisée par l'animal : avant de faire un choix dans le cas du suivi de l'incertitude ; après le choix pour le jugement de confiance. Ces deux types d'évaluation sont qualifiés respectivement de jugement métacognitif prospectif ou rétrospectif. Les études citées ci-dessus indiquent, d'une façon générale, que davantage d'animaux semblent capables d'une évaluation prospective, les macaques rhésus étant capables à la fois de s'évaluer prospectivement et rétrospectivement.

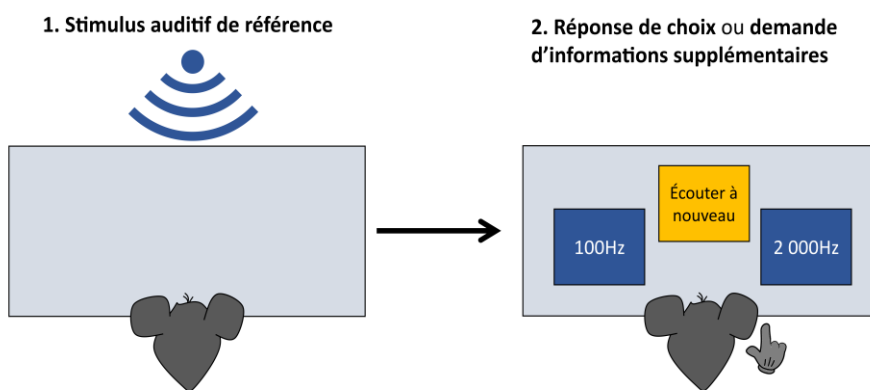
### Tester le contrôle métacognitif

L'évaluation du contrôle métacognitif (i.e. la capacité à rechercher des informations lorsqu'un manque de connaissance a été détecté) repose sur les mêmes tests de base que ceux présentés auparavant : tests de discrimination perceptive, d'appariement à un échantillon ou de recherche de nourriture. Dans ce cas, l'option de retrait est remplacée par une option

permettant de recueillir davantage d'informations pour aider le sujet à choisir la bonne réponse dans le test (Figure 2). L'idée est que si l'animal est conscient de son niveau de connaissance (ce qu'il a en mémoire ou non), qu'il comprend qu'il lui manque de l'information et qu'il lui faut combler ce manque d'information pour résoudre la tâche, alors son comportement de recherche d'indices devrait être positivement corrélé avec son niveau d'incertitude. Des études indiquent que des capucins et macaques rhésus, des babouins, des chimpanzés, des orangs outans ou encore des rats semblent capables d'une telle capacité de contrôle métacognitif (8, 9). Par exemple, dans une expérience, des rats devaient classer un son en indiquant s'il était « court » ou « long ». Après avoir entendu le son, si celui-ci avait une durée intermédiaire, ils préféraient demander de le réécouter avant de donner leur réponse (5).

### Éléments de discussion

Les processus mentaux impliqués dans ces aptitudes métacognitives chez les mammifères sont encore discutés (10). En effet, des processus associatifs relativement simples pourraient guider certaines réponses métacognitives dans les tests. Par exemple, dans certains cas, les animaux peuvent apprendre que les stimuli ambigus (par exemple de fréquence intermédiaire), présentés dans les situations d'incertitude, sont associés à une faible probabilité d'obtenir une récompense. De telles associations pourraient guider l'animal, l'inciter à choisir une option de retrait ou de recherche d'indices, sans avoir besoin d'une connaissance consciente de l'ambiguïté du stimulus ou de son propre niveau de connaissance. Le sujet pourrait aussi associer son propre comportement à une réponse à donner, ses performances métacognitives seraient ainsi guidées sans que des processus mentaux conscients aient lieu. Par exemple, les sujets ont souvent des latences de réponse bien plus longues pour les essais difficiles (situation ambiguë) que pour les essais faciles. Cette différence comportementale pourrait guider la réponse de l'animal lors des essais difficiles. Afin d'exclure de telles interprétations, les paradigmes



**Figure 2 : Principe d'une tâche de contrôle métacognitif.** Dans cet exemple, l'animal entend dans un premier temps un stimulus auditif. Puis un choix lui est proposé entre 3 icônes. Si le son entendu correspond au son de 100 Hz ou au son de 2 000 Hz qui ont été utilisés pendant l'entraînement, l'animal fait le choix correspondant (touche de gauche ou de droite, respectivement) comme il a appris à le faire. Dans la situation de test, le son entendu correspond à un son intermédiaire entre 900 et 1 100 Hz. Dans cet exemple, si l'animal est capable de se rendre compte de l'ambiguïté de la tâche et donc qu'il a besoin de précision, alors il choisira de

continuent d'évoluer. Ainsi certaines études testent désormais la capacité de l'animal à transférer les réponses métacognitives dans différentes conditions expérimentales (par exemple, en conservant la règle apprise mais en utilisant des images ou stimuli qu'il n'a pas rencontrés lors de l'apprentissage) afin d'évaluer la flexibilité des réponses observées. Même si cela n'est pas toujours envisageable, il est aussi préférable de tester les différentes formes de réponses métacognitives (monitoring et contrôle) chez les mêmes individus.

Quelques études récentes qui couplent des approches de neurobiologie (électrophysiologie, imagerie *in vivo*) aux tests de comportements semblent révéler que les réponses métacognitives chez les animaux (mammifères) impliquent des régions similaires à celles des êtres humains, comme par exemple le cortex préfrontal ou pariétal. Les bases neurobiologiques semblant relativement communes entre les humains et les animaux, il devient de plus en plus difficile d'imaginer que les processus mentaux de la métacognition sont souvent conscients chez l'humain et totalement automatiques ou non conscients chez les mammifères non humains.

## Références

- (1) Smith J. D. et al., *J. Exp. Psychol. Gen.*, vol. 124, no. 4, pp. 391–408, (1995)
- (2) Le Neindre P. et al., "Animal Consciousness," *EFSA Support. Publ.*, vol. 14, no. 4, p. 1196E, (2017)
- (3) Morgan G. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 17, no. 2, pp. 249–257, (2014)
- (4) Neldner K. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 18, pp. 683–699, (2015)
- (5) Foote A.L. and J. D. Crystal, *Anim. Cogn.*, vol. 15, no. 2, pp. 187–199, (2012)
- (6) Smith et al., *Anim. Behav. Cogn.*, vol. 5, no. 1, pp. 55–67, (2018)
- (7) Goto K. and S. Watanabe, *Anim. Cogn.*, vol. 15, no. 1, pp. 27–35, (2012)
- (8) Hampton R.R. et al., *Anim. Cogn.*, vol. 7, no. 4, pp. 239–246, (2004)
- (9) Call J. and M. Carpenter, *Anim. Cogn. 2001 34*, vol. 3, no. 4, pp. 207–220, (2001)
- (10) Hampton R.R., *Comp. Cogn. Behav. Rev.*, vol. 4, (2009)

ludovic.calandreau@inrae.fr  
rachel.degrande@inrae.fr  
plotine.jardat@inrae.fr  
lea.lansade@inrae.fr