



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/>
Eprints ID : 14422

To cite this version :

Llerena, Elsa. *Etude des prérequis de la théorie de l'esprit chez les primates non humains : approche expérimentale de la compréhension des intentions chez les capucins moines, Cebus capucinus et les capucins bruns, Sapajus apella*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2015, 137 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

**ETUDE DES PREQUEQUIS DE LA THEORIE DE
L'ESPRIT CHEZ LES PRIMATES NON HUMAINS :
APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA
COMPREHENSION DES INTENTIONS CHEZ LES
CAPUCINS MOINES (*CEBUS CAPUCINUS*) ET LES
CAPUCINS BRUNS (*SAPAJUS APELLA*)**

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

LLERENA Elsa

Née, le 12 octobre 1990 à Strasbourg (67)

Directeur de thèse : Mme Véronique GAYRARD

JURY

PRESIDENT :
M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
Mme Véronique GAYRARD
M. Giovanni MOGICATO

Professeure à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE



**Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directrice : **Madame Isabelle CHMITELIN**

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **DAHAN Julien**, *Médecine Interne*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
M. **TANIS Jean-Benoît**, *Anatomie – Imagerie Médicale*

Remerciements

A Monsieur le Professeur Gérard CAMPISTRON

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Physiologie-Hématologie

Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,
Sincères remerciements.

A Madame la Professeure Véronique GAYRARD

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Physiologie

Qui m'a permis de réaliser cette thèse et qui a accepté d'être rapporteur de ce travail,
Sincères remerciements

A Monsieur le Docteur Giovanni MOGICATO

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Anatomie – Imagerie

Que je remercie sincèrement d'avoir accepté de participer à ce jury.
Profonde gratitude.

Mes vifs remerciements sont adressés....

... au centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg :

Un grand merci à *Yves Larmet* pour son accueil et pour m'avoir acceptée en stage au Centre de Primatologie durant ces 6 mois.

A *Hélène Meunier*, un grand merci pour ta confiance, pour avoir partagé ta passion des primates et de l'éthologie dès mon premier stage à tes côtés il y a 4 ans, pour tes nombreux conseils, tes réponses à mes nombreuses questions, ton soutien et pour m'avoir permis de réaliser une thèse dans un domaine qui me passionne.

A mes stagiaires, *Isis, Marion et Matthieu*, pour leurs aides lors des manipulations et lors de l'analyse des données, merci à vous trois pour m'avoir aidé à réaliser cette étude et pour votre soutien durant mes moments de doute.

A *Charlotte*, un grand merci à toi pour m'avoir guidée tout au long de ce projet, toute ma reconnaissance et bon courage pour la fin de ta thèse.

A *Steeve, Jean-Marc et Adrien*, un grand merci à vous trois pour avoir construit tous les dispositifs expérimentaux, merci pour vos conseils et votre bonne humeur.

A *Marc, Frédéric, Cédric, Xavier, Antoine, Lucien et Christelle* pour leur bonne humeur et leurs soins apportés quotidiennement aux animaux.

A *Gaël et Ruth*, pour l'aide et les informations apportées.

A *Fanëlie Wanert, Pierrick et Manon* pour leur sympathie et les soins vétérinaires dispensés aux animaux.

A *Martine, Laetitia, Helen, Pascal, Jonas, Jennifer et Lyne* pour leur sympathie et pour leur chaleureux accueil au sein de l'équipe.

.... A ma famille :

A mes *parents*,
Merci de m'avoir toujours soutenue et encouragée dans tous mes projets, même à l'autre bout du monde. Je vous suis très reconnaissante d'avoir toujours été là pour moi.

A mon frère, *Maxime*
Merci pour ton soutien, ta présence et tes encouragements.

A ma *famille, oncles, tantes, cousins, cousines...*
Pour leur soutien, de près ou de loin, et leurs encouragements pendant ces sept années.

A ma Marraine, *Monique*,
Toute mon affection.

A ma *Mamie*,
Qui croit toujours que je fais mes études à Haguenau.

A *Babeba* et mamie *Anna*,
Qui, je l'espère, seraient fiers de moi.

... A mes amis :

A *Julien*, mon plus fidèle ami
Merci d'avoir toujours été là pour moi depuis des nombreuses années déjà et d'avoir toujours trouvé les mots juste dans toutes les circonstances.

A *Vanessa*,
Merci pour tout... une amitié comme il en existe rarement.

A *Carole*,
Merci pour cette amitié sincère qui tient bon malgré le temps et la distance.

A *Yann et Cécilia*,
Un grand merci à vous pour être toujours là pour moi. Que de belles choses pour vous deux.

A *Cédric*,
Merci pour tes nombreux conseils, ton soutien et tes encouragements.

A *Marie J.*,
Ça y est ! On en voit le bout toutes les deux ! Merci pour ton amitié et ton soutien, qui je l'espère, tiendra bon malgré la fin de nos études. Bon courage pour ton internat.

A *Marie B.*,
Merci de m'avoir toujours supporté, surtout pendant ces deux années de prépa. Bon vent à la réunion !

A *François*,
Merci pour ton soutien sans faille et tes nombreux conseils. Bon retour parmi nous.

A *Igor*,
Merci d'avoir été à l'écoute de mes nombreux doutes et d'avoir apaisé mon stress durant cette dernière ligne droite. Tu m'as été d'une aide très précieuse.

A mes amis du Lycée du Parc : *Sarah, Esther, Delphine, Anne-Laure, Thibaud, Mélanie...*

A mes amis véto : *Fanny, Claire, Amicie, Virginie, Lydia, Morgane, les aiglannes, Julien, Sabine* et bien d'autres.

To my Australien friends, *Megan, Kathryn, Tahli, Nicky, Vivian, Manya, Jenah, Lindsay...*

A mes belles rencontres de voyage, *Nicks, Flo, Veerle, Charlie, Emily, Meredith, ...*

Mais aussi...

A Nicolas Poulin,

Un grand merci pour m'avoir aidé à réaliser les analyses statistiques de mon étude. Une aide très précieuse et essentielle pour mon projet.

To Karen Bales,

Thank you for this great opportunity at the California National Primate Research Center that allowed me to know a little bit more about primatology and to continue to realize my dream to work with monkeys.

A Virginie, Docteur Quilichini,

Merci pour votre confiance, votre sympathie et vos nombreux conseils. Une très belle rencontre professionnelle.

A Carole,

Merci d'avoir permis mon entrée dans la vie active plus douce et confiante. Merci pour ton aide précieuse pendant les consultations.

Aux véto de la Clinique de Sarre-Union : *Jean-Luc, Laurent, Jean-Philippe, Daniel et Christophe*

Le meilleur pour la fin ! Merci pour votre bonne humeur et votre sympathie. C'est toujours un plaisir de vous rendre visite.

Table des matières

REMERCIEMENTS.....	3
TABLE DES ANNEXES	10
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	11
INTRODUCTION.....	14
CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE SUR LA THEORIE DE L'ESPRIT CHEZ L'HUMAIN	17
1. Naissance du concept de la théorie de l'esprit	18
1.1 « Does the chimpanzee have a theory of mind? »	18
1.2 Théorie de l'esprit, objet d'innombrables recherches.....	21
1.2.1 De nombreux domaines s'intéressent à la théorie de l'esprit	21
1.2.2 Prérequis de la théorie de l'esprit chez les enfants	21
a. Suivi du regard.....	21
b. Perception des attentions	22
c. Perspective-taking.....	24
d. Compréhension des intentions.....	25
e. Fausses croyances	26
2. Théorie de l'esprit, un système cognitif	28
2.1 Nature des représentations mentales.....	28
2.1.1 Théorie de l'esprit affective	29
2.1.2 Théorie de l'esprit cognitive	29
2.1.3 Deux théories distinctes	29
2.2 Niveau cognitif des représentations.....	30
2.2.1 Représentations de 1 ^{er} ordre.....	30
2.2.2 Représentations de 2 nd ordre	30
2.3 Processus fonctionnels de la théorie de l'esprit	32
2.3.1 Le décodage	32
2.3.2 Le raisonnement.....	32
3. Bases neuronales de la théorie de l'esprit	33
3.1 Trois régions cérébrales impliquées dans la mentalisation.....	33
3.1.1 Cortex préfrontal médian	33
3.1.2 Complexe pôle temporal/amygdale	34
3.1.3 Complexe sillon temporal supérieur/jonction temporo-pariétale	34
3.2 Les neurones miroirs.....	35

CHAPITRE II : THEORIE DE L'ESPRIT CHEZ LES PRIMATES NON HUMAINS 37

1. De Premack et Woodruff à aujourd'hui	38
1.1 Des résultats négatifs	38
1.2 Une nouvelle approche expérimentale.....	40
1.3 Les autres singes sont-ils aussi capables de la théorie de l'esprit ?.....	43
1.4 Comparaison inter espèce	44
2. Les prérequis de la théorie de l'esprit	46
2.1 Suivi du regard (gaze following)	46
2.2 Perception de l'attention	50
2.3 Perspective-taking.....	56
2.3.1 Perspective-taking visuel	56
2.3.2 Perspective-taking auditif	60
2.4 Perception des intentions (perspective-taking intentionnel).....	63

CHAPITRE III : PRESENTATION DES ESPECES ETUDIEES : LES CAPUCINS MOINES, *CEBUS CAPUCINUS* ET LES CAPUCINS BRUNS, *SAPAJUS APELLA* 67

1. Les capucins au sein de l'Ordre des Primates	68
1.1 Les genres Cebus et Sapajus	68
1.2 Les espèces Cebus capucinus et Sapajus apella	68
2. Description morphologique.....	69
3. Traits d'histoire de vie.....	70
3.1 Reproduction.....	70
3.2 Naissance	71
3.3 Longévité	71
4. Mode de vie du capucin.....	71
4.1 Distribution géographique et habitat	71
4.2 Régime alimentaire	73
4.3 Caractéristiques et organisation sociale.....	73
5. Cebus capucinus et Sapajus apella, deux espèces différentes	74
5.1 Différences morphologiques.....	74
5.2 Distribution géographique	78
6. Recherches menées sur les capucins au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg.....	79

CHAPITRE IV : ETUDE EXPERIMENTALE DE LA COMPREHENSION DES INTENTIONS CHEZ LES CAPUCINS MOINES (*CEBUS CAPUCINUS*) ET LES CAPUCINS BRUNS (*SAPAJUS APELLA*) 81

1. Matériel et méthode.....	83
1.1 Groupes étudiés	83
1.1.1 Capucins moines, <i>Cebus capucinus</i>	83

a.	Origine du groupe	83
b.	Démographie du groupe	83
c.	Conditions d'élevage	84
1.1.2	Capucins bruns, <i>Sapajus apella</i>	84
a.	Origine du groupe	84
b.	Démographie du groupe	84
c.	Conditions d'élevage	85
1.2	Procédure expérimentale	85
1.2.1	Reconnaissance des groupes étudiés	85
1.2.2	Etude de la compréhension des intentions	85
a.	Matériel et dispositif expérimental	85
b.	Déroulement de l'expérience	87
1.2.3	Echantillon	92
1.2.4	Coefficient inter-observateur	92
1.2.5	Seuil de significativité	92
2.	Analyses statistiques	92
3.	Résultats	93
3.1	Effet de la session sur les comportements observés	93
3.1.1	Chez les capucins moines	93
3.1.2	Chez les capucins bruns	95
3.1.3	Conséquences de l'effet de la session	97
3.2	Effet de la condition sur les comportements observés	97
3.2.1	Résultats des capucins moines	97
a.	Présence	97
b.	Etat d'attention	98
c.	Latence de départ du dispositif expérimental	100
d.	Comportements orientés vers la récompense alimentaire	100
e.	Alternances de regard entre l'expérimentateur et la main de l'expérimentateur	101
f.	Autres comportements propres à l'espèce	102
3.2.2	Résultats des capucins bruns	102
a.	Présence	102
b.	Etat d'attention	103
c.	Latence de départ du dispositif expérimental	104
d.	Comportements orientés vers la récompense alimentaire	104
e.	Autres comportements propres à l'espèce	106
3.3	Effet de l'espèce sur les comportements observés	106
4.	Discussion	107
4.1	Choix du nombre de sessions	107
4.2	Intérêt des capucins pour l'expérience en fonction de l'intention de l'expérimentateur	107
4.3	Comportements exprimés par les capucins selon l'intention de l'expérimentateur	109

DISCUSSION GENERALE	112
----------------------------------	------------

GLOSSAIRE.....	114
-----------------------	------------

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	115
------------------------------------------	------------

ANNEXES.....	127
---------------------	------------

Table des Annexes

Annexe 1 : Descriptif des capucins moines étudiés	128
Annexe 2 : Arbre généalogique des capucins moines.....	129
Annexe 3 : Descriptif des capucins bruns étudiés.....	130
Annexe 4 : Arbre généalogique des capucins bruns.....	131
Annexe 5 : Fiche d'identification et de marquage des capucins moines.....	132
Annexe 6 : Ethogramme.....	134
Annexe 7 : Définition des comportements.....	136

Table des illustrations

Figure 1 : Quatre séquences vidéos (colonne de gauche) et leurs solutions en photos (colonne de droite) dans l'étude de Premack et Woodruff (1978).....	20
Figure 2 : Résultats du suivi du regard chez l'enfant de 12 à 18 mois lorsque l'expérimentateur a les yeux ouverts ou fermés (Brooks & Meltzoff 2002).....	23
Figure 3 : Objets présentés lors (a) du test 1 et (b) du test 2 et dispositif expérimental de l'expérience (Moll & Meltzoff 2011).....	25
Figure 4 : Scénario expérimental de l'étude de Baron-Cohen et collaborateurs (1985).....	27
Figure 5 : Illustrations des niveaux cognitifs de la théorie de l'esprit (Duval et al. 2011).....	32
Figure 6 : Bases anatomique de la théorie de l'esprit (Duval et al. 2011).....	35
Figure 7 : Procédure expérimentale pour l'étude du perspective-taking visuel chez les chimpanzés (Hare et al. 2000).....	42
Figure 8 : Protocole expérimental du suivi du regard.....	48
Figure 9 : Dispositif expérimental de l'étude de Ruiz et collaborateurs (2009).....	49
Figure 10 : Résultats expérimentaux de l'étude de Ruiz et collaborateurs (2009).....	50
Figure 11 : Dispositif expérimental, photographies des manipulations expérimentales et résultats indiquant le nombre moyen d'approches dans chaque condition.....	54
Figure 12 : Dispositif expérimental comprenant six conditions de l'étude de Flombaum et Santos (2005).....	55
Figure 13 : Diagramme des quatre conditions expérimentales utilisées dans l'étude de Bräuer et collaborateurs (2005).....	58
Figure 14 : Protocole expérimental pour l'étude du perspective-taking visuel chez les macaques à longue queue (Overduin-de Vries et al. 2014).....	59
Figure 15 : Photographie du compétiteur humain face aux deux boîtes dans l'étude de Santos et collaborateurs (2006).....	61
Figure 16 : Nombre d'approches des sujets vers la boîte silencieuse (silent) et la boîte bruyante (noisy) lors des deux expériences dans l'étude.....	62
Figure 17 : Photographie du dispositif expérimental et résultats de l'étude de Call et collaborateurs (2004).....	64

Figure 18 : Protocole expérimental de la perception des intentions chez le capucin brun : « incapable » (à droite) versus « refusant » (à gauche) (Phillips et al. 2009)	66
Figure 19 : Classification des genres <i>Cebus</i> et <i>Sapajus</i> au sein de l'ordre des primates	69
Figure 20 : Faces de mâles adultes de différentes espèces de capucins	70
Figure 21 : Distribution géographique des <i>Cebus</i> et des <i>Sapajus</i>	72
Figure 22 : Silhouettes d'un <i>Cebus</i> (en haut) et d'un <i>Sapajus</i> (en bas)	74
Figure 23 : Vue frontale d'un mâle adulte <i>Cebus</i> (gauche) et <i>Sapajus</i> (droite) (Lynch Alfaro et al. 2012).....	75
Figure 24 : Photographie d'un mâle adulte <i>Cebus capucinus</i>	76
Figure 25 : Photographie d'une femelle adulte <i>Cebus capucinus</i>	76
Figure 26 : Photographie d'un mâle adulte <i>Sapajus apella</i>	77
Figure 27 : Photographie d'une femelle adulte <i>Sapajus apella</i>	77
Figure 28 : Distribution géographique des capucins moines (<i>Cebus capucinus</i>) (Fragaszy et al. 2004).....	78
Figure 29 : Distribution géographique des capucins bruns (<i>Sapajus apella</i>) (Fragaszy et al. 2004).....	79
Figure 30 : Photographie du dispositif expérimental chez les capucins bruns.....	86
Figure 31 : Photographie du dispositif expérimental chez les capucins moines du parc	86
Figure 32 : Photographie du dispositif expérimental	87
Figure 33 : Répartition des conditions expérimentales selon les sessions	89
Figure 34 : Présentation du logiciel The Observer XT 10	91
Figure 35 : Pourcentage moyen de présence selon la session expérimentale chez les capucins moines	94
Figure 36 : Pourcentage moyen d'attention selon la session expérimentale chez les capucins moines	94
Figure 37 : Pourcentage de la présence selon la session expérimentale chez les capucins bruns	96
Figure 38 : Pourcentage moyen d'attention selon la session expérimentale chez les capucins bruns	96

Figure 39 : Pourcentage moyen de présence des capucins moines sur le dispositif expérimental selon la condition.....	98
Figure 40 : Pourcentage moyen de l'état d'attention chez les capucins bruns selon la condition expérimentale	99
Figure 41 : Pourcentage moyen de temps passé debout chez les capucins moines selon la condition.....	99
Figure 42 : Durée moyenne des mouvements de saisie de la récompense alimentaire selon la condition chez les capucins moines (en secondes).....	100
Figure 43 : Nombre moyen de quémante selon la condition expérimentale chez les capucins moines	101
Figure 44 : Pourcentage moyen de présence des capucins bruns sur le dispositif expérimental selon la condition.....	102
Figure 45 : Pourcentage moyen de l'état d'attention chez les capucins bruns selon la condition expérimentale	103
Figure 46 : Pourcentage moyen de temps passé debout chez les capucins bruns selon la condition.....	104
Figure 47 : Durée moyenne des mouvements de saisie de la récompense alimentaire selon la condition chez les capucins bruns (en secondes)	105
Figure 48 : Nombre moyen de quémante selon la condition expérimentale chez les capucins bruns	106

INTRODUCTION

Les êtres humains sont historiquement considérés comme les seuls êtres capables de comprendre le monde en créant et en utilisant des langages parlés, des outils et des technologies complexes, des symboles mathématiques, et en créant des institutions sociales complexes comme des gouvernements ou des religions (Tomasello & Rakoczy 2003). Cela implique des questions scientifiques importantes et non résolues : Pourquoi les capacités cognitives des humains sont-elles si différentes de celles des autres espèces ? Comment ces capacités ont-elles évolué ? Quelle est la dynamique de l'évolution de l'intelligence ?

De nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer l'évolution de la cognition chez les humains. Une des premières a été proposée par Darwin (1871) affirmant une continuité mentale entre *Homo sapiens* et les autres espèces. Ainsi, selon lui, les différences seraient plus une question de degré que de nature. Afin de vérifier l'hypothèse de la continuité mentale entre espèces, les études doivent investiguer l'intelligence non seulement chez les grands singes, mais aussi chez des espèces phylogénétiquement plus éloignées de l'homme comme le sont les autres espèces de primates non humains. Selon cette idée, plus l'espèce est éloignée de l'Homme, plus ses capacités cognitives seront différentes des nôtres. Cependant, les récentes recherches en cognition chez les primates incluent majoritairement les grands singes, délaissant ainsi les autres primates. Ce phénomène, appelé « chimpocentrisme » (Beck 1982), empêche une compréhension totale de l'évolution de la cognition chez les primates, et en particulier la théorie de l'esprit, une des capacités cognitives à la base de nos remarquables comportements sociaux.

La théorie de l'esprit correspond en effet à la capacité à inférer à autrui des états mentaux. Cela signifie être capable d'avoir conscience de ses intentions, de ses croyances et de sa propre existence, mais également de comprendre les intentions et les croyances des autres. Elle a longtemps été considérée comme l'une des principales différences entre les primates non humains et les humains (Premack & Woodruff 1978; Tomasello et al. 1999). Au cours des quarante dernières années, de nombreuses recherches ont été menées sur l'origine de ces capacités cognitives et plus précisément sur leur phylogénèse. Ces recherches visent plus particulièrement à étudier si les primates non humains, avec qui nous partageons une part

importante de notre patrimoine génétique et/ou un environnement social complexe, sont dotés ou non d'une théorie de l'esprit. Suite aux nombreuses recherches sur les espèces phylogénétiquement les plus proches de l'Homme, i.e. bonobos et chimpanzés, certaines preuves de comportements précurseurs de la théorie de l'esprit chez les grands singes ont été révélées (Hare et al. 2000; Call & Tomasello 2008; Martcorena et al. 2011; MacLean & Hare 2012; Melis et al. 2006; Bräuer et al. 2005). Les autres espèces de grands singes semblent également posséder les capacités cognitives nécessaire au développement d'une théorie de l'esprit (Call & Tomasello 2008), mais davantage d'études sont encore nécessaires. Pendant longtemps, les capacités mentales des grands singes étaient considérées comme supérieures à celles des « petites » singes (Tomasello & Call 1997; Reader & Laland 2002). Néanmoins, quelques récentes études sur les singes révèlent que certaines espèces, comme les macaques rhésus, ont une très bonne compréhension de la perception visuelle et auditive des autres (Santos et al. 2006; Flombaum & Santos 2005). Bien que prometteuses, les recherches sur les « petits » singes sont encore rares et la littérature actuelle manque cruellement d'informations sur ces espèces.

Les recherches menées sur la théorie de l'esprit chez les primates non humains sont basées sur l'étude des prérequis nécessaires à son développement. En effet, la théorie de l'esprit est soutenue par de nombreux prérequis tels que le suivi du regard, la perception de l'attention, la perception des intentions, le « perspective-taking », la conscience de soi, la tromperie intentionnelle ou encore les fausses croyances.

La perception des intentions est un des prérequis nécessaire au développement de la théorie de l'esprit. Comprendre les intentions sous-tendant les actions des autres est une part fondamentale de la cognition sociale humaine. La sensibilité aux intentions est un développement nécessaire et crucial chez l'enfant. Plusieurs études s'accordent sur le fait que les chimpanzés, espèce phylogénétiquement proche de l'Homme, sont capables de discriminer les intentions d'autrui (Call et al. 2004; Wood et al. 2007). En revanche, peu d'études s'intéressent aux « petits » singes et celles-ci rapportent des résultats discordants. En effet, alors que certaines études montrent que les macaques rhésus, les capucins bruns et les tamarins semblent capables de comprendre les intentions d'autrui (Phillips et al. 2009; Wood et al. 2007), d'autres rapportent des résultats négatifs chez les macaques de Tonkean et les capucins bruns (Costes-Thiré et al. 2015). Notre étude a pour but de savoir si cette capacité cognitive a émergé chez un ancêtre commun partagé avec les singes du Nouveau Monde,

phylogénétiquement plus éloignés de nous que ne le sont les grands singes. Pour cela, nous avons testé si deux espèces de capucins, les capucins bruns (*Sapajus apella*) et les capucins moines (*Cebus capucinus*), sont capables de percevoir les intentions d'un expérimentateur humain. Nous avons étudié les comportements naturellement émis par les capucins dans trois conditions expérimentales durant lesquelles l'intention de l'expérimentateur varie. En effet, nous avons testé les capucins i) face à un expérimentateur bien intentionné, mais incapable de donner la récompense alimentaire au sujet ; ii) face un expérimentateur dit mal intentionné, i.e. il peut donner la récompense mais ne le fait pas volontairement ; et, dans une dernière condition, iii) face à un expérimentateur capable de donner la récompense, mais distrait par un caillou qu'il manipule. Le protocole expérimental utilisé pour notre étude s'intègre dans une volonté d'utiliser un contexte expérimental écologiquement valide pour les capucins.

Cette étude a pour but d'enrichir les données visant à expliquer les racines évolutives de la théorie de l'esprit. Il semble peu probable que notre capacité à comprendre les états psychologiques d'autrui soit apparue *de novo* après la séparation évolutive de l'Homme des autres singes. Cette recherche a l'intérêt et l'originalité de s'intéresser à deux espèces de « petits » singes, permettant ainsi d'établir une comparaison entre deux espèces proches phylogénétiquement mais ayant des mœurs écologiques et sociales différentes. Utiliser un protocole particulièrement proche de ceux utilisés précédemment chez les grands singes permet également une meilleure fiabilité de la comparaison interspécifique.

Dans un premier temps, notre étude introduira de manière générale la théorie de l'esprit chez l'Homme en y expliquant la naissance de ce concept et son évolution, le système cognitif sous-jacent et enfin ses bases neuronales. Puis, nous aborderons la théorie de l'esprit chez les primates non humains, de l'étude pionnière de Premack et Woodruff (1978) à aujourd'hui. Nous détaillerons ensuite l'évolution des études menées sur les différents prérequis de la théorie de l'esprit chez les primates non humains. Dans un troisième temps, nous décrirons les espèces étudiées dans cette étude, les capucins moines, *Cebus capucinus* et les capucins bruns, *Sapajus apella*. Enfin, le dernier chapitre de cette étude sera consacré à l'approche expérimentale de la compréhension des intentions chez ces deux espèces de capucins.

CHAPITRE I : INTRODUCTION
GENERALE SUR LA THEORIE DE
L'ESPRIT CHEZ L'HUMAIN

La théorie de l'esprit (« Theory of Mind » en Anglais) correspond à la capacité à inférer des états mentaux à autrui, comme des croyances, des désirs ou des intentions (Frith & Frith 2006). En neuropsychologie, elle désigne une aptitude cognitive permettant d'imputer des représentations mentales inobservables aux autres individus. Les états affectifs, cognitifs ou émotionnels des autres sont déduits sur la base de leurs attitudes, leurs expressions émotionnelles ou de leur connaissance supposée de la réalité. Elle permet donc de prédire, d'interpréter et d'anticiper les comportements des autres dans un contexte donné. Elle semble être un mécanisme de haut niveau qui implique des capacités cognitives et sociales importantes et complexes, indispensables à la régulation des interactions sociales (Gallagher & Frith 2003). Cette expression ne désigne donc pas une théorie psychologique, mais une aptitude cognitive.

1. Naissance du concept de la théorie de l'esprit

1.1 « Does the chimpanzee have a theory of mind? »

Le terme « théorie de l'esprit » est utilisé pour la première fois dans la littérature des sciences cognitives en 1978 par les primatologues Premack et Woodruff dans le titre de leur étude : « Does the chimpanzee have a Theory of Mind ? » (Est-ce que le chimpanzé a une théorie de l'esprit ?). La définition suivante, mise au point par les premières études sur la théorie de l'esprit, est toujours d'actualité :

« Dire qu'un individu possède une théorie de l'esprit signifie que celui-ci attribue des états mentaux à lui-même et aux autres. Un tel système d'inférence de ce genre peut être convenablement considéré comme une théorie, d'abord parce que tels états ne sont pas directement observables et ensuite car ce système peut être utilisé pour faire des prédictions, notamment sur le comportement des autres » (Premack & Woodruff 1978).

C'est dans le courant de la philosophie de l'esprit que se développe cette étude pionnière. La philosophie de l'esprit désigne un domaine d'interrogations et de propositions sur la nature de l'esprit et ses manifestations. Certains philosophes débattent sur la nature même de l'esprit, alors que d'autres cherchent à comprendre son fonctionnement et son contenu.

Dans leur étude, Premack et Woodruff (1978) ont étudié le comportement du chimpanzé Sara dans la résolution de situation-problèmes qui impliquent de comprendre les intentions inobservables d'un comportement humain. Pour déterminer si le chimpanzé possède de telles compétences, ils ont montré à Sara une série de séquences vidéo montrant un acteur humain ayant dû mal à résoudre divers problèmes. Certains problèmes sont simples, impliquant de la nourriture inaccessible (un régime de banane). D'autres sont plus complexes, impliquant un acteur incapable de s'extirper d'une cage fermée, frissonnant à cause d'un chauffage non fonctionnel ou incapable de jouer du phonographe car il est débranché. Avec chaque vidéo, Sara recevait plusieurs photographies, une seule étant la solution au problème, comme un bâton pour attraper les bananes inaccessibles ou une clé pour ouvrir la cage. Sara choisissait toujours la photographie correspondant à la solution du problème présenté. Trois explications sont possibles quant au choix correct de Sarah. La première explication est basée sur la mise en association, grâce à la présence sur la photographie correcte des éléments qui permettent de résoudre le problème. Cette hypothèse est vite contrôlée et réfutée. La deuxième explication propose que Sara a déjà rencontré ce problème au préalable sous une autre forme et elle généralise ses actions à la situation présente. Enfin la dernière explication, et selon les auteurs, le choix cohérent de Sara peut être expliqué par le fait qu'elle a reconnu la vidéo comme la représentation d'un problème, qu'elle a compris le but de l'acteur et a choisi l'alternative compatible avec le but. Les auteurs en concluent que Sara est capable d'inférer un état mental à l'acteur humain, ce qui signifie qu'elle est capable de la théorie de l'esprit. D'après Premack et Woodruff (1978), le chimpanzé comprendrait que le comportement humain est guidé par l'intention d'atteindre un but. Mais certains scientifiques expliquent plutôt les réponses correctes de Sara comme une bonne capacité à prédire les séquences comportementales, sans pour autant se représenter les états mentaux de l'acteur humain.

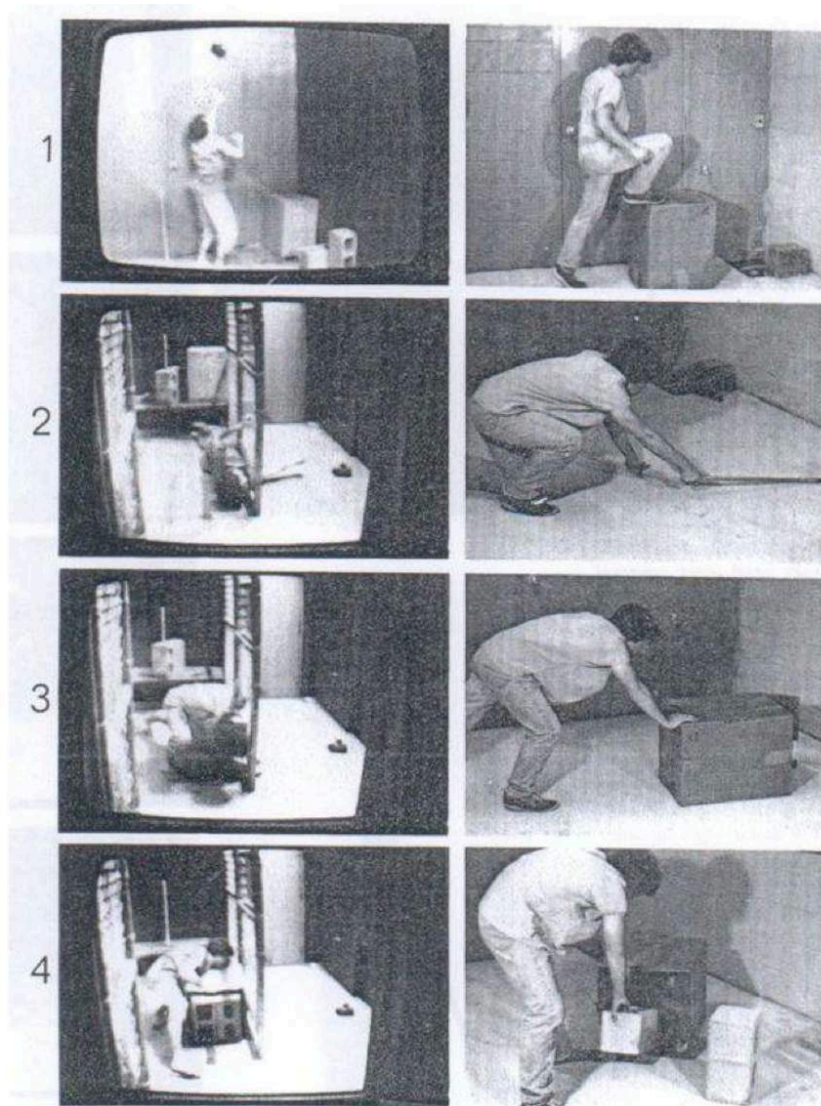


Figure 1 : Quatre séquences vidéos (colonne de gauche) et leurs solutions en photos (colonne de droite) dans l'étude de Premack et Woodruff (1978)

Dans le problème 1, l'expérimentateur essaye d'atteindre des bananes suspendues à une corde accrochée au plafond. Dans le problème 2, il essaye d'atteindre des bananes posées au sol, à en passant son bras sous un grillage. Dans le problème 3, il essaye d'atteindre des bananes posées au sol en contournant une boîte. Dans le problème 4, il essaye d'atteindre des bananes posées au sol, en poussant sur le côté une boîte remplie de blocs de ciment. Dans la solution 1, l'expérimentateur se met debout sur une boîte pour atteindre les bananes. Dans la solution 2, il atteint les bananes avec un bâton en bois. Dans la solution 3, il pousse la boîte sur le côté. Dans la solution 4, il retire les blocs de ciment de la boîte.

1.2 Théorie de l'esprit, objet d'innombrables recherches

1.2.1 De nombreux domaines s'intéressent à la théorie de l'esprit

Suite à l'étude de Premack et Woodruff (1978) et jusqu'aujourd'hui, l'étude de la théorie de l'esprit a connu un fort engouement. Elle s'est développée dans de nombreux domaines tels que la philosophie, la psychologie, la primatologie, la linguistique ou la psychopathologie développementale. Des travaux ont d'abord été effectués dans le domaine de la psychologie du développement afin de déterminer la période d'acquisition de cette capacité cognitive, pour mieux comprendre son dysfonctionnement (Wimmer & Perner 1983; Behne et al. 2005; Gergely et al. 2002; Moll & Tomasello 2007; Onishi & Baillargeon 2005; Moll & Tomasello 2006). La psychopathologie, la psychologie cognitive et les neuropsychologies se sont ensuite intéressées à ce domaine. Depuis le développement des techniques d'imagerie cérébrale telle que l'IRM, les neurosciences se sont également penchées sur l'étude de la théorie de l'esprit.

1.2.2 Prérequis de la théorie de l'esprit chez les enfants

L'étude des capacités de la théorie de l'esprit est basée sur l'étude de ses prérequis, qui semblent nécessaires à son instauration. En psychologie du développement, ces différents prérequis ont été étudiés chez les enfants, afin d'établir leur période d'acquisition.

a. Suivi du regard

Le suivi du regard a largement été étudié chez les enfants comme un précurseur dans le développement de la compréhension des états mentaux d'autrui (Brooks & Meltzoff 2002). C'est l'un des prérequis les plus simples de la théorie de l'esprit. Il s'agit de suivre le regard d'un autre individu vers une direction ou un objet. De ce fait, les individus capables de suivi du regard acquièrent un grand nombre d'informations sur leur environnement physique et/ou social. Ce comportement est observé très tôt chez l'enfant, à partir de l'âge de 4 mois (Carpenter et al. 1998). D'autres auteurs mettent en évidence cette capacité vers l'âge de 10-11 mois (Meltzoff & Brooks 2007). Selon Meltzoff et Brooks (2007), la période critique pour l'émergence du suivi du regard est entre 260 jours et 350 jours d'âge, soit entre 9 et 11 mois d'âge. Selon les résultats de leur étude, les auteurs suggèrent que durant les 9 premiers mois

de vie, l'enfant ne comprend pas le suivi du regard à proprement parlé. Il oriente son regard vers la direction de l'orientation de la tête d'un adulte, mais ne prend pas en compte les yeux de l'adulte. Vers l'âge de 10 à 11 mois, les enfants commencent à suivre le regard.

Cependant, les chercheurs ne savent pas si le regard humain est une source privilégiée d'informations pour l'enfant ou si n'importe quel regard, humain ou non, peut apporter des informations à un enfant. C'est pourquoi certaines études utilisent des robots pour explorer la perception du regard non humain chez des enfants. Ces études révèlent que vers 10 à 12 mois d'âge, les enfants suivent la direction du regard d'un humain (Senju et al. 2008) et d'un robot (Okumura et al. 2013). Cependant, Okumura et collaborateurs (2013) affirment aussi qu'un enfant de 12 mois n'utilise pas le regard du robot pour connaître l'objet de l'attention, alors que c'est un indice utilisé à cet âge là lorsqu'il s'agit d'un regard humain.

b. Perception des attentions

La perception des attentions est un domaine très étudié chez les humains dans le contexte de la communication gestuelle. Comprendre l'état d'attention d'un congénère permet de rendre la communication plus efficace et d'optimiser le coût d'un acte communicatif en choisissant le bon moment pour commencer à communiquer ; par exemple de ne pas faire des gestes envers une personne lorsqu'elle ne nous regarde pas. On parle alors de communication intentionnelle (Leavens et al. 2005) lorsqu'une personne est sensible à l'état attentionnel d'une autre dans le but de communiquer avec elle. Chez les enfants, Brooks et Meltzoff (2002) ont montré qu'ils ne suivent l'orientation de la tête d'un adulte que lorsque ce dernier a les yeux ouverts et non lorsqu'il a les yeux fermés (figure 2). Le but de cette étude est de comprendre si les enfants utilisent uniquement la direction de la tête ou s'ils sont capables de distinguer si un adulte a les yeux ouverts ou non. Les résultats révèlent qu'à partir de l'âge de 12 mois, les enfants peuvent non seulement suivre la direction du regard d'un autre, mais sont aussi capables de reconnaître que cet individu voit un objet lorsque ses yeux sont dirigés vers cet objet.

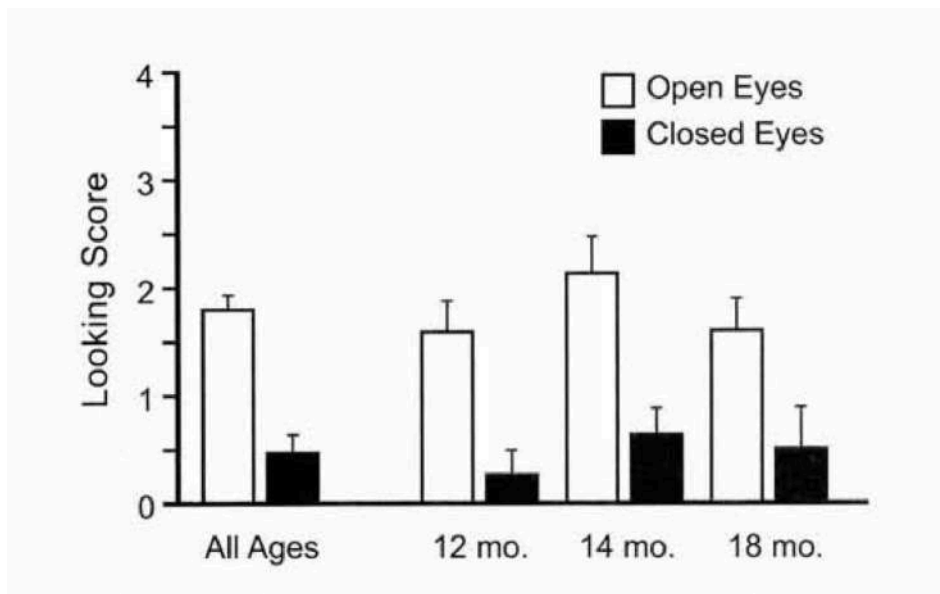


Figure 2 : Résultats du suivi du regard chez l'enfant de 12 à 18 mois lorsque l'expérimentateur a les yeux ouverts ou fermés (Brooks & Meltzoff 2002)

Une autre étude révèle que les enfants utilisent le pointage, qui consiste à tendre le bras vers l'objet d'intérêt, seulement lorsque l'expérimentateur fait attention à la cible pointée par l'enfant (Liszkowski et al. 2004). En effet, Liszkowski et collaborateurs (2004) démontrent que les enfants utilisent dès l'âge de 12 mois le pointage lorsque l'adulte porte son attention et intérêt au même évènement. Dans le cas où l'adulte n'est pas impliqué dans l'objet d'attention de l'enfant, ce dernier a tendance à pointer davantage vers l'objet en question. Les auteurs supposent que ce comportement de répétition indique que l'enfant est insatisfait de la réponse de l'adulte et qu'il persiste à pointer en espérant éventuellement obtenir la réponse désirée, c'est-à-dire l'attention de l'adulte. De nombreuses recherches menées chez des enfants plus âgés ont révélé que ces enfants répondent de la même manière dans des circonstances similaires en utilisant le langage. En effet, lorsqu'un adulte ne répond pas comme l'enfant le désire, il répète ce qu'il a dit (Shwe & Markman 1997; Tomasello et al. 1984).

c. Perspective-taking

Le perspective-taking correspond à la capacité d'un individu à considérer son environnement physique selon un angle différent du sien. Chez les enfants, deux niveaux de perspective-taking sont étudiés : niveau 1 et niveau 2. Le niveau 1 est défini comme la capacité de juger ce qu'une personne peut et ne peut pas percevoir de son angle de vue (Flavell et al. 1992). Un enfant qui a atteint ce niveau sait si un objet donné peut être vu d'un certain angle. Des études suggèrent que le niveau 1 du perspective-taking est acquis vers l'âge de deux ans (Luo & Baillargeon 2007). Le niveau 2 est atteint non seulement lorsqu'un enfant comprend ce que l'on peut voir ou ne pas voir d'un certain endroit, mais aussi comment un objet donné est perçu (Moll & Meltzoff 2011). Les enfants de quatre ans et demi à cinq ans sont généralement capables de comprendre comment un objet est perçu d'un angle différent du leur (Moll & Meltzoff 2011). En effet, dans une première expérience, des enfants de 36 mois d'âge sont soumis à deux tests. Le premier consiste à présenter à l'enfant deux objets blancs, dont l'un est vu à travers un filtre de couleur bleu pour un adulte, perçu alors comme bleu pour l'adulte. Lors du deuxième test, on présente à l'enfant deux objets bleus, dont l'un est vu à travers un filtre de couleur jaune par un adulte, perçu alors comme vert (figure 3). L'adulte demande alors à l'enfant l'objet non placé derrière un filtre (le blanc dans le test 1 et le bleu dans le test 2) ou l'objet derrière le filtre (le bleu dans le test 1 et le vert dans le test 2). Le but de l'enfant est de déterminer à quel objet l'adulte fait référence dans sa demande en prenant en compte la perception visuelle de l'objet de l'adulte. Au cours de ces expériences, l'adulte n'utilise aucune information visuelle pour aider l'enfant.

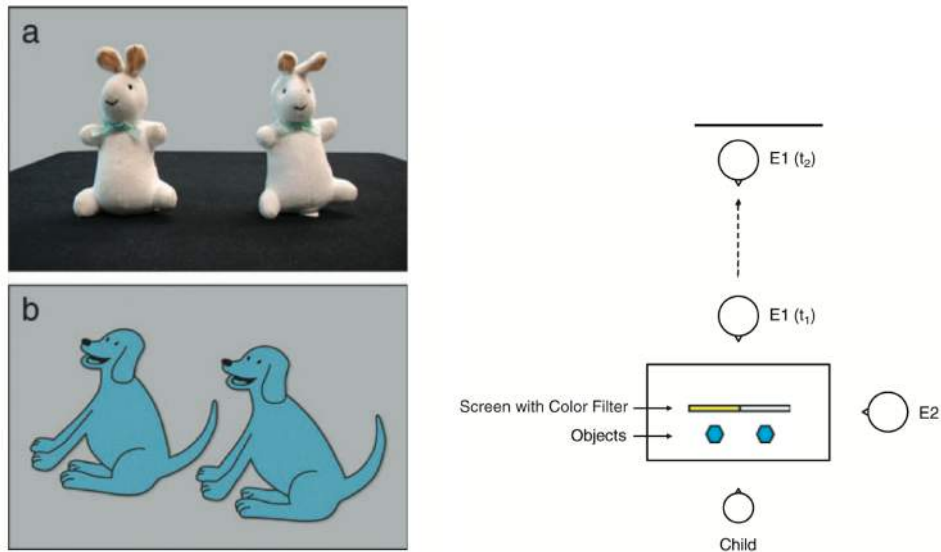


Figure 3 : Objets présentés lors (a) du test 1 et (b) du test 2 et dispositif expérimental de l'expérience (Moll & Meltzoff 2011)

Les résultats de cette expérience révèlent que des enfants de 36 mois sont capables de reconnaître comment un adulte voit un objet quand sa perception diffère de la leur. De plus, les enfants sont capables de trouver quel objet correspond à celui dont les adultes ont la même perception qu'eux, c'est-à-dire celui sans filtre.

Une deuxième expérience est menée durant laquelle on donne à un enfant de 36 mois un objet bleu. L'enfant a la possibilité de poser l'objet devant un filtre jaune (l'objet restera bleu) ou derrière un filtre jaune (l'objet deviendra vert). L'enfant doit placer l'objet selon la demande de l'expérimentateur souhaitant soit l'objet bleu soit l'objet vert. Les résultats révèlent que les enfants sont capables de placer l'objet derrière le filtre, quand l'adulte souhaite que l'objet soit vert. Finalement, cette étude montre qu'à l'âge de 3 ans, les enfants possèdent les capacités de perspective-taking de niveau 2.

d. Compréhension des intentions

Il existe deux niveaux différents de compréhension des intentions : la compréhension des intentions envers un objet et la compréhension des intentions envers une personne. L'attribution de l'intention a été étudiée chez les enfants en utilisant différentes

méthodologies, telles que l'imitation ou la discrimination entre des actions accidentelles ou volontaires. L'utilisation de ces différentes méthodes dépend principalement de l'âge de la population testée. En effet, les plus jeunes sont testés avec des mesures de latence de regard et les plus âgés avec des tests utilisant des paradigmes d'imitation. La plupart des études utilisant le temps de regard explorent si les enfants comprennent que les actions ont un but. D'après l'étude de Woodward (2009), les enfants de quatre mois sont capables d'attribuer des préférences à un agent qui cherche à atteindre le même objet plusieurs fois. Ils sont surpris, c'est-à-dire qu'ils regardent plus longtemps quand l'agent change de cible et atteint l'autre objet. De plus, cette étude révèle que les enfants n'attribuent pas de préférence lorsque l'agent n'est pas une main humaine, mais une canne.

L'agent humain peut avoir des préférences pour certains objets, plutôt que d'autres, mais il peut aussi avoir des buts et des intentions en agissant sur ces objets. Certaines études ont révélé que l'enfant commence à comprendre que les autres ont des buts avant son premier anniversaire (Behne et al. 2005; Gergely et al. 1995) et qu'il comprend les intentions des autres (Gergely et al. 2002) et leurs connaissances au cours de leur première année (Moll & Tomasello 2007; Onishi & Baillargeon 2005).

En utilisant des paradigmes d'imitation, Itakura et collaborateurs (2008) présentent à des enfants de deux ans une vidéo montrant un robot humanoïde essayant de manipuler un objet (mettre des perles dans une coupe), mais en échouant (les perles tombent à côté de la coupe). L'expérience montre que les enfants imitent l'action intentionnelle du robot (mettre les perles dans la coupe) seulement quand le robot procède à un contact visuel avec l'enfant avant la démonstration. Ces résultats suggèrent que c'est le regard semblable à l'homme qui semble jouer un rôle important dans l'imitation chez les jeunes enfants, et non la morphologie humaine.

e. Fausses croyances

Certaines recherches suggèrent que vers l'âge de quatre ans, un changement fondamental a lieu dans la compréhension du comportement des autres chez les enfants. Ils commencent à percevoir que l'état mental des autres, comme les croyances, ne sont pas un reflet direct de la réalité, mais des représentations.

Baron-Cohen et collaborateurs (1985) ont étudié les fausses croyances chez des enfants. Ces derniers écoutent une histoire mettant en scène des poupées (Sally et Anne) et des jouets. La première poupée, Sally, cache un jouet sous un panier et quitte la pièce. Une fois partie, une deuxième poupée, Anne, cache le même objet à un autre endroit, sous une boîte (figure 4). On demande alors à l'enfant où Sally va chercher le jouet. Les enfants de quatre ans répondent qu'elle va le chercher dans la première localisation et donnent des justifications appropriées à leur réponse. Au contraire, des enfants de trois ans d'âge répondent que Sally va chercher le jouet dans la deuxième et actuelle localisation. Ce dernier résultat suggère que les enfants de 3 ans ne comprennent pas que la première poupée a une fausse croyance de la localisation du jouet.

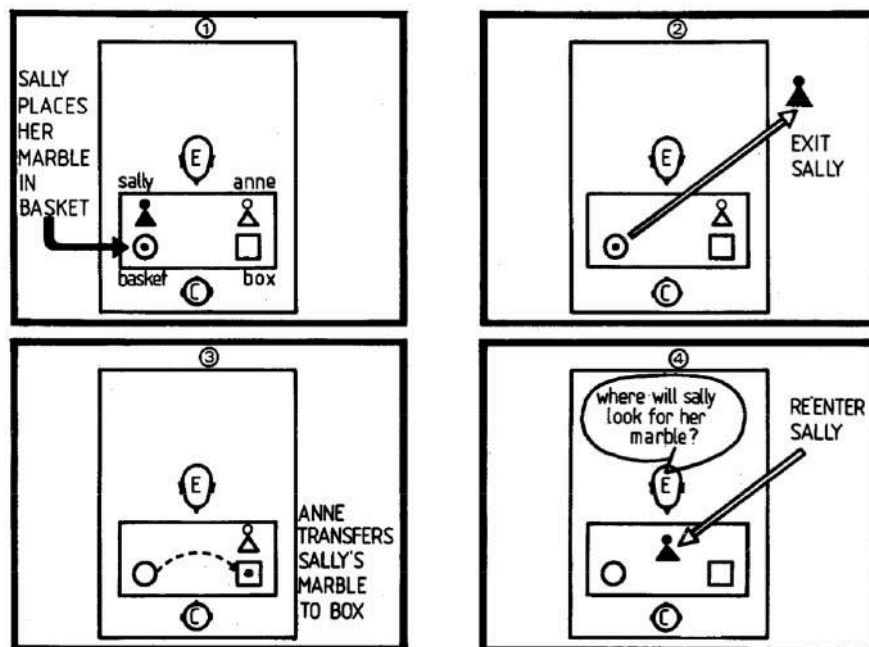


Figure 4 : Scénario expérimental de l'étude de Baron-Cohen et collaborateurs (1985)

D'autres chercheurs pensent que la théorie de l'esprit, et notamment les fausses croyances, se développe plus tôt dans le développement cognitif de l'enfant, mais que les tâches demandées sont trop difficiles pour des enfants plus jeunes. En effet, en utilisant un protocole non verbal et en observant le regard des enfants, Onishi et Baillargeon (2005) ont mis en évidence que des enfants de 15 mois sont capables de prédire l'action d'un adulte en se basant sur leurs vraies ou fausses croyances sur la cachette d'un jouet.

Finalement, les recherches menées chez l'Homme apportent de nombreuses informations sur la mise en place de la théorie de l'esprit (Baron-Cohen et al. 1985). Les premiers chercheurs ayant étudié la théorie de l'esprit pensaient que cette capacité se développait vers l'âge de quatre ans chez les enfants (Premack & Woodruff 1978). Grâce à l'évolution des protocoles expérimentaux, les chercheurs ont démontré que cette capacité peut se mettre en place chez le nourrisson dès l'âge de 15-18 mois (Moll & Tomasello 2007; Onishi & Baillargeon 2005). Il semble donc que chez l'Homme cette capacité de la théorie de l'esprit soit acquise au cours de son développement, et ne soit pas une capacité innée.

2. Théorie de l'esprit, un système cognitif

Avoir conscience de l'état mental d'une autre personne et se le représenter revient à construire une « méta-représentation » (Duval et al. 2009). En effet, la représentation correspond à une perception directe d'un élément, alors que la méta-représentation est une représentation d'une représentation. La théorie de l'esprit est donc une capacité de métacognition. Avoir les capacités permettant la théorie de l'esprit consiste à être capable d'avoir des pensées sur les pensées des autres. Qu'elle soit de nature cognitive ou affective, de premier ordre ou de deuxième ordre, la théorie de l'esprit ou « mentalisation » met en jeu des processus cognitifs complexes tels que le décodage et le raisonnement des états mentaux (Duval et al. 2011).

2.1 Nature des représentations mentales

Certains auteurs distinguent deux types de représentations selon le contenu mental : pensée *versus* émotion. Deux types de théorie de l'esprit sont alors distinguées : celle relative aux émotions, dite chaude et celle relative aux pensées dite froide (Coricelli 2005). Les termes

respectifs sont aujourd'hui théorie de l'esprit affective et théorie de l'esprit cognitive (Shamay-Tsoory & Aharon-Peretz 2007; Kalbe et al. 2010).

2.1.1 Théorie de l'esprit affective

La théorie de l'esprit affective désigne la capacité à se représenter les états affectifs des autres et donc de comprendre leurs émotions et leurs sentiments. Elle permet d'interpréter la signification émotionnelle des actions et des intentions des autres (Coricelli 2005).

2.1.2 Théorie de l'esprit cognitive

La théorie de l'esprit cognitive, quant à elle, correspond à la capacité de se représenter les états épistémiques des autres individus (croyances, désirs, connaissances). Ils renvoient aux connaissances qu'ils ont sur le monde. Elle permet de comprendre et de raisonner sur leurs pensées, leurs croyances ou leurs intentions (Coricelli 2005).

2.1.3 Deux théories distinctes

La distinction entre les deux théories de l'esprit découle d'observations réalisées chez des patients souffrant de troubles neurologiques ou psychiatriques. En effet, chez des patients atteints de schizophrénie ou du syndrome d'Asperger (trouble de la famille de l'autisme), la théorie de l'esprit affective est plus déficiente que la théorie de l'esprit cognitive (Shamay-Tsoory et al. 2002). C'est l'inverse qui est observé chez des patients atteints de la maladie d'Alzheimer. En effet, une étude révèle que c'est la théorie de l'esprit cognitive qui est la plus affectée dans la maladie d'Alzheimer (Gregory et al. 2002).

Grâce à des études en neuro-imagerie, la distinction entre les deux natures de théorie de l'esprit a pu être mise en évidence chez des sujets sains, où on observe une relative indépendance des deux théories. En effet, il semblerait que le cortex préfrontal dorsolatéral soit activé pour la théorie de l'esprit cognitive (Kalbe et al. 2010) et que le cortex préfrontal ventromédian soit activé pour la théorie de l'esprit affective (Hynes et al. 2006; Shamay-Tsoory & Aharon-Peretz 2007). Une étude a montré que chez des patients atteints de lésions du cortex préfrontal ventromédian, les capacités de la théorie de l'esprit affective étaient

diminuées. Ces patients sont particulièrement incapables de résoudre des tâches impliquant l'intégration d'émotions, telles que l'attribution d'état mental affectif (Shamay-Tsoory & Aharon-Peretz 2007).

2.2 Niveau cognitif des représentations

Outre la nature des représentations mentales, il existe différents niveaux selon que l'articulation se fait entre la représentation (réalité physique) et la méta-représentation (réalité mentale de la réalité physique) ou entre une réalité mentale propre à un individu et celle d'autrui. Telles que les poupées russes, la théorie de l'esprit peut impliquer une série de représentations qui s'emboîtent les unes dans les autres. Ainsi en neuropsychologie, deux niveaux cognitifs de mentalisation sont distingués : représentation de 1^{er} ordre et représentation de 2nd ordre. Ces deux niveaux sont les prolongements cognitifs d'un niveau d'ordre zéro, où aucun raisonnement sur un état mental n'est nécessaire (Hayashi 2007).

2.2.1 Représentations de 1^{er} ordre

Les représentations mentales du 1^{er} ordre correspondent aux représentations mentales d'une personne sur l'état mental d'une autre personne en adoptant sa perspective. Ce niveau cognitif nécessite de prendre conscience qu'une autre personne possède des représentations mentales, correspondant ou non à la réalité physique. Par exemple « Je pense que X pense que... ».

2.2.2 Représentations de 2nd ordre

Les représentations mentales du 2^{ème} ordre correspondent aux représentations mentales qu'une personne a sur les représentations mentales d'une autre personne. Elles sont aussi appelées « méta-représentations ». Par exemple, « X pense que Y pense que... ». De plus importantes ressources cognitives, que pour les représentations de 1^{er} ordre, sont nécessaires pour atteindre un tel niveau de raisonnement cognitif (Miller 2009). Dans le premier niveau, la simulation est automatique et inconsciente, alors que dans le second niveau de représentation, la simulation est volontaire et conceptuelle.

L'étude de ces deux niveaux cognitifs a évolué dans le domaine de la psychologie du développement. Perner et Wimmer (1985) ont constaté la mise en place progressive des représentations de 1^{er} ordre, puis de 2nd ordre au cours du développement de l'enfant. En 1983, ils sont les premiers à parler de continuum développemental dans la construction des représentations mentales et des méta-représentations, en se basant sur des résultats issus de tests expérimentaux de « fausses croyances » chez des enfants (Wimmer & Perner 1983). En effet, ils montrent que dès l'âge de deux ou trois ans, les enfants attribuent leurs pensées à celles d'autrui ; c'est-à-dire qu'ils ne conçoivent pas qu'une autre personne puisse avoir des représentations différentes des leurs. Néanmoins, ils constatent qu'à partir de l'âge de 5 ans, les enfants sont capables de comprendre que la perception de la réalité peut être faussée et qu'une autre personne peut avoir une représentation mentale différente de la leur (Wimmer & Perner 1983). Il existe donc des preuves quant à la discontinuité dans le développement des processus liés à la compréhension des états mentaux (Baron-Cohen, Leslie, Frith 1985; Frith & Frith 2003). Néanmoins, une étude plus récente (Frith & Frith 2003) affirme que le premier niveau de mentalisation est présent chez l'enfant dès l'âge de 18 mois, alors que des processus plus sophistiqués de second niveau de mentalisation apparaissent à partir de l'âge de 4 ans. Coricelli (2005) fait l'hypothèse que cette discontinuité du développement s'expliquerait par le fait que les deux niveaux requièrent l'activation de différentes régions cérébrales. En effet, les processus nécessaires au deuxième niveau requièrent un développement plus important de la zone frontale du cerveau.

Enfin, cette distinction est renforcée par des résultats observés lors d'études en neuropsychologie, chez des patients atteints de la maladie d'Alzheimer. En effet, deux études révèlent que chez ces patients, seules les performances pour les tâches de la théorie de l'esprit de 2nd ordre sont altérées (Gregory et al. 2002; Zaitchik et al. 2006).

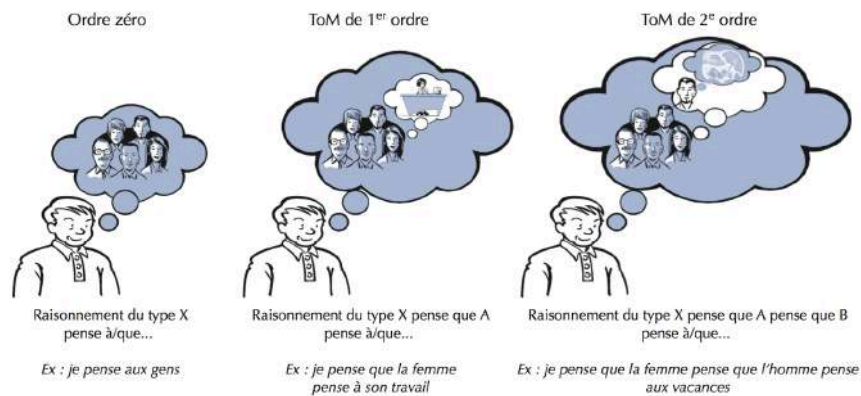


Figure 5 : Illustrations des niveaux cognitifs de la théorie de l'esprit (Duval et al. 2011)

2.3 Processus fonctionnels de la théorie de l'esprit

Comprendre l'état mental d'un autre nécessite différentes étapes de traitement des informations. Ces informations sont issues de multiples sources verbales ou non verbales telles qu'un sourire, une posture ou une action spécifique (Duval et al. 2009). L'attribution d'états mentaux résulte ainsi de deux mécanismes fonctionnels : le décodage et le raisonnement (Duval et al. 2011).

2.3.1 Le décodage

Le décodage correspond à la perception et l'identification d'informations sociales et d'indices environnementaux (expression faciale, direction du regard, action réalisée). Ces sources d'informations sont liées non seulement à la perception visuelle, mais aussi à la prosodie (intonation de la voix). Ainsi, le processus de décodage consiste à détecter, intégrer et confronter les différents indices issus de sources multimodales et permet de comprendre la nature de l'état mental d'autrui.

2.3.2 Le raisonnement

Le processus de raisonnement permet de comprendre, d'expliquer ou de prédire les actions. Il est nécessaire de comprendre les faits ou les connaissances de l'individu et le

contexte. En effet, selon les circonstances, plusieurs significations peuvent être attribuées à une même expression faciale. Par exemple, le fait de pleurer peut avoir différentes significations. En effet, dans un contexte d'enterrement, les larmes signifient la tristesse, alors que lors d'une remise de diplômes, les pleurs peuvent être dus à une joie immense. De plus, il semblerait que le processus de raisonnement implique des fonctions cognitives de plus haut niveau que le processus de décodage (Njomboro et al. 2008).

3. Bases neuronales de la théorie de l'esprit

Les recherches pour identifier les régions cérébrales impliquées dans la théorie de l'esprit ont surtout été menées chez l'Homme (Gallagher & Frith 2003; Gallese 2007; Frith & Frith 2006). Ces études ont été effectuées grâce à l'imagerie fonctionnelle, chez des patients sains, des patients atteints d'autisme ou avec des lésions cérébrales. L'imagerie fonctionnelle s'intéresse au fonctionnement d'un organe, à la différence de l'imagerie anatomique qui s'intéresse à la structure. Les grands types d'imageries fonctionnelles sont : la scintigraphie, la tomoscintigraphie, l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) et la Tomographie par Emission de Positron (PETSCAN). Ces techniques sont devenues les méthodes les plus puissantes pour étudier les zones du cortex impliquées dans la théorie de l'esprit (Gallagher & Frith 2003).

3.1 Trois régions cérébrales impliquées dans la mentalisation

Chez l'Homme, trois principales régions sont impliquées dans la théorie de l'esprit (Gallagher & Frith 2003; Frith & Frith 2006) : le cortex préfrontal médian, le complexe sillon temporal supérieur/jonction temporo-pariétale et le complexe pôle temporal/amygdale (figure 6). En effet, ces régions se retrouvent principalement activées lors de tâches telles que les fausses croyances, l'attribution d'intention (Gallagher & Frith 2003) et le jugement d'émotion à partir d'un regard.

3.1.1 Cortex préfrontal médian

Tout d'abord, l'activation du cortex préfrontal médian est observée dans toutes les études sur la théorie de l'esprit, quel que soit le type de tâche utilisé. Il semblerait qu'il soit impliqué dans la reconnaissance des croyances et des intentions d'autrui (Vuadens 2005). De plus, des

études réalisées sur des patients présentant des lésions cérébrales ont révélé qu'un cortex préfrontal médial est nécessaire pour réaliser de bonnes performances lors de tâches de mentalisation (Rowe et al. 2001; Stuss et al. 2001). En effet, Stuss et collaborateurs (2001) ont mis en évidence que les patients avec des lésions du cortex préfrontal médian (en particulier le droit) sont incapables de détecter la tromperie chez un individu, tâche classique nécessitant une attribution d'un état mental. Il semble donc que le cortex préfrontal médian joue un rôle important dans les capacités à attribuer des états mentaux. Néanmoins, il fonctionne en collaboration avec d'autres aires cérébrales spécifiques.

3.1.2 Complexe pôle temporal/amygdale

Le pôle temporal est généralement associé avec la reconnaissance des objets et des visages chez les primates (Gallagher & Frith 2003). De plus, les études d'imagerie fonctionnelle chez l'homme ont révélé l'activation des lobes temporaux lors de contextes d'utilisation de la mémoire épisodique auditive et visuelle. Il semblerait que les lobes temporaux soient corrélés au stockage des mémoires épisodiques et sémantiques. Il paraît évident que la mémoire épisodique est nécessaire à la mentalisation. En effet, si nous sommes impliqués dans une tromperie, il est nécessaire de se souvenir de ce que nous avons dit à la personne concernée la dernière fois que nous lui avons parlé. Nous devons nous souvenir des épisodes passés dans lesquels le comportement, que nous observons maintenant, est associé à un état mental particulier. De plus, des patients présentant une démence sémantique montrent une atrophie des lobes temporaux antérieurs, en particulier le gauche (Gallagher & Frith 2003). Le pôle temporal est lié à la mémoire, mais serait également impliqué lorsque nous établissons des scénarii à partir de ce que nous savons sur la manière de penser de l'autre, de ses connaissances. L'amygdale s'active pour des stimuli à forte connotation sociale, tels que l'interprétation du regard ou la reconnaissance d'un comportement émotionnel. Il permet de détecter une émotion sur le visage ou dans le regard (Vuadens 2005).

3.1.3 Complexe sillon temporal supérieur/jonction temporo-pariétale

Enfin, le sillon temporal supérieur et la jonction temporo-pariétale seraient impliqués dans la détection des informations subtiles sur un autre individu, utilisées pour inférer son intention. En effet, le sillon temporal supérieur permet de détecter le mouvement des parties du corps, telles que la bouche, les yeux ou les mains. Il capterait ainsi tout mouvement relatif

à l'expression d'un état mental ou comportemental pour en interpréter le sens. Par ailleurs, le rôle précis de la jonction temporo-pariétale n'est toujours pas très clair. Gallagher et collaborateurs (2000) ont trouvé que la jonction temporo-pariétale droite est en association avec la compréhension de la signification de films ou de dessins animés impliquant des personnages, avec ou sans nécessité de mentalisation.

Néanmoins, Spotorno et collaborateurs (2012) pensent qu'en plus de ces trois régions cérébrales, le précuneus serait également impliqué dans les tâches de mentalisation.

A l'heure actuelle, aucune région cérébrale impliquée uniquement dans la théorie de l'esprit n'a été mise en évidence. Les zones identifiées en lien avec la mentalisation sont impliquées dans d'autres processus cognitifs. Il semblerait qu'il existe un réseau cérébral dont le cortex préfrontal médian serait le nœud central en relation avec d'autres régions cérébrales impliquées dans des processus de mentalisation. Cependant, d'après les études chez l'Homme, l'autisme semble apporter une preuve de l'existence de mécanismes cognitifs propres à la théorie de l'esprit. En effet, chez les patients atteints d'autisme, les autres fonctions cognitives ne semblent pas affectées.

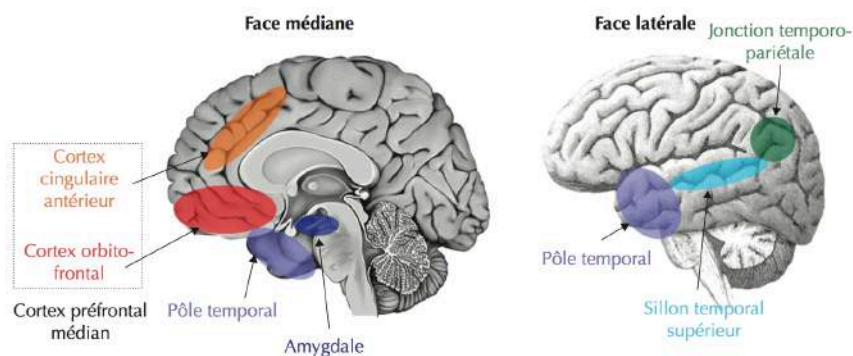


Figure 6 : Bases anatomiques de la théorie de l'esprit (Duval et al. 2011)

3.2 Les neurones miroirs

La théorie de l'esprit nécessite un autre prérequis découvert au niveau neuronal. Ce prérequis serait en grande partie un mécanisme neuronal propre aux compétences sociales. En effet, il y a plus d'une vingtaine d'années, une nouvelle classe de motoneurones, les neurones

miroirs, a été découverte dans la zone F5 du cortex pré-moteur ventral chez les macaques. Ces neurones interviennent non seulement lorsque le singe exécute des actions en relation avec ses mains et/ou sa bouche, mais aussi lorsqu'il observe d'autres individus (singes ou humains) exécuter des actions similaires (Rizzolatti et al. 1988). Le terme "neurone miroir" est utilisé pour transmettre l'idée de ressource neuronale qui ne tient pas compte de la distinction entre soi et les autres (Ward 2010). Fadiga et collaborateurs (1995) ont mis en évidence pour la première fois, la présence de ce système miroir chez l'homme. L'existence de ces neurones miroirs indique la capacité du cerveau à répliquer et mimer une action et à reconnaître l'intention de cette action. La découverte des neurones miroirs apporte la première évidence qu'il existe une représentation interne des buts et des intentions des autres au niveau de notre cerveau.

Cependant, ces neurones ne sont pas propres à l'homme, mais une particularité partagée par différentes espèces. En effet, les primates non humains semblent également posséder des neurones miroirs. La question qui se pose alors est pourquoi les primates, possédant les neurones miroirs, ne sont pas capables d'un même niveau de mentalisation que l'Homme. Selon Gallese (2007), les mécanismes neuronaux qui sous-tendent la théorie de l'esprit sont encore peu connus. Par conséquent d'autres recherches restent nécessaires pour répondre à cette interrogation.

La découverte de telles ressources neuronales a donné naissance à la théorie « de la simulation » (« simulation theory » en Anglais), selon laquelle la perception des actions et des émotions des autres impliquerait les mêmes ressources cognitives que celles nécessaires pour produire soi-même l'action ou l'émotion observée (Frith & Frith 2003; Gallese 2007). Cette théorie justifie l'importance des neurones miroirs pour l'instauration d'une théorie de l'esprit. Il est fort probable que les neurones miroirs sous-tendent des mécanismes sociaux tels que la compréhension des intentions, l'empathie ou l'imitation.

CHAPITRE II : THEORIE DE
L'ESPRIT CHEZ LES PRIMATES
NON HUMAINS

La théorie de l'esprit était considérée jusqu'à il y a encore une dizaine d'années comme l'une des principales différences entre les primates humains et les primates non humains (Premack & Woodruff 1978; Tomasello et al. 1999). Au cours des quarante dernières années, de nombreuses recherches ont été menées sur l'origine de cette capacité et plus précisément sur sa phylogénèse. Ces recherches visent plus particulièrement à vérifier si les primates non humains, avec qui nous partageons une part importante de notre patrimoine génétique et/ou un environnement social complexe, sont capables d'acquiescer ou non la théorie de l'esprit. Les résultats de plus récentes études sur les primates non humains remettent en question l'hypothèse selon laquelle la théorie de l'esprit serait le propre de l'Homme.

1. De Premack et Woodruff à aujourd'hui

1.1 Des résultats négatifs

Au début des études sur la capacité de la théorie de l'esprit chez les primates non humains, aucune évidence expérimentale n'a été révélée, malgré les nombreuses recherches, en particulier sur les grands singes. Les chercheurs ont pensé donc que les singes sont incapables d'inférer des états mentaux à autrui (Tomasello & Call 1997). Les pionniers, Premack et Woodruff (1978), ont tenté de déterminer si les chimpanzés possèdent une théorie de l'esprit ou ses prérequis en étudiant la compréhension des buts d'un humain par un chimpanzé adulte nommé Sara (cf. chapitre 1 paragraphe 1.1). Bien que les premières conclusions de ces auteurs étaient positives, elles ont été remises en question par de nombreux chercheurs et ces premiers résultats restent donc très controversés.

Vingt ans après l'article de Premack et Woodruff (1978), il n'y avait toujours aucune évidence d'une théorie de l'esprit chez les primates non humains. Cependant, la majorité des chercheurs ayant étudié cette question ont affirmé que les chimpanzés, et probablement les autres grands singes, sont capables de certains composants de la théorie de l'esprit, mais pas les autres singes. Pour soutenir ces propos, l'évidence la plus souvent mentionnée provient des études sur l'imitation, la reconnaissance de soi, les relations sociales, la tromperie, l'empathie et le perspective-taking. Heyes (1998) désapprouve ces arguments sur les capacités cognitives des primates non humains. Selon elle, l'imitation et la reconnaissance de soi impliquent des processus non mentaux. Les singes sont capables de tromperie et de relations sociales, mais ces capacités impliquent également des processus non mentaux. Les capacités de ces comportements ne sont pas des indicateurs valables de la théorie de l'esprit

selon elle. L'empathie et le perspective-taking sont des processus plus complexes. Cependant, aucune des études ne met en évidence une réelle compétence des primates non humains à maîtriser le concept de « voir » (Heyes 1998). Les critiques sur l'affirmation que les primates non humains sont capables de théorie de l'esprit font appel au principe de parcimonie, suggérant qu'un grand nombre de comportements complexes des primates peut être expliqué simplement par des processus d'apprentissages plus simples et plus basiques (Heyes 1998; Povinelli, Vonk 2003).

De plus, durant les années 1990, les chercheurs ont obtenu des résultats négatifs sur la compréhension de la perception visuelle chez les chimpanzés (Povinelli & Eddy 1996). Dans cette étude, les chimpanzés réclament de la nourriture aussi bien aux humains face à eux à visage découvert, qu'aux humains face à eux avec un panier sur la tête. Les auteurs expliquent qu'il peut y avoir un biais d'apprentissage et que les primates ont appris à pointer quand un expérimentateur leur fait face. Néanmoins, des résultats également négatifs ont été trouvés sur la compréhension des fausses croyances chez les chimpanzés (Call & Tomasello 1999).

Dans les années 2000, il a été mis en évidence que les chimpanzés sont capables de suivre le regard des autres congénères (Tomasello et al. 1998, 2003). Cependant, ce comportement peut correspondre à un comportement réflexe où l'individu regarde dans la direction de l'autre sans comprendre l'objet de son attention. Les chercheurs ont ensuite étudié si les chimpanzés sont capables de se déplacer pour obtenir un meilleur angle de vue sur la cible regardée par un expérimentateur humain et cachée par une barrière visuelle (Tomasello et al. 1999). Ils en sont capables. Dans une autre étude, les chimpanzés regardent même à nouveau l'expérimentateur lorsqu'ils suivent la direction du regard et qu'ils ne trouvent pas l'objet de l'attention (Call et al. 1998). Néanmoins, toutes ces découvertes ne prouvent pas que les chimpanzés comprennent ce que l'autre voit, et donc qu'ils en ont une interprétation mentale. Un consensus universel émerge alors de ces différentes études (Heyes 1998; Povinelli & Vonk 2003) : les capacités de la théorie de l'esprit sont uniques à notre espèce, *Homo sapiens*.

Les chimpanzés et les autres primates non humains ne sont pas capables de comprendre les états psychologiques de leurs congénères. En d'autres termes, les primates non humains ne pourraient pas prédire l'action des autres individus de leur espèce (Kaminski et al. 2008). Ils sont capables de prédire les réactions d'autrui dans de nombreuses situations, mais ces prédictions sont basées sur leurs expériences passées. C'est donc un processus d'apprentissage qui est mis en jeu. Les primates ne semblent pas comprendre les buts, les perceptions, les connaissances et les croyances qui guident les actions d'autrui.

Cependant, toutes les données ne vont pas dans le sens de ces conclusions. En effet, les études sur la tromperie intentionnelle mettent en évidence que cette capacité semble nécessiter plus qu'une simple compréhension superficielle du comportement d'autrui (Byrne & Whiten 1992).

De plus, certains chercheurs associent ces résultats négatifs au contexte expérimental de ces recherches (Hare et al. 2000; Hare 2001; Tomasello et al. 2003). Les études précédentes proposeraient des contextes non écologiquement valides pour les chimpanzés, qui utilisent le genre de communication coopérative autour d'une source de nourriture proposée par les paradigmes expérimentaux. En effet, ces expériences demandent aux singes de suivre un indice pour trouver un morceau de nourriture. Cette situation n'est pas adaptée aux comportements naturels des primates. Dans leur habitat naturel, les chimpanzés n'indiquent jamais à un autre individu la localisation d'une source de nourriture qu'eux-mêmes pourraient avoir. Ils sont en compétition pour la nourriture et ne la partagent que dans des circonstances particulières.

1.2 Une nouvelle approche expérimentale

Face à ce constat, des chercheurs mettent en place une nouvelle approche expérimentale. Les nouveaux protocoles sont basés sur des situations rencontrées quotidiennement par les sujets dans leur environnement naturel. Les sujets sont face à des paradigmes expérimentaux nouveaux pour lesquels l'hypothèse d'un apprentissage des règles comportementales rend difficile l'explication des résultats.

En effet, Hare et collaborateurs (2000) décident de reproduire des situations sociales plus naturelles pour les chimpanzés, dans lesquelles un chimpanzé subordonné est en compétition pour de la nourriture avec un autre congénère, un dominant. Pour cela, après avoir établi la hiérarchie au sein du groupe étudié, un dominant et un subordonné sont placés dans deux compartiments séparés par un compartiment central (figure 7). L'expérimentateur place deux sources de nourriture selon trois conditions : soit les deux sources sont visibles pour les deux individus, soit une des sources est cachée de la vue du dominant, mais est visible par le subordonné, soit les deux sources sont hors de la vue du dominant, mais restent visibles pour le subordonné. Les sources de nourriture sont cachées à l'aide d'une barrière visuelle. Soit les deux individus sont lâchés simultanément dans le compartiment central, dans lequel se trouve la nourriture (figure 7), soit le subordonné est lâché avec un temps d'avance, selon la condition. Dans chaque condition, le subordonné doit choisir entre un des deux morceaux de

nourriture et peut maximiser l'efficacité de son choix en prenant en compte l'accès visuel du dominant ou son manque d'accès visuel sur la nourriture. Aucun entraînement n'a été nécessaire pour préparer les individus à cette situation de compétition alimentaire. Dans toutes les expériences, les dominants obtiennent tous les morceaux qu'ils voient. Cependant, les subordonnés réussissent assez bien dans les trois conditions pour lesquelles ils ont un meilleur accès visuel pour la nourriture que le dominant ; par exemple quand seul le subordonné peut voir la nourriture. Dans certaines conditions, lorsque les deux individus ont accès à la nourriture en même temps, le subordonné pourrait prendre en compte le comportement du dominant, et simplement éviter la nourriture vers laquelle le dominant se dirige. Grâce à d'autres conditions expérimentales, cette hypothèse est écartée en donnant un temps d'avance au subordonné, lui permettant ainsi de faire un choix avant le lâché du dominant dans le compartiment où se trouve la nourriture. Cette étude suggère que les chimpanzés savent ce que leurs congénères peuvent et ne peuvent pas voir. De plus, ils semblent utiliser cette connaissance pour entreprendre des stratégies sociocognitives efficaces dans une situation naturelle de compétition alimentaire. Ceci signifie qu'ils sont capables de prendre en compte le point de vue d'un congénère et d'agir en fonction de la perception visuelle de ce dernier.

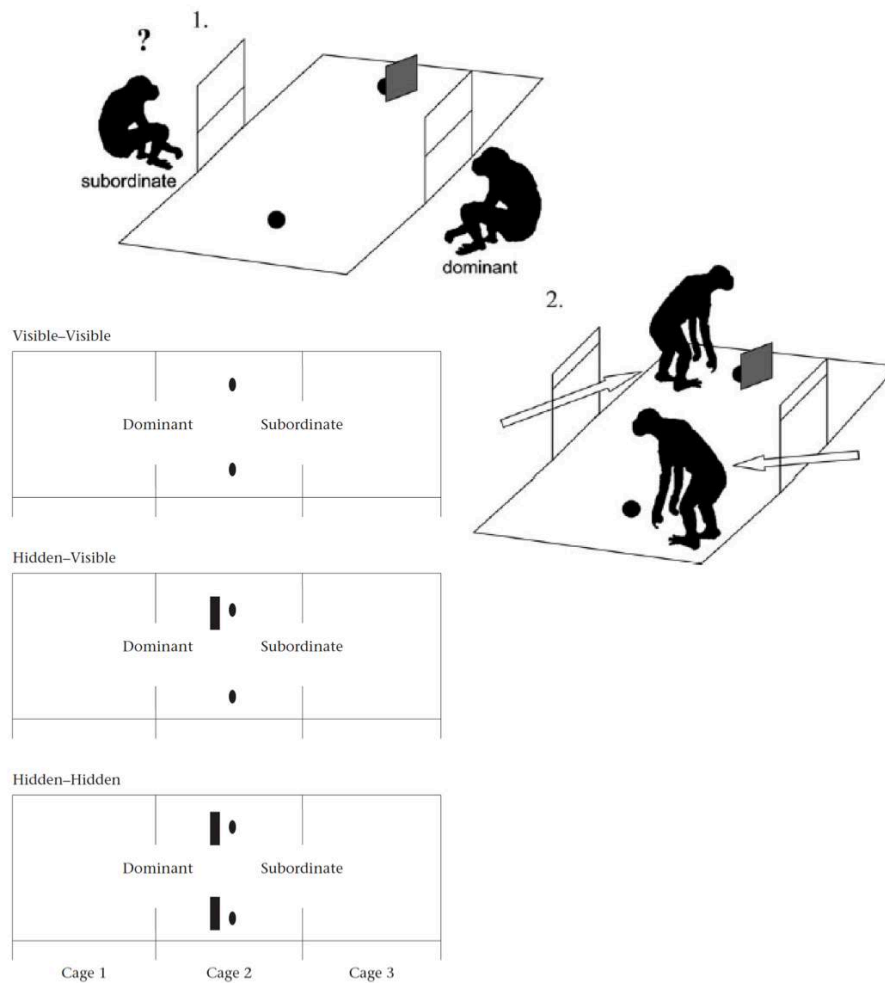


Figure 7 : Procédure expérimentale pour l'étude du perspective-taking visuel chez les chimpanzés (Hare et al. 2000)

Hare (2001) argue le choix de l'utilisation de paradigme de compétition pour étudier les capacités cognitives de la théorie de l'esprit chez les primates non humains, plutôt que des situations impliquant une coopération entre congénères. Il rappelle ainsi que la vie sociale des primates non humains est hautement compétitive. Ceci signifie que toutes les caractéristiques des primates, dont leurs capacités cognitives, ont probablement été façonnées par le besoin de compétition avec leurs congénères (Hare 2001). En se basant sur cette hypothèse, Hare conclut que les capacités cognitives sophistiquées des primates doivent être démontrées dans

des contextes de compétition, et non de coopération. Il suggère ainsi qu'une des mesures possibles de validité des expériences peut être basée sur le fait que les investigateurs ont intégré une composante de compétition dans leurs protocoles expérimentaux. Les nouvelles études, menées sur les capacités cognitives des primates, proposent alors une nouvelle approche expérimentale dans laquelle les chimpanzés sont en situation de compétition alimentaire avec un autre congénère. C'est ainsi qu'après de nombreux résultats négatifs, les expériences basées sur ces nouveaux protocoles ont révélé que les grands singes, en particulier les chimpanzés, sont capables de comprendre les actions et les perceptions des autres et ainsi de comprendre les états psychologiques d'autrui dans différentes situations (Hare et al. 2000; Tomasello et al. 2003; Call & Tomasello 2008).

En conclusion, il existe maintenant des preuves d'une attribution de l'état psychologique d'autrui chez les grands singes, comme il a pu être observé chez les enfants, au moins dans certains domaines. Sur la base de cette récente découverte, il semble peu probable que notre capacité à comprendre les états psychologiques des autres ait évolué entièrement après la séparation de l'Homme des autres grands singes, d'un point de vue phylogénétique (Call & Tomasello 2008; Fitch et al. 2010). Cependant, ces capacités d'attribution de l'état mental d'un autre individu n'ont été mises en évidence que chez les grands singes dans un premier temps.

1.3 Les autres singes sont-ils aussi capables de la théorie de l'esprit ?

Cette question reste à l'heure actuelle non résolue au vu du déséquilibre entre les données disponibles chez les grands singes, en particulier chez le chimpanzé, et les autres espèces de primates non humains. En effet, les récentes études sur l'évolution de l'intelligence chez les primates se caractérisent par un grand nombre d'études menées sur les grands singes et sur les enfants, mais trop peu chez les petits singes. Il existe ainsi un phénomène dit de « chimpocentrisme » (Beck 1982). Des données comparatives sur les singes sont donc nécessaires afin de mieux comprendre si ces capacités cognitives sont uniques à l'Homme et aux grands singes. On peut expliquer ce manque d'informations sur les « petits » singes par le fait que certaines études ont montré quelques évidences que les grands singes ont des capacités cognitives supérieures aux petits singes. Les auteurs de ces études en ont conclu que la différence entre les singes et les grands singes peut être liée principalement à leurs capacités de représentations mentales (Tomasello & Call 1997; Reader & Laland 2002).

Cependant, cette hypothèse de supériorité des grands singes semble être contredite par les découvertes de récentes études menées sur les « petits » singes. Il semble en effet que certaines espèces comprennent la perception visuelle et orale des autres individus (Flombaum & Santos 2005; Hattori et al. 2006; Overduin-de Vries et al. 2014; Santos et al. 2006). La perception des intentions a été mise en évidence chez des singes du Nouveau Monde, les capucins bruns (Phillips et al. 2009).

1.4 Comparaison inter espèce

Certains auteurs révèlent qu'ils ont obtenu des résultats comparables entre les petits singes de l'Ancien Monde et les grands singes, en utilisant des comparaisons interspécifiques (Herrmann et al. 2007). En effet, Herrmann et collaborateurs (2007) décident de créer une « batterie de tests de cognition des primates » (PCTB) construite sur la base de l'analyse théorique de la cognition des primates de Tomasello et Call (1997). Dans leur analyse, ils divisent la cognition des primates en cognition physique et cognition sociale, bien que dans leur habitat naturel, les primates peuvent utiliser ces deux types de capacités cognitives simultanément. Par exemple, ils fourragent pour chercher de la nourriture en même temps qu'ils sont en compétition avec les autres membres du groupe. En théorie, ces deux cognitions sont distinctes, car la cognition physique est en relation avec des objets inanimés et leurs relations spatio-temporelles, alors que la cognition sociale est en rapport avec les êtres animés et leurs intentions, actions, perceptions et connaissances. Dans leur étude, Herrmann et collaborateurs (2007) comparent les capacités pour ces 16 tâches de cognition physique et sociale entre des enfants humains de deux ans et demi, des chimpanzés et des orang-outangs. Ils trouvent que les enfants et les chimpanzés ont des capacités cognitives similaires lorsqu'il s'agit d'interagir avec le monde physique, mais les enfants ont des capacités cognitives sociales plus sophistiquées que les grands singes. Dans certaines études, les singes sont aussi performants que les grands singes en terme de compétences cognitives (Schmitt et al. 2012; Amici et al. 2010). Schmitt et collaborateurs (2012) procèdent également à une comparaison interspécifique entre les grands singes et certaines espèces de singes (macaques à longue queue et babouins olive) en utilisant les mêmes procédures expérimentales PCTB que Herrmann et collaborateurs (2007). Les singes ont de bonnes performances lors de tâches de cognition physique. Il n'y a pas de distinction entre les singes de l'Ancien Monde et les singes du Nouveau Monde dans le domaine de la cognition physique (Herrmann et al. 2007; Amici et al. 2010; Schmitt et al. 2012). Cette étude révèle que les chimpanzés sont plus performants

que les macaques uniquement dans les expériences de compréhension spatiale et d'utilisation d'outils. En effet, de simples comparaisons montrent que les chimpanzés ne sont pas plus performants que les babouins et les macaques dans les tâches sociocognitives. Enfin, Amici et collaborateurs (2010) ont mené une étude sur les possibles différences entre les singes (capucins, macaques à longue queue et singes araignées) et les grands singes (chimpanzés, bonobos, orang-outangs et gorilles) en mesurant leurs capacités cognitives à travers différentes tâches. Ils ne mettent pas en évidence d'irréfutables preuves permettant d'affirmer une différence globale des capacités cognitives entre les singes et les grands singes. Une explication basée sur la phylogénie est insuffisante pour justifier les variations interspécifiques au cours des différentes tâches. Cette étude révèle que les différentes espèces ont des performances différentes selon les différents tests. Les auteurs concluent que les différences cognitives entre les singes et les grands singes doivent certainement exister, mais leur existence semble être limitée à certaines capacités cognitives uniquement, telles que la conscience de soi.

Les résultats de ces différentes études nous amènent à nous questionner sur la relation, sans équivoque, entre la performance cognitive et la taille relative du cerveau. Elles remettent en question la théorie selon laquelle l'augmentation de la taille du cerveau est nécessairement liée à l'augmentation de l'intelligence (Deaner et al. 2007) et donc des capacités cognitives. Ces résultats soulignent également l'intérêt de la recherche sur l'évolution de la cognition chez les espèces de primates non humains pour mettre en évidence des déductions fiables concernant la dynamique de l'évolution de l'intelligence chez les primates.

Finalement, beaucoup d'études comparant les grands singes et les singes basent leurs conclusions sur les résultats d'expériences ou observations utilisant différentes méthodes. La différence de résultats pourrait être due au fait que les tests toucheraient divers domaines de la cognition. De plus, ces mêmes études comparent des grands singes hautement entraînés à des singes naïfs. Ceci surestimerait probablement les différences entre les grands singes et les singes (Tomasello & Call 1997). Néanmoins, ces nombreuses études ont permis de mettre en évidence que les chimpanzés comprennent la psychologie d'autrui en termes de perception et d'objectif, mais ne comprennent pas à part entière les croyances et les désirs des autres, comme en sont capables les humains. D'autres études sont encore nécessaires avant de pouvoir conclure sur les capacités sociocognitives des « petits » singes.

2. Les prérequis de la théorie de l'esprit

La théorie de l'esprit est une compétence complexe et élaborée, soutenue par de nombreux prérequis. Il existe différents prérequis plus ou moins complexes cognitivement tels que le suivi du regard, la perception de l'attention, la perception des intentions, le perspective-taking, la tromperie intentionnelle, la conscience de soi ou les fausses croyances. D'après la littérature scientifique et les nombreuses recherches menées sur les grands singes, nous avons vu qu'il existe aujourd'hui de nombreuses évidences permettant d'affirmer que les bonobos et les chimpanzés, les espèces les plus proches de l'Homme phylogénétiquement, pourraient posséder une théorie de l'esprit, au vu des nombreux prérequis qu'ils semblent posséder (Hare et al. 2000; Santos et al. 2006; Call & Tomasello 2008; Marticorena et al. 2011; MacLean & Hare 2012; Melis et al. 2006; Bräuer et al. 2005). Les autres espèces de grands singes semblent aussi disposer des prérequis nécessaires à l'instauration d'une théorie de l'esprit (Call, Tomasello 2008; Hare et al. 2001). Au vu d'un plus faible nombre d'études sur les autres espèces de primates non humains, les résultats sont moins affirmatifs. Il semble que seule une partie des prérequis nécessaires au développement de la théorie de l'esprit soit présente chez quelques autres espèces de primates. Les découvertes sur les différents prérequis sont développées par la suite, du suivi du regard à la perception des intentions, objet de notre étude expérimentale.

2.1 Suivi du regard (gaze following)

Le suivi du regard (« gaze following » en anglais) est défini comme « regarder où quelqu'un d'autre regarde » (Amici et al. 2009). Suivre la direction du regard d'un autre congénère offre beaucoup d'opportunités pour un animal social, telles que détecter des prédateurs ou trouver une source de nourriture cachée (Emery 2000). Le suivi du regard apporte aussi des informations qui aident à prédire le comportement d'un autre individu (Seyama & Nagayama 2005). C'est une compétence adaptative importante chez les espèces sociales. En psychologie, les chercheurs ont longtemps fait l'hypothèse que le développement de la co-orientation visuelle chez les hommes est nécessaire pour l'émergence du langage et de la cognition sociale (Bruner 1983; Csibra & Gergely 2006) et pour le développement des capacités de la théorie de l'esprit (Santos & Hauser 1999). En effet, selon Baron-Cohen et collaborateurs (1995), il existe un lien entre le suivi du regard et la théorie de l'esprit. Selon ces auteurs, la perception du regard est une étape cruciale dans le développement des

capacités qui permettent non seulement de comprendre l'attention d'un autre individu, mais aussi ses intentions. Les yeux peuvent être considérés comme une « fenêtre » sur l'esprit des autres.

En primatologie, les chercheurs se sont d'abord demandés si les primates non humains sont capables de suivre le regard d'un expérimentateur humain. Dans la plupart des études, un expérimentateur est situé devant le sujet et dirige son attention vers une certaine localisation en utilisant des indices comme l'orientation de la tête et/ou la direction des yeux. Dans ce genre de situation, les grands singes et les petits singes de l'Ancien Monde sont capables de suivre le regard de l'homme.

Bräuer et collaborateurs (2005) comparent les capacités de suivi du regard chez quatre espèces de grands singes (orang-outans, gorilles, bonobos et chimpanzés). Les résultats de cette étude renforcent l'idée que les grands singes sont capables de suivre le regard d'un expérimentateur humain.

Ferrari et collaborateurs (2000) étudient la capacité du suivi du regard chez une espèce de petits singes, des macaques à queue de cochon (*Macaca nemestrina*) et l'émergence de cette capacité au cours du développement. Dans un premier temps, ils constatent que les macaques sont capables de suivre le regard d'un expérimentateur en utilisant une combinaison d'indices basée sur l'orientation de la tête et des yeux. Ils remarquent que les jeunes macaques ne sont pas capables d'utiliser uniquement l'orientation des yeux, comparés aux individus adultes. Comme chez les humains, cette capacité se développe au cours de l'ontogenèse. Il semblerait que le passage à l'âge adulte est une période cruciale et indispensable pour le développement des capacités du suivi du regard.

Au contraire les primates prosimiens échouent aux expériences de suivi du regard (Itakura 1996). Cependant, la plupart de ces expériences impliquent des expérimentateurs humains. Dans la réalité, la co-orientation visuelle implique plus probablement le regard de congénères. En effet, certains auteurs affirment que l'étude du suivi du regard entre individus d'une même espèce est plus écologiquement valide (Neiworth et al. 2002; Ruiz et al. 2009).

Deux récentes études (Hattori et al. 2010; Kano & Call 2014) comparent les grands singes et les humains dans le suivi du regard de modèles intraspécifiques et allospécifiques, c'est-à-dire d'une espèce différente. Toutes les espèces suivent le regard d'un congénère, mais les résultats ne sont pas évidents quand le modèle est allospécifique. Les auteurs concluent que le suivi du regard est modulé à la fois par l'espèce du sujet, mais aussi par l'espèce du modèle,

chez les grands singes et les hommes.

Ainsi, plusieurs recherches ont étudié si les primates suivent de manière spontanée le regard d'un congénère. Tomasello et collaborateurs (1998) ont mené une étude comparative entre 5 espèces sur le suivi du regard entre congénères. Cette étude a été menée sur des chimpanzés et 4 espèces de singes de l'Ancien Monde (mangabeys (*Cercocebus atys torquatus*), macaques rhésus (*Macaca mulatta*), macaques à face rouge (*M. arctoides*), macaques à queue de cochon (*M. nemestrina*)). L'expérimentateur identifie une situation dans laquelle deux individus se font face. Il présente ensuite un morceau de nourriture au sujet (une orange) pour attirer son attention. Il mesure la réaction du congénère. Chez les 5 espèces étudiées, les individus suivent de manière spontanée le regard du congénère. Des résultats similaires ont été trouvés chez les tamarins (*Saguinus oedipus*) (Neiworth et al. 2002) et chez les ouistitis (*Callithrix jacchus*) (Burkart & Heschl 2007), singes du Nouveau Monde, ainsi que chez les lémuriens (*Lemur catta*), primates prosimiens (Shepherd & Platt 2007).

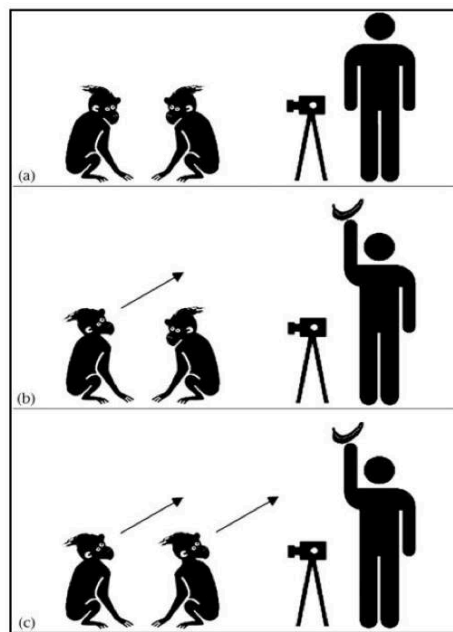


Figure 8 : Protocole expérimental du suivi du regard d'un congénère (Micheletta & Waller 2012)

- (a) Situation expérimentale où deux individus se font face. (b) L'expérimentateur montre le stimulus attractif au sujet qui le regarde. (c) Observation de la réaction du congénère.

L'utilisation d'un modèle de même espèce dans l'étude de suivi du regard présente aussi des problèmes méthodologiques. En effet, il est difficile de déterminer si un sujet a vu l'objet de l'attention de l'autre individu indépendamment du suivi du regard de cet individu. (Tomasello et al. 1998). L'utilisation de modèles vivants peut limiter le genre de questions que peut investiguer l'expérimentateur. C'est pourquoi certains auteurs ont préféré utiliser des stimuli photographiques sur écrans vidéo ou papier afin de mieux contrôler les indices disponibles pour le sujet ainsi que le temps d'exposition à cet indice (lémuriens : Ruiz et al. 2009; singes de l'Ancien Monde : Scerif et al. 2004; grands singes : Horton & Caldwell 2006).

Ruiz et collaborateurs (2009) ont étudié le suivi du regard des congénères, à l'aide de photos, chez deux espèces de lémuriens : lémuriens bruns (*Eulemur fulvus*) et lémuriens noirs (*Eulemur macaco*). Une source de nourriture est cachée derrière une des deux barrières. La photographie en couleur d'un lémurien mâle dominant, la tête et les yeux orientés soit vers la droite, soit vers la gauche, selon où l'expérimentateur a caché la nourriture, est la source d'information permettant au sujet de trouver la nourriture (figure 9). Cette étude révèle que ces deux espèces de primates prosimiens sont capables de suivre le regard d'un congénère, et d'utiliser cette information pour trouver de la nourriture cachée (figure 10). Finalement, toutes ces espèces sont capables de suivre la direction du regard d'un autre individu de leur espèce.

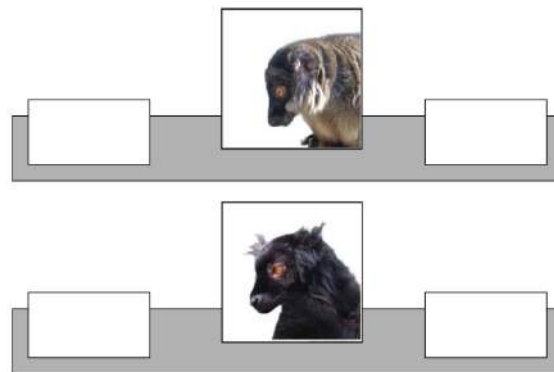


Figure 9 : Dispositif expérimental de l'étude de Ruiz et collaborateurs (2009)

Une représentation du dispositif et stimuli présentés aux lémuriens bruns (haut) et noirs (bas).

Une barrière opaque est posée de part et d'autre d'une plateforme pivotante. Après avoir furtivement déposé un raisin derrière une des barrières, l'expérimentateur place au centre de la plateforme une photographie d'un congénère connu dont la tête et les yeux sont orientés vers la barrière cachant la récompense.

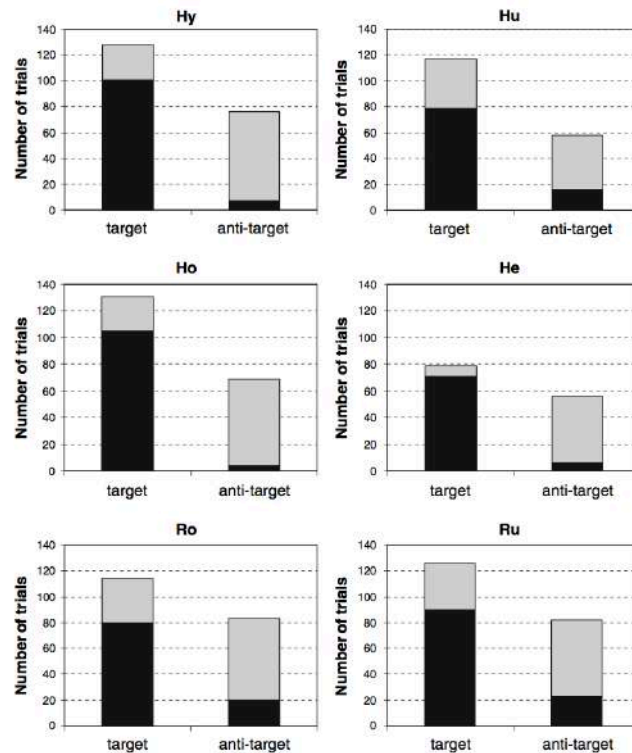


Figure 10 : Résultats expérimentaux de l'étude de Ruiz et collaborateurs (2009)

Données montrant la localisation de la première orientation visuelle ainsi que le choix final de la barrière, selon le sujet. Les essais durant lesquels le sujet se tourne en premier lieu vers la même localisation que le modèle (« target ») se situent sur la gauche. Les essais durant lesquels le sujet se tourne en premier lieu vers la localisation opposée au modèle (« anti-target ») se trouvent sur la droite. Tous les sujets se tournent significativement plus vers la localisation de la « target » plutôt que vers celle de l' « anti-target ». Ces données sont également divisées en choix corrects (noir) et choix incorrects (gris).

2.2 Perception de l'attention

En plus d'utiliser la direction du regard des autres congénères pour apprendre davantage sur leur environnement, les primates non humains semblent utiliser l'attention visuelle des autres pour communiquer. Les primates devraient alors comprendre les états attentionnels des autres et devraient utiliser des gestes directement liés à l'attention de l'autre : faire plus de

gestes quand le congénère peut le voir, et moins de gestes si l'autre individu ne le voit pas (Tomasello 1995). En effet, identifier l'état attentionnel d'un congénère permet de rendre la communication plus efficace et d'optimiser le coût de l'acte communicatif en choisissant le bon moment pour commencer à communiquer. La capacité de compréhension de l'attention chez les primates a été principalement étudiée dans un contexte de communication gestuelle.

Povinelli et Eddy (1996) étudient si les chimpanzés modifient de manière spontanée l'utilisation de leur geste de quémade selon l'état attentionnel de l'expérimentateur humain. Après un entraînement durant lequel les chimpanzés ont appris à utiliser un geste de quémade pour recevoir une récompense d'un expérimentateur humain, les sujets doivent choisir entre deux expérimentateurs dans différentes conditions. Par exemple, un expérimentateur peut voir le chimpanzé, l'autre non. Durant cette condition initiale, les auteurs ont remarqué que les chimpanzés utilisent plus de gestes quand l'expérimentateur est orienté vers eux, que lorsqu'il a le dos tourné. Dans les autres conditions cependant, les chimpanzés choisissent de façon aléatoire entre les deux expérimentateurs, ignorant les indices visuels. Il semblerait que les chimpanzés aient appris à choisir quand le visage d'un expérimentateur est visible. Povinelli et Eddy proposent que les chimpanzés comprennent ce que l'expérimentateur humain peut voir, mais ne sont pas capables d'utiliser ces informations pour créer une stratégie gestuelle.

Une autre étude menée sur les chimpanzés selon le même protocole révèle des résultats bien différents (Bullock et al. 2008). En effet, les chimpanzés quémadent préférentiellement vers l'expérimentateur qui peut les voir, sans avoir appris cela au cours de l'expérience. Il semblerait donc que l'entraînement important, utilisé par Povinelli et Eddy (1996) avant les manipulations expérimentales, ait éclipsé les vraies capacités sociocognitives des chimpanzés.

D'autres études, menées dans un contexte écologiquement plus proches pour les chimpanzés, mettent en évidence la capacité de ces primates à utiliser des indices d'attention visuelle de leurs congénères. Liebal et collaborateurs (2004) constatent que les chimpanzés utilisent plus de gestes visuels quand leur congénère destinataire est déjà attentif à eux.

Finalement, l'ensemble de ces études chez les grands singes rapporte des résultats contradictoires. Ces recherches montrent que les chimpanzés adaptent leurs signaux gestuels aux états attentionnels des autres, mais ne déterminent pas quels sont les indices spécifiques que les chimpanzés utilisent pour déterminer si un congénère peut les voir.

Kaminski et collaborateurs (2004) décident d'étudier les indices visuels pris en compte par différentes espèces de grands singes (chimpanzés, bonobos et orang-outans) pour savoir s'ils sont regardés par un autre. Ils varient les indices reliés à l'orientation du corps et du visage de l'observateur. Ils ont trouvé que lorsque le corps et le visage de l'expérimentateur sont orientés vers le sujet, les grands singes utilisent plus de gestes, comparé à quand uniquement le corps est orienté vers eux. Cependant, quand l'orientation du corps n'est pas dirigée vers eux, l'utilisation des gestes par les grands singes ne diffèrent pas selon l'orientation du visage. Il semble donc que les grands singes soient sensibles à l'orientation du visage seulement lorsque le corps de l'observateur est orienté vers eux. Kaminski et collaborateurs (2004) proposent comme hypothèse que l'orientation du corps indique aux sujets que l'observateur est en mesure d'agir (leur donner la nourriture) et que l'orientation du visage indique que l'observateur a un accès visuel (l'expérimentateur voit la nourriture). Donc les grands singes semblent faire plus de gestes de quémade quand un expérimentateur humain peut les voir (orientation du visage) et qu'il a de fortes chances de répondre (orientation du corps).

Une étude similaire a été menée chez les capucins bruns (*Sapajus apella*), mais les résultats s'avèrent négatifs si l'on se base uniquement sur leurs gestes de quémade (Hattori et al. 2006). En effet, ils ne semblent pas utiliser davantage le pointage pour obtenir de la nourriture, lorsque l'expérimentateur les regarde. Les auteurs émettent l'hypothèse que ce geste est acquis par un conditionnement opérant et n'a pas de fonction communicative pour les capucins. Néanmoins, les résultats sont positifs si l'on considère les alternances du regard. En effet, les capucins semblent regarder davantage l'expérimentateur lorsque celui-ci oriente sa tête vers le sujet les yeux ouverts.

De plus, des études chez les macaques rhésus et les macaques de tonkean ont révélé qu'ils prennent également en compte l'orientation du corps et de la tête de l'expérimentateur comme indices d'attention (Canteloup et al. 2015a, 2015b).

Un autre domaine, dans lequel les indices d'attention visuelle sont utiles, est lors de compétition pour des ressources peu abondantes. En effet, comprendre si les autres individus connaissent ou non l'emplacement d'une ressource peut offrir un avantage important lors de situations de compétition alimentaire. Des expériences similaires ont été conduites dans un contexte compétitif chez les macaques. Dans ce contexte, les résultats suggèrent que les

primates sont capables de reconnaître les indices d'attention visuelle chez un expérimentateur humain.

En effet, Hare et collaborateurs (2006) décident d'étudier si les chimpanzés sont capables de percevoir l'attention d'un expérimentateur compétiteur. Trois tests sont menés faisant intervenir l'orientation du corps et de la tête et/ou des barrières visuelles (figure 11). Pour le chimpanzé, le but de chaque essai est de récupérer une des deux sources de nourriture mises à disposition sans être repéré par l'expérimentateur qui, pendant l'entraînement, prend la nourriture s'il voit le sujet. Les résultats de cette étude révèlent que les chimpanzés sont capables d'utiliser les connaissances de leur compétiteur pour développer une stratégie de tromperie dans le but d'approcher la nourriture convoitée sans être vu. Ils évitent spontanément la nourriture que l'expérimentateur regarde en se basant sur l'orientation du regard et de la tête et non sur l'orientation du corps. Ils sont aussi capables d'utiliser des barrières visuelles derrière lesquelles ils peuvent se cacher pour récupérer le morceau de nourriture. Finalement, les chimpanzés semblent capables de percevoir l'attention d'un expérimentateur humain et d'utiliser cette information afin de mettre en place une stratégie à leur avantage.

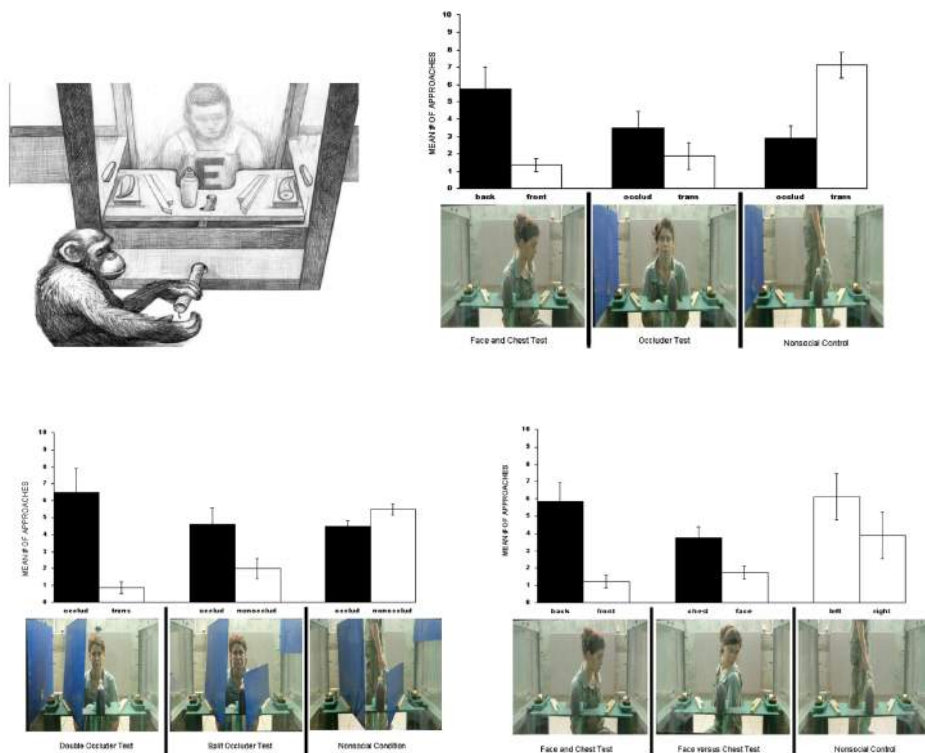


Figure 11 : Dispositif expérimental, photographies des manipulations expérimentales et résultats indiquant le nombre moyen d’approches dans chaque condition (Hare et al. 2006)

Flombaum et Santos (2005) étudient la compréhension de la perception d’un expérimentateur humain chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) lorsqu’il s’agit de lui voler de la nourriture (figure 12). Dans les deux premières expériences, l’orientation du corps de l’expérimentateur varie. Les macaques récupèrent la nourriture chez l’expérimentateur qui tourne le dos à la nourriture. Dans la troisième expérience, l’un des expérimentateurs tourne la tête de 90°, et dans la quatrième expérience, il détourne juste le regard. Dans les deux dernières expériences, des barrières visuelles sont utilisées afin de masquer la vue d’un des expérimentateurs. A travers différentes conditions, les singes volent toujours la nourriture de l’expérimentateur qui ne peut pas les voir. Comme les chimpanzés (Hare et al. 2006), les macaques rhésus reconnaissent avec succès et interprètent les états attentionnels de leurs compétiteurs.

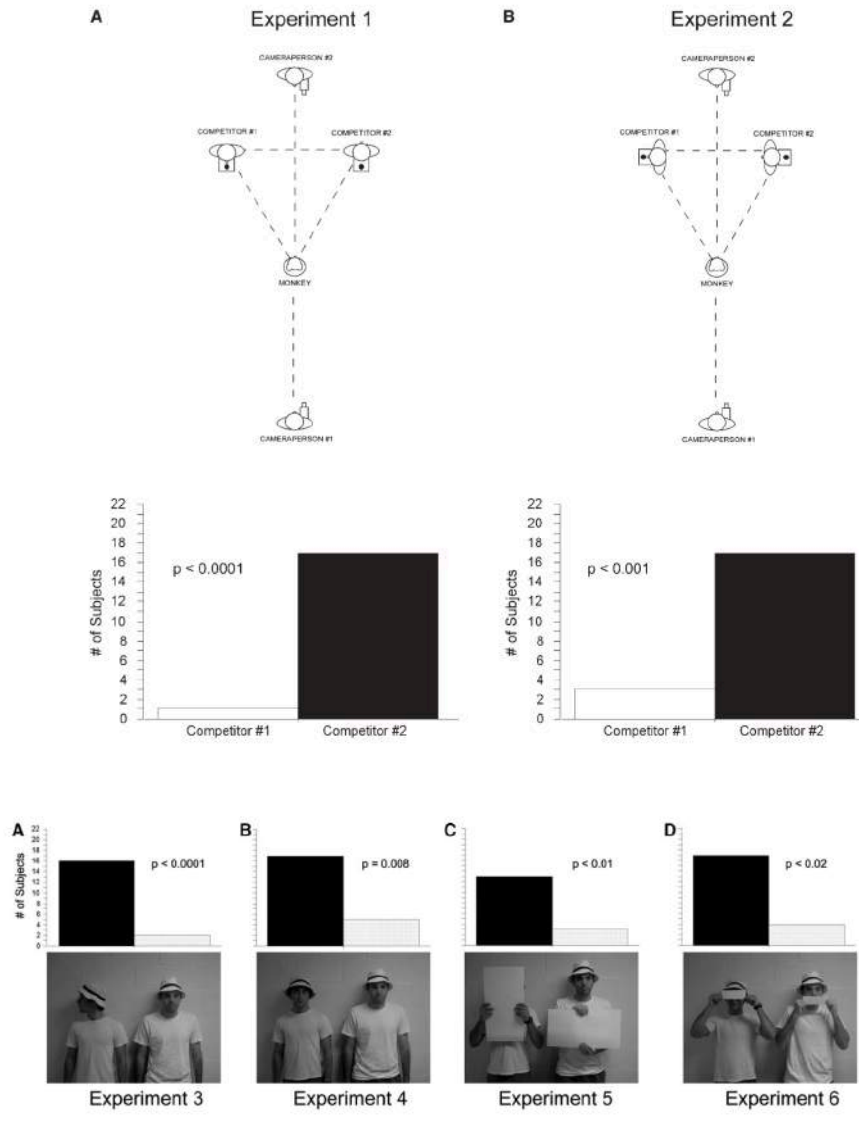


Figure 12 : Dispositif expérimental comprenant six conditions de l'étude de Flombaum et Santos (2005)

Dans les 6 conditions, les sujets prennent la nourriture à l'expérimentateur qui ne peut pas les voir.

Il existe ainsi de fortes évidences permettant d'affirmer que les grands singes et les singes sont sensibles à l'état attentionnel d'autrui. Il n'est cependant pas évident d'identifier quels indices sont plus pertinents pour eux pour comprendre ces états d'attention. La majorité des études sur les grands singes révèle qu'ils sont sensibles à l'orientation du corps (Kaminski et al. 2004; Krause & Fouts 1997; Liebal et al. 2004; Povinelli & Eddy 1996) et à l'orientation du visage (Kaminski et al. 2004; Tempelmann et al. 2011), mais aussi à des indices plus subtiles tels que l'état des yeux (Barth et al. 2005; Bethell et al. 2007; Hostetter et al. 2006). Plusieurs études sur les singes rapportent principalement une discrimination de l'orientation du visage et du corps d'un expérimentateur humain (mangabeys : Maille et al. 2012; babouins : Meunier et al. 2013; Vick & Anderson 2003; macaques : Canteloup et al. 2015a, 2015b). Une étude récente a aussi montré que les babouins sont sensibles à l'état des yeux (Bourjade et al. 2014).

2.3 Perspective-taking

Le perspective-taking est un des prérequis de la théorie de l'esprit et correspond à la capacité d'un individu à considérer les choses d'un point de vue autre que le sien (Bräuer et al. 2005; Burkart & Heschl 2007; Okamoto-Barth et al. 2007). Il occupe des liens étroits avec les autres prérequis tels que les capacités à percevoir l'état attentionnel et les intentions d'autrui, ainsi que la perception de l'environnement d'un congénère. Les premières études sur le perspective-taking ont été entreprises il y a une quinzaine d'années. Ces études ont été menées sur les deux sous-catégories de perspective-taking : auditif et visuel.

2.3.1 Perspective-taking visuel

Les dispositifs expérimentaux pour analyser le perspective-taking visuel se sont améliorés au cours des années et prennent plus en compte le contexte écologique des espèces étudiées. Il en existe deux types. Les premiers dispositifs sont en lien direct avec les capacités de suivi de regard, comme la capacité de suivi du regard d'un expérimentateur autour de barrières visuelles (Bräuer et al. 2005; Okamoto-Barth et al. 2007; Amici et al. 2009). Le deuxième type de dispositifs est plus écologiquement valide pour les primates, car c'est un dispositif basé sur la compétition, notamment alimentaire, entre deux individus : soit deux primates non humains, soit un primate non humain et un expérimentateur humain. Il fait intervenir une nourriture rare et appétante pour les sujets. En général, l'une des deux sources

alimentaires est visible pour les deux individus et l'autre cachée pour l'un des deux par une barrière visuelle.

Dans un premier temps, beaucoup d'études sur le perspective-taking visuel ont été réalisées sur les grands singes (Hare et al. 2000; Bräuer et al. 2005). Une étude, basée sur le premier type de dispositif, faisant intervenir les capacités de suivi du regard, compare quatre espèces de grands singes : des orang-outans, des gorilles, des bonobos et des chimpanzés (Bräuer et al. 2005). Dans la première expérience, les auteurs étudient la capacité de suivi du regard de l'expérimentateur humain chez les quatre espèces. L'expérimentateur regarde le plafond ou droit devant lui. Tous les sujets de chaque espèce suivent la direction du regard de l'homme. Parfois, certains d'entre eux regardent à nouveau lorsqu'ils ne trouvent pas l'objet d'intérêt du regard. Dans une deuxième expérience, l'expérimentateur humain regarde derrière différentes sortes de barrières visuelles (figure 13). Les résultats montrent que les individus de chaque espèce se déplacent jusqu'à ce qu'ils voient ce que l'expérimentateur regarde derrière la barrière visuelle. Les résultats de cette étude renforcent l'idée que les grands singes sont capables non seulement de suivre le regard d'un autre individu, mais aussi de prendre en compte la perspective visuelle de l'autre.

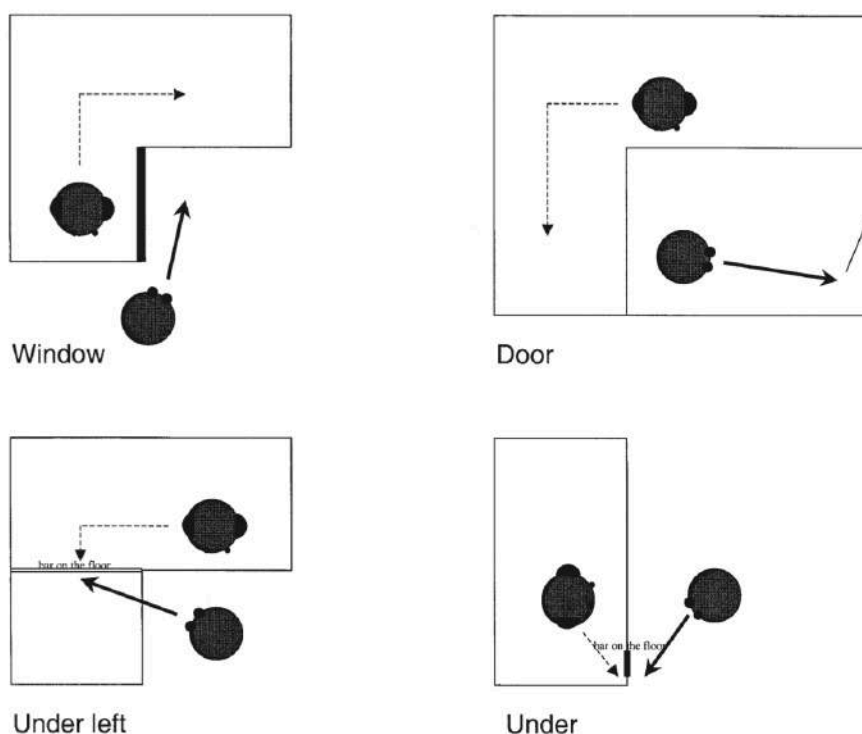


Figure 13 : Diagramme des quatre conditions expérimentales utilisées dans l'étude de Bräuer et collaborateurs (2005)

L'emplacement de l'expérimentateur humain, le positionnement initial du singe et son déplacement (flèche en pointillée) sont indiqués.

Les chercheurs se sont plus récemment intéressés à savoir si les grands singes sont les seuls primates non humains à posséder ces capacités cognitives du perspective-taking. De récentes études ont révélé quelques résultats positifs chez les petits singes. En effet, Overduin-de Vries et collaborateurs (2014) ont étudié si les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) comprennent ce que leurs congénères peuvent voir dans un contexte de compétition alimentaire. Après l'établissement de la hiérarchie déterminée pour connaître les règles de priorité à la nourriture, un subordonné doit choisir entre deux sources de nourriture. L'une est cachée pour le dominant, l'autre est visible pour les deux individus (figure 14). Pour déterminer si les macaques sont capables de perspective-taking visuel, les indices tels que le

premier choix réalisé par le subordonné et le nombre de morceaux obtenus sont utilisés. Comme chez les chimpanzés (Hare et al. 2000), les auteurs observent que le subordonné choisit préférentiellement la nourriture cachée pour le dominant. Contre toute attente, ils ont constaté que certains sujets subordonnés étaient capables d'obtenir les deux morceaux de nourriture, malgré la présence du dominant. Lorsque le sujet obtenait les deux morceaux, il allait d'abord chercher le morceau visible, puis récupérait le morceau non-visible après. Ce genre de comportement stratégique a été observé chez des chimpanzés dominants dans une situation de compétition similaire (Hare et al. 2000). Cette stratégie semble donc exister aussi chez les subordonnés.

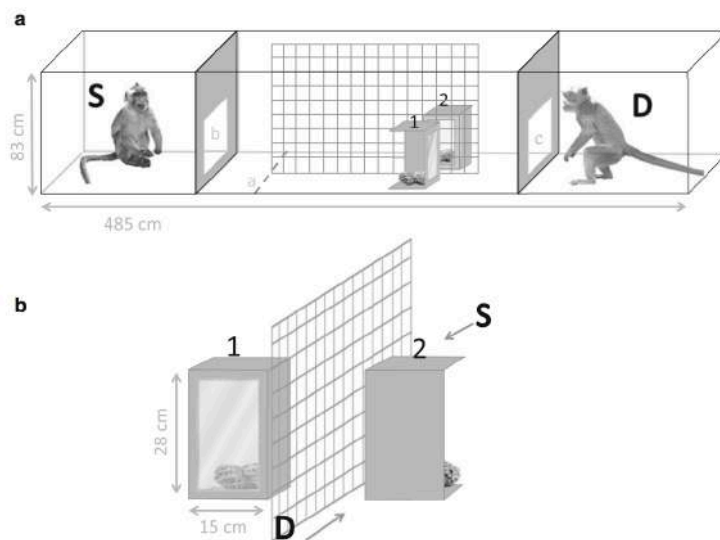


Figure 14 : Protocole expérimental pour l'étude du perspective-taking visuel chez les macaques à longue queue (Overduin-de Vries et al. 2014)

Schéma expliquant **a)** la cage complète de test et **b)** un détail de la cage de test incluant les barrières. Les chiffres « 1 » et « 2 » font référence aux barrières avec la nourriture visible (1) et la nourriture cachée (2). Les lettres grises font référence à : (a) la ligne imaginaire que les subordonnés doivent franchir avant que le dominant soit relâché durant les essais, (b) la fenêtre transparente dans la porte des subordonnés et (c) la fenêtre dans la porte des dominants qui est, soit un miroir empêchant le dominant de voir les boîtes avant que les portes s'ouvrent, soit un plexiglas transparent. « S » indique la localisation des sujets, alors que « D » fait référence à la localisation du dominant.

Les résultats sur l'étude de la capacité de perspective-taking visuel chez les ouistitis (*Callithrix jacchus*) sont plus mitigés (Burkart & Heschl 2007). Une première expérience a révélé que la capacité des ouistitis à suivre le regard des autres congénères est associée à la compréhension de ce que les autres voient ou ne voient pas, selon le même dispositif expérimental utilisé chez les chimpanzés (Hare et al. 2000; Burkart & Heschl 2007). Cependant lorsqu'on introduit une barrière visuelle opaque dans le dispositif, les ouistitis ne semblent pas comprendre l'accès visuel de l'expérimentateur humain. Ils continuent à utiliser le suivi du regard comme un indice pour trouver la nourriture cachée, mais ne prennent pas en compte que l'expérimentateur ne voit pas derrière la barrière opaque. Ces résultats négatifs sont notamment expliqués par la faible validité écologique d'un tel dispositif, où c'est le suivi d'un regard humain qui est source d'information, et non le regard d'un congénère. Pour trouver une explication à ces résultats contradictoires, les auteurs mènent une troisième expérience visant à examiner si les ouistitis ont une prédisposition à considérer un objet regardé par un individu comme appartenant à cet individu. Les résultats de cette dernière expérience s'avèrent positifs. Finalement, Burkart et Heschl (2007) concluent que les ouistitis sont capables d'extrapoler correctement la direction du regard d'un congénère, mais ne comprennent pas son accès visuel. Enfin, dans leur étude, Amici et collaborateurs (2009) mettent en évidence que les singes araignées (*Ateles geoffroyi*) et les capucins bruns (*Sapajus apella*) possèdent quelques capacités de perspective-taking visuel. Mais l'absence d'alternance de regard entre l'objet d'intérêt et l'expérimentateur suggère qu'il y a probablement une différence de capacités par rapport aux grands singes.

2.3.2 Perspective-taking auditif

Les études du perspective-taking auditif sont plus récentes (Santos et al. 2006; Bray et al. 2014) et ont été menées sur un nombre restreint d'espèces à l'heure actuelle. Le dispositif pour étudier le perspective-taking auditif est le même que celui utilisé pour le perspective-taking visuel, basé sur la compétition alimentaire entre deux individus. Cependant une composante sonore, et non visuelle, est prise en compte.

Dans leur étude sur le perspective-taking auditif, Santos et collaborateurs (2006) se sont demandés si les macaques rhésus savent ce qu'un autre individu entend et n'entend pas. Le dispositif expérimental fait à nouveau intervenir une situation de compétition entre deux individus : un macaque rhésus et un expérimentateur humain. Ce dernier place un morceau de nourriture dans deux boîtes. L'une des boîtes est bruyante et émet un son à son ouverture,

alors que l'autre boîte est silencieuse. Dans la première expérience, après avoir placé la nourriture dans les boîtes, l'expérimentateur humain détourne son attention des boîtes en regardant le sol assis tête baissée (figure 15). Le sujet doit alors choisir de prendre un morceau de nourriture dans l'une des deux boîtes. Il a vu l'expérimentateur placer la nourriture dans les boîtes et sait quelle boîte est bruyante et laquelle ne l'est pas. Dans cette première expérience, les macaques choisissent préférentiellement la boîte silencieuse, pour ne pas alerter le compétiteur humain (figure 16). Ces résultats suggèrent donc que les macaques prennent en compte ce que l'expérimentateur peut entendre ou ne pas entendre. Cela concorde avec les résultats trouvés suggérant que ce même groupe de macaques rhésus prennent en compte ce que l'expérimentateur peut voir ou ne pas voir (Flombaum & Santos 2005). Néanmoins, Santos et collaborateurs (2006) pondèrent leurs résultats en faisant l'hypothèse que les singes choisissent préférentiellement la boîte silencieuse par peur du bruit émis par l'autre boîte. Ils mènent alors une deuxième expérience avec le même dispositif expérimental, mais cette fois-ci l'expérimentateur garde son attention sur les boîtes. Les auteurs constatent alors que les singes choisissent au hasard entre les deux boîtes. Ces résultats suggèrent que non seulement les macaques rhésus comprennent ce que l'expérimentateur voit ou ne voit pas, mais ils semblent aussi comprendre la pertinence de l'information auditive. Les résultats de la deuxième expérience révèlent aussi que le choix des singes, lors de la première expérience, n'est pas influencé par la peur du bruit.



Figure 15 : Photographie du compétiteur humain face aux deux boîtes dans l'étude de Santos et collaborateurs (2006)

Les deux boites sont identiques. L'un fait du bruit quand elle est ouverte, l'autre non.

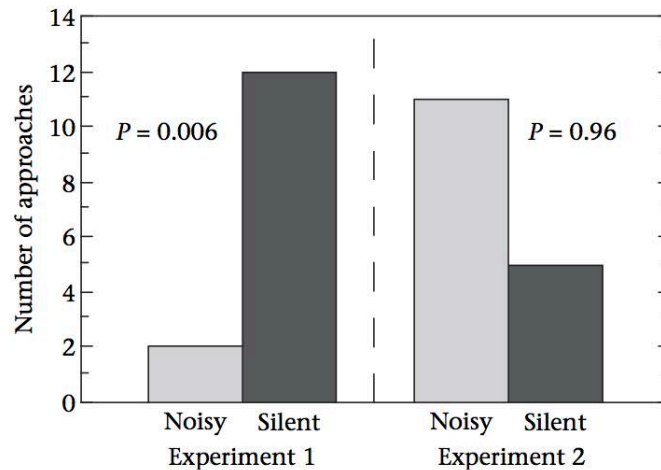


Figure 16 : Nombre d’approches des sujets vers la boîte silencieuse (silent) et la boîte bruyante (noisy) lors des deux expériences dans l’étude de Santos et collaborateurs (2006)

Des résultats similaires ont été trouvés chez les chimpanzés (Melis et al. 2006). Dans cette étude, les chimpanzés sont mis en compétition alimentaire avec un expérimentateur humain. Ils choisissent une porte silencieuse, plutôt que bruyante, pour récupérer un morceau de nourriture, sans être entendu par l’expérimentateur. Les résultats de l’étude de Bray et collaborateurs (2014) confirment que les lémuriers sont sensibles au fait que d’autres individus les voient, mais ne semblent pas sensibles au fait que d’autres les entendent.

Il semble donc que le modèle le plus adapté pour l’étude du perspective-taking, aussi bien visuel, qu’auditif, est celui qui implique de la compétition, en particulier alimentaire. Il est plus écologiquement valide pour les primates non humains que le modèle impliquant de la coopération (Santos et al. 2006; Burkart & Heschl 2007; Call & Tomasello 2008; Marticorena et al. 2011; Gretscher et al. 2012; Bray et al. 2014). Pour les chimpanzés et les bonobos, qui sont les primates non humains les plus proches de l’homme phylogénétiquement, les nombreuses études ont permis de lever le doute sur leurs capacités de perspective-taking (Bräuer et al. 2005; Okamoto-Barth et al. 2007; Kaminski et al. 2008; MacLean & Hare 2012; Hare et al. 2001). Bien que le nombre d’études sur les autres espèces de primates non humains soit encore trop faible, les premiers résultats mettent en évidence que certaines espèces de

« petits » singes semblent également capables de perspective-taking (macaque rhésus : Santos et al. 2006; macaques cynomolgus : Overduin-de Vries et al. 2014; ouistitis : Burkart & Heschl 2007; capucins bruns : Amici et al. 2009).

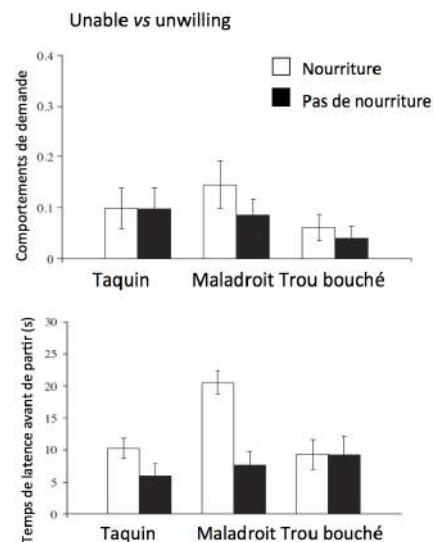
2.4 Perception des intentions (perspective-taking intentionnel)

Le perspective-taking intentionnel est un type particulier de perspective-taking. Il s'agit de la possibilité pour un sujet de comprendre les intentions d'autrui. « L'intention est un état implicite, non observable et va correspondre à la volonté ou un désir qui précède une action. C'est donc une représentation préalable de l'acte. » (Doron & Parot 2007). D'après cette définition, l'intention est un état inobservable. L'étude du perspective-taking intentionnel est donc difficile à réaliser et nécessite l'utilisation de modèles indirects.

Depuis la première étude sur la perception des intentions chez les chimpanzés de Premack et Woodruff (1978), les dispositifs d'analyse de la capacité de percevoir les intentions d'autrui ont beaucoup évolué (cf chapitre 1 paragraphe 1.1). Dans l'étude de Povinelli et collaborateurs (1998), les chimpanzés doivent choisir entre deux expérimentateurs. L'un renverse accidentellement du jus de fruit par terre, l'autre le renverse délibérément. Les résultats mettent en évidence une préférence des chimpanzés pour expérimentateur « maladroit ». Il est difficile de tirer des conclusions de cette expérience. En effet, il est possible que les sujets réagissent simplement à l'émotion ressentie face au comportement de l'expérimentateur. Toutes ces premières études ont été des échecs. La conclusion des chercheurs a alors été que les primates non humains sont incapables de comprendre les états intentionnels des autres.

D'autres affirment que les tâches demandées aux primates ne sont pas adaptées à leur écologie. De plus, les capacités cognitives nécessaires pour résoudre ce type de tâches sont trop importantes pour eux. Certains auteurs ont alors remis en question ces dispositifs expérimentaux (Call et al. 2004; Call & Tomasello 2008) et d'autres modèles plus adaptés ont été mis au point. Call et collaborateurs (2004) mettent en place un nouveau dispositif nécessitant un entraînement moins important que les études précédentes, ainsi que plusieurs conditions expérimentales et conditions de contrôle pour éviter un maximum d'explications alternatives. Dans leur étude de la perception de l'intention chez les chimpanzés, ils se sont basés sur des comportements plus naturels, comme le comportement de frustration. Le

chimpanzé est face à un expérimentateur humain lui donnant de la nourriture à travers un trou dans une vitre en plexiglas. Aucun entraînement n'est fourni aux chimpanzés. Dans la première condition, l'expérimentateur peut donner de la nourriture à travers le trou, mais ne le fait pas, et ce volontairement (mal intentionné). Dans la deuxième condition, l'expérimentateur est incapable de donner la nourriture à travers le trou qui est trop petit (incapable). Les auteurs observent que les chimpanzés produisent plus de comportements et quittent plus rapidement le sas expérimental lorsque l'expérimentateur refuse de donner la nourriture, comparé à lorsqu'il ne peut pas (figure 17). Il semble donc que les chimpanzés soient sensibles aux intentions des autres. Ils sont capables de reconnaître la différence entre le fait que l'expérimentateur ne lui donne pas la nourriture parce qu'il ne veut pas, et le fait que l'expérimentateur ne lui donne pas parce qu'il ne peut pas.



Call et al. 2004

Figure 17 : Photographie du dispositif expérimental et résultats de l'étude de Call et collaborateurs (2004)

Suite à la découverte que les chimpanzés sont sensibles aux intentions humaines (Call et al. 2004), Phillips et collaborateurs (2009) ont étudié cette capacité chez des primates non humains plus éloignés de l'homme, phylogénétiquement, en s'intéressant aux capucins bruns (*Sapajus apella*). Dans la première expérience, les conditions expérimentales sont similaires à

celles utilisées dans l'étude de Call et collaborateurs (2004). Trois conditions sont utilisées dans lesquelles l'expérimentateur humain est incapable de fournir le morceau de nourriture : soit il ne peut pas faire passer la nourriture par le trou de plexiglas, soit il laisse tomber accidentellement le morceau de nourriture, soit il ne veut pas donner la nourriture (figure 18). Le temps que met le sujet pour quitter le dispositif expérimental est enregistré. Les résultats observés sont similaires à ceux des chimpanzés (Call et al. 2004) et révèlent que les capucins quittent plus rapidement la zone de test quand l'expérimentateur humain ne veut pas donner la nourriture intentionnellement, comparé à lorsque l'expérimentateur fait tomber le morceau. Cependant aucune différence significative n'est observée lorsque l'expérimentateur ne veut pas donner le morceau et lorsqu'il ne peut pas (trou de plexiglas trop petit). Les auteurs font l'hypothèse que les capucins, mais aussi les chimpanzés dans l'étude de Call et collaborateurs (2004), sont sensibles à l'action de l'expérimentateur, et non à son intention. Pour contredire cette hypothèse, ils mènent une deuxième expérience où seulement deux conditions sont prises en compte, avec une action physique similaire : expérimentateur « incapable » versus expérimentateur « refusant ». Les résultats révèlent que les sujets quittent trois fois plus rapidement le sas expérimental lors de la condition « refusant » comparée à la condition « incapable ». Cela révèle que les capucins ne réagissent pas en fonction de l'action de l'expérimentateur. Finalement les résultats de cette étude montre que, comme pour les humains (Behne et al. 2005) et les chimpanzés (Call et al. 2004), les capucins sont sensibles à l'intention des autres.



Figure 18 : Protocole expérimental de la perception des intentions chez le capucin brun : « incapable » (à droite) versus « refusant » (à gauche) (Phillips et al. 2009)

En conclusion, les nouveaux paradigmes expérimentaux démontrent que les chimpanzés et d'autres espèces de primates non humains semblent avoir cette capacité de perspective-taking intentionnel (Call et al. 2004; Phillips et al. 2009; Marticorena et al. 2011).

CHAPITRE III : PRESENTATION DES
ESPECES ETUDIEES : LES
CAPUCINS MOINES, *Cebus capucinus*
ET LES CAPUCINS BRUNS, *Sapajus*
apella

1. Les capucins au sein de l'Ordre des Primates

1.1 Les genres *Cebus* et *Sapajus*

Les capucins se situent au sein de l'ordre des primates, du semi-ordre des Haplorhini, du sous-ordre des *Anthropoidea*, de l'infra ordre des *Platyrrhini*, appelés singes du Nouveau Monde, de la super famille des Ceboidea et de la famille des Cebidae. La classification des capucins a été remise en question il y a quelques années. Les capucins sont désormais divisés en deux genres : *Cebus* et *Sapajus* en raison des différences morphologiques, biogéographiques, écologiques et comportementales existantes (Lynch Alfaro et al. 2012). Le genre *Cebus* comporte aujourd'hui le capucin moine (*Cebus capucinus*), le capucin à front blanc (*Cebus albifrons*), le capucin pleureur (*Cebus olivaceus*) et le capucin de Ka'apor (*Cebus kaapori*). Le genre *Sapajus* comporte le capucin brun (*Sapajus apella*), le capucin à poitrine jaune (*Sapajus xanthosternos*), le capucin barbu (*Sapajus libidinosus*), le capucin noir (*Sapajus nigritus*), le sapajou à grosse tête (*Sapajus macrocephalus*), le sapajou du Paraguay (*Sapajus cay*), le sapajou huppé (*Sapajus robustus*) et le sapajou blond (*Sapajus flavius*).

1.2 Les espèces *Cebus capucinus* et *Sapajus apella*

Selon Rylands et collaborateurs (2000), l'espèce *Cebus capucinus* comprendrait quatre sous-espèces : *Cebus capucinus capucinus*, *Cebus capucinus limitaneus*, *Cebus capucinus imitator* et *Cebus capucinus curtus*. Cependant ces sous-espèces ne sont pas considérées par d'autres auteurs (Groves 2001).

Selon Groves (2001), l'espèce *Sapajus apella* comprendrait six sous-espèces : *Sapajus apella apella*, *Sapajus apella fatuellus*, *Sapajus apella macrocephalus*, *Sapajus apella peruanus*, *Sapajus apella tocantinus* et *Sapajus apella margaritae*.

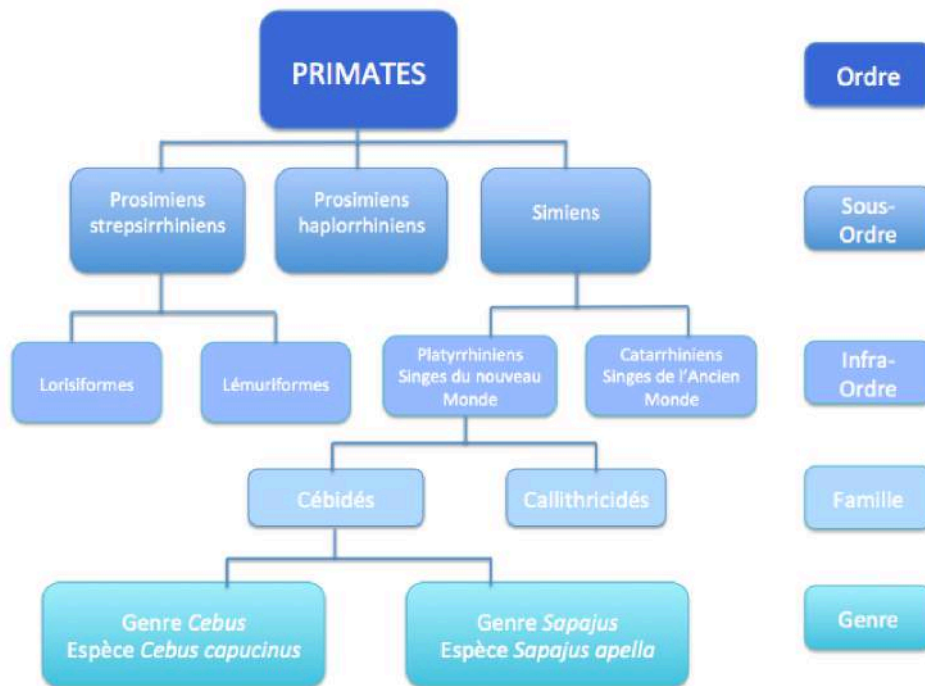


Figure 19 : Classification des genres *Cebus* et *Sapajus* au sein de l'ordre des primates

2. Description morphologique

Les capucins sont des singes de taille moyenne, robustes, dont le dimorphisme sexuel est modéré. Ils ont des bras et des jambes de même longueur, un ratio cerveau/corps important et une queue semi-préhensile, leur servant de 5^{ème} membre (Fragaszy et al. 2004). Une femelle adulte pèse environ 2,3kg et un mâle adulte 3,1kg (Ford & Davis 1992). La couleur du pelage est très variable selon l'espèce, allant du blanc jusqu'au noir (figure 20). Généralement la fourrure de la poitrine est plus claire que le dos, les membres et la queue, plus sombres. La peau de la face est pâle. Les capucins possèdent également une mâchoire robuste et de larges canines.



Figure 20 : Faces de mâles adultes de différentes espèces de capucins

Ligne du haut, de gauche à droite : *C. albifrons*, *C. olivaceus*, *C. kaapori*, *C. capucinus*.

Ligne du bas, de gauche à droite : *S. nigritus*, *S. xanthosternos*, *S. flavius*, *S. apella*

(Lynch Alfaro et al. 2012)

3. Traits d'histoire de vie

3.1 Reproduction

La femelle atteint sa maturité sexuelle vers l'âge de 5 ans. La gestation dure entre 157 et 167 jours (Freese & Oppenheimer 1981), soit environ 5 mois. La femelle met au monde un seul petit par portée et très rarement des jumeaux. En moyenne, l'intervalle entre deux naissances est de 26,4 mois (Fedigan & Rose 1995), soit tous les 2 ans environ. Chez les capucins, comme chez d'autres espèces de singes du Nouveau Monde, les femelles ont un clitoris en forme de pénis qui peut prêter à confusion lorsque l'on cherche à identifier le sexe des individus. Le mâle est apte à se reproduire à partir de l'âge de 7 ans. Cependant selon certains auteurs, ils atteignent leur maturité physique vers l'âge de 10 ans (Jack & Fedigan 2004a, 2004b). Les capucins sont polygames. Les femelles et les mâles ont de multiples partenaires au cours de leur vie. Au moment de l'oestrus, aucun changement morphologique n'est observé chez la femelle. Elle n'exprime pas de signes visibles de chaleurs et peut accepter des accouplements non féconds. Le cycle oestral dure 20 jours en moyenne. Le

comportement reproducteur est peu perceptible chez ces espèces. Cependant certains auteurs ont décrit des comportements juste avant les montes, tels que des échanges de regards et des inclinaisons de tête réciproques entre les deux partenaires, mais aussi des « duck face », des « pirouettes », des « sniffing urine » et des « looking between legs » (Manson, Perry, Parish 1997).

3.2 Naissance

Il n'y a pas de saison de reproduction mise en évidence, mais certains chercheurs ont constaté un pic des naissances durant la saison sèche, de Janvier à Avril (Oppenheimer 1968; Mitchell 1989; Fedigan et al. 1996). A la naissance, le petit pèse environ 300g et est immédiatement capable de s'agripper aux poils de sa mère. Le petit est porté sur le dos de sa mère. Les premiers soins apportés aux petits sont assurés par la mère. Les femelles portent, protègent et nourrissent les petits jusqu'à ce qu'ils soient capables de s'occuper d'eux même. Ils sont sevrés vers l'âge d'un an. A partir de l'âge de 2 mois, ils s'émancipent petit à petit en s'accrochant au dos d'autres singes du groupe, puis en partant en exploration et en nouant des liens avec d'autres membres du groupe.

3.3 Longévité

Maintenu en captivité dans de bonnes conditions de vie, la longévité moyenne d'un capucin est de quarante années. Néanmoins, le record actuel de durée de vie d'un capucin en captivité est détenu par un capucin moine et est de 55 années (Hakeem et al. 1996). Les observations n'ont pas permis d'estimer la longévité des capucins en milieu naturel. Cependant Fragaszy et collaborateurs (2004) estiment que la durée de vie dans ces conditions naturelles est inférieure à celle observée chez les capucins maintenus en captivité.

4. Mode de vie du capucin

4.1 Distribution géographique et habitat

Les capucins vivent en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. La distribution diffère selon les espèces (figure 21). Le capucin est un quadrupède arboricole qu'on retrouve dans tous les types de forêts néotropicales : les forêts tropicales humides et sèches, les mangroves, les forêts inondées, les forêts sèches, ainsi que les forêts-galeries (Freese & Oppenheimer

1981). D'après Wolfheim (1983), les capucins peuvent vivre jusqu'à 2100 mètres d'altitude. Il colonise également les zones d'habitation humaine, par exemple les orangeries, les plantations de maïs et de cacao. La taille du territoire du capucin dépend de l'importance des groupes et de sa capacité à le nourrir. Le capucin est un singe arboricole qui évolue dans la canopée moyenne entre 8 et 15 mètres. Il descend à terre pour fourrager.

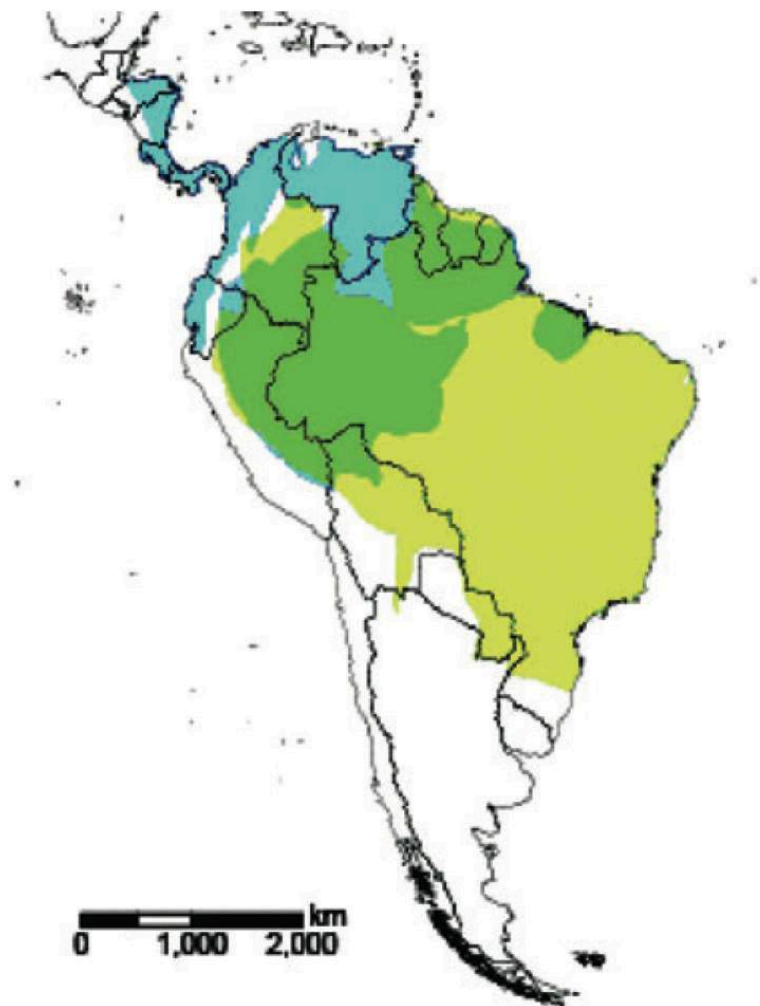


Figure 21 : Distribution géographique des *Cebus* et des *Sapajus*.

En vert foncé les *Cebus*, en vert clair les *Sapajus* et en vert, cohabitation des deux genres.

4.2 Régime alimentaire

Le capucin est un primate opportuniste au régime alimentaire principalement omnivore. Selon Rose (1994), c'est l'espèce de singes du Nouveau Monde possédant la plus grande variabilité alimentaire. En effet, bien que principalement frugivore, les fruits représentant 65% de son alimentation, il se nourrit également de feuilles (15%), d'insectes, de crabes ou de petits vertébrés (lézards, oiseaux, jeunes écureuils et coatis), d'œufs, de graines, de noix, d'écorces et de fleurs. Ceux qui vivent dans les mangroves consomment des coquillages et des crustacés. Certaines espèces de capucins sont capables d'utiliser des outils, en particulier des pierres, pour casser les noix ou les coquillages.

4.3 Caractéristiques et organisation sociale

Le capucin est diurne et vit en groupes permanents multimâles-multifemelles composés de 6 à 30 individus (16 en moyenne selon Fedigan et Jack (2001)). Un groupe comporte généralement plusieurs mâles reproducteurs. Toutes les classes d'âge et de sexe y sont représentées (Mitchell 1989; Rose 1994).

Les mâles sont les principaux acteurs de défense du territoire du groupe (Freese & Oppenheimer 1981), de rencontres intergroupes (Perry 1996a) et des épisodes de chasses.

Au contraire, les femelles forment le noyau du groupe et consacrent plus de temps aux activités sociales internes au groupe. Elles y demeurent toute leur vie, contrairement aux mâles qui changent plusieurs fois de groupes dans leur vie. Elles possèdent des relations sociales privilégiées entre elles en développant des liens d'affinité étroits entre femelles (Fedigan 1993; Perry 1996b).

La hiérarchie de dominance au sein d'un groupe de capucins est linéaire et stable (Perry 1998). Le mâle alpha domine individuellement tous les autres membres du groupe (Fedigan 1993)¹. De manière générale, les mâles dominent les femelles, mais la femelle dominante peut dominer tous les mâles, à l'exception du mâle alpha. Les adultes sont en général dominants par rapport aux jeunes. Il arrive cependant qu'un subadulte ou juvénile domine quelques femelles adultes (Robinson & Janson 1987). La dominance apparaît de façon évidente pendant les séances de toilettage.

5. *Cebus capucinus* et *Sapajus apella*, deux espèces différentes

Les deux espèces étudiées dans cette étude, les capucins moines et les capucins bruns, sont certes très proches phylogénétiquement, mais également très différentes à la fois sur le plan morphologique, écologique et comportemental.

5.1 Différences morphologiques

Les capucins bruns appartenant au groupe des capucins robustes sont significativement plus robustes que les capucins moines, appartenant au groupe des capucins graciles (figures 22 et 23). De plus le dimorphisme sexuel des caractéristiques crânielles est beaucoup plus prononcé chez les capucins bruns. Ces derniers possèdent des membres plus courts et des mains et des pieds plus petits que les capucins moines. De cette différence morphologique marquée, Silva (2001) conclut que les capucins doivent être divisés en deux sous-genres, devenus quelques années plus tard deux genres à part entière.

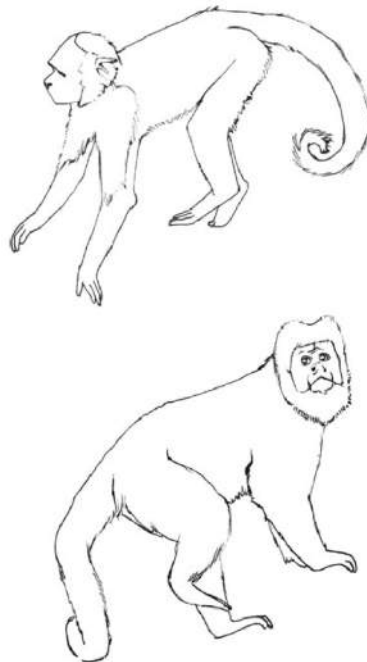


Figure 22 : Silhouettes d'un *Cebus* (en haut) et d'un *Sapajus* (en bas)
(Lynch Alfaro et al. 2012)

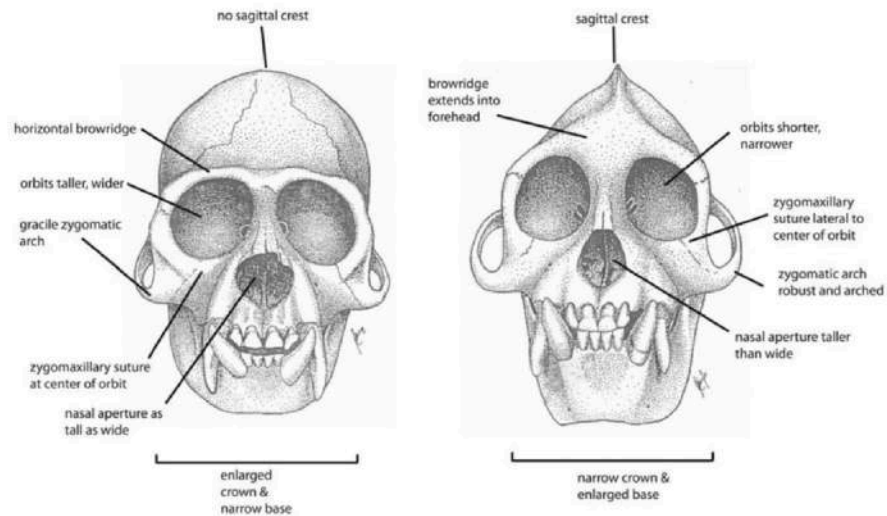


Figure 23 : Vue frontale d'un mâle adulte *Cebus* (gauche) et *Sapajus* (droite) (Lynch Alfaro et al. 2012)

Le capucin moine mesure à l'âge adulte entre 33,5 et 45,3 cm (Emmons & Feer 1990). Il possède une queue préhensile, mesurant de 35,0 à 55,1 cm de longueur, dont il se sert pour appréhender ou porter de la nourriture et pour se déplacer. Le mâle pèse en moyenne 3,87 kg et la femelle 2,67 kg (Ford 1994). Le pelage du capucin moine se distingue des autres espèces de capucins par sa coloration noire sur le corps, les jambes et la queue, s'étendant jusqu'à l'arrière de la tête. La forme de calotte au niveau de la tête pourrait être à l'origine de son nom « capucin moine ». Le reste de sa fourrure est blanc au niveau du haut des bras, des épaules, de la gorge et de la tête. La proportion de pelage blanc, qui recouvre la face, varie selon l'âge et le sexe de l'individu. Le reste de la face, dépourvue de poils, est rosé.



Figure 24 : Photographie d'un mâle adulte *Cebus capucinus*



Figure 25 : Photographie d'une femelle adulte *Cebus capucinus*

Le capucin brun a un pelage brun et noir. Les adultes possèdent une houppe de poils noirs sur le dessus du front. Il a également une queue préhensile. Elle lui permet de s'accrocher aux branches ou d'atteindre des objets hors de portée de ses mains. Le poids moyen des femelles est de 2,5 kg alors que le mâle dominant, en développant une musculature importante, peut atteindre 5 ou 6 kg (Fragaszy et al. 2004).



Figure 26 : Photographie d'un mâle adulte *Sapajus apella*



Figure 27 : Photographie d'une femelle adulte *Sapajus apella*

5.2 Distribution géographique

Le capucin moine fréquente aussi bien les forêts primaires que secondaires d'Amérique Centrale, du Honduras au Panama, et d'Amérique du Sud : Nord-Ouest de l'Equateur, Ouest de la Colombie, Costa Rica et Nicaragua (figure 28). Les quatre sous-espèces de capucins moines sont réparties de la façon suivante : *Capucinus capucinus limitaneus* au Belize, au Honduras et au Nicaragua, *Capucinus capucinus capucinus* en Colombie, *Capucinus capucinus imitator* sur les îles de Coiba et de Jicaron au large de Panama et *Capucinus capucinus curtus* sur l'île de Gorgona au large de la côte Pacifique de la Colombie (Hernandez-Camacho & Cooper 1976).



Figure 28 : Distribution géographique des capucins moines (*Cebus capucinus*) (Fragaszy et al. 2004)

L'aire de distribution du capucin brun s'étend du Costa Rica au Paraguay (figure 29). On le trouve aussi dans l'île de la Trinité (Fragaszy et al. 2004).



Figure 29 : Distribution géographique des capucins bruns (*Sapajus apella*) (Fragaszy et al. 2004)

6. Recherches menées sur les capucins au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg

Les capucins moines ont été principalement étudiés pour leur organisation sociale, à l'échelle du groupe. Les chercheurs du centre de Primatologie se sont intéressés aux phénomènes collectifs sociaux et aux processus décisionnels de groupe, notamment lors des déplacements du groupe (Meunier et al. 2006; Meunier 2007). Ils ont analysé également les relations sociales, ainsi que les phénomènes d'agression et de réconciliation (Leca et al. 2002). Ils se sont également intéressés au "fur-rubbing" (Meunier et al. 2008a, 2008b), comportement qui consiste à utiliser des plantes pour se frotter le pelage. Ce comportement pourrait jouer un rôle dans la lutte contre les parasites externes (Leca et al. 2006). Des études sur l'enrichissement du milieu ont permis d'identifier le type de litière le mieux adapté au maintien de cet animal en captivité (Ludes & Anderson 1995a, 1995b).

Contrairement aux capucins moines, les capucins bruns ont davantage été testés individuellement, en cognition, c'est à dire aux mécanismes de traitement de l'information, que celle-ci soit relative à l'environnement physique (cognition physique) ou à l'environnement social (cognition sociale). Ils ont notamment appris à pointer avant notre étude (Defolie et al. 2015). En effet, Defolie et collaborateurs (2015) ont étudié l'adaptation de la communication des capucins bruns selon l'état attentionnel d'un expérimentateur humain. Les résultats de cette étude révèlent une variation des comportements communicatifs, tels que le pointage, selon les différentes postures de l'expérimentateur, variant l'orientation de la tête et/ou du corps. En résumé, les capucins bruns semblent répondre préférentiellement à un humain face à eux et sont plus attentifs à l'expérimentateur lorsque sa tête est orientée vers le sujet. Les chercheurs ont également étudié la capacité des capucins bruns à échanger des aliments avec un expérimentateur humain (Drapier et al. 2005).

CHAPITRE IV : ETUDE
EXPERIMENTALE DE LA
COMPREHENSION DES
INTENTIONS CHEZ LES CAPUCINS
MOINES (*Cebus capucinus*) ET LES
CAPUCINS BRUNS (*Sapajus apella*)

La compréhension des intentions d'autrui est considérée comme un des prérequis de la théorie de l'esprit. Depuis la première étude sur la perception des intentions chez les chimpanzés de Premack et Woodruff (1978), les dispositifs d'analyse de la capacité de percevoir les intentions d'autrui ont beaucoup évolué. Les résultats des premières études se sont révélés négatifs (Povinelli et al. 1998). Cependant, certains auteurs ont remis en question ces dispositifs expérimentaux (Call et al. 2004; Call & Tomasello 2008) et d'autres modèles plus adaptés ont été mis au point. D'après l'étude de Call et collaborateurs (2004), il semble que les chimpanzés soient sensibles aux intentions des autres. Ils sont capables de reconnaître la différence entre le fait que l'expérimentateur ne leur donne pas la récompense parce qu'il ne veut pas, et le fait que l'expérimentateur ne leur donne pas parce qu'il ne peut pas. Suite à cette découverte, Phillips et collaborateurs (2009) ont étudié cette capacité chez des primates non humains plus éloignés de l'homme phylogénétiquement, en s'intéressant aux capucins bruns (*Sapajus apella*). Leurs résultats révèlent que, comme pour les humains (Behne et al. 2005) et les chimpanzés (Call et al. 2004), les capucins sont sensibles aux intentions des autres. Néanmoins ces résultats restent controversés par d'autres études révélant des résultats négatifs chez les capucins bruns (Costes-Thiré et al. 2015).

Dans cette étude, nous cherchons également à évaluer si les capucins possèdent la capacité de comprendre l'état intentionnel lors d'interactions interspécifiques. L'originalité de cette étude réside dans le fait que nous avons choisi de tester deux espèces de capucins appartenant à deux genres différents, les capucins bruns (*Sapajus apella*) et les capucins moines (*Cebus capucinus*). De plus, nous visons ici une comparaison plus fiable avec les espèces de grands singes déjà testées, en proposant un protocole différent de l'étude de Phillips et collaborateurs (2009) sur les capucins bruns, mais similaire à celui utilisé sur les grands singes. En effet, chaque sujet étudié est face à un expérimentateur humain dont l'état intentionnel varie. Soit l'expérimentateur est mal intentionné et ne donne pas la récompense alimentaire, soit il est bien intentionné, mais incapable de donner la récompense, soit il est trop distrait pour donner la récompense au sujet. Nous cherchons ainsi à observer la sensibilité des capucins moines et des capucins bruns aux intentions d'autrui en étudiant leurs comportements naturellement émis durant les trois conditions expérimentales.

Nous supposons que lorsque l'expérimentateur agit de manière mal intentionnée, les capucins quitteront plus rapidement le dispositif expérimental que lorsque l'expérimentateur est incapable de donner la récompense ou qu'il est distrait par un caillou. Nous nous attendons également à une émission plus importante de comportements de quémante ou d'agression envers un expérimentateur mal intentionné, que bien intentionné mais incapable. Finalement,

nous supposons que notre capacité à discriminer les intentions d'autrui n'est pas unique à l'Homme et aux grands singes, mais serait partagée avec d'autres espèces de primates non humains plus éloignés phylogénétiquement, comme les capucins.

1. Matériel et méthode

1.1 Groupes étudiés

*1.1.1 Capucins moines, *Cebus capucinus**

a. Origine du groupe

Tous les individus des deux groupes de capucins moines ont été élevés au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg. Ils sont nés en captivité et ont été élevés par leur mère. Peu de temps avant cette étude, les deux groupes ont été reconstitués, afin d'éviter l'augmentation des comportements agonistiques. En effet, le groupe vivant dans le parc comportait un trop grand nombre de mâles. Les mâles en âge de migrer et le mâle dominant ont été retirés du groupe du parc pour constituer un nouveau groupe de 6 mâles. Enfin, un nouveau mâle adulte, deux femelles adultes et trois juvéniles ont été réintroduits dans le groupe du parc.

b. Démographie du groupe

Suite à la modification des groupes de capucins moines, deux nouveaux groupes ont été formés et ont été étudiés. Le premier groupe de capucins moines comporte 14 individus, dont 4 femelles adultes (Miracle, Mimosa, Winona et Tilla), 1 mâle adulte (Tibi), 2 femelles sub-adultes (Tilana et Anaïs), 4 mâles sub-adultes (Zuko, Zao, Aslan et Alcapone), et 3 femelles juvéniles (Bailey, Babeth et Bergamote). Nous considérons un individu adulte s'il est âgé de plus de 5 ans pour les femelles et 7 ans pour les mâles. Les femelles sub-adultes ont entre 2 et 5 ans, les mâles sub-adultes entre 2 et 7 ans. Les juvéniles ont moins de 2 ans. Les 5 mâles du groupe étudié sont âgés de 1,5 à 11 ans (moyenne de 4 ans) et les 9 femelles âgées de 1 à 21 ans (moyenne de 7 ans). La généalogie et les caractéristiques du groupe de capucins moines sont disponibles en annexe (annexes 1 et 2). Le deuxième groupe de capucins moines

comporte 6 mâles : 4 adultes (Eli, Wilson, Welch et Xi) et 2 sub-adultes (Yakusa et Miou). Les caractéristiques des individus de ce groupe sont présentés en annexe (annexe 1).

c. Conditions d'élevage

Le groupe de 14 individus est élevé au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, en semi-liberté, dans un parc de 2 694 m². La végétation y est naturelle et se compose d'arbres de plusieurs mètres de haut, d'arbustes, de buissons et de zones herbeuses. Un grillage muni d'une clôture électrifiée à 1,50 mètre du sol délimite l'enclos. Les capucins ont accès à une volière extérieure de 20 m² à partir du parc (photographie 5). Cet espace constitue un sas entre le parc et une animalerie chauffée de 19 m², dans laquelle les capucins disposent d'une alimentation complète sous forme de granulés, ainsi que de l'eau, fournis à volonté. Le groupe de mâles vit en volière extérieur (29 m²) rattachée à une animalerie intérieure chauffée de 19 m². Ils ont également accès à une alimentation et de l'eau à volonté. Des légumes et des fruits frais sont distribués aux animaux une fois par semaine. On y trouve des pommes, des carottes et des bananes, auxquelles sont ajoutés des fruits et légumes de saison.

1.1.2 Capucins bruns, Sapajus apella

a. Origine du groupe

Tous les individus du groupe de capucins bruns ont été élevés au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg. Ils sont nés en captivité et ont été élevés par leur mère.

b. Démographie du groupe

Le groupe est constitué de 13 individus, dont 5 femelles adultes (Kiwi, Kinika, Kolette, Willow et Litchi), d'un mâle adulte (Popeye), de deux mâles sub-adultes (Franklin et Kiri), d'une femelle sub-adulte (Koli) et de 4 juvéniles (Bombers, Balin, Belize et Brugnon). Les 6 mâles du groupe sont âgés de 1 à 14 ans (moyenne de 4 ans) et les 7 femelles âgées de 1 à 23 ans, l'âge de Kiwi étant inconnu (moyenne de 8 ans). La généalogie et les caractéristiques du groupe de capucins moines sont disponibles en annexe (annexes 3 et 4).

c. Conditions d'élevage

Les capucins bruns sont logés dans un enclos comprenant un compartiment extérieur de 25 m² aménagé avec des agrès ainsi qu'un sol de graviers permettant le fourragement. Les animaux disposent aussi d'une animalerie intérieure de 32 m². Une ration de fruits et légumes frais leur est distribuée une fois par semaine, tandis que de l'eau et des croquettes (aliments complets déshydratés pour primates non-humains) sont disponibles *ad libitum* dans l'animalerie intérieure.

1.2 Procédure expérimentale

1.2.1 Reconnaissance des groupes étudiés

Dans un premier temps, avant toute étude, il est nécessaire d'apprendre à reconnaître les individus du groupe étudié (Altmann 1974). La reconnaissance des capucins moines a duré deux semaines, du 30 mars au 10 avril 2015. Lors du contrôle sanitaire du 25 mars 2015, les capucins ont été marqués afin de faciliter leur reconnaissance. Le marquage consiste en la tonte de poils situés sur les bras et/ou les jambes. Le détail du marquage de chaque individu est situé en annexe (annexe 5). La reconnaissance du groupe de capucins bruns a eu lieu du 22 au 25 Juin 2015 à l'aide de photographies.

1.2.2 Etude de la compréhension des intentions

Le protocole pour l'étude de la compréhension des intentions chez les deux espèces de capucins a été inspiré de Call et collaborateurs (2004), Behne et collaborateurs (2005) et Péron et collaborateurs (2010).

a. Matériel et dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est le même chez les deux espèces. Seules les dimensions changent. Il est placé sur un grillage (animalerie intérieure chez les capucins bruns, sas expérimental chez les capucins moines) (Figures 30, 31 et 32). Le dispositif est constitué, côté expérimentateur d'une table (50 x 30 cm chez les capucins bruns ; 85 x 50 cm chez les

capucins moines) et du côté animal, d'une chaise (10 x 30 cm chez les capucins bruns ; 58 x 19 cm et 30 x 18 cm chez les capucins moines) placée en face en perpendiculaire et centrée sur la table. Une ouverture horizontale (44 x 4 cm chez les capucins bruns ; 64 x 5 cm et 80 x 5 cm chez les capucins moines) découpée dans le grillage permet au sujet testé d'y passer ses mains. Une plaque de plexiglas (73 x 44 cm chez les capucins bruns ; 100 x 60 cm chez les capucins moines) double le grillage du côté expérimentateur. Un trou dans le plexiglas (3 cm de diamètre) est situé à 22,5 cm de hauteur au dessus de l'ouverture horizontale. Ce trou peut être fermé grâce à un volet de plexiglas (10 x 6 cm).



Figure 30 : Photographie du dispositif expérimental chez les capucins bruns

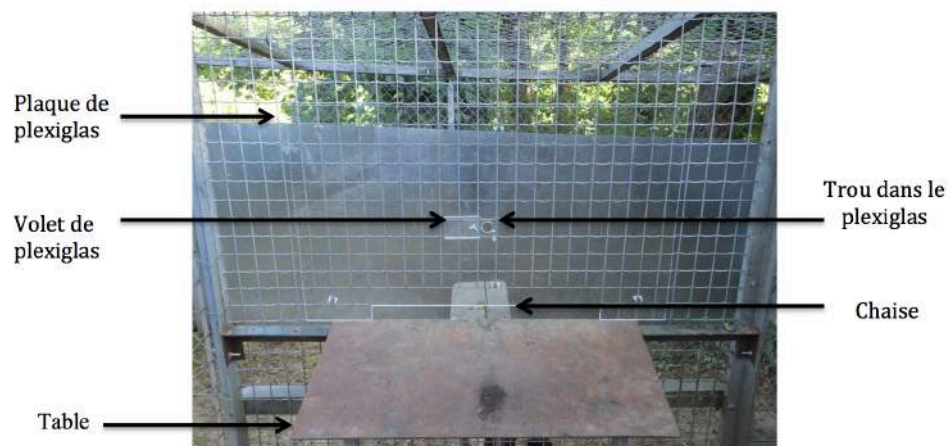


Figure 31 : Photographie du dispositif expérimental chez les capucins moines du parc



**Figure 32 : Photographie du dispositif expérimental
chez les capucins moines de la volière**

Toutes les sessions expérimentales ont été filmées à l'aide d'une caméra Canon HD Legria HFM31 ©, placée du côté expérimentateur.

b. Déroulement de l'expérience

L'expérience nécessite un expérimentateur et un assistant. L'expérimentateur porte un récipient rempli de récompenses alimentaires (raisins secs ou rondelles de bananes) autour de sa taille. L'expérience est constituée d'essais dits de motivation dans lesquels l'expérimentateur vient se placer face au sujet, saisit une récompense alimentaire, la pose à l'extrémité de la table de sorte qu'elle soit visible mais inaccessible pour le sujet et dit « top ». Le sujet est alors récompensé à travers le trou dans le plexiglas dès qu'il émet un geste de quémante. Les essais de motivation sont alternés avec des essais dits expérimentaux d'une durée de 30 secondes dans lesquels l'expérimentateur, après être venu se placer face au sujet et avoir posé une récompense à l'extrémité de la table en disant « top », adopte un comportement particulier. Lors des essais expérimentaux, le « top » indique à l'assistant, hors de vue du sujet, le lancement du chronomètre pour la durée de 30 secondes d'un essai

expérimental. L'expérimentateur adopte un des trois comportements correspondant aux trois conditions expérimentales décrites ci-après :

- Condition incapable : A la fin de l'essai de motivation précédent, l'assistant a préalablement fait basculer la petite plaque de plexiglas devant le trou, de manière à l'obturer. Lors de l'essai test, l'expérimentateur saisit une récompense alimentaire et la pose sur la table, hors d'atteinte de l'individu. Il saisit à nouveau la récompense alimentaire dans sa main et fait un mouvement de va-et-vient de grande amplitude en allant de lui-même vers le trou, en cognant contre le plexiglas, toutes les 5 secondes (5 mouvements par essai test). Lors de chaque mouvement, lorsque la récompense alimentaire est proche du trou de plexiglas, l'expérimentateur réalise 5 mouvements de va-et-vient de petite amplitude vers le trou en heurtant la petite plaque le recouvrant. En même temps, l'expérimentateur fait des alternances de regard entre la récompense et le sujet testé. La fin de l'essai est signifiée par un « top » émis par l'assistant, l'expérimentateur repose alors la récompense sur la table, toujours visible mais hors d'atteinte pour le sujet. L'expérimentateur quitte ensuite le sas sans récompenser le sujet. L'assistant vient ensuite récupérer la friandise laissée sur la table et ouvre à nouveau le trou de plexiglas en faisant pivoter la petite plaque.
- Condition distrait : L'expérimentateur saisit une friandise et un caillou de petite taille et les dépose sur la table, hors d'atteinte du sujet. Il saisit ensuite le caillou. Il réalise les mêmes mouvements que dans la condition précédente, c'est-à-dire des mouvements de va-et-vient de grande amplitude entre lui-même et le trou de plexiglas, toutes les 5 secondes (5 mouvements par essai test). Lorsque le caillou est proche du trou, l'expérimentateur fait 5 mouvements de va-et-vient de petite amplitude entre lui-même et le trou. Tout au long de l'essai, l'expérimentateur fait des alternances de regard entre le caillou et le sujet. A la fin des 30 secondes, il repose le caillou sur la table et quitte le sas expérimental. L'assistant vient retirer la récompense et le caillou.
- Condition mal intentionné : L'expérimentateur saisit une friandise et la dépose sur la table, hors d'atteinte du sujet. Il la saisit et réalise des mouvements de va-et-vient de grande amplitude entre lui-même et le trou de plexiglas, toutes les 5 secondes (5 mouvements par essais test). Lorsque la friandise est proche du trou, l'expérimentateur fait 5 mouvements de va-et-vient de petite amplitude vers le trou sans donner la

friandise au sujet. Tout au long de l'essai, l'expérimentateur fait des alternances de regard entre la friandise et le sujet. A la fin de l'essai, il dépose la friandise sur la table, hors d'atteinte du sujet, et quitte le sas expérimental. L'assistant vient récupérer la friandise.

1.1.1.1 Sessions expérimentales

Une session expérimentale correspond à 1 essai test de chaque condition (1 mal intentionné, 1 incapable et 1 distrait) alterné avec 9 essais de motivation (maximum 3 essais de motivation à la suite). Au total, une session expérimentale maximum est menée par sujet et par jour. Un total de 6 sessions expérimentales par sujet est prévu. L'objectif est alors d'obtenir 6 essais de chaque condition expérimentale par sujet. La répartition des conditions expérimentales selon les sessions a été randomisée pour chaque sujet (figure 33).

N° Essai	Session 1	Session 2	Session 3	Session 4	Session 5	Session 6
1	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
2	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
3	Incapable	Motivation	Motivation	Distrait	Motivation	Incapable
4	Motivation	Mal intentionné	Distrait	Motivation	Mal intentionné	Motivation
5	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
6	Mal intentionné	Motivation	Motivation	Incapable	Motivation	Motivation
7	Motivation	Distrait	Mal intentionné	Motivation	Incapable	Distrait
8	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
9	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
10	Distrait	Incapable	Incapable	Mal intentionné	Distrait	Mal intentionné
11	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation
12	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation	Motivation

Figure 33 : Répartition des conditions expérimentales selon les sessions

1.2 Analyse des données

1.2.1 Codification des comportements observés

La première étape de la codification des comportements a été de créer un éthogramme rassemblant l'ensemble des comportements observés lors des sessions expérimentales chez les deux espèces (cf. annexe 6). La définition précise de tous les comportements a été établie (cf. annexe 7). Les principaux comportements relevés sont les suivants :

- Quémante : extension du ou des bras à travers la fente du grillage dans le but de quémander de la nourriture.
- Mouvement de saisie de l'item : mouvement de la main du sujet vers l'item contenu dans la main de l'expérimentateur pour essayer de le saisir.
- Attention : le sujet regarde vers le dispositif expérimental, c'est-à-dire vers l'expérimentateur, vers la main de l'expérimentateur ou vers la récompense posée sur la table.
- Latence de départ : elle correspond à la durée entre le début de la session et le premier départ du sujet du dispositif expérimental.
- Debout : le sujet se relève sur les postérieurs tout en observant les mouvements effectués par l'expérimentateur.
- Présence : le sujet est considéré comme présent lorsqu'il possède au moins un membre en contact avec la chaise du dispositif expérimental.
- Soulèvement de sourcils : le sujet relève les sourcils en plissant le front.
- Tête penchée : le sujet incline sa tête tout en regardant l'expérimentateur.
- Sourire : le sujet menace l'expérimentateur en lui montrant ses dents.

Une fois les sessions expérimentales filmées, les vidéos sont enregistrées dans le logiciel The Observer XT10 afin d'être analysées (Figure 34). Ce logiciel est un outil permettant l'encodage et l'analyse des comportements, de manière précise et quantitative. Une vidéo correspond à un essai test. Chaque vidéo est visualisée 4 fois. A la première lecture, la vidéo est visualisée à vitesse normale, afin de positionner des marqueurs indiquant le début et la fin de l'essai. Le début de l'essai correspond au moment où l'expérimentateur saisit l'item (récompense alimentaire ou caillou). La fin de l'essai correspond au moment où l'item est reposé sur la table. Lors de la deuxième lecture, à vitesse réduite, l'observateur relève les

comportements auditifs, les expressions faciales et les comportements autocentrés, ainsi que la présence ou l'absence du sujet. Durant la troisième lecture, les comportements gestuels sont relevés, image par image. Enfin lors de la dernière lecture, l'observateur relève les regards et les alternances de regards image par image.

Les comportements de quémante, soulèvement de sourcils, tête penchée et sourire sont relevés en occurrence. Les mouvements de saisie et la latence de départ sont relevés en durée exprimée en secondes. Enfin, la présence et l'attention sont exprimées en pourcentage par rapport à la durée totale de l'essai, ce dernier n'étant pas constant. En effet, la vitesse des mouvements exécutés par l'expérimentateur conditionne la durée de l'essai et varie de quelques secondes d'une condition à une autre (donner la moyenne et la SD pour la durée des essais). Nous avons donc analysé les proportions de durée de la présence et de temps d'attention par rapport à la durée de l'essai.

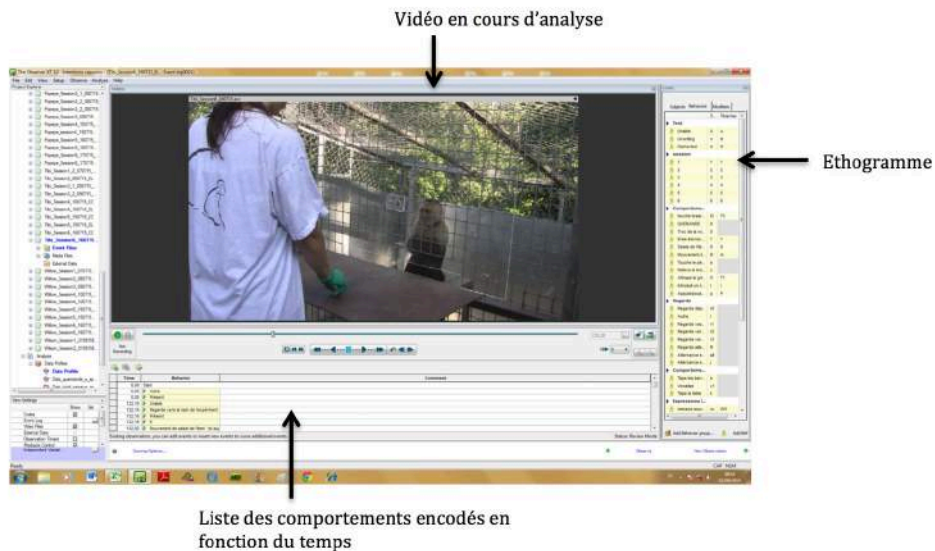


Figure 34 : Présentation du logiciel The Observer XT 10

1.2.3 Echantillon

Seule une partie des individus de chaque groupe a participé à notre étude. L'effectif complet de l'échantillon correspond à 5 capucins moines et 5 capucins bruns. Comme présenté précédemment, chaque individu a été testé au cours de 6 sessions, soit 6 essais test de chaque condition. Au total, 90 vidéos d'essais test ont été codifiées pour chaque espèce (30 essais test pour chaque condition par espèce).

1.2.4 Coefficient inter-observateur

20% des essais réalisés ont été analysés par un observateur naïf en utilisant les enregistrements vidéo réalisés et les définitions des comportements enregistrés dans l'éthogramme. Les analyses du coefficient inter-observateur au moyen du coefficient Kappa pour l'ensemble des comportements analysés nous donnent un indice de 0,92 chez les capucins bruns et 0,76 chez les capucins moines. Un coefficient supérieur à 0,81 est considéré comme très bon.

1.2.5 Seuil de significativité

Le seuil de signification statistique a été fixé à 5%. Dans les figures, une probabilité $p < 0,05$ a été représentée par le symbole (*), une probabilité $p < 0,01$ par (**) et une probabilité $p < 0,001$ par (***)

2. Analyses statistiques

Nous avons utilisé deux types de modèles statistiques afin de déterminer des changements de comportements observés selon les conditions expérimentales et/ou les sessions. Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) pour des données suivant la loi de Poisson a été utilisé pour tester des différences entre les conditions pour les comportements suivants : la présence du sujet sur le dispositif expérimental, les comportements orientés vers la récompense alimentaire, les alternances de regard entre l'expérimentateur et sa main, l'attention du sujet vers le dispositif expérimental et la position debout du sujet.

Un modèle linéaire à effet mixte (LME) pour des données suivant une loi normale a été utilisé pour tester l'effet de la condition sur les variables suivantes : la latence à quitter le dispositif

expérimental, la durée durant laquelle un sujet penche la tête et la durée durant laquelle un sujet menace l'expérimentateur par un sourire. Des vérifications graphiques ont été réalisées et étaient concordantes avec la loi normale et nous ont permis d'établir un LME. La condition expérimentale (incapable, mal intentionné, distrait) est considérée comme un effet fixe et le facteur sujet est considéré comme un effet variable. Tous les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R 3.1.0 avec un niveau de significativité de 0.050.

3. Résultats

3.1 Effet de la session sur les comportements observés

3.1.1 Chez les capucins moines

Dans un premier temps, nous avons observé l'effet de la session sur l'état d'attention du sujet, ainsi que sur la présence du sujet sur le dispositif expérimental (i.e. la chaise, cf. Figure 31).

Chez les capucins moines, il y a un effet significatif de la session sur la présence ($P < 0.0001$) (Figure 35). En effet, les capucins moines sont significativement plus présents sur le dispositif durant la session 1 que durant toutes les autres sessions ($P < 0.0001$). Ils sont également plus présents durant la session 2 que la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). Il y a également une présence significativement plus importante des capucins moines à la session 3 comparée à la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$) et à la session 4 comparée à la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). Enfin, les capucins sont plus présents à la session 5 qu'à la session 6 ($P < 0.0001$).

De plus, un effet significatif de la session est aussi observé sur l'état d'attention ($P < 0.0001$) (figure 36). Les capucins moines sont plus attentifs durant la session 1 que durant toutes les autres sessions ($P < 0.0001$). Ils sont également plus attentifs lors de la session 2 que lors de la session 3 ($P < 0.0001$), la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). On observe également un état d'attention significativement plus important durant la session 3 qu'à la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). L'état d'attention diminue également significativement entre la session 4 et les sessions 5 ($P < 0.0001$) et 6 ($P < 0.0001$). Enfin, les capucins moines sont plus attentifs durant la session 5 que la session 6 ($P < 0.0001$).

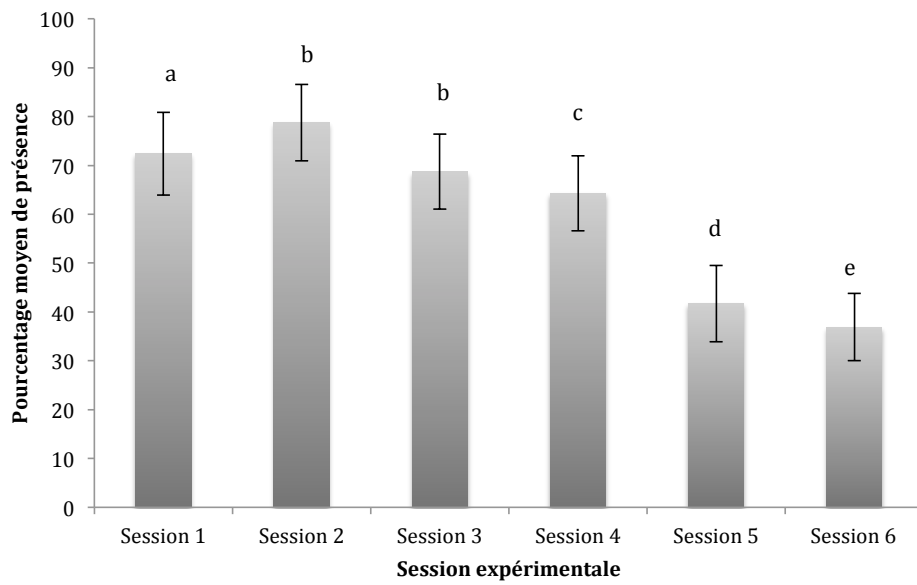


Figure 35 : Pourcentage moyen de présence selon la session expérimentale chez les capucins moines

a, b, c, d et e sont significativement différents ($P < 0.0001$).

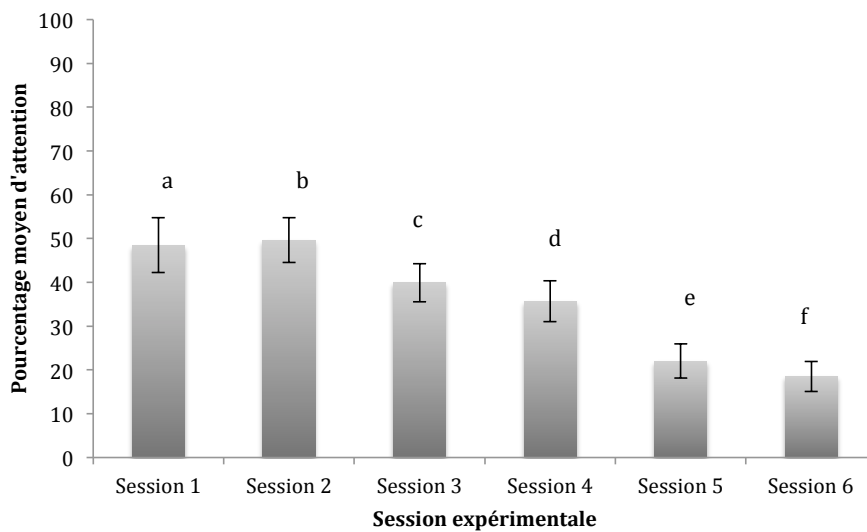


Figure 36 : Pourcentage moyen d'attention selon la session expérimentale chez les capucins moines

a, b, c, d, e et f sont significativement différents ($P < 0.0001$).

3.1.2 Chez les capucins bruns

Chez les capucins bruns, on observe également un effet significatif de la session sur l'état d'attention du sujet ($P < 0.0001$) (Figure 38) et sur le temps de présence ($P < 0.0001$) (Figure 37).

En effet, les capucins bruns sont significativement plus présents sur le dispositif durant la session 1 que durant toutes les autres sessions ($P < 0.0001$). Ils sont également plus présents durant la session 2 que la session 3 ($P < 0.0001$), la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). Il y a également une présence significativement plus importante des capucins bruns à la session 3 comparée à la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$) et à la session 4 comparée à la session 6 ($P < 0.0001$). Enfin, les capucins sont plus présents à la session 5 qu'à la session 6 ($P < 0.0001$).

De plus, les capucins bruns sont plus attentifs durant la session 1 que durant toutes les autres sessions ($P < 0.0001$). Ils sont également plus attentifs à la session 2 qu'à la session 3 ($P < 0.0001$), la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). On observe également un état d'attention significativement plus important durant la session 3 qu'à la session 4 ($P < 0.0001$), la session 5 ($P < 0.0001$) et la session 6 ($P < 0.0001$). L'état d'attention diminue également significativement entre la session 4 et les sessions 5 ($P < 0.0001$) et 6 ($P < 0.0001$). Enfin, les capucins bruns sont plus attentifs durant la session 5 que la session 6 ($P < 0.0001$).

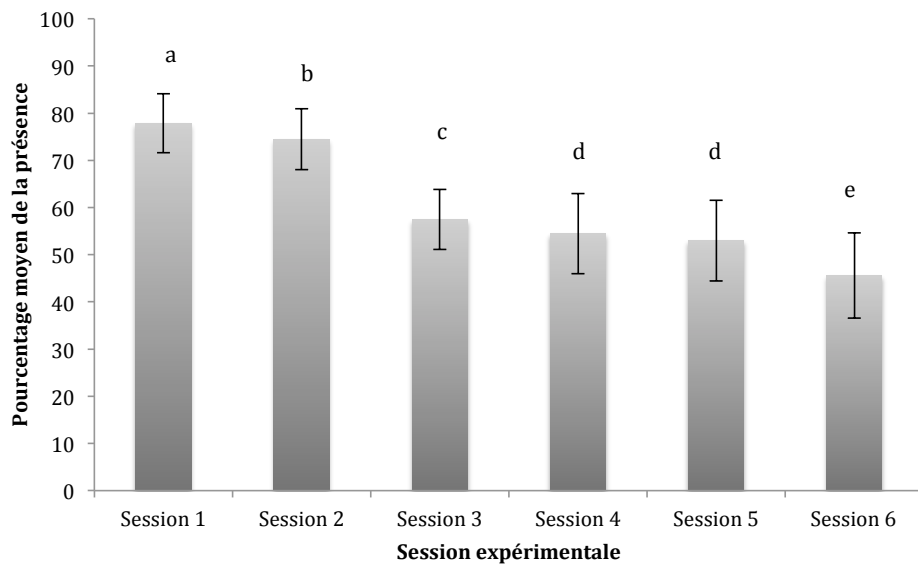


Figure 37 : Pourcentage de la présence selon la session expérimentale chez les capucins bruns

a, b, c, d et e sont significativement différents ($P < 0.0001$).

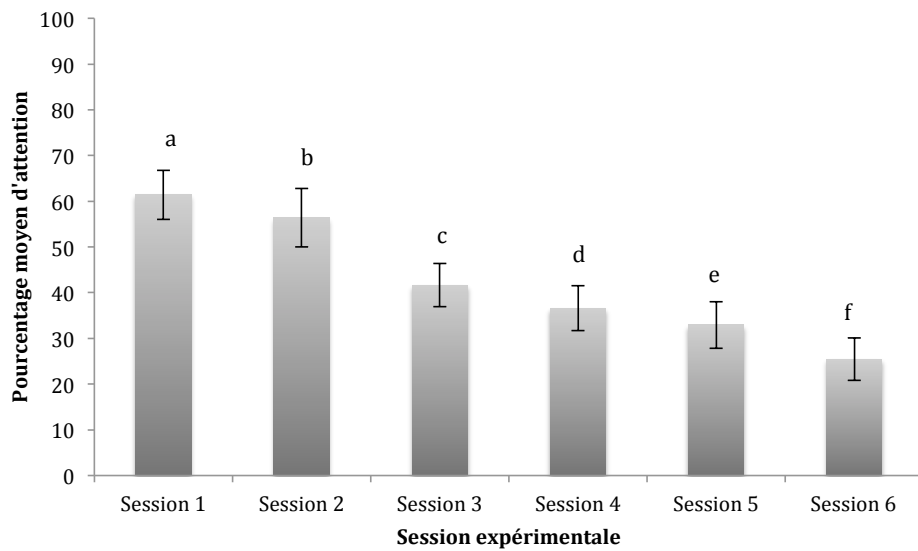


Figure 38 : Pourcentage moyen d'attention selon la session expérimentale chez les capucins bruns

a, b, c, d, e et f sont significativement différents ($P < 0.0001$).

3.1.3 Conséquences de l'effet de la session

Suite aux remarques précédentes, on observe qu'il y a un effet de la session sur la majorité des comportements observés durant les 6 sessions du protocole expérimental. Un tel constat nous laisse penser que les sujets s'habituent au protocole expérimental dès la deuxième session, avec une diminution progressive de la présence et de l'attention au fur et à mesure des sessions. Nous avons donc décidé, pour la suite de l'analyse des résultats, de ne prendre en compte que les comportements observés lors des trois premières sessions pour chaque individu. Ceci réduit nos observations de 30 essais tests à 15 essais tests pour chaque condition pour chaque espèce.

3.2 **Effet de la condition sur les comportements observés**

3.2.1 Résultats des capucins moines

a. Présence

Chez les capucins moines, un effet significatif de la condition est observé sur la présence ($P < 0.0001$) (Figure 39). En effet, on observe que lors de la condition « incapable », les capucins moines sont significativement plus présents que lors des conditions « mal intentionné » ($P < 0.0001$) et « distrait » ($P < 0.0001$). De plus, ils sont également significativement plus présents dans la condition mal intentionné que dans la condition distrait ($P < 0.0001$).

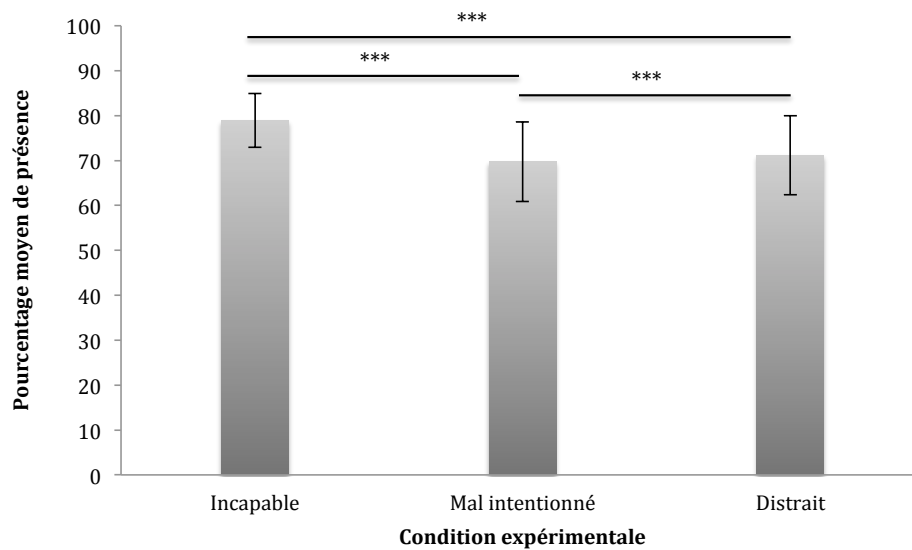


Figure 39 : Pourcentage moyen de présence des capucins moines sur le dispositif expérimental selon la condition

b. Etat d'attention

La condition a un effet significatif sur l'état d'attention des capucins moines ($P < 0.0001$) (Figure 40). En effet, les capucins moines sont plus attentifs dans la condition « incapable » que dans la condition « mal intentionné » ($P < 0.0001$) et que dans la condition « distrait » ($P < 0.0001$). Ils sont également plus attentifs en condition « mal intentionné » qu'en condition « distrait » ($P < 0.0001$). De plus, lors des tests, les capucins se mettaient debout afin de mieux observer les mouvements réalisés par l'expérimentateur. On observe également un effet de la condition sur le temps passé debout sur la chaise du dispositif ($P < 0.0001$) (Figure 41). Les capucins se mettent significativement plus debout dans la condition « incapable » que dans les conditions « mal intentionné » ($P < 0.0001$) et « distrait » ($P < 0.0001$). On observe également que les capucins se lèvent plus dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « distrait » ($P < 0.0001$).

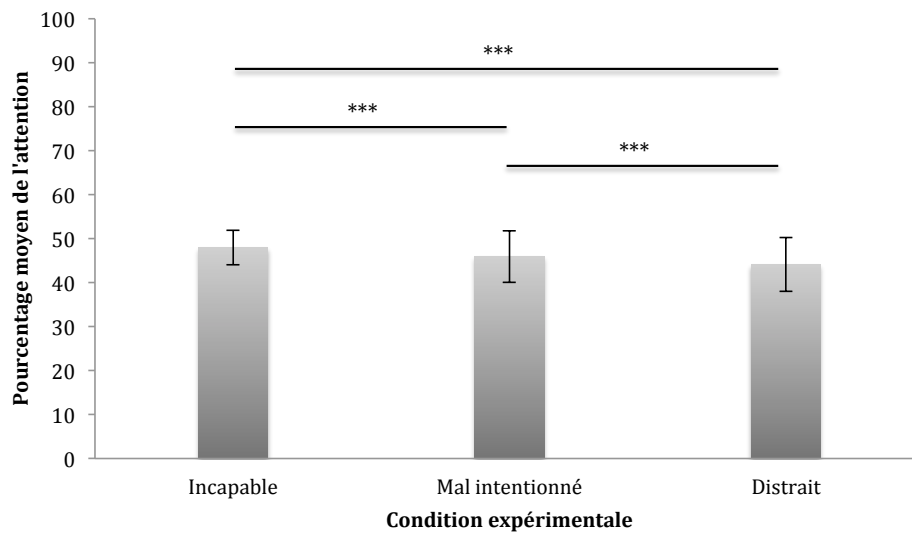


Figure 40 : Pourcentage moyen de l'état d'attention chez les capucins bruns selon la condition expérimentale

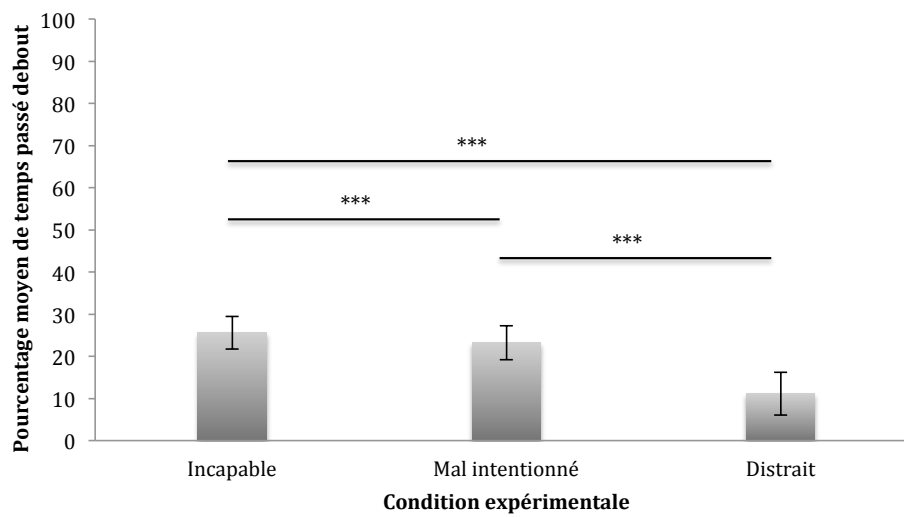


Figure 41 : Pourcentage moyen de temps passé debout chez les capucins moines selon la condition

c. Latence de départ du dispositif expérimental

On observe aucun effet significatif de la condition sur la latence de départ du dispositif expérimental chez les capucins moines ($P = 0.9403$).

d. Comportements orientés vers la récompense alimentaire

Les comportements orientés vers la récompense alimentaire correspondent aux quémantes et aux mouvements de saisie de l'item contenu dans la main de l'expérimentateur. Chez les capucins moines, il y a un effet significatif de la condition sur les mouvements de saisie ($P < 0.05$) (Figure 42). En effet, les capucins moines font significativement plus longtemps des mouvements de saisie dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « distrait » ($P < 0.05$). Il n'y a pas de différence significative de ce comportement entre les conditions « mal intentionné » et « incapable » ($P = 0.5034$) et les conditions « distrait » et « incapable » ($P = 0.1810$).

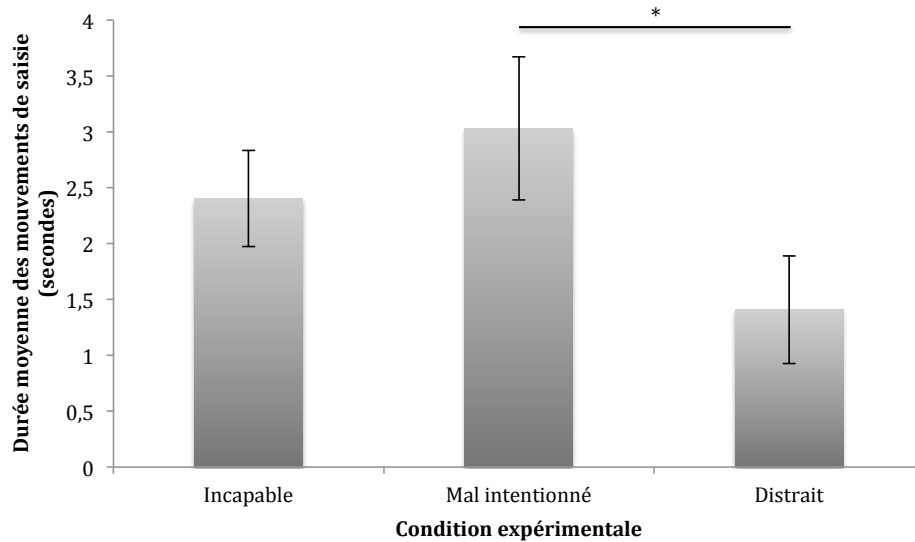


Figure 42 : Durée moyenne des mouvements de saisie de la récompense alimentaire selon la condition chez les capucins moines (en secondes)

On constate également un effet significatif de la condition sur le nombre de quémades ($P < 0.0001$) (Figure 43). En effet, les capucins moines émettent plus de gestes de quémade dans la condition « distrait » que dans les conditions « mal intentionné » ($P < 0.01$) et « incapable » ($P < 0.001$). Il n'y a pas de différence significative des gestes de quémade entre les conditions « mal intentionné » et « incapable » ($P = 0.91554$).

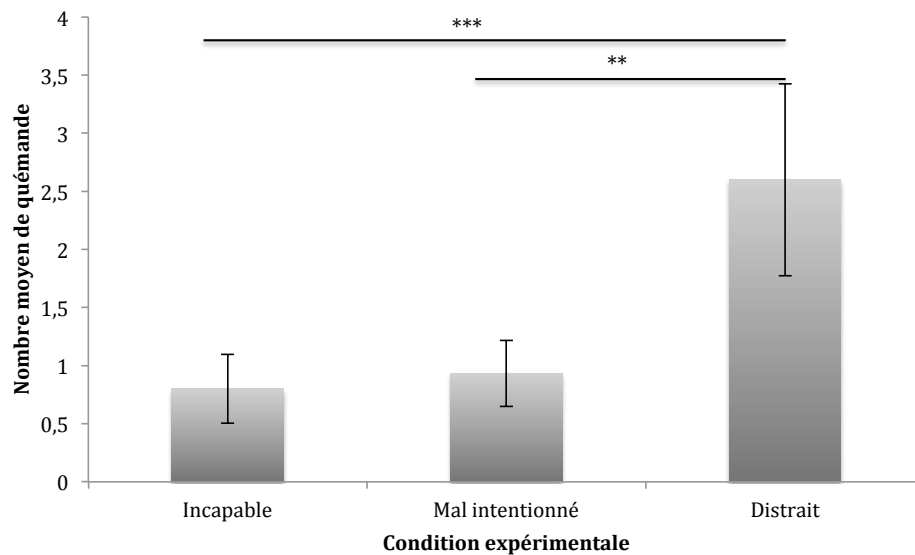


Figure 43 : Nombre moyen de quémade selon la condition expérimentale chez les capucins moines

e. Alternances de regard entre l'expérimentateur et la main de l'expérimentateur

On n'observe pas d'effet significatif de la condition sur les alternances de regard entre l'expérimentateur et la main contenant l'item (soit alimentaire, soit le caillou) ($P = 0,05704$). Cependant, on observe une tendance à plus d'alternances de regard lors de la condition mal intentionné que dans la condition distrait ($P = 0.0755$).

f. *Autres comportements propres à l'espèce*

On observe aucun effet significatif de la condition sur les comportements de menace de sourire chez les capucins moines ($P = 0.1307$). Il n'existe pas non plus d'effet significatif de la condition sur le comportement de tête penchée ($P = 0.7159$).

3.2.2 Résultats des capucins bruns

a. *Présence*

Chez les capucins bruns, un effet significatif de la condition est observé sur la présence ($P < 0.0001$) (Figure 44). En effet, on observe que lors de la condition « distrait », les capucins bruns sont significativement plus présents que lors des conditions « mal intentionné » ($P < 0.0001$) et « incapable » ($P < 0.0001$). De plus, ils sont également significativement plus présents dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « incapable » ($P < 0.0001$).

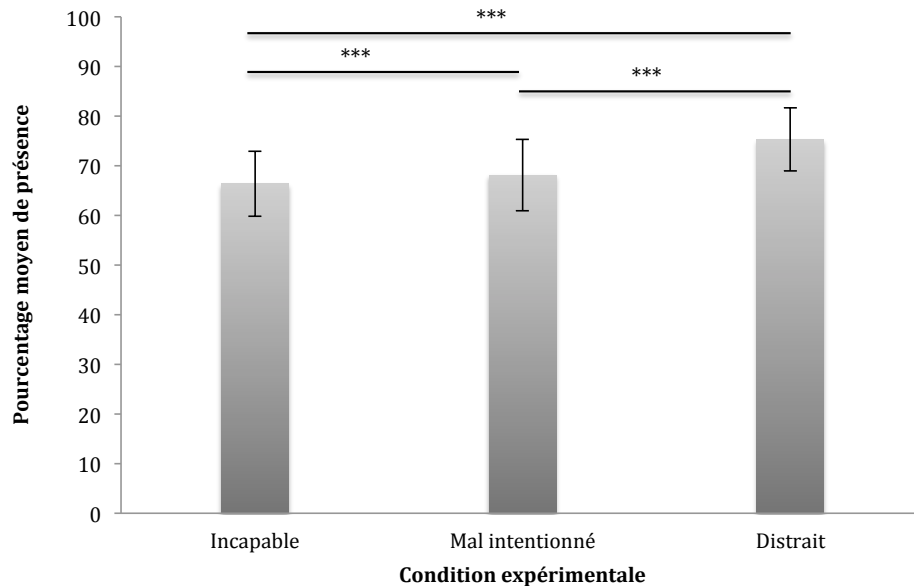


Figure 44 : Pourcentage moyen de présence des capucins bruns sur le dispositif expérimental selon la condition

b. Etat d'attention

La condition a un effet significatif sur l'état d'attention des capucins bruns ($P < 0.0001$) (Figure 45). En effet, les capucins bruns sont plus attentifs dans la condition « distrait » que dans la condition « mal intentionné » ($P < 0.0001$) et que dans la condition « incapable » ($P < 0.0001$). Il n'y a pas de différence significative de l'état d'attention entre les conditions « incapable » et « mal intentionné » chez les capucins bruns ($P = 0.248$).

De plus, lors des tests, les capucins bruns se mettaient également en position debout sur la chaise du dispositif afin de mieux observer les mouvements réalisés par l'expérimentateur. On observe également un effet de la condition sur le temps passé debout sur la chaise ($P < 0.0001$) (Figure 46). Les capucins bruns se mettent significativement plus debout dans la condition « incapable » que dans la condition « distrait » ($P < 0.0001$). Ils sont également plus debout dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « distrait » ($P < 0.0001$). Il n'y a pas de différence significative entre les conditions « mal intentionné » et « incapable » ($P = 0.962$).

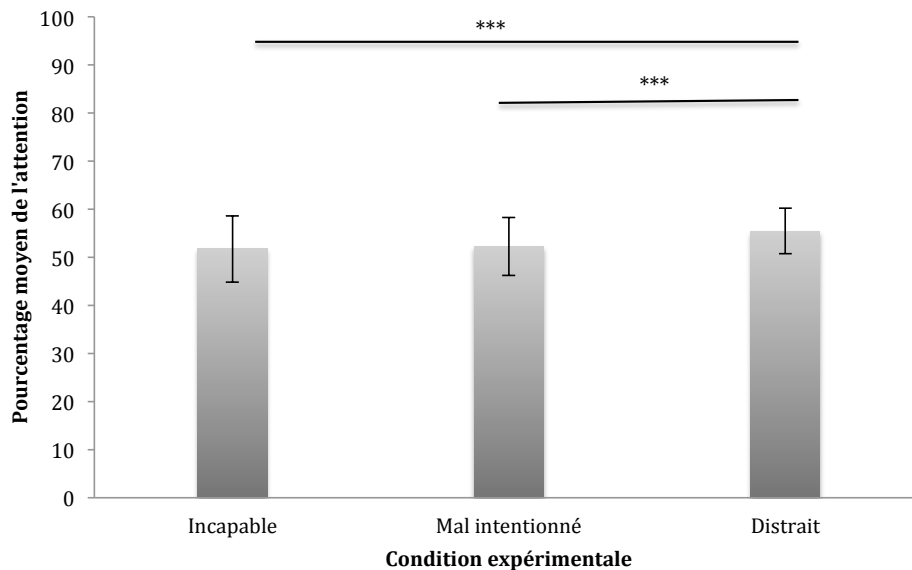


Figure 45 : Pourcentage moyen de l'état d'attention chez les capucins bruns selon la condition expérimentale

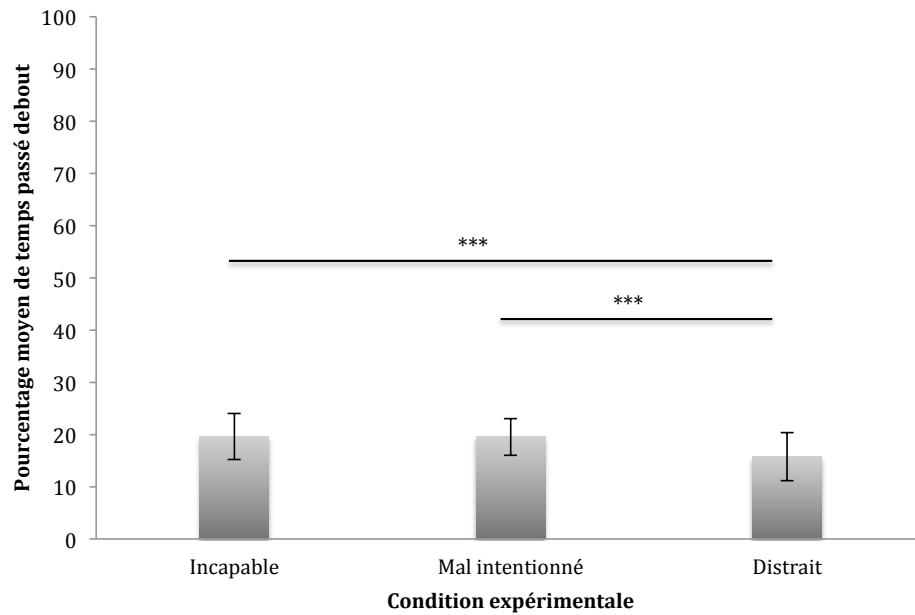


Figure 46 : Pourcentage moyen de temps passé debout chez les capucins bruns selon la condition

c. Latence de départ du dispositif expérimental

On observe aucun effet significatif de la condition sur la latence de départ du dispositif expérimental chez les capucins bruns ($P = 0.4240$).

d. Comportements orientés vers la récompense alimentaire

Chez les capucins bruns, il y a un effet significatif de la condition sur les mouvements de saisie vers la récompense alimentaire ($P < 0.05$) (Figure 47). En effet, les capucins bruns émettent significativement plus de mouvements de saisie dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « incapable » ($P < 0.01$). Il n'y a pas de différence significative de ces mouvements entre les conditions « incapable » et « distract » ($P = 0.66176$) et entre les conditions « mal intentionné » et « distract » ($P = 0.07946$).

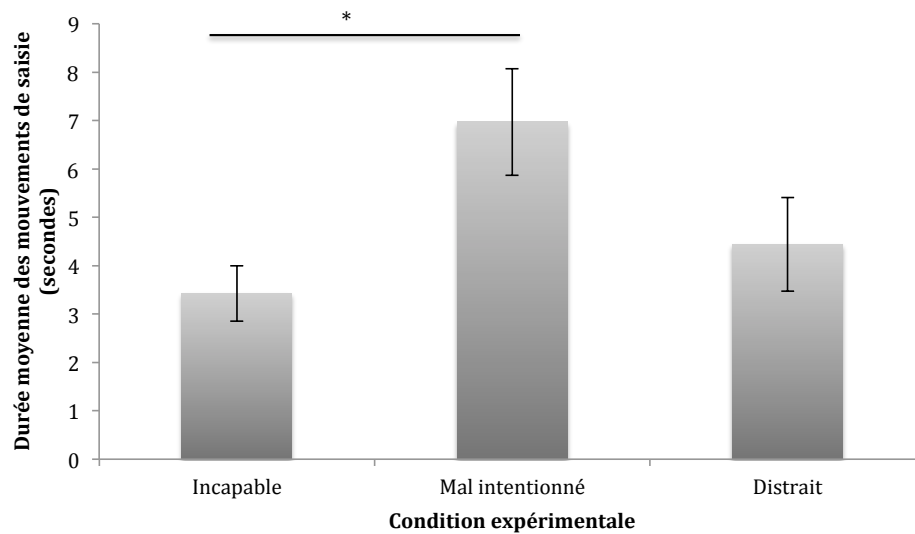


Figure 47 : Durée moyenne des mouvements de saisie de la récompense alimentaire selon la condition chez les capucins bruns (en secondes)

De plus, on observe un effet significatif de la condition sur les gestes de quémante ($P < 0.05$) (Figure 48). En effet, les capucins bruns quémantent plus en condition « distrait » qu'en condition « incapable » ($P < 0.05$). Il n'y a pas de différence significative des quémantes entre les conditions « mal intentionné » et « incapable » ($P = 0.2301$) et les conditions « mal intentionné » et « distrait » ($P = 0.3576$).

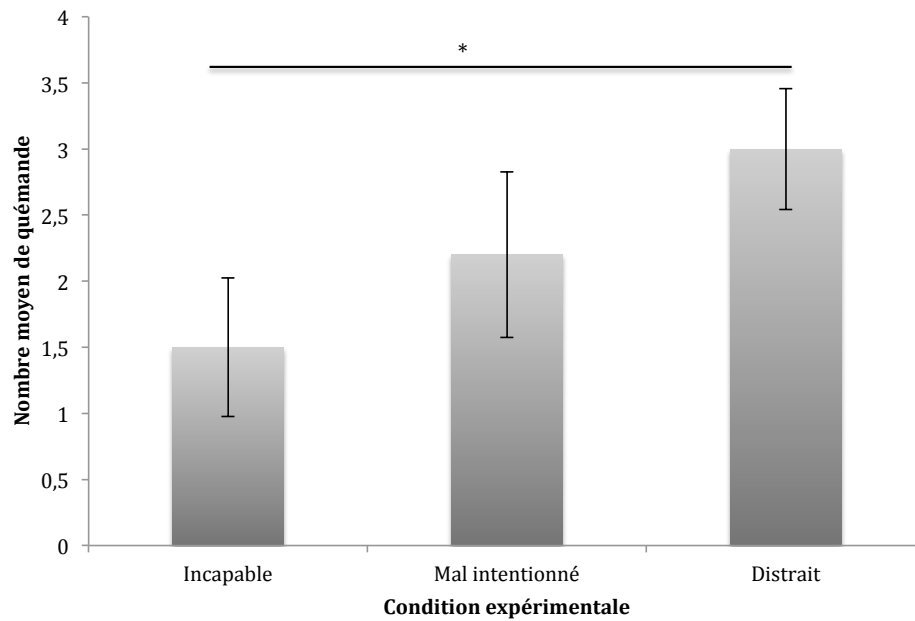


Figure 48 : Nombre moyen de quémante selon la condition expérimentale chez les capucins bruns

e. Autres comportements propres à l'espèce

On observe aucun effet significatif de la condition sur les comportements de soulèvement des sourcils chez les capucins bruns ($P = 0.3788$).

3.3 Effet de l'espèce sur les comportements observés

Il n'y a pas d'effet significatif de l'espèce ni sur la présence ($P = 0.37$), ni sur l'état d'attention ($P = 0.2051$). La latence de départ n'est également pas influencée par l'espèce ($P = 0.5639$). Aucun effet significatif de l'espèce est observé sur les comportements orientés vers la récompense ($P = 0.2394$), ni sur le comportement de position debout ($P = 0.9584$).

4. Discussion

4.1 Choix du nombre de sessions

Tout d'abord, suite aux observations faites sur l'effet des sessions sur les comportements de présence et d'attention, nous avons décidé de ne prendre en compte que les données issues des trois premières sessions et non de la totalité des six sessions de test dans l'analyse de nos résultats. En effet, on constate une diminution progressive de ces comportements au cours des sessions, révélant l'habituation progressive des capucins à l'expérience. Une conséquence directe de cela est qu'en utilisant la totalité des données issues des six sessions, nous risquons de perdre en fiabilité des résultats. Il fallait donc faire un compromis entre la qualité et la quantité des données. Le choix des trois premières sessions permet de garder une quantité suffisante de données par condition (15 données par espèce par condition), sans perdre en fiabilité. Ce choix est renforcé par le fait qu'on observe pas de différence significative de la présence chez les capucins moines entre la session 2 et la session 3.

De plus, dans leur étude, Call et collaborateurs (2004) contournent l'effet de l'habituation au protocole en proposant aux chimpanzés six conditions différentes où l'expérimentateur est incapable de donner la récompense et trois conditions différentes où l'expérimentateur est mal intentionné. De ce fait, il n'y a pas d'effet de la session, car chaque condition n'est présentée qu'une fois à chaque sujet. Les capucins, appartenant aux « petits » singes sont souvent considérés comme ayant des capacités cognitives inférieures à celles des grands singes. Nous avons présenté une même condition six fois à un même sujet. Cependant, nous aurions probablement du présenter aux capucins différentes conditions pour une même intention, afin d'éviter cet effet des sessions sur les comportements exprimés.

4.2 Intérêt des capucins pour l'expérience en fonction de l'intention de l'expérimentateur

Dans un premier temps, nous avons observé l'intérêt des capucins pour l'expérience, se révélant par leur présence sur le dispositif au cours des essais tests et leur état d'attention. Nos résultats révèlent que les capucins moines sont plus présents et plus attentifs dans la condition « incapable » que dans la condition « mal intentionné ». La différence de présence et d'attention entre ces conditions semble confirmer notre hypothèse principale, selon laquelle

les capucins participent davantage à l'expérience lorsque l'expérimentateur est bien intentionné. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les capucins moines se mettent plus debout en condition « incapable », démontrant ainsi une plus grande curiosité envers le comportement de l'expérimentateur, qu'en condition « mal intentionné ».

Cette différence pourrait s'expliquer par la capacité des capucins moines à discriminer un expérimentateur bien intentionné d'un mal intentionné et rejoindrait les résultats trouvés dans l'étude de Phillips et collaborateurs (2009). Il semblerait que les capucins moines comprennent que l'expérimentateur refuse volontairement de ne pas donner la récompense et sont donc moins attentifs et moins présents en condition « mal intentionné ». De plus, on peut envisager l'hypothèse selon laquelle les capucins moines attendent plus longtemps dans la condition « incapable », car ils s'attendent à ce que l'expérimentateur réussisse à leur donner la récompense alimentaire. Ils comprendraient donc la bonne intention de l'expérimentateur.

Néanmoins, lors de la procédure expérimentale, les mouvements effectués par l'expérimentateur dans la condition « incapable » provoquent un léger bruit dû à la présence de la plaque de plexiglas transparente recouvrant le trou. En effet, pour montrer sa bonne volonté à vouloir donner la récompense, l'expérimentateur appuie à chaque mouvement sur la plaque. Ce bruit, n'existant pas dans la condition « mal intentionné », pourrait attirer davantage l'attention, et donc la présence du sujet, et pourrait expliquer cette différence entre les deux conditions.

Cependant, les résultats dans la condition « incapable » pour le comportement de debout ne peuvent pas être expliqués par le bruit effectué par la main de l'expérimentateur. Il semble donc que les capucins moines sont plus attentifs à un expérimentateur qui tente de leur donner la récompense, malgré une barrière physique, qu'à un expérimentateur mal intentionné. Cette observation nous laisse penser que les capucins moines comprennent non seulement le comportement de l'expérimentateur, mais l'intention qui y est associée.

On constate aussi que les résultats des capucins moines diffèrent de ceux observés chez les capucins bruns de notre étude. En effet, au contraire des capucins moines, les capucins bruns restent davantage sur le dispositif dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « incapable ». Outre l'intention de l'expérimentateur, ces deux conditions diffèrent également par la présence d'une plaque de plexiglas transparente recouvrant le trou par lequel la récompense est donnée aux sujets. Une hypothèse serait que les capucins bruns perçoivent cette barrière physique et comprendraient l'incapacité physique de l'expérimentateur à leur donner la récompense dans la condition « incapable » alors que les capucins moines se

concentreraient sur l'expérimentateur plus que sur l'environnement physique. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que les capucins bruns ont déjà participé à de nombreuses expériences, alors qu'il s'agit d'une première pour les deux groupes de capucins moines. Elle expliquerait une présence moins importante des capucins bruns sur le dispositif expérimental lors de la condition « incapable ». De plus, chez les capucins bruns, aucune différence de l'état d'attention n'a pu être mise en évidence entre les conditions « incapable » et « mal intentionné ». Il n'existe pas non plus de variation du temps passé debout entre ces deux conditions chez les capucins bruns. De tels résultats ne permettent pas d'apporter de preuves quant à la capacité de discrimination des intentions chez les capucins bruns et diffèrent donc de ceux de l'étude de Phillips et collaborateurs (2009).

Chez les deux espèces, les résultats ne révèlent aucune différence de la latence de départ entre les trois conditions. Cela signifie que les capucins ne quittent pas plus rapidement le dispositif lorsque l'expérimentateur est mal intentionné. Cette observation va à l'encontre d'une de nos hypothèses émises. De plus, nos résultats diffèrent de ceux observés chez les chimpanzés, qui quittent le dispositif plus rapidement lorsque l'expérimentateur est mal intentionné (Call et al. 2004). Ils diffèrent également des résultats de l'étude de Phillips et collaborateur (2009). En effet, cette dernière étude a mis en évidence que les capucins bruns quittent plus rapidement le dispositif expérimental lorsque l'expérimentateur ne veut pas donner la récompense.

4.3 Comportements exprimés par les capucins selon l'intention de l'expérimentateur

Les résultats de notre étude montrent que chez les deux espèces, les capucins émettent davantage de comportements de quémade vers la récompense dans la condition « distrait » que dans la condition « incapable ». Plusieurs explications peuvent être émises. Tout d'abord nous pouvons supposer que les capucins ont compris que l'attention de l'expérimentateur n'est pas portée vers la récompense alimentaire dans cette condition. En augmentant l'émission de comportements de quémade, les capucins peuvent ainsi chercher à attirer l'attention de l'expérimentateur vers la récompense. De telles observations ont été mises en évidence chez les enfants dans l'étude de Liszkowski et collaborateurs (2004). En effet, cette étude révèle que des enfants de 12 mois pointent davantage vers un objet d'intérêt lorsque l'adulte face à eux n'est pas attentif à cet objet.

Néanmoins, avant les expériences, les sujets ont appris à pointer, en guise de quémade, vers une récompense alimentaire posée sur la table. Lors des essais de motivation, les capucins sont récompensés après qu'ils aient émis un geste de quémade en direction de l'item alimentaire déposé sur la table et hors de leur portée. Lors de la condition « distrait », la récompense alimentaire reste sur la table durant l'essai, dans la même position que lors d'un essai de motivation. Les capucins semblent alors davantage quémander dans cette condition, car la récompense reste sur la table, alors que dans les deux autres conditions, l'expérimentateur tient la récompense dans sa main. De plus, chez les deux espèces, aucune différence de quémade n'est observée, que l'expérimentateur soit bien intentionné ou mal intentionné. Ces résultats semblent révéler que les capucins ne semblent pas percevoir de différence entre les deux intentions de l'expérimentateur. Néanmoins, le choix de la condition « distrait » de notre étude peut être remis en question. Nous aurions peut être mieux dû présenter aux sujets un expérimentateur inattentif regardant ailleurs. Nous avons cependant voulu d'homogénéiser les mouvements effectués durant les différentes conditions.

De plus, on observe que chez les capucins bruns, les sujets émettent plus de mouvements de saisie dans la condition « mal intentionné » que dans la condition « incapable ». Plusieurs hypothèses peuvent être émises. Tout d'abord, on peut supposer que les capucins bruns tentent plus de saisir la récompense en condition « mal intentionné », car le trou dans le plexiglas est ouvert et la récompense leur est accessible plusieurs fois au cours de l'essai. Cependant, on peut supposer que les capucins bruns comprennent que l'expérimentateur peut physiquement leur donner la récompense, mais qu'il ne veut pas. Cette augmentation des tentatives de saisie peut être le reflet d'une communication de la part des capucins bruns pour modifier l'intention de l'expérimentateur. Ces résultats chez les capucins bruns concordent à ceux observés chez les chimpanzés (Call et al. 2004). En effet, les chimpanzés produisent plus de comportements pour quémander la nourriture lorsque l'expérimentateur est mal intentionné. Selon les auteurs, cette différence pourrait révéler la capacité des chimpanzés à comprendre l'intention de l'expérimentateur. Cependant, les auteurs de cette étude émettent aussi l'hypothèse que leurs résultats peuvent s'expliquer par la frustration des chimpanzés à ne pas recevoir la récompense immédiatement. Ils exprimeraient alors davantage de comportements lorsque l'expérimentateur est capable de donner la récompense, mais ne le fait pas volontairement. Cette hypothèse peut être également envisagée dans le cadre de notre étude.

Enfin, on n'observe pas de différence des mouvements de saisie entre les conditions « incapable » et « mal intentionné » chez les capucins moines, *a contrario* des capucins bruns.

Ils semblent cependant faire davantage de mouvements de saisie en condition « mal intentionné » que « distrait ». Ces derniers résultats concordent avec leur présence et leur attention plus importantes en condition « mal intentionné » qu'en condition « distrait ». En condition « distrait », les capucins moines tentent moins de saisir le caillou à travers le trou. Ils semblent comprendre que l'expérimentateur ne tient pas dans sa main une récompense alimentaire dans la condition « distrait ». Cette hypothèse est renforcée par le fait qu'ils quémament plus vers la récompense en condition distrait.

Chez les deux espèces, les comportements de menace ou de frustration ne diffèrent pas entre les trois conditions expérimentales. Ces résultats ne permettent pas de confirmer une de nos hypothèses. En effet, nous nous attendions à voir des comportements de frustration ou de menace envers l'expérimentateur lorsque celui-ci est mal intentionné. Des tels comportements auraient apporté des preuves quant à la compréhension des capucins de la mauvaise intention de l'expérimentateur.

Discussion générale

Finalement, notre étude s'installe dans un courant d'études cherchant à mettre en évidence la présence de prérequis de la théorie de l'esprit chez les primates non humains. Nous nous sommes intéressées à la capacité à discriminer les intentions d'un expérimentateur humain. Certaines études ont déjà permis de mettre en évidence cette capacité chez les chimpanzés (Call et al. 2004 ; Wood et al. 2007). Dans cette étude, nous nous sommes intéressées à deux espèces de capucins : les capucins moines et les capucins bruns. Aucune étude sur la compréhension des intentions n'a encore été réalisée chez les capucins moines. Celles effectuées chez les capucins bruns révèlent des résultats discordants (Phillips et al. 2009 ; Costes-Thiré et al. 2015).

D'après nos résultats, les capucins moines sont plus présents et plus attentifs lorsque l'expérimentateur est bien intentionné, que lorsqu'il est mal intentionné. Ces résultats permettent de supposer que les capucins moines sont capables de discriminer les intentions d'un expérimentateur humain. De plus, les résultats de notre étude révèlent que les capucins bruns émettent plus de tentatives de saisie de la récompense alimentaire lorsque l'expérimentateur est mal intentionné que lorsqu'il est bien intentionné. Cependant, ce constat est le seul argument quant à la capacité des capucins bruns à discriminer les intentions. Toutefois, les capucins moines et bruns ne quittent pas plus rapidement le dispositif et ne montrent pas plus de comportements de quémante, de menace ou de frustration lorsque l'expérimentateur est mal intentionné. Ces résultats sont concordants à ceux révélés dans l'étude de Costes-Thiré et collaborateurs (2015). Contrairement aux résultats de l'étude de Phillips et collaborateurs (2009), dans notre étude les capucins bruns ne quittent pas plus rapidement le dispositif quand l'expérimentateur est mal intentionné.

Notre protocole s'inscrit dans une volonté de tester les capucins sur des tâches semblables à celles proposées aux chimpanzés (Call et al. 2004) et aux enfants (Behne et al. 2005), afin de permettre une meilleure comparaison inter-espèces. Il semblerait que la présence d'une barrière physique dans la condition « incapable » puisse remettre en question notre protocole, malgré les mêmes mouvements effectués dans les différentes conditions. En effet, cette barrière physique est une différence non négligeable entre les conditions « mal intentionné » et « incapable ». Nous aurions peut être dû présenter au sujet un expérimentateur bien

intentionné, mais incapable de donner la récompense par maladresse ou par la présence d'un trou de plexiglas trop petit pour donner la nourriture.

Néanmoins, cette barrière n'explique pas les différences observées entre les conditions chez les capucins moines. En effet, ces derniers restent plus longtemps durant la condition « incapable » malgré la présence de la barrière physique. De plus, la répétition du même nombre de mouvements durant les trois conditions nous permet d'exclure une explication comportementale de l'expérimentateur. Cela signifie que les comportements émis par les capucins ne dépendent pas des gestes effectués par l'expérimentateur, car ces derniers sont identiques dans les trois conditions.

Enfin, notre étude révèle des résultats différents entre les deux espèces de capucins. Malgré leur proximité phylogénétique, les deux espèces ne se comportent pas de la même manière dans un même protocole expérimental. Différents éléments de nos résultats peuvent laisser penser que les deux espèces de capucins semblent discriminer les intentions de l'expérimentateur. En effet, cette discrimination peut être mise en évidence par le fait que les capucins moines sont plus attentifs et présents lorsque l'expérimentateur est bien intentionné. Chez les capucins bruns, cette hypothèse est émise du fait qu'ils émettent plus de mouvements de saisie de la récompense quand l'expérimentateur est mal intentionné. Cependant, chez aucune des deux espèces, lorsque l'expérimentateur est mal intentionné, la latence de départ n'est plus courte et les sujets n'expriment pas davantage de comportements de frustration ou de menace. Ces derniers résultats ne nous permettent pas d'affirmer avec certitude que les capucins moines comprennent l'intention de l'expérimentateur.

En conclusion, il semblerait que, comme les chimpanzés (Call et al. 2004), plusieurs éléments de notre étude laissent penser que les capucins moines et les capucins bruns, espèces plus éloignées de l'Homme phylogénétiquement, semblent être capables de discriminer les intentions d'un expérimentateur humain. Néanmoins, les résultats de notre étude contredisent les études ayant des résultats négatifs quant à la capacité des capucins bruns à la compréhension des intentions (Costes-Thiré et al. 2015). D'autres études sont encore nécessaires pour affiner nos connaissances sur les capacités cognitives de la théorie de l'esprit chez les « petits » singes afin de permettre une meilleure comparaison avec les études déjà effectuées chez l'Homme et les grands singes.

Glossaire

Comportement agonistique : comportement chargé de régler les problèmes de tension dans un groupe social tels que les postures de menace (poils hérissés, dents découvertes, morsures) ou de soumission ou de fuite.

Dyade : couple de deux sujets, de deux éléments en interaction.

Fur-rubbing : comportement de frottement du pelage avec des plantes.

Grands singes : appellation donnée au regroupement des différentes espèces de singes que sont les chimpanzés, les bonobos, les orangs-outans et les gorilles.

Grooming : toilettage entre individus

Singes : appellation donnée au regroupement des différentes espèces de primates non humains, autres que les grands singes.

Singes du Nouveau Monde : appellation donnée aux espèces de primates non humains vivants en Amérique centrale et du Sud.

Singes de l'Ancien Monde : appellation donnée aux espèces de primates non humains vivants en Afrique et en Asie du Sud-Est.

Références bibliographiques

- ALTMANN, J., 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*. 1974. Vol. 49, n° 3, pp. 227-266.
- AMICI, F., AURELI, F. et CALL, J., 2010. Monkeys and apes: are their cognitive skills really so different? *American Journal of Physical Anthropology*. 2010. Vol. 143, n° 2, pp. 188-197.
- AMICI, F., AURELI, F., VISALBERGHI, E. et CALL, J., 2009. Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow gaze around barriers: Evidence for perspective taking? *Journal of Comparative Psychology*. 2009. Vol. 123, n° 4, pp. 368-374.
- BARON-COHEN, S., LESLIE, A. M. et FRITH, U., 1985. Does the autistic child have a « theory of mind »? *Cognition*. 1985. Vol. 21, n° 1, pp. 37-46.
- BARTH, J., REAUX, J. E. et POVINELLI, D. J., 2005. Chimpanzees' (*Pan troglodytes*) use of gaze cues in object-choice tasks: different methods yield different results. *Animal Cognition*. 2005. Vol. 8, n° 2, pp. 84-92.
- BECK, B. B., 1982. Chimpocentrism: Bias in cognitive ethology. *Journal of Human Evolution*. 1982. Vol. 11, n° 1, pp. 3-17.
- BEHNE, T., CARPENTER, M., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2005. Unwilling Versus Unable: Infants' Understanding of Intentional Action. *Developmental Psychology*. 2005. Vol. 41, n° 2, pp. 328-337.
- BETHELL, E. J., VICK, S.J. et BARD, K. A., 2007. Measurement of eye-gaze in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*. 2007. Vol. 69, n° 5, pp. 562-575.
- BOURJADE, M., MEGUERDITCHIAN, A., MAILLE, A., GAUNET, F. et VAUCLAIR, J., 2014. Olive baboons, *Papio anubis*, adjust their visual and auditory intentional gestures to the visual attention of others. *Animal Behaviour*. 2014. Vol. 87, pp. 121-128.
- BRÄUER, J., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2005. All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*. 2005. Vol. 119, n° 2, pp. 145-154.
- BRAY, J., KRUPENYE, C. et HARE, B., 2014. Ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) exploit information about what others can see but not what they can hear. *Animal Cognition*. 2014. Vol. 17, n° 3, pp. 735-744.
- BROOKS, R. et MELTZOFF, A. N., 2002. The importance of eyes: how infants interpret adult looking behavior. *Developmental Psychology*. 2002. Vol. 38, n° 6, pp. 958-966.

- BRUNER, J., 1983. Play, thought, and language. *Peabody Journal of Education*. 1983. Vol. 60, n° 3, pp. 60-69.
- BULLOCH, M. J., BOYSEN, S. T. et FURLONG, E. E., 2008. Visual attention and its relation to knowledge states in chimpanzees, Pan troglodytes. *Animal Behaviour*. 2008. Vol. 76, n° 4, pp. 1147-1155.
- BURKART, J. M. et HESCHL, A., 2007. Understanding visual access in common marmosets, Callithrix jacchus: perspective taking or behaviour reading? *Animal Behaviour*. 2007. Vol. 73, n° 3, pp. 457-469.
- BYRNE, R. W. et WHITEN, A., 1992. Cognitive Evolution in Primates: Evidence from Tactical Deception. *Man*. 1992. Vol. 27, n° 3, pp. 609.
- CALL, J., HARE, B. A. et TOMASELLO, M., 1998. Chimpanzee gaze following in an object-choice task. *Animal Cognition*. 1998. Vol. 1, n° 2, pp. 89-99.
- CALL, J., HARE, B., CARPENTER, M. et TOMASELLO, M., 2004. « Unwilling » versus « unable »: chimpanzees' understanding of human intentional action. *Developmental Science*. 2004. Vol. 7, n° 4, pp. 488-498.
- CALL, J. et TOMASELLO, M., 1999. A nonverbal false belief task: the performance of children and great apes. *Child Development*. 1999. Vol. 70, n° 2, pp. 381-395.
- CALL, J. et TOMASELLO, M., 2008. Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*. 2008. Vol. 12, n° 5, pp. 187-192.
- CANTELOUP, C., BOVET, D. et MEUNIER, H., 2015a. Intentional gestural communication and discrimination of human attentional states in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*. 2015. Vol. 18, n° 4, pp. 875-883.
- CANTELOUP, C., BOVET, D. et MEUNIER, H., 2015b. Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) tailor their gestural and visual signals to fit the attentional states of a human partner? *Animal Cognition*. 2015. Vol. 18, n° 2, pp. 451-461.
- CARPENTER, M., NAGELL, K. et TOMASELLO, M., 1998. Social cognition, joint attention, and communicative competence from 9 to 15 months of age. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1998. Vol. 63, n° 4, pp. i-vi, 1-143.
- CORICELLI, G., 2005. Two-levels of mental states attribution: from automaticity to voluntariness. *Neuropsychologia*. 2005. Vol. 43, n° 2, pp. 294-300.
- COSTES-THIRÉ, M., LEVÉ, M., UHLRICH, P., PASQUARETTA, C., DE MARCO, A. et THIERRY, B., 2015. Evidence that monkeys (*Macaca tonkeana* and *Sapajus apella*) read moves, but no evidence that they read goals. *Journal of Comparative Psychology*. 2015. Vol. 129, n° 3, pp. 304-310.

- CSIBRA, G. et GERGELY, G., 2006. Social learning and social cognition: The case for pedagogy. In : *Processes of Change in Brain and Cognitive Development. Attention and Performance, XXI*. Y. Munakata & M. H. Johnson (Eds.). Oxford: Oxford University Press. pp. 249-274.
- DARWIN, C., 1871. *The Decent of Man and Selection in Relation to Sex*. London : John Murry.
- DEANER, R. O., ISLER, K., BURKART, J. et VAN SCHAIK, C., 2007. Overall Brain Size, and Not Encephalization Quotient, Best Predicts Cognitive Ability across Non-Human Primates. *Brain, Behavior and Evolution*. 2007. Vol. 70, n° 2, pp. 115-124.
- DEFOLIE, C., MALASSIS, R., SERRE, M. et MEUNIER, H., 2015. Tufted capuchins (*Cebus apella*) adapt their communicative behaviour to human's attentional states. *Animal Cognition*. 2015. Vol. 18, n° 3, pp. 747-755.
- DORON, R. et PAROT, F., 2007. *Dictionnaire de Psychologie*. PUF. Paris.
- DRAPIER, M., CHAUVIN, C., DUFOUR, V., UHLRICH, P. et THIERRY, B., 2005. Food-exchange with humans in brown capuchin monkeys. *Primates*. 2005. Vol. 46, n° 4, pp. 241-248.
- DUVAL, C., DESGRANGES, B., EUSTACHE, F. et PIOLINO, P., 2009. Looking at the self under the microscope of cognitive neurosciences: from self-consciousness to consciousness of others. *Psychologie & Neuropsychiatrie Du Vieillissement*. 2009. Vol. 7, n° 1, pp. 7-19.
- DUVAL, C., PIOLINO, P., BEJANIN, A., LAISNEY, M., EUSTACHE, F. et DESGRANGES, B., 2011. La théorie de l'esprit : aspects conceptuels, évaluation et effets de l'âge. *Revue de neuropsychologie*. 2011. Vol. 3, n° 1, pp. 41-51.
- EMERY, N. J., 2000. The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2000. Vol. 24, n° 6, pp. 581-604.
- EMMONS, L. H. et FEER, F., 1990. *Monkeys (Primates). Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide*. University of Chicago Press. Chicago.
- FADIGA, L., FOGASSI, L., PAVESI, G. et RIZZOLATTI, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*. 1995. Vol. 73, n° 6, pp. 2608-2611.
- FEDIGAN, L. M. et JACK, K., 2001. Neotropical Primates in a Regenerating Costa Rican Dry Forest: A Comparison of Howler and Capuchin Population Patterns. *International Journal of Primatology*. 2001. Vol. 22, n° 5, pp. 689-713.
- FEDIGAN, L., ROSE, L. M. et MORERA AVILA, R., 1996. Tracking capuchin monkey (*Cebus capucinus*) Populations in a Regenerating Costa Rican Dry Forest. In : *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. New York : Norconk et al.
- FEDIGAN, L. et ROSE, L. M., 1995. Interbirth interval variation in three sympatric species of neotropical monkey. *American Journal of Primatology*. 1995. Vol. 37, n° 1, pp. 9-24.

- FEDIGAN, L., 1993. Sex Differences and Intersexual Relations in Adult White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*. 1993. Vol. 14, n° 6, pp. 853-877.
- FITCH, W. T., HUBER, L. et BUGNYAR, T., 2010. Social cognition and the evolution of language: constructing cognitive phylogenies. *Neuron*. 2010. Vol. 65, n° 6, pp. 795-814.
- FLAVELL, J. H., MUMME, D. L., GREEN, F. L. et FLAVELL, E. R., 1992. Young Children's Understanding of Different Types of Beliefs. *Child Development*. 1992. Vol. 63, n° 4, pp. 960-977.
- FLOMBAUM, J. I. et SANTOS, L. R., 2005. Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Current biology: CB*. 2005. Vol. 15, n° 5, pp. 447-452.
- FORD, S. M., 1994. Evolution of sexual dimorphism in body weight in platyrrhines. *American Journal of Primatology*. 1994. pp. 221-244.
- FRAGASZY, D. M., VISALBERGHI, E. et FEDIGAN, L. M., 2004. *The complete capuchin : the Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press.
- FREESE, C. H. et OPPENHEIMER, J. R., 1981. The capuchin monkey, genus *Cebus*. In : *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro : J. Nolte & C. Ducker, éditeurs. pp. 331-390.
- FRITH, C. D. et FRITH, U., 2006. The Neural Basis of Mentalizing. *Neuron*. 2006. Vol. 50, n° 4, pp. 531-534.
- FRITH, U. et FRITH, C. D., 2003. Development and neurophysiology of mentalizing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2003. pp. 459-473.
- GALLAGHER, H. L. et FRITH, C. D., 2003. Functional imaging of « theory of mind ». *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. Vol. 7, n° 2, pp. 77-83.
- GALLAGHER, H.L, HAPPÉ, F, BRUNSWICK, N, FLETCHER, P.C, FRITH, U et FRITH, C.D, 2000. Reading the mind in cartoons and stories: an fMRI study of 'theory of mind' in verbal and nonverbal tasks. *Neuropsychologia*. 2000. Vol. 38, n° 1, pp. 11-21.
- GALLESE, V., 2007. Before and below « theory of mind »: embodied simulation and the neural correlates of social cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2007. Vol. 362, n° 1480, pp. 659-669.
- GERGELY, G., BEKKERING, H. et KIRÁLY, I., 2002. Rational imitation in preverbal infants. *Nature*. 2002. Vol. 415, n° 6873, pp. 755.
- GERGELY, G., NÁDASDY, Z., CSIBRA, G. et BÍRÓ, S., 1995. Taking the intentional stance at 12 months of age. *Cognition*. 1995. Vol. 56, n° 2, pp. 165-193.

- GREGORY, C., LOUGH, S., STONE, V., ERZINCLIOGLU, S., MARTIN, L., BARON-COHEN, S. et HODGES, J. R., 2002. Theory of mind in patients with frontal variant frontotemporal dementia and Alzheimer's disease: theoretical and practical implications. *Brain: A Journal of Neurology*. 2002. Vol. 125, n° Pt 4, pp. 752-764.
- GRETSCHER, H., HAUN, D. B.M., LIEBAL, K. et KAMINSKI, J., 2012. Orang-utans rely on orientation cues and egocentric rules when judging others' perspectives in a competitive food task. *Animal Behaviour*. 2012. Vol. 84, n° 2, pp. 323-331.
- GROVES, C. P., 2001. *Primate Taxonomy*. Washington DC : Smithsonian Institution Press.
- HAKEEM, A., SANDOVAL, R. G., JONES, M. et ALLMAN, J., 1996. Brain and life span in primates. In : *Handbook of the Psychology of Aging*. Academic Press. San Diego : J. E. Birren & K. W. Schaie, éditeurs. pp. 78-104.
- HARE, B., CALL, J., AGNETTA, B. et TOMASELLO, M., 2000. Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*. 2000. Vol. 59, n° 4, pp. 771-785.
- HARE, B., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2001. Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*. 2001. pp. 139-151.
- HARE, B., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2006. Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition*. 2006. Vol. 101, n° 3, pp. 495-514.
- HARE, B., 2001. Can competitive paradigms increase the validity of experiments on primate social cognition? *Animal Cognition*. 2001. Vol. 4, n° 3-4, pp. 269-280.
- HATTORI, Y., KANO, F. et TOMONAGA, M., 2010. Differential sensitivity to conspecific and allospecific cues in chimpanzees and humans: a comparative eye-tracking study. *Biology Letters*. 2010. Vol. 6, n° 5, pp. 610-613.
- HATTORI, Y., KUROSHIMA, H. et FUJITA, K., 2006. I know you are not looking at me: capuchin monkeys' (Cebus apella) sensitivity to human attentional states. *Animal Cognition*. 2006. Vol. 10, n° 2, pp. 141-148.
- HAYASHI, H., 2007. Children's moral judgments of commission and omission based on their understanding of second-order mental states. *Japanese Psychological Research*. 2007. Vol. 49, n° 4, pp. 261-274.
- HERNANDEZ-CAMACHO, J. et COOPER, R. W., 1976. The nonhuman primates of Columbia. In : *Neotropical Primates. Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences. Washington DC : R. W. Thorington, Jr & P. G. Heltne.
- HERRMANN, E., CALL, J., HERNÁNDEZ-LLOREDA, M. V., HARE, B. et TOMASELLO, M., 2007. Humans have evolved specialized skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. *Science (New York, N.Y.)*. 2007. Vol. 317, n° 5843, pp. 1360-1366.
- HEYES, C. M., 1998. Theory of mind in nonhuman primates. *The Behavioral and Brain Sciences*. 1998. Vol. 21, n° 1, pp. 101-114; discussion 115-148.

- HORTON, K. E. et CALDWELL, C. A., 2006. Visual co-orientation and expectations about attentional orientation in pileated gibbons (*Hylobates pileatus*). *Behavioural Processes*. 2006. Vol. 72, n° 1, pp. 65-73.
- HOSTETTER, A. B., RUSSELL, J. L., FREEMAN, H. et HOPKINS, W. D., 2006. Now you see me, now you don't: evidence that chimpanzees understand the role of the eyes in attention. *Animal Cognition*. 2006. Vol. 10, n° 1, pp. 55-62.
- HYNES, C. A., BAIRD, A. A. et GRAFTON, S. T., 2006. Differential role of the orbital frontal lobe in emotional versus cognitive perspective-taking. *Neuropsychologia*. 2006. Vol. 44, n° 3, pp. 374-383.
- ITAKURA, S., ISHIDA, H., KANDA, T., SHIMADA, Y., ISHIGURO, H. et LEE, K., 2008. How to Build an Intentional Android: Infants' Imitation of a Robot's Goal-Directed Actions. *Infancy*. 2008. Vol. 13, n° 5, pp. 519-532.
- ITAKURA, S., 1996. An exploratory study of gaze-monitoring in non-human primates. *Japanese Psychological Research*. 1996. Vol. 38, n° 174-180.
- JACK, K. M. et FEDIGAN, L., 2004a. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*. 2004. Vol. 67, n° 4, pp. 761-769.
- JACK, K. M. et FEDIGAN, L., 2004b. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*. 2004. Vol. 67, n° 4, pp. 771-782.
- KALBE, E., SCHLEGEL, M., SACK, A. T., NOWAK, D. A., DAFOTAKIS, M., BANGARD, C., BRAND, M., SHAMAY-TSOORY, S. G., ONUR, O. A. et KESSLER, J., 2010. Dissociating cognitive from affective theory of mind: a TMS study. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*. 2010. Vol. 46, n° 6, pp. 769-780.
- KAMINSKI, J., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2004. Body orientation and face orientation: two factors controlling apes? begging behavior from humans. *Animal Cognition*. 2004. Vol. 7, n° 4, pp. 216-223.
- KAMINSKI, J., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2008. Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition*. 2008. Vol. 109, n° 2, pp. 224-234.
- KANO, F. et CALL, J., 2014. Cross-species variation in gaze following and conspecific preference among great apes, human infants and adults. *Animal Behaviour*. 2014. Vol. 91, pp. 137-150.
- KRAUSE, M. A. et FOUTS, R. S., 1997. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) pointing: hand shapes, accuracy, and the role of eye gaze. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*. 1997. Vol. 111, n° 4, pp. 330-336.
- LEAVENS, D. A., RUSSELL, J. L. et HOPKINS, W. D., 2005. Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Child Development*. 2005. Vol. 76, n° 1, pp. 291-306.

- LECA, JB., FORNASIERI, I. et PETIT, O., 2002. Aggression and Reconciliation in a New World monkey, *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*. 2002. pp. 979-998.
- LECA, JB., GUNST, N. et PETIT, O., 2006. Social Aspects of Fur-rubbing in *Cebus capucinus* and *C. apella*. *International Journal of Primatology*. 2006. Vol. 28, n° 4, pp. 801-817.
- LIEBAL, K., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2004. Use of gesture sequences in chimpanzees. *American Journal of Primatology*. 2004. Vol. 64, n° 4, pp. 377-396.
- LISZKOWSKI, Ulf, CARPENTER, M., HENNING, A., STRIANO, T. et TOMASELLO, M., 2004. Twelve-month-olds point to share attention and interest. *Developmental Science*. 2004. Vol. 7, n° 3, pp. 297-307.
- LUDES, E. et ANDERSON, J. R., 1995a. Peat-bathing' by captive white-faced capuchin monkeys. *Folia Primatologica*. 1995. pp. 38-42.
- LUDES, E. et ANDERSON, J. R., 1995b. Use of different foraging substrates by captive white-throated capuchins. *Folia Primatologica*. 1995. pp. 84-85.
- LUO, Y. et BAILLARGEON, R., 2007. Do 12.5-month-old infants consider what objects others can see when interpreting their actions? *Cognition*. 2007. Vol. 105, n° 3, pp. 489-512.
- LYNCH ALFARO, J. W., SILVA, J. D. S. E et RYLANDS, A. B., 2012. How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*: *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*. 2012. Vol. 74, n° 4, pp. 273-286.
- MACLEAN, E. L. et HARE, B., 2012. Bonobos and chimpanzees infer the target of another's attention. *Animal Behaviour*. 2012. Vol. 83, n° 2, pp. 345-353.
- MAILLE, A., ENGELHART, L., BOURJADE, M. et BLOIS-HEULIN, C., 2012. To Beg, or Not to Beg? That Is the Question: Mangabeys Modify Their Production of Requesting Gestures in Response to Human's Attentional States. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7, n° 7, pp. e41197.
- MANSON, J. H., PERRY, S. et PARISH, A. R., 1997. Nonconceptive Sexual Behavior in Bonobos and Capuchins. *International Journal of Primatology*. 1997. Vol. 18, n° 5, pp. 167-186.
- MARTICORENA, D. C. W., RUIZ, A. M., MUKERJI, C., GODDU, A. et SANTOS, L. R., 2011. Monkeys represent others' knowledge but not their beliefs. *Developmental Science*. 2011. Vol. 14, n° 6, pp. 1406-1416.
- MELIS, A. P., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2006. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) conceal visual and auditory information from others. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*. 2006. Vol. 120, n° 2, pp. 154-162.
- MELTZOFF, A.N. et BROOKS, R., 2007. Eyes wide shut: The importance of eyes in infant gaze following and understanding other minds. *R. Flom, K. Lee, & D. Muir (Eds.), Gaze following: Its development and significance*. 2007. pp. 217-241.

- MEUNIER, H., DENEUBOURG, J.L., LECA, J.B. et PETIT, O., 2006. Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*. 2006. Vol. 143, n° 12, pp. 1511-1527.
- MEUNIER, H., PETIT, O. et DENEUBOURG, J.L., 2008a. Resource influence on the form of fur rubbing behaviour in white-faced capuchins. *Behavioural Processes*. 2008. Vol. 77, n° 3, pp. 320-326.
- MEUNIER, H., PETIT, O. et DENEUBOURG, J.L., 2008b. Social facilitation of fur rubbing behavior in white-faced capuchins. *American Journal of Primatology*. 2008. Vol. 70, n° 2, pp. 161-168.
- MEUNIER, H., PRIEUR, J. et VAUCLAIR, J., 2013. Olive baboons communicate intentionally by pointing. *Animal Cognition*. 2013. Vol. 16, n° 2, pp. 155-163.
- MEUNIER, H., 2007. *Etude des mécanismes sous-jacents aux phénomènes collectifs chez un primate non humain (Cebus capucinus): de l'expérimentation à la modélisation*. Ph.D. Thesis. Strasbourg : Université Louis Pasteur.
- MICHELETTA, J. et WALLER, B. M., 2012. Friendship affects gaze following in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Animal Behaviour*. 2012. Vol. 83, n° 2, pp. 459-467.
- MILLER, S. A., 2009. Children's understanding of second-order mental states. *Psychological Bulletin*. 2009. pp. 749-773.
- MITCHELL, B., 1989. *Resources, group behavior, and infant development in white-faced capuchin monkeys, Cebus capucinus*. Ph.D. Thesis. Berkeley : University of California.
- MOLL, H. et MELTZOFF, A. N., 2011. How Does It Look? Level 2 Perspective-Taking at 36 Months of Age: Level 2 Perspective-Taking. *Child Development*. 2011. Vol. 82, n° 2, pp. 661-673.
- MOLL, H. et TOMASELLO, M., 2006. Level 1 perspective-taking at 24 months of age. *British Journal of Developmental Psychology*. 2006. Vol. 24, n° 3, pp. 603-613.
- MOLL, H. et TOMASELLO, M., 2007. How 14- and 18-month-olds know what others have experienced. *Developmental Psychology*. 2007. Vol. 43, n° 2, pp. 309-317.
- NEIWORTH, J. J., BURMAN, M. A., BASILE, B. M. et LICKTEIG, M. T., 2002. Use of experimenter-given cues in visual co-orienting and in an object-choice task by a new world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*. 2002. Vol. 116, n° 1, pp. 3-11.
- NJOMBORO, P., DEB, S. et HUMPHREYS, G. W., 2008. Dissociation between decoding and reasoning about mental states in patients with theory of mind reasoning impairments. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2008. pp. 1557-1564.
- OKAMOTO-BARTH, S., CALL, J. et TOMASELLO, M., 2007. Great apes' understanding of other individuals' line of sight. *Psychological Science*. 2007. Vol. 18, n° 5, pp. 462-468.

- OKUMURA, Y., KANAKOGI, Y., KANDA, T., ISHIGURO, H. et ITAKURA, S., 2013. The power of human gaze on infant learning. *Cognition*. 2013. Vol. 128, n° 2, pp. 127-133.
- ONISHI, K. H. et BAILLARGEON, R., 2005. Do 15-Month-Old Infants Understand False Beliefs? *Science*. 2005. Vol. 308, n° 5719, pp. 255-258.
- OPPENHEIMER, J. G., 1968. *Behavior and Ecology of the White-Face Monkey, Cebus capucinus, on Barro Colorado Island*. C. Z. Ph.D. Thesis. Urbana : University of Illinois.
- OVERDUIN-DE VRIES, A. M., SPRUIJT, B. M. et STERCK, E. H. M., 2014. Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) understand what conspecifics can see in a competitive situation. *Animal Cognition*. 2014. Vol. 17, n° 1, pp. 77-84.
- PERNER, J. et WIMMER, H., 1985. « John Thinks That Mary Thinks That. . . » Attribution of Second-Order Beliefs by 5- to 10-Year-Old Children. *Journal of experimental child psychology*. 1985. Vol. 39, pp. 437-471.
- PÉRON, F., RAT-FISCHER, L., NAGLE, L. et BOVET, D., 2010. 'Unwilling' versus 'unable': Do grey parrots understand human intentional actions? *Interaction Studies*. 2010. Vol. 11, n° 3, pp. 428-441.
- PERRY, S., 1996a. Intergroup Encounters in Wild White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*. 1996. Vol. 17, n° 3, pp. 309-330.
- PERRY, S., 1996b. Female-Female Social Relationships in Wild White-Faced Capuchin Monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*. 40. 1996. pp. 167-182.
- PERRY, S., 1998. Male-male social relations in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour*. 135. 1998. pp. 139-172.
- PHILLIPS, W., BARNES, J. L., MAHAJAN, N., YAMAGUCHI, M. et SANTOS, L. R., 2009. « Unwilling » versus « unable »: capuchin monkeys' (*Cebus apella*) understanding of human intentional action. *Developmental Science*. 2009. Vol. 12, n° 6, pp. 938-945.
- POVINELLI, Daniel J. et VONK, Jennifer, 2003. Chimpanzee minds: suspiciously human? *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. Vol. 7, n° 4, pp. 157-160.
- POVINELLI, D. J. et EDDY, T. J., 1996. What young chimpanzees know about seeing. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1996. Vol. 61, n° 3, pp. i-vi, 1-152; discussion 153-191.
- POVINELLI, D. J., PERILLOUX, H. K., REAUX, J. E. et BIRSCHWALE, D. T., 1998. Young and juvenile chimpanzees' (*Pan troglodytes*) reactions to intentional versus accidental and inadvertent actions. *Behavioural Processes*. 1998. Vol. 42, n° 2-3, pp. 205-218.
- PREMACK, D. et WOODRUFF, G., 1978. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Science (New York, N.Y.)*. 1978. Vol. 202, n° 4367, pp. 532-535.

- READER, S. M. et LALAND, K. N., 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002. Vol. 99, n° 7, pp. 4436-4441.
- RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G. et MATELLI, M., 1988. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey: II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research*. 1988. Vol. 71, n° 3, pp. 491-507.
- ROBINSON, J. G. et JANSON, C. H., 1987. Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World primates. In : *Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago : B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. Struhsaker, éditeurs. pp. 69-82.
- ROSE, L. M., 1994. Sex Differences in Diet and Foraging Behavior in White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*. 1994. Vol. 15, n° 1, pp. 95-114.
- ROWE, A. D., BULLOCK, P. R., POLKEY, C. E. et MORRIS, R. G., 2001. 'Theory of mind' impairments and their relationship to executive functioning following frontal lobe excisions. *Brain*. 2001. Vol. 124, n° 3, pp. 600-616.
- RUIZ, A., GÓMEZ, J. C., ROEDER, J. J. et BYRNE, R. W., 2009. Gaze following and gaze priming in lemurs. *Animal Cognition*. 2009. Vol. 12, n° 3, pp. 427-434.
- RYLANDS, A. B., SCHNEIDER, H., MITTERMEIER, R. A., GROVES, C. P. et RODRIGUEZ-LUNA, E., 2000. An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates*. 2000. pp. 61-93.
- SANTOS, L. R. et HAUSER, M. D., 1999. How monkeys see the eyes: cotton-top tamarins' reaction to changes in visual attention and action. *Animal Cognition*. 1999. Vol. 2, n° 3, pp. 131-139.
- SANTOS, L. R., NISSEN, A. G. et FERRUGIA, J. A., 2006. Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, know what others can and cannot hear. *Animal Behaviour*. 2006. Vol. 71, n° 5, pp. 1175-1181.
- SCERIF, G., GOMEZ, J. C. et BYRNE, R. W., 2004. What do Diana monkeys know about the focus of attention of a conspecific? *Animal Behaviour*. 2004. Vol. 68, n° 6, pp. 1239-1247.
- SCHMITT, V., PANKAU, B. et FISCHER, J., 2012. Old world monkeys compare to apes in the primate cognition test battery. *PloS One*. 2012. Vol. 7, n° 4, pp. e32024.
- SENJU, A., CSIBRA, G. et JOHNSON, M. H., 2008. Understanding the referential nature of looking: Infants' preference for object-directed gaze. *Cognition*. 2008. Vol. 108, n° 2, pp. 303-319.
- SEYAMA, J. et NAGAYAMA, R., 2005. The effect of torso direction on the judgement of eye direction. *Visual Cognition*. 2005. Vol. 12, n° 1, pp. 103-116.

SHAMAY-TSOORY, S. G. et AHARON-PERETZ, J., 2007. Dissociable prefrontal networks for cognitive and affective theory of mind: a lesion study. *Neuropsychologia*. 2007. Vol. 45, n° 13, pp. 3054-3067.

SHAMAY-TSOORY, S. G., TOMER, R., YANIV, S. et AHARON-PERETZ, J., 2002. Empathy deficits in Asperger syndrome: a cognitive profile. *Neurocase*. 2002. Vol. 8, n° 3, pp. 245-252.

SHEPHERD, S. V. et PLATT, M. L., 2007. Spontaneous social orienting and gaze following in ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Animal Cognition*. 2007. Vol. 11, n° 1, pp. 13-20.

SHWE, H. I. et MARKMAN, E. M., 1997. Young children's appreciation of the mental impact of their communicative signals. *Developmental Psychology*. 1997. Vol. 33, n° 4, pp. 630-636.

SILVA JR., J. de S., 2001. *Especiação nos macacos-prego e cairaras gêneros Cebus Erxleben*. Doctoral thesis. Rio de Janeiro : Universidade Federal do Rio de Janeiro.

SPOTORNO, N., KOUN, E., PRADO, J., VAN DER HENST, JB. et NOVECK, I. A., 2012. Neural evidence that utterance-processing entails mentalizing: the case of irony. *NeuroImage*. 2012. Vol. 63, n° 1, pp. 25-39.

STUSS, D. T., GALLUP JR, G. G. et ALEXANDER, M. P., 2001. The frontal lobes are necessary for 'theory of mind'. *Brain*. 2001. Vol. 124, n° 2, pp. 279-286.

TEMPELMANN, S., KAMINSKI, J. et LIEBAL, K., 2011. Focus on the essential: all great apes know when others are being attentive. *Animal Cognition*. 2011. Vol. 14, n° 3, pp. 433-439.

TOMASELLO, M., CALL, J. et HARE, B., 1998. Five primate species follow the visual gaze of conspecifics. *Animal Behaviour*. 1998. Vol. 55, n° 4, pp. 1063-1069.

TOMASELLO, M., CALL, J. et HARE, B., 2003. Chimpanzees understand psychological states - the question is which ones and to what extent. *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. Vol. 7, n° 4, pp. 153-156.

TOMASELLO, M., FARRAR, M. J. et DINES, J., 1984. Children's speech revisions for a familiar and an unfamiliar adult. *Journal of Speech and Hearing Research*. 1984. Vol. 27, n° 3, pp. 359-363.

TOMASELLO, M., HARE, B. et AGNETTA, B., 1999. Chimpanzees, Pan troglodytes, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour*. 1999. Vol. 58, n° 4, pp. 769-777.

TOMASELLO, Michael et CALL, Josep, 1997. *Primate cognition*. New York, NY : Oxford Univ. Press.

TOMASELLO, M. et RAKOCZY, H., 2003. What Makes Human Cognition Unique? From Individual to Shared to Collective Intentionality. *Mind and Language*. 2003. Vol. 18, n° 2, pp. 121-147.

- TOMASELLO, M., 1995. Joint attention as social cognition. In : *Joint attention. Its origin and role in development*. Lawrence Erlbaum. Hillsdale, NJ : C. Moore and P.J. Dunham éditeurs. pp. 103-1330.
- VICK, S.J. et ANDERSON, J. R., 2003. Use of human visual attention cues by olive baboons (*Papio anubis*) in a competitive task. *Journal of Comparative Psychology*. 2003. Vol. 117, n° 2, pp. 209-216.
- VUADENS, P., 2005. Les bases anatomiques de la théorie de l'esprit : une revue de la littérature. *Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie*. 2005. pp. 136-146.
- WARD, J., 2010. *The student's Guide to cognitive neuroscience*. Second edition. Psychology Press, New York.
- WIMMER, H. et PERNER, J., 1983. Beliefs about beliefs: representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*. 1983. Vol. 13, n° 1, pp. 103-128.
- WOLFHEIM, J. H., 1983. *Primates of the World: Distribution, Abundance, and Conservation*. University of Washington Press. Seattle.
- WOOD, J. N., GLYNN, D. D., PHILLIPS, B. C. et HAUSER, M. D., 2007. The Perception of Rational, Goal-Directed Action in Nonhuman Primates. *Science*. 2007. Vol. 317, n° 5843, pp. 1402-1405.
- WOODWARD, A. L., 2009. Infants' grasp of others' intentions. *Current Directions in Psychological Science*. 2009. Vol. 18, n° 1, pp. 53-57.
- ZAITCHIK, D., KOFF, E., BROWNELL, H., WINNER, E. et ALBERT, M., 2006. Inference of beliefs and emotions in patients with Alzheimer's disease. *Neuropsychology*. 2006. Vol. 20, n° 1, pp. 11-20.

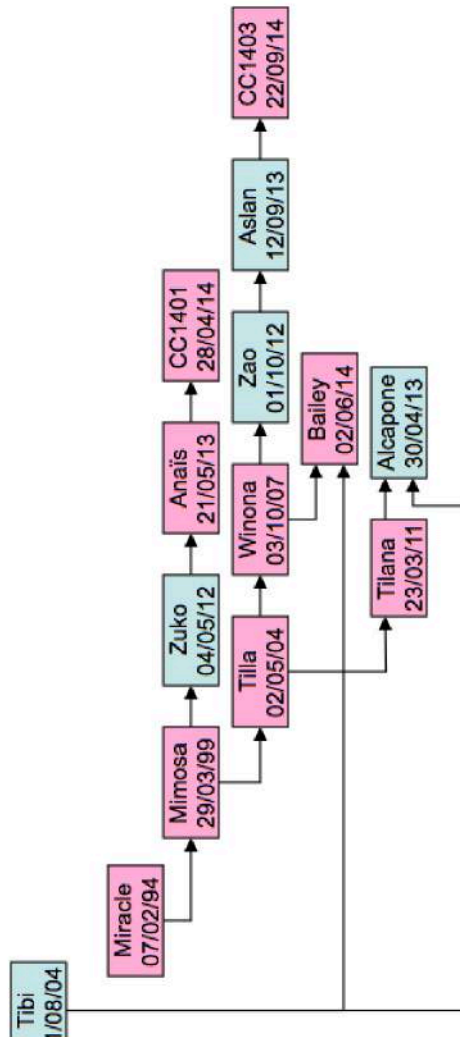
Annexes

Annexe 1 : Descriptif des capucins moines étudiés

Localisation	NOM	SEXE	DATE DE NAISSANCE	POIDS (KG)
Parc 3	Alcapone	Mâle	30/04/13	1,9
	Anaïs	Femelle	21/05/13	1,6
	Aslan	Mâle	12/09/13	1,6
	Babette	Femelle	28/04/14	1
	Bailey	Femelle	02/06/14	1
	Bergamote	Femelle	13/09/14	0,9
	Mimosa	Femelle	29/03/99	2,7
	Miracle	Femelle	07/02/94	2,5
	Tibi	Mâle	21/08/04	4,2
	Tilana	Femelle	23/03/11	2
	Tilla	Femelle	02/05/04	2,9
	Winona	Femelle	03/10/07	2,3
	Zao	Mâle	01/10/12	2,1
	Zuko	Mâle	04/05/12	2,2
Animalerie	Eli	Mâle	06/01/93	3,5
	Welch	Mâle	02/07/07	3,5
	Wilson	Mâle	22/09/07	3,3
	Xi	Mâle	07/11/08	3,1
	Yakusa	Mâle	27/10/09	3,2
	Miou	Mâle	13/07/11	2,4

Annexe 2 : Arbre généalogique des capucins moines du parc

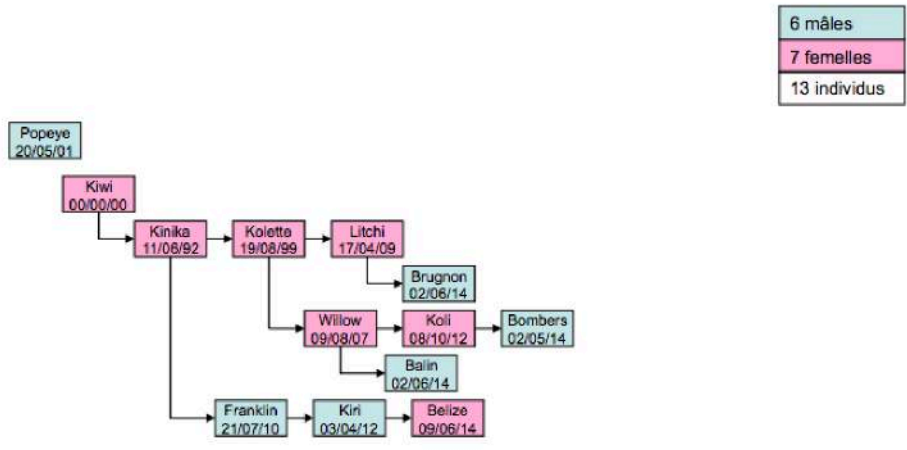
5 mâles
9 femelles
14 individus












Annexe 3 : Descriptif des capucins bruns étudiés

NOM	SEXE	DATE DE NAISSANCE	POIDS (KG)
Kiwi	Femelle	Inconnue	2,2
Kinika	Femelle	11/06/92	2,6
Kolette	Femelle	19/08/99	2,8
Popeye	Mâle	20/05/01	4,2
Willow	Femelle	09/08/07	3,1
Litchi	Femelle	17/04/09	2,1
Franklin	Mâle	21/07/10	2,4
Kiri	Mâle	03/04/12	2
Koli	Femelle	08/10/12	1,8
Bombers	Mâle	02/05/14	1,3
Balin	Mâle	02/06/14	1,3
Belize	Femelle	09/06/14	1,1
Brugnon	Mâle	09/06/14	0,8

Annexe 4 : Arbre généalogique des capucins bruns











**Annexe 5 : Fiche d'identification et de marquage
des capucins moines**

 FORM013_01 – Identification morphologique et marquage <small>MAJ le 18/05/11 par SM</small>	
Espèce: <i>Cebus capucinus</i> Date: 25/03/15 Animalerie: Observateur: CC/TC	
 Tilla (enceinte) ok ID: CC042 11ans	 Tili: ♂ ok ID: CC043 11ans
 Ninona ok ID: CC075 7,5ans	 Tilana ok ID: CC1101 4ans
 Macapone ♂ ok ID: CC1301 2ans	 mais ok ID: CC1302 2ans
 Aslan ♂ ok ID: CC1303 1,5ans	 Bailey ok ID: CC1402 1 an

Espèce: *Bombus terrestris*
Animalerie:

Date: 25/03/15
Observateur: CC/SB

 <p>Miracle ok</p> <p>ID: CC21 21 ans</p>	 <p>Mimosa ok</p> <p>ID: CC47 16 ans</p>
 <p>Zuko ♂ ok</p> <p>ID: CC1201 3 ans</p>	 <p>Zoo ♂ ok</p> <p>ID: CC1202 2,5 ans</p>
 <p>BB Miracle ♀ (non marquée)</p> <p>ID: CC1401 ~1 an</p>	 <p>BB Mimosa ♀ (non marquée)</p> <p>ID: CC1403 ~1 an</p>
 <p>ID:</p>	 <p>ID:</p>

Annexe 6 : Ethogramme

- **Tests** (start-stop)
 - Unable
 - Unwilling
 - Distracted

- **Sessions** (start-stop)
 - 1
 - 2
 - 3
 - 4
 - 5
 - 6

- **Comportements gestuels** (start-stop)
 - Quémante à travers la fente (PE)
 - Bras étendu(s) sur la table (SE)
 - Appuie/pousse le plexiglas (SE)
 - Introduit un ou plusieurs doigt(s) dans le trou de plexiglas (SE)
 - Mouvement de saisie de l'item : du sujet vers le trou et inversement (SE)
 - Saisit l'item avec la bouche/langue (SE)
 - Attrape le grillage (SE)
 - Touche le plexiglas du côté expérimentateur (SE)
 - Relève le bras au dessus de la fente (SE)
 - Troc (SE)
 - Touche le bras/la main de l'expérimentateur (SE°)

- **Regards** (mutually exclusive exhaustive)
 - Regarde vers l'expérimentateur (SE)
 - Regard vers la récompense alimentaire sur la table (SE)
 - Regarde vers la main de l'expérimentateur tenant l'item (SE)
 - Regarde ailleurs (SE)
 - Regarde le dispositif (SE)
 - Alternance expérimentateur/main-item et inversement (PE)
 - Alternance expérimentateur/raisin table et inversement (PE)
 - Autre : autre regard entre les tests (initial SE)

- **Comportements auditifs** (start-stop)
 - Tape les barreaux/plexiglas (PE)
 - Vocalise (PE)
 - Tape la table (PE)

- **Expressions faciales** (start-stop)
 - Soulèvement des sourcils (PE)
 - Saut sur place en fixant l'expérimentateur (PE)
 - Tête penchée (SE)
 - Sourire (PE)

- **Comportements autocentrés (start-stop)**
 - Urine (SE)
 - Se gratte (SE)
 - Se lèche (SE)
 - Lèche la table (SE)
 - Lèche le trou (SE)
 - Lèche/mord le grillage (SE)
 - Mange des restes de banane (SE)
 - Se met debout (SE)
 - Toc (SE)

- **Position du sujet (mutually exclusive exhaustive)**
 - Présent sur la chaise (SE)
 - Absent de la chaise (SE)

SE = state event : comportement ayant une durée, c'est-à-dire un début et une fin.

PE = point event : événement ponctuel, comportement qui ne se produit qu'à un moment donné et dont la durée est non significative

Annexe 7 : Définition des comportements

- Regards :
 - Regarde vers l'expérimentateur
 - Regarde vers la récompense sur la table
 - Regarde vers la main de l'expérimentateur contenant l'item (caillou ou récompense)
 - Regarde ailleurs : tout autre regard que les regards précédents, ie ne regarde ni l'expérimentateur, ni la récompense sur la table ni la main de l'expérimentateur
 - Regarde le dispositif expérimental
 - Autre : regard initial de chaque séquence de codage
- Alternance de regard :
 - Expérimentateur/main-item et inversement : le sujet regarde l'expérimentateur puis la main contenant l'item ou inversement
 - Expérimentateur/raisin table et inversement : le sujet regarde l'expérimentateur puis le raisin posé sur la table ou inversement
- Quémande à travers la fente : Extension du ou des bras à travers la fente du grillage
- Bras étendu(s) sur la table : le sujet étend un ou deux bras sur la table de manière prolongée
- Appuie/pousse le plexiglas : le sujet appuie plus ou moins fort avec une ou deux mains le plexiglas
- Introduit un ou plusieurs doigt(s) dans le trou : le sujet passe à travers le trou du plexiglas un ou plusieurs doigt(s)
- Mouvement de saisie de l'item : le sujet fait des mouvements de la main vers l'item contenu dans la main de l'expérimentateur pour essayer de le saisir
- Saisie de l'item avec la bouche/langue : le sujet dirige sa bouche et/ou sa langue vers l'item contenu dans la main de l'expérimentateur pour le saisir.
- Troc : le sujet veut échanger la récompense alimentaire avec un autre objet (caillou, croquettes...), le pose sur la table en attente de recevoir la récompense.
- Attrape le grillage : le sujet saisit les barreaux du grillage avec un ou deux mains
- Touche le plexiglas du côté expérimentateur : le sujet passe son bras ou sa main à travers la fente du grillage et touche le plexiglas du côté expérimentateur

- Relève le bras au-dessus de la fente : le sujet passe son bras à travers la fente du grillage et le relève vers le haut en direction du bras de l'expérimentateur
- Tape les barreaux/plexiglas : le sujet tape brutalement sur le grillage/plexiglas provoquant alors un bruit
- Tape sur la table : le sujet tape la table avec la paume de la main provoquant alors un bruit
- Vocalise : le sujet émet un son de sa bouche
- Soulèvement des sourcils : le sujet relève les sourcils (en plissant le front)
- Sourire : le sujet montre les dents (du haut et/ou du bas)
- Saut sur place en fixant l'expérimentateur : le sujet fait un saut sur place, sur ses 4 membres, tout en regardant l'expérimentateur (souvent accompagné d'un sourire)
- Tête penchée : le sujet incline sa tête sur le côté (droit ou gauche) tout en regardant l'expérimentateur
- Toc : le sujet émet un mouvement de rotation de la tête d'arrière en avant
- Présent sur la chaise : le sujet possède au moins un membre posé sur la chaise
- Absent de la chaise : aucune partie du corps du sujet ne touche la chaise

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussignée, **Véronique GAYRARD**, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **LLERENA Elsa** intitulée « *Etude des prérequis de la théorie de l'esprit chez les primates non humains : Approche expérimentale de la compréhension des intentions chez les capucins moines (cebus capucinus) et les capucins bruns (sapajus apella)* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 14 septembre 2015
Professeure **Véronique GAYRARD**
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
La Directrice de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Isabelle CHMITELIN



Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Gérard CAMPISTRON**



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur **Bertrand MONTHUBERT**
Par délégation, la Vice-Présidente du CEVU
Madame Régine **ANDRÉ OBRECHT**



Melle LLERENA Elsa
a été admis(e) sur concours en :
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 26/06/2014
a validé son année d'approfondissement le : 25/06/2015
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

Toulouse, 2015

NOM : LLERENA

PRENOM : Elsa, Anne

TITRE :

Etude des prérequis de la théorie de l'esprit chez les primates non humains : approche expérimentale de la compréhension des intentions chez les capucins moines, *Cebus capucinus* et les capucins bruns, *Sapajus apella*.

RESUME :

Discriminer les intentions d'autrui est une part fondamentale de la cognition sociale humaine. Des études révèlent que nos plus proches cousins, les chimpanzés, en sont également capables. Mais partageons-nous également cette capacité avec d'autres primates non humains, dont les singes du Nouveau Monde ? La présente étude propose des éléments de réponse à cette question en testant si les capucins bruns (*Sapajus apella*) et les capucins moines (*Cebus capucinus*) sont capables de percevoir les intentions d'un expérimentateur humain. Plus spécifiquement, nous avons étudié les comportements naturellement émis par les capucins dans trois conditions expérimentales durant lesquelles l'intention de l'expérimentateur varie. Nous avons cherché à savoir s'ils discriminent un expérimentateur mal intentionné *versus* bien intentionné mais incapable *versus* distrait. Cette étude a pour but d'enrichir les données visant à expliquer les racines évolutives des capacités de mentalisation des humains.

MOTS-CLES :

Théorie de l'esprit, Primates, Ethologie, Comportement animal, capucins, *Cebus capucinus*, *Sapajus apella*, intentions, cognition sociale

ENGLISH TITLE:

Studying the Theory of Mind precursors in nonhuman primates: an experimental approach of intention reading abilities in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* and tufted capuchins, *Sapajus apella*.

ABSTRACT :

Understanding the intentional actions of others is a fundamental part of human social cognition and behavior. Researches already revealed that our nearest relatives - the chimpanzees - also understand the intentional actions of others. Is this ability shared with other nonhuman primates, such as New World monkeys? In this study, we investigated whether two species of capuchins, the white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) and the brown capuchins (*Sapajus apella*), are able to understand the intentional actions of a human experimenter. More specifically, we observed whether capuchins spontaneously behave differently confronted to three experimenter conditions during which the experimenter's intention change. We investigated if capuchins were able to discriminate an unwilling experimenter *versus* a well-intentioned one, but unable *versus* a distracted one. This study will nourish the debate about the evolutionary roots of cognitive abilities in primates.

KEY WORDS :

Theory of mind, Primates, Ethology, Animal behavior, Capuchins, *Cebus capucinus*, *Sapajus apella*, intention, social cognition