Intellectica. Revue de
l'Association pour la Recherche
Cognitive

Éthologie et cognition : le cas des primates

Bertrand L. Deputte

Citer ce document / Cite this document :

Deputte Bertrand L. Éthologie et cognition : le cas des primates. In: Intellectica. Revue de l'Association pour la Recherche Cognitive, n°16, 1993/1. Biologie et cognition. pp. 21-44;

doi : https://doi.org/10.3406/intel.1993.1425

https://www.persee.fr/doc/intel_0769-4113_1993_num_16_1_1425

Fichier pdf généré le 05/11/2018

Abstract

Ethology and Cognition : the case of primate ethology

There are two major boundaries within cognitive sciences ; 1-the anthropocentric definition of the concept of cognition which would prevent accepting that animals other than man have a cognition ; 2-the large gap between neurobiology, at the molecular or cellular level, at one end and psychology at the other end. Ethology is the study of the behavior of living beings considered as entities. This implies taking into account not only the motor outputs, the behaviors, but also, implicitly or explicitly, the related neural and endocrinological events. Ethology also implies studying the behavior within a phylogenetic frame. It is argued that this could help to fill the gap between neurobiology and psychology. In addition the study of cognition could be considered as having brought closer the field of ethology and that of comparative psychology. In this paper several domains of ethology related to the two cognitive concepts of representation and intentionality are examined, especially in nonhuman primates. These domains are spatial memory, vocal communication including the concept of "inferential communication", social cognition and still anecdotic examples of deception. Ethologists consider cognition not only within an evolution of cognitive processes but also that cognition is modulated by internal variables such as hormonal ones.

Résumé

Les sciences de la cognition sont marquées par deux clivages, 1-la connotation anthropocentrée du concept de cognition, qui refuserait toute cognition au reste du monde animal et 2-le fossé entre neurobiologie, à l'échelle moléculaire et cellulaire, d'une part et la psychologie, d'autre part. L'éthologie étudie la vie de relation des êtres vivants pris comme entités, c'est-à-dire en prenant en compte, implicitement ou explicitement, notamment, leur physiologie nerveuse et hormonale. Cette approche du comportement, à laquelle s'ajoute une perspective évolutionniste, permet, en ce qui concerne l'étude de la cognition, de combler le fossé entre neurobiologie et psychologie. En outre l'étude de la cognition est considérée comme ayant rapproché l'éthologie et la psychologie comparée. Plusieurs domaines de l'éthologie en rapport avec les deux concepts cognitivistes de représentation et d'intentionatlité sont abordés, particulièrement chez les primates ; ce sont notamment la mémoire spatiale, la communication vocale avec le concept de "communication inférentielle", la cognition sociale et les exemples, encore anecdotiques, de "feintes". L'éthologie place la cognition dans une évolution des processus cognitifs mais considère aussi sa modulation par des variables hormonales, notamment.

BY: $ = creative commons

Intellectica, 1993/1, 16, pp. 21-44

Bertrand L. DEPUTTE

Éthologie et cognition : le cas des primates

Introduction

Les sciences de la cognition, les approches cognitives et cognitivistes connaissent un essor remarquable depuis une dizaine d'années. Cet essor provient en particulier du regroupement, autour du problème de la cognition, des disciplines scientifiques qui s'y intéressaient déjà de manière explicite et de celles qui l'abordaient de manière implicite. Ce regroupement a été générateur d'approches pluridisciplinaires comme, par exemple, celles de la linguistique et de l'informatique. Toutefois, "les sciences cognitives actuelles ne sont rien d'autre qu'une collection hétéroclite de disciplines..." (J. Stewart, ce volume), et "leur inventaire [...] varie selon les auteurs" (Rastier 1989). Toutes les disciplines qui abordent soit le fonctionnement du système nerveux, au niveau moléculaire ou neuronal, soit le fonctionnement du cerveau humain dans ses activités d'abstraction et de raisonnement (langage, logique) se sont trouvées rassemblées d'emblée dans ce nouveau champ d'investigation scientifique. D'autres disciplines participent à ce regroupement par un élargissement naturel de leurs problématiques. C'est le cas de l'éthologie, bien que sa place en tant que science de la cognition soit loin d'être admise.

Cette "collection hétéroclite de disciplines", comme elle a été initialement établie, met notamment en lumière deux clivages. Le premier concerne la connotation anthropocentrée du concept de cognition : la cognition serait, explicitement ou implicitement, le propre de l'homme. Le deuxième clivage est celui qui existe entre la neurobiologie, à l'échelle moléculaire et cellulaire, et la psychologie, par exemple, qui étudie des aspects hautement

Persée creative commons

intégrés de cette activité neuronale. Ces deux clivages, qui sont en fait des fossés, peuvent être comblés, d'une part, grâce à des investigations de phénomènes identiques à des niveaux d'intégration différents, de plus en plus complexes, et d'autre part, grâce à l'utilisation d'un paradigme évolutionniste. C'est ce comblement que l'éthologie est en mesure de réaliser. En effet "l'Ordre Naturel" (*Scala naturae*) est fondé sur une complexification de la structure des êtres vivants, notamment celle du système nerveux. La place de l'homme au sommet de cette échelle lui est alors fondamentalement conférée par son degré de céphalisation, de cérébralisation, la sélection naturelle n'opérant que des ré-organisations d'arrangements moléculaire et tissulaire. Mais l'homme, bien que placé au sommet de cette échelle de "l'Ordre Naturel", n'en reste pas moins un "produit" de l'évolution, ce qui remet du même coup en question l'a priori qu'il n'y aurait de cognition que dans l'espèce humaine. Asquith (1986) rappelle que la répugnance à attribuer un esprit ("mind") aux animaux repose sur des a priori culturels propres à la civilisation occidentale, les Japonais, notamment, ayant une conception différente de la place de l'animal par rapport à celle de l'homme.

Définition des concepts

La cognition

Il est toujours utile de préciser le champ sémantique des concepts que l'on se propose de discuter. Définir préalablement donne la possibilité de percevoir les préconceptions inévitables que l'auteur a du sujet qu'il discute : "Les mots ne sont pas de simples étiquettes, ils plongent dans le contenu de la bouteille" (Kummer et al. 1990). Cela permet également de remettre en question un illusoire consensus implicite qui, comme le souligne Mason (1986), finit par s'installer entre spécialistes d'une même discipline. Lorsqu'un dialogue pluridisciplinaire s'ébauche, la précaution de définir le champ sémantique du ou des concepts discutés est plus que jamais nécessaire bien qu'elle ne soit souvent ni facile ni totalement satisfaisante. Thomas & Walden (1985) avancent qu'il n'existe pas de "définition scientifique standard" de la cognition. En outre Flavell (1977) considère que la cognition est "un de ces concepts dont les sens sont multiples, ambigus,

imprécis, instables, discutables, sujets à reformulation et à redéfinition, etc.". Certains dictionnaires précisent que le terme de "cognition" trouve son origine au XIVème siècle. Mais déjà Aristote, dans le livre A de la *Métaphysique*, définissait les grandes caractéristiques de ce qui allait s'appeler la cognition, en se plaçant dans une perspective comparatiste voire déjà évolutionniste : "Tous les hommes désirent naturellement savoir [...] ce qui le montre c'est le plaisir causé par les sensations [...]. Par nature les animaux sont doués de sensations, mais, chez les uns, la sensation n'engendre pas la mémoire, tandis qu'elle l'engendre chez les autres. Et c'est pourquoi ces derniers sont à la fois plus intelligents et plus aptes à apprendre que ceux qui sont incapables de se souvenir. Quoiqu'il en soit, les animaux autres que l'homme vivent réduits aux images et aux souvenirs, ils ne participent que faiblement à la connaissance empirique, tandis que le genre humain s'élève jusqu'à l'art et aux raisonnements. C'est de la mémoire que provient l'expérience pour les hommes". Aristote soulignait ainsi le rôle de la perception et de la mémoire dans l'acquisition de connaissances à laquelle le concept actuel fait encore référence en y associant la faculté d'acquérir ces connaissances.

Plutôt que d'avoir la présomption de vouloir définir la cognition, je voudrais proposer une "délimitation opérationnelle" du concept de cognition. La notion d'opérationalité se conçoit ici en référence à une application du concept de cognition à l'ensemble du monde animal, donc à une dé-spécification humaine du concept. La cognition, comme elle a été définie précédemment, implique, notamment, une activité de traitement de l'information[1], de type logique ou non logique. Ce traitement s'effectue au niveau de la perception et de la mémoire et conduit à la recherche d'informations utiles et de comparaisons d'informations : " La perception nous offre [...] un [...] cas de transition incontestable entre les structures organiques et cognitives" (Piaget 1967).

Que la cognition désigne l'acquisition de connaissances et la faculté de les acquérir, n'autorise pas à considérer qu'elle est une

---

[1] Le terme *information* fait ici référence à l'ensemble des stimulations potentiellement accessibles aux organes des sens d'un individu. Des événements ou des signaux spécifiques qui s'élèvent au dessus du "bruit de fond" représentent des stimulations plus probablement perceptibles.

activité spécifiquement humaine. La cognition, impliquant la mise en jeu de la mémoire et la comparaison d'informations, englobe du même coup la plupart des formes d'apprentissage et les processus associatifs. Toutefois Premack (1983) met en garde contre le danger de 'libéraliser' les phénomènes d'association, en leur conférant à tous un caractère cognitif. Cette mise en garde peut traduire de la part de Premack une volonté de marquer la spécificité de la cognition humaine sans pouvoir en cerner totalement la nature. Le fait de préférer l'usage du terme "processus cognitif" à celui de cognition peut aider à adopter une attitude "continuiste", évolutionniste, mettant en parallèle l'évolution des structures et celle des facultés.

On peut alors envisager dans cette relation "structure/fonction" que la cognition, chez l'homme, ait été précédée, chez les espèces animales, par des processus cognitifs dont la complexité serait fonction du développement du système nerveux et des organes de relation. Cette relation "structure/fonction" permet aussi d'envisager non pas l'évolution des processus cognitifs comme une modification irréversible de processus antérieurs mais comme un "empilement" de niveaux de processus accompagné de la possibilité de développement "horizontal" de chacun des niveaux. Cette schématisation n'implique pas une relation univoque "niveau-structure", un même processus pouvant impliquer plusieurs structures nerveuses simultanément ou séquentiellement. Cette schématisation fait plus amplement référence aux interrelations entre les différentes structures cérébrales. Envisager un parallèle entre l'évolution des structures nerveuses et celles des processus cognitifs qu'elles génèrent ou contrôlent évite de séparer l'homme du reste du monde animal. Ce parallèle évite aussi de considérer que, dans le cadre de l'étude d'un phénomène se rapportant à un processus cognitif, le fonctionnement d'un neurone de pratiquement n'importe quelle espèce animale, permet de généraliser les résultats à l'homme, en considérant implicitement que l'unité du vivant "cognitif" est le neurone. En déplaçant l'unité du vivant "cognitif" vers l'individu et en replaçant celui-ci dans la phylogenèse, on est en mesure de combler à la fois le fossé qui est souvent creusé a priori entre l'homme et l'animal et le fossé entre neurobiologie et psychologie.

Le comportement

La cognition fait référence à divers processus biologiques qui sont le résultat du fonctionnement du système nerveux et plus précisément du cerveau. Pour un chercheur, l'accès à ces processus dépendra de son domaine de recherche ; un neurobiologiste mesurera une activité électrique ou chimique, un neurophysiologiste mesurera un potentiel évoqué, un psychologue, un éthologue, un linguiste, un ergonomie observeront, quant à eux, un comportement ; le comportement peut être défini, ici, dans un premier temps, comme "l'ensemble de tous les gestes et de toutes les attitudes observés ou représentés" (Rastier 1968). L'opposition des termes *mesurer* et *observer* traduit bien la différence de niveau d'approche mais aussi la différence de niveau d'intégration des processus abordés. C'est entre le *mesuré* et l'*observé* que se situent les processus cognitfs. Or Piaget (1967) souligne : "la perception n'est pas séparable de l'action" (l'action est ici synonyme de comportement). Comme l'action génère en retour la perception de ses conséquences, elle modifie du même coup les *actions perceptives* ultérieures. On peut alors reformuler l'assertion de Piaget en proposant que la perception *est* une action. Il est toutefois commode de considérer que la perception correspond essentiellement à une prise d'informations qui n'implique, en tant que telle, qu'une faible motricité. Cette motricité est limitée aux orientations des organes des sens visant à optimiser la prise d'informations, sans que le sujet n'agisse, à proprement parler, sur l'environnement[2]. L'action, quant à elle, implique une motricité qui intéresse plus que les seuls organes des sens et qui, d'une certaine manière, modifie l'environnement, source des informations. L'action et la perception forment donc ensemble "une totalité close, [...] le monde vécu" (von Uexküll 1934/1965). Cette "totalité close" que représente le comportement (perception-action) ne doit pas être considérée comme un système ou un sous-système de l'organisme mais comme une propriété fonctionnelle de l'individu pris dans sa globalité (Mason 1986). L'observateur des processus cognitifs porte son attention soit sur la perception soit sur l'action. Les neurobiologistes s'intéressent

[2] Excepté lorsqu'un animal "remonte" un gradient d'informations olfactives, en direction d'un aliment ou d'une proie.

plus particulièrement à la perception comme action, d'autres comme les psychologues et les éthologues à la chaîne perception-action, d'autres enfin, comme les linguistes, à des représentations d'action.

Selon le paradigme cognitiviste, deux concepts sont indissociables de celui de cognition, la *représentation* et l'*intentionnalité* Vauclair 1987). Ces deux concepts peuvent être abordés par l'étude de comportements, la représentation faisant référence aux phénomènes de perception et de mémorisation d'informations[1], l'intentionnalité aux processus de décision modulés par les informations mémorisées. Lorsque l'on adopte une attitude évolutioniste, il est nécessaire d'étudier la cognition à partir de phénomènes qui sont homologues dans l'ensemble du règne animal. La définition du comportement donnée précédemment ne peut plus convenir, dans la mesure où elle fait référence à des capacités propres à l'homme, ou représentées. Le Comportement est l'expression de la vie de relation d'un être vivant. Il constitue l'ensemble des unités motrices ou schèmes comportementaux ou unités comportementales, aussi appelées *comportements,* qui sont accessibles à un observateur. Cette distinction entre Comportement et comportements n'est pas purement formelle. Elle permet, notamment, de distinguer une approche neurophysiologique d'une approche psychologique ou éthologique. Dans le premier cas, le comportement est une entité motrice isolée, mise en relation directe avec des structures cérébrales ou des neurones. Dans le deuxième cas, le comportement est une sortie motrice mise en relation avec l'ensemble des sorties motrices, avec le Comportement, d'un individu, considéré alors comme entité. Selon cette acception, le Comportement est vu comme l'ensemble *organisé* des comportements. Cette organisation implique qu'une perturbation ou une modification de l'un des éléments de cette structure comportementale entraînera une réorganisation des relations organiques qui lient cet élément aux autres. Cette structure comportementale est elle-même soumise aux contraintes de la structure morphologique et de la structure physiologique.

Les sciences du comportement : la psychologie comparée et l'éthologie

Deux disciplines scientifiques abordent l'étude du Comportement, la psychologie et l'éthologie. En schématisant on pourrait dire que la psychologie s'intéresse essentiellement à l'homme et l'éthologie, aux animaux. Toutefois la psychologie comparée ouvre une brèche potentielle vers l'éthologie lorsqu'elle aborde l'étude du comportement animal, puisqu'elle a même été longtemps considérée comme la seule science du comportement animal (Doré et Kirouac 1987). Tandis que l'éthologie ne peut qu'inclure l'homme dans les espèces qu'elle étudie puisque la dimension comparative qu'elle défend s'inscrit dans une démarche évolutionniste.

L'éthologie s'est constituée, notamment, pour s'opposer à la tendance de la psychologie comparée à ne rechercher la généralité des lois de l'apprentissage qu'à partir de l'étude de quelques espèces animales seulement (Snowdon 1983, Vauclair 1987). La distinction entre psychologie et éthologie ne repose donc pas sur les espèces étudiées mais sur la manière d'aborder l'étude des comportements : la psychologie dans son approche comparatiste utilise une démarche *descendante* ; en tant que science de la "psyché", elle s'intéresse d'abord aux processus cognitifs humains, puis pose à des espèces animales des problèmes en relation avec les capacités cognitives humaines (cf. Premack 1983, Vauclair 1987). L'éthologie, quant à elle, utilise une démarche zoologique *ascendante* ; elle étudie, dans la diversité des représentants du règne animal, le comportement dans sa contribution à la vie de l'individu et à la survie de l'espèce. C'est ainsi que Lorenz (1937) considère le comportement comme une entité taxinomique au même titre que les structures anatomiques[3] et a mis l'accent sur une innéité des comportements en opposition à une importance de l'apprentissage pronée par les psychologues comparatistes. La comparaison de comportements homologues chez des espèces phylogénétiquement proches doit donc permettre de retracer

---

[3] Une vue contestée par Hailman (1982) qui considère le comportement comme fondamentalement différent d'une morphologie : on ne peut le mesurer ni aisément ni précisément ; contrairement à la morphologie il ne laisse pas de traces fossiles et peut se transmettre culturellement .

l'évolution de ce comportement et d'en préciser la valeur adaptative. On peut alors déplorer que l'espèce *Homo sapiens* reste, de loin, l'espèce la moins étudiée par les éthologistes. Lorsque Tinbergen (1963) caractérisait l'éthologie comme "l'étude biologique du comportement", il précise le terme "biologique" en rappelant ce que Huxley considérait comme les trois problèmes essentiels de la biologie : la *causalité*, la *valeur de survie* (ou étude de la *fonction*), et l'*évolution*. Tinbergen complétait définitivement le champ de l'éthologie en y ajoutant un quatrième problème, celui de l'*ontogenèse*. Une telle caractérisation montrait que c'est l'individu, l'*ontos*, qui est le sujet de l'étude. Le comportement peut ainsi être considéré comme l'expression organisée, intégrée, du fonctionnement de structures nerveuses. Chez les vertébrés supérieurs, ces structures sont regroupées dans un seul organe, le cerveau dans lequel apparaît en dernier lieu un néocortex. L'approche éthologique du comportement considère, implicitement ou explicitement, que les structures néocorticales sont en étroites relations avec des structures sous-corticales, plus primitives, et que, de plus, ces structures reçoivent des afférences de bon nombre de glandes endocrines qui modèlent, modulent, leur fonctionnement. Romer (1970), en discutant l'anatomie comparée du système nerveux, souligne que "in the vertebrates the circulation of hormones in the bloodstream is a retention of [...] primitive methods of stimulation"[4]. Les cellules des protozoaires reçoivent des stimuli et y répondent. Chez les organismes supérieurs une différenciation s'est opérée entre les récepteurs et les effecteurs. Une approche biologique ne peut ignorer le maintien, au cours de l'évolution, de cette relation et de toutes les modalités qu'elle a pu prendre. La richesse de l'éthologie réside dans les liens qu'elle établit avec, par exemple, la neurophysiologie et l'endocrinologie, tout en étudiant la vie de relation de l'Individu, pris comme une entité. La réalité des analyses et les méthodologies qui doivent être adoptées ne reflètent pas toujours cette attitude moniste, qui néammoins est toujours sous-jacente. Etudier la causalité d'un comportement ou son développement

---

[4] Les méthodes primitives de stimulation auxquelles il fait allusion sont une relation entre récepteurs et effecteurs fondée sur des propriétés physiques et chimiques. Par ces propriétés, les cellules qui reçoivent les sensations peuvent stimuler les cellules voisines à répondre.

requiert des méthodes différentes de celles utilisées dans l'étude de sa fonction et de son évolution (Snowdon 1983). L'unité de l'éthologie réside dans ce que la description du Comportement de l'individu dans une situation où le comportement a une valeur adaptative, constitue le préalable à tout problème à résoudre. Les observations éthologiques précèdent les approches *étho-physiologiques* ; "Ethology is more than *Physiology of Behaviour*, just as *Biology* is more than *Physiology*" (Tinbergen 1963). L'éthologie se démarque du behaviorisme en ne s'inscrivant pas dans une problématique Stimulus-Réponse (S-R) et en considérant que l'apprentissage n'est pas un phénomène général mais variable car dépendant de contraintes phylogénétiques et contextuelles (Vauclair 1987).

Le rapprochement entre la psychologie comparée et l'éthologie : l'étude de la cognition

Snowdon (1983) considérait qu'une synthèse s'est opérée entre éthologie et psychologie comparée depuis une quinzaine d'années. Cette synthèse, selon lui, provient d'un double mouvement : d'une part, les psychologues ont considéré que la théorie de l'évolution pouvait s'appliquer au comportement animal et que l'environnement d'un animal devait être étendu au milieu naturel auquel il s'est adapté ; d'autre part, les éthologues ont prolongé les observations naturalistes par des expérimentations, au laboratoire, dans des environnements plus contrôlés.

Cette synthèse entre psychologie comparée et éthologie paraît être consommée dans l'étude des processus cognitifs. Ce champ d'investigations relève d'ailleurs fondamentalement de la psychologie comparée qui n'est pas considérée comme une science du comportement mais une science *about mind* (Doré et Kirouac 1987). Dans ce cas l'éthologie retrouve néanmoins sa spécificité de science du comportement animal et une barrière resurgit qui remettrait en cause la continuité évolutive par ailleurs généralement admise. Dès qu'il s'agit de cognition, les questions posées concernent l'existence même de processus cognitifs chez l'animal : "Does the chimpanzee have a theory of mind?" (Premack & Woodruff 1978), "Do animals think?" (Ristau 1983a), "Symbols and indication in apes and other species?" (Ristau

1983b), "Do minds exist in species other than our own?" (Gallup 1985), "Are animals intelligent?" (Menzel 1989), pour citer quelques articles consacrés, tout ou partie, à des animaux appartenant pourtant, comme l'espèce *Homo sapiens*, à l'ordre des primates. L'ouverture de l'éthologie vers l'étude des processus cognitifs résulte de l'abandon de la conception héréditarienne du comportement qu'avait formulée Lorenz. Les théories épigénétistes de Schneirla (1956), en adoptant une vue interactioniste du développement de l'individu, ouvrent la voie à la prise en compte des apprentissages et ont permis, par là même, le développement d'une éthologie *cognitiviste*. Kummer et al. (1990) font remarquer que le courant cognitiviste, en éthologie, a abandonné la "old ethological rule" de nommer les comportements par des termes descriptifs[5], au profit de termes à fortes connotations anthromorphiques, suggérant du même coup, *a priori* l'existence de capacités cognitives élaborées, telles que l'intentionnalité. Si l'on admet, comme le propose Vauclair (1987), que l'apprentissage est un mode de connaissance, alors "on sous-entend que des processus cognitifs seront en jeu". Considérer qu'un animal puisse organiser ses expériences et sa mémoire revient à faire l'hypothèse d'un processus mental (Candland et Kyes 1986). Le comportement-action est inclus dans une boucle rétroactive perception-action et l'action est en relation avec la réalisation des besoins biologiques fondamentaux comme se nourrir, se reproduire, vivre avec des partenaires sociaux. On considère alors, comme le propose Mason (1986), que "puisque le comportement est fondé sur la connaissance que le sujet a de son monde et de ses besoins[6], il implique un processus cognitif". Les récentes influences de la sociobiologie en éthologie conduisent à se

---

[5] Cette "règle" marque le courant "objectiviste". Elle affirme l'intention de l'éthologiste de projeter le moins possible sa propre cognition sur le Comportement de ses sujets. Cet effort d'objectivation s'exerce en particulier au moment de l'observation, c'est à dire au moment où l'observateur sélectionne, dans le flux du Comportement, les unités comportementales qu'il juge pertinentes (Deputte 1990). Cette attitude objectiviste reflète la démarche "ascendante" des éthologistes dont la formation est le plus souvent celle de zoologistes.

[6] "Son monde" fait ici référence à "l'Umwelt" de von Uexkull, mentionné plus haut. La connaissance du "monde" et des besoins n'implique pas une "conscience".

demander si la sociobiologie ne prônerait pas un néo-héréditarisme. Les sociobiologistes utilisent les termes à forte connotation anthropomorphique tels que *stratégies*, *altruisme*, *bénéfices*, tout en niant à l'animal toute conscience de ces actes. Cette position est pour le moins ambiguë et s'inscrit à contre-courant du développement des études ontogénétiques interactionnistes et des approches "cognitionnistes" du comportement social.

Éthologie et cognition

J'évoquerai ici quelques domaines de l'éthologie, en particulier de l'éthologie des primates, dans lesquels les approches cognitionnistes sont développées ou en développement.

Éthologie et représentation

La représentation désigne "la capacité pour un organisme de produire une réponse en l'absence d'un stimulus extérieur" (Vauclair 1987). La représentation ne peut être qu'inférée à partir de l'observation des comportements. La mémoire spatiale, avec le concept de "cartes cognitives", la communication vocale des primates et la socialité, cognition sociale, constituent des domaines où des représentations peuvent être inférées. Le fait de ne pouvoir (jusqu'à présent ?) qu'inférer ces représentations renforce le caractère "métacognitif" de l'éthologie (Deputte 1990) et d'autres sciences du comportemen

- *La mémoire spatiale.*

Le comportement d'amassement de certaines espèces d'oiseaux, comme les mésanges ou les pics, fournit la possibilité de mettre en évidence un phénomène de représentation. Ces oiseaux, à une certaine époque de l'année, enterrent les graines qu'ils récoltent en divers emplacements de leur environnement. Après des délais qui peuvent atteindre plusieurs mois, ils récupèrent ces graines. L'expérience de Vander Wall (Vander Wall 1982) montre que l'oiseau possède une mémoire de repères environnementaux. Cette mémoire constitue une représentation spatiale de caractéristiques du milieu dans la mesure où, en situation naturelle, ces indices sont

sélectionnés parmi une infinité possible. Des capacités analogues ont été mises en évidence, notamment chez les primates (Menzel 1974, Vauclair 1990a, 1990b). L'expérience de Vauclair (1990b) met en évidence qu'un babouin est capable de retrouver des noisettes cachées sous des pierres, alors qu'il avait été spectateur de l'opération par l'intermédiaire d'un récepteur de télévision. Or la caméra reliée à ce récepteur filmait d'un angle de vue complètement inconnu du sujet. Cela démontre donc sans ambiguité des capacités d'abstraction de l'espace de la part des babouins.

- *La communication vocale chez les primates.*

La quasi impossibilité de conditionner les vocalisations des primates non-humains, le caractère spécifique de nombreux types vocaux (Gautier 1988), ont conduit à considérer que les émissions vocales des primates étaient l'expression d'émotions dénuées de la caractéristique référentielle du langage humain ; les vocalisations des primates non-humains ne donnent pas accès à des représentations. Cette approche de la communication vocale est largement issue d'analyses de la structure des cris avec une référence à un contexte d'émission défini d'une manière très globale, qui fait de ce contexte une "garbage-pail category" (Menzel & Johnson 1976). Les catégories fonctionnelles dans lesquelles sont rangées les émissions vocales de bon nombre d'espèces de primates sont peu nombreuses : alarme, recherche de contact - isolement et inconfort (jeunes), cohésion, agression - menace et peur/fuite, territorialité, sexualité. Chez de nombreuses espèces, ce faible nombre contraste avec la grande variabilité des émissions vocales à l'intérieur d'un type donné (Green 1975), avec le caractère gradué[7] de cette variabilité (e.g. Green 1975), et avec la possibilité de gradation entre différents types vocaux, que cette gradation soit inférée (Gautier 1974) ou observée au sein de séquences vocales dans le contexte social (Green 1975, Deputte &

[7] Cette gradation signifie qu'il existe des relations structurales continues, réversibles ou non, au sein d'un même type vocal ou entre différents types vocaux. Dans certains cas, deux types vocaux structuralement différents peuvent néammoins s'associer au sein d'une même vocalisation, c'est à dire sans qu'une discontinuité temporelle ne puisse être mise en évidence (cas du gibbon concolor, Deputte & Goustard, 1978).

Goustard 1978, Deputte 1986). Il a été souvent supposé que cette variabilité devait être génératrice d'un supplément d'informations, sans que ni le degré ni la nature de ce supplément ne soient analysés. Une approche psycho-linguistique de la communication vocale chez les primates a ouvert une nouvelle voie dans la recherche de la valeur signalétique des émissions sonores des primates (Snowdon 1982). Cette approche a bénéficié de l'utilisation de méthodes de repasse de cris ("play-back" ; Waser 1977, Cheney & Seyfarth 1980, Seyfarth et al. 1980, Gouzoules et al. 1984) jusqu'alors réservée aux oiseaux. Cette méthode, en analysant les réponses d'individus à l'écoute d'une vocalisation, en l'absence de l'émetteur réel et du contexte habituel (le "référent"), permet d'aborder le problème de la représentation. Seule l'étude du versant perceptuel de la communication peut permettre de confirmer ou d'infirmer la double assertion de Menzel & Johnson (1976) :" Meanings have multiple signs and there are multiple meanings for signs". Plusieurs types vocaux ont été ainsi analysés, notamment les cris d'alarme et les vocalisations de cohésion des vervets, et les vocalisations aiguës des vervets et des macaques. Les résultats de ces études montrent que la variabilité structurale des vocalisations est génératrice d'informations ; les réponses fournies sont catégorisables parallèlement aux critères structuraux. Ces résultats conduisent Seyfarth & Cheney (1984) à avancer que "some similarities (exist) between the function of vocalizations in the daily lives of primates and the simplest use of words by humans". L'analyse du développement de l'émission de la vocalisation d'alarme chez les vervets (Seyfarth & Cheney 1980) révèle des caractéristiques intéressantes ; la catégorisation que les vervets font de leurs principaux prédateurs, l'aigle martial, le léopard, et le python s'effectue, progressivement, par l'observation du/des comportement/s des partenaires adultes et par l'association entre les vocalisations que ces partenaires émettent et leur réponse motrice. Il y a donc, parallèlement à ce processus, l'apprentissage de la valeur informative d'indices d'orientation : direction du regard, de la tête et du corps du partenaire. Cet apprentissage rappelle les dialogues précoces mère-enfant au cours desquels sont échangées des désignations gestuelles d'objets, la mère y associant les noms pertinents (Bates et al. 1977 ; phénomène d'attention conjointe, Bruner 1983 ; geste de pointer

du doigt, Jouanjean 1990). Toutefois chez les primates, les observations des jeunes ne sont effectuées que sur la base de leur attention propre, modulée par la valeur attractive des vocalisations (Deputte 1986), en relation ou non avec la nature de l'émetteur. Si dans le cas de l'homme ce processus d'apprentissage par désignation conduit à une communication *référentielle*, on peut postuler, dans le cas des primates non-humains que la communication, vocale ou autre, est essentiellement de nature *inférentielle*. Même si elle n'est qu'*inférentielle*, cette communication va permettre à un individu de répondre (ou de ne pas répondre) à un cri sans avoir nécessairement à prendre en compte d'autres indices contextuels (contenus dans le contexte) et/ou le comportement de l'émetteur. Quel que soit le caractère de la communication, le recours à des indices contextuels ou au comportement non-vocal/verbal de l'émetteur constitue toujours une potentialité propre à lever toutes les ambiguïtés du mode vocal/verbal. Une communication de type *inférentiel*, même si elle n'implique pas à proprement parler, comme la communication *référentielle* des processus de représentation, implique des processus d'organisation des expériences vécues dont on peut présumer qu'ils sont d'ordre cognitif.

- *La cognition sociale*

La condition préalable à une vie sociale est la reconnaissance de partenaires spécifiques, leur classification en un certain nombre de catégories et, par exemple, la discrimination de la catégorie "partenaires" de la catégorie "étranger". Les groupements d'individus répondant à cette condition possèdent une certaine permanence et une certaine structure (cf. Deputte 1987). Ils constituent des groupes organisés. Cette organisation apparaît d'abord aux yeux des observateurs sous la forme d'une certaine cohérence spatiale, sous-tendue par notamment une hiérarchie de dominance, des alliances agressives ou défensives, des réconciliations, et des rôles sociaux plus ou moins inter-changeables (cf. Cheney et al. 1986). Cheney & Seyfarth (1990) soulignent qu'il ne suffit pas, pour un primatologue, de simplement décrire ou faire la liste de "qui donne quoi à qui et combien de fois" pour expliquer et prédire le comportement d'un individu. Interactions sociales, relations sociales et organisation

sociale représentent trois niveaux différents d'analyse (Hinde 1976) ; seul le niveau des interactions est observable, les deux autres représentent des abstractions de degré croissant[8].

La condition préalable de reconnaissance a été montrée expérimentalement (Dasser 1987) : des macaques de Java sont capables de reconnaître un congénère quelle que soit l'orientation de sa face. Ils sont aussi capables d'associer un visage à n'importe quelle autre partie du corps du même individu. Les chimpanzés communs (*Pan troglodytes*) sont capables de reconnaissance intermodale : ils discriminent visuellement et auditivement leurs partenaires et sont capables d'associer la représentation d'un visage à une vocalisation émise par le même individu (Bauer & Philip 1983). Ces capacités de généralisation et de perception intermodale constituent, pour plusieurs auteurs, le critère de l'existence de la représentation et donc de la cognition (Vauclair 1987, Kummer et al. 1990).

La connaissance qu'un primate a des relations entre ses partenaires a plusieurs sources d'évidence. Expérimentalement, Dasser (1988) a montré que des macaques de Java étaient capables de discriminer visuellement des représentations de couples mère-enfant de représentations d'individus d'âge identiques mais non affiliés et d'associer des représentations d'enfants, quel que soit leur âge, avec celles de leur mère. Les conditions de l'expérimentation conduisent Dasser à conclure que les deux femelles macaques n'ont pu réussir les tâches proposées qu'en utilisant une catégorie abstraite "analogue à notre concept d'affiliation mère-enfant" (Dasser, ibid.). Cheney & Seyfarth (1980) ont expérimenté le domaine vocal/auditif chez des vervets, en milieu naturel ; ils ont montré que les femelles adultes, lors de la repasse de vocalisations aiguës de jeune, s'orientaient en direction des mères de ces jeunes sans que ces dernières n'aient offert d'indices particuliers. D'autres expériences ont abordé le problème de la connaissance que des membres d'un groupe avaient des relations entre les autres membres du groupe. Les babouins hamadryas vivent en harem, les mâles affirmant leur possession

---

[8] Un groupe de primates peut alors être vu non plus comme un système dont les éléments seraient les individus et les liaisons organiques les relations sociales, mais comme un système dont les éléments seraient les *réseaux* relationnels de chaque individu et les liaisons, les combinatoires de ces réseaux.

des femelles par un comportement de "renserrement" ("herding", Kummer 1968). Bachmann et Kummer (1980) ont étudié expérimentalement la valeur de cette possession. Ils ont montré que des rivaux lorsqu'ils étaient eux-mêmes dominés par les mâles possesseurs, respectaient, sans rien tenter pour la défier, la préférence de ces derniers pour des femelles. Chez les macaques, et notamment chez les macaques japonais, les groupes sont organisés selon les lignées maternelles, les jeunes femelles "héritant" d'un rang hiérarchique juste inférieur à celui de leur mère. Lors de conflits, l'agresseur ou l'agressé recoivent l'aide des membres de leur lignée maternelle. Chapais (1988a, 1988b) a montré expérimentalement, chez des macaques japonais, que lors de tests de confrontations entre femelles expérimentées, les relations de dominance s'établissaient par la manifestation de comportements de soumission[9] et non par des manifestations de coercition ; les femelles reconnaissaient les alliances et leur valeur relative et se comportaient en fonction de celles-ci. De nombreux autres travaux relatent la complexité de la vie sociale des primates et de sa dynamique. Cette complexité a conduit de Waal (1982, 1989/1992) à transgresser la "old ethological rule" et à introduire les termes de "politique", de "consolation" et de "réconciliation". Il faut toutefois souligner que les deux derniers termes, chargés de fortes connotations anthropomorphiques, font l'objet de définitions éthologiques précises (de Waal & van Roosmalen 1979, de Waal & Yoshihara 1983).

Ethologie et intentionnalité

Premack (1983) considère que le caractère fondamental de la cognition sociale humaine est que les humains "attribuent" des "états mentaux" à leurs congénères. Cette capacité d'attribution de croyances, de connaissances, etc. représente ce que Premack et Woodruff (1978) appellent une "theory of mind". Ce concept d'attribution est lié à celui d'intentionnalité[10], et Cheney &

---

[9] Chez les macaques, le comportement de "soumission" le plus évident est une mimique faciale, la grimace, qui est manifestée, spontanément, par l'individu subordonné vers le dominant.

[10] Le concept "d'attribution" est utilisé avec des connotations diverses qui peuvent faire référence à des niveaux cognitifs relativement simples correspondant à un niveau bas d'intentionnalité.

Seyfarth (1990) suggèrent que la tromperie, la manière d'informer ses congénères, l'imitation, les relations sociales, la perception de soi constituent autant de mesures de l'attribution. Dennett (1983) distingue plusieurs niveaux d'intentionnalité ; les degrés 0 et 1 n'impliquent aucune attribution, le degré 1 une intention sans attribution, "X veut que Y fasse". L'attribution n'apparaît que pour l'intentionnalité de degré 2, "X veut que Y croie que". C'est en considérant ce niveau d'intentionnalité que le courant cognitiviste en éthologie s'est focalisé sur le problème de la tromperie ("deception"), bien que ce concept soulève le paradoxe méthodologique de *détecter le faux avant d'être sûr du vrai*. De nombreuses espèces d'oiseaux qui nichent à terre manifestent des comportements tels que la feinte de l'aile cassée pour échapper à leurs prédateurs (Ristau 1983). Pour aussi extraordinaire que soit ce comportement, l'adoption d'une attitude intentionnaliste (Dennett 1983) ne suffit pas à montrer que l'oiseau manifeste une intention d'ordre au moins égal à 2 (Ristau, ibid.). Dans une expérimentation à propos de la communication entre un chimpanzé et un expérimentateur, concernant une source de nourriture cachée, Woodruff & Premack (1979) ont introduit une situation où l'expérimentateur coopérait et une autre où il était en compétition avec le chimpanzé. Ils ont alors montré que le chimpanzé était capable, en tenant compte de la personnalité de l'expérimentateur, de manipuler l'information de manière pertinente, la partageant avec le "bon", la donnant erronée au "méchant". Le résultat de cette étude constitue une preuve expérimentale venant corroborer tous les épisodes de la vie sociale "normale" des chimpanzés où des feintes, des manipulations d'information, suggèrent, sans la prouver, l'existence d'intentionnalité d'un ordre au moins égal à 2 (de Waal 1986). Byrne & Whiten (1987, 1988, Whiten & Byrne 1988) ont entrepris de recenser et de classer, pour le plus grand nombre d'espèces de primates possible, toutes les descriptions anecdotiques d'interactions pour lesquelles une interprétation de feinte représente une alternative possible. Cette compilation et cette classification constitue le point de départ de la construction des paradigmes expérimentaux pouvant infirmer ou confirmer les hypothèses intentionalistes.

Conclusion

L'éthologie place la cognition dans une évolution de processus cognitifs. Cette approche évolutionniste oblige à reconnaître que l'observation est nécessairement biaisée puisqu'elle est le fait d'un observateur qui utilise ses propres capacités cognitives sans en maîtriser le fonctionnement (Mason 1968, Candland & Kyes 1986 Deputte 1986, 1990, Mason 1986, Spada 1989). Cette reconnaissance de la subjectivité de l'observateur est le plus souvent considérée comme un problème méthodologique qu'il faut maîtriser pour atteindre une "vérisimilitude scientifique" (Vidal 1983) accessible à la réfutation. Mais la subjectivité de l'observateur mériterait d'être étudiée pour elle-même et devrait être utilisée comme un outil de connaissance (Deputte 1992). Cette attitude rendrait moins arbitraire le fait que l'homme soit considéré comme la *référence cognitive* et affirmerait la continuité évolutive entre l'homme et les animaux.

Penser en termes de niveaux, niveaux de communication (Tavolga 1970), niveaux d'intentionnalité (Dennett 1983), niveaux de cognition (Kummer et al. 1990) relève d'une approche évolutionniste. Ces niveaux peuvent être mis en parallèle avec des niveaux de classification et/ou d'organisation (systématique, anatomie comparée) ou des décours temporels (phylogénie). Mais ces niveaux évolutifs posent des problèmes à la pertinence des comparaisons. Actuellement la référence cognitive est souvent l'homme occidental à partir de 6 ans. Cette référence ne correspond évidemment à aucune perspective évolutionniste. Une approche évolutionniste de la cognition impliquerait tout au moins que la référence soit l'espèce *Homo sapiens*, dans sa diversité culturelle et en prenant en compte l'aspect développemental. Mais si les comparaisons, immanentes à l'approche évolutionniste, sont effectuées au niveau spécifique, il existe un nombre considérable de comparaisons possibles, ne serait-ce qu'entre *Homo sapiens* et les autres espèces de primates[11]. Il est probable que des comparaisons au niveau de la famille sont plus pertinentes pour mettre en évidence d'éventuelles différences de capacités (Harvey & Clutton-Brock 1985). Toutefois la comparaison des genres et

---

[11] L'ordre des primates comprend environ 200 espèces, 59 genres et 15 familles (cf. Deputte 1989).

encore plus des espèces permet d'évaluer toute la diversité des potentialités et des adaptations.

L'éthologie, en particulier l'éthologie sociale des primates, a accumulé des faits montrant ou tendant à montrer des capacités de représentation et d'intentionalité. Souvent la question demeure de savoir si ces faits relèvent d'intentions ou d'inférences à propos d'indices contextuels et/ou d'expériences antérieures par un processus d'essais et d'erreurs. Beaucoup reste à faire pour apporter des preuves expérimentales (de Waal 1986,1988). Beaucoup reste à faire pour montrer non plus l'existence d'une capacité mais comment cette capacité est organisée.

L'avantage, et le désavantage, de l'éthologie (biologie du comportement) est de prendre en compte l'individu dans sa totalité. Elle est alors susceptible de faire le lien entre le neurone et l'individu *Ontos*. Bien qu'apparemment très délaissée à l'heure actuelle par les "cognitionnistes", l'ontogenèse constitue, pour l'étude de la cognition, un domaine particulièrement riche en enseignements comme en témoigne l'œuvre de Piaget (e.g. Piaget 1963). De même qu'il peut être stérilisant de ne considérer la cognition qu'en référence à l'homme[12], l'ontogenèse ne s'étudie pas en référence à l'adulte (cf. Deputte 1986) ; chaque étape représente un niveau propre d'organisation, d'intégration et d'adaptation. C'est l'organisation temporelle de la succession de ces niveaux qui, notamment, confère sa richesse au champ ontogenétique, chaque étape ne pouvant se comprendre qu'en rapport aux étapes précédentes.

En considérant l'individu dans son entité évolutive, les faits et les données expérimentales peuvent montrer non seulement des processus cognitifs mais aussi, voire surtout, la modulation de ces processus en fonction de variables hormonales ou développementales. La puberté est l'une de ces étapes du développement où, sous l'influence des hormones sexuelles, le *paysage cognitif* est profondément bouleversé, où la rationalité, expression du fonctionnement néocortical, est remaniée voire menacée (annihilée ?) par l'intensité de l'influence des structures sous-corticales, hypothalamiques notamment.

---

[12] Et de conclure qu'elle est le propre de l'homme au lieu d'en dégager seulement des spécificités qu'elle qu'en soit l'importance.

L'éthologie a indéniablement sa place au sein des sciences cognitives. Je souhaite avoir montré que ses apports sur les plans conceptuel, méthodologique, expérimental, et épistémologique sont irremplaçables.

Bertrand L. DEPUTTE
CNRS / URA 373
Université de Rennes
Laboratoire de Primatologie-Biologie évolutive
Station Biologique de Paimpont
35380 Plélan le Grand

Bibliographie

ARISTOTE. *La Métaphysique*, Tome I - Trad. Jean Tricot (1981). Paris : J. Vrin.

ASQUITH, P.J. (1986). Anthropomorphism and the Japanese and Western traditions in primatology, In J.G. Else & P.C. Lee, (eds), *Primate Thinking: primate ontogeny, cognition and social behavior*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 61-71.

BACHMANN, C. & KUMMER, H. (1980). Male assessment of female choice in Hamadryas baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6**, 315-321.

BATES, E., BENIGNI, L., BRETHERTON, I., CAMAIONI, L. & VOLTERRA, V. (1977). From gesture to the first word: on cognitive and social prerequisites. In H.R. Schaffer (ed.), *Studies in Mother-Infant Interactions*. London: Academic Press. pp. 291-324.

BAUER, H.R. & PHILIP, M.M. (1983). Facial and vocal individual recognition in the common chimpanzee. *The Psychological Record.*, **33**, 161-170.

BRUNER, J.S. (1983). De la communication au langage : perspective psychologique. In *Le développement de l'enfant, savoir-faire, savoir dire*. Trad. M. Deleau. Paris : P.U.F. pp. 157-207.

BYRNE, R.W. & WHITEN, A.(1987). The thinking primate's guide to deception. *New Scientist*, **3**, 54-57.

BYRNE, R.W. & WHITEN, A. (1988) (eds.). *Machiavellian Intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Oxford: Clarendon Press.

CANDLAND, D.K. & KYES, R.C. (1986). Introduction: the human primates' theory of the primate mind. In J.G. Else & P.C. Lee, (eds.), *Primate Thinking: primate ontogeny, cognition and social behavior*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 25-29.

CHAPAIS, B. (1988a). Experimental matrilineal inheritance of rank in female japanese macaques. *Anim. Behav.*, **36**,1025-1037.

CHAPAIS, B. (1988b). Rank maintenance in female japanese macaques: experimental evidence for social dependency. *Behaviour*, **104**, 41-59.

CHENEY, D.L. & SEYFARTH, R.M. (1980). Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Anim. Behav.* **28**, 362-367.
CHENEY, D.L. & SEYFARTH, R.M. (1990). *How Monkeys See the World.* Chicago: The University of Chicago Press.
CHENEY, D., SEYFARTH, R. & SMUTS, B. (1986). Social relationships and social cognition in nonhuman primates. *Science*, **234**: 1361-1366.
DASSER, V. (1987). Slides of group members as representations of the real animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, **76**, 65-73.
DASSER, V. (1988). A social concept in Java monkeys. *Anim. Behav.*, **36**, 225-230.
DENNETT, D.C. (1983). Intentional systems in cognitive ethology: the "Panglossian paradigm" defended. *The Behavioral and Brain Sciences.*, **6**, 343-354.
DEPUTTE, B.L. (1986). Ontogenèse du cercocèbe à joues blanches, en captivité (*Lophocebus albigena*) : développement des comportements de communication et des relations sociales. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes I.
DEPUTTE, B.L. (1987). L'évitement de l'inceste chez les primates. *La Recherche.*, **193**, 1332-1342.
DEPUTTE, B.L. (1989). Primates. *Encyclopaedia Universalis, vol. 18.* 984-1003.
DEPUTTE, B.L. (1990) Observation et perception : le caractère métacognitif de l'éthologie. *Publications de l'Institut de Recherche de Mathématiques de Rennes (IRMAR), Année 1987-1988*, **Fasc.2**, 106-127.
DEPUTTE, B.L. (1992). La cognition sociale chez les primates. *Psychologie Française.* **37**, 91-97.
DEPUTTE, B.L. & GOUSTARD, M. (1978). Etude du répertoire vocal du gibbon à favoris blancs (*Hylobates concolor leucogenys*) : analyse structurale des vocalisations. *Z. Tierpsychol.*, **48**, 225-250.
DORE F.Y. & KIROUAC G. (1987). What comparative psychology is about: back to the future. *Journal of Comparative Psychology.* **101**, 242-248.
FLAVELL, J.H.(1977). *Cognitive development.* Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
GALLUP G.G. Jr. (1985). Do minds exist in species other than our own? *Neurosci. Biobehav Rev.* **9**. 631-641
GAUTIER, J.P. (1974). Field and laboratory studies of talapoin monkeys (*Miopithecus talapoin*). *Behaviour*, **51**, 209-273.
GAUTIER, J.P. (1988). Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations. In A. Gautier-Hion, F. Bourlière, J.P. Gautier & J. Kingdon, (eds.), *A Primate radiation: Evolutionary biology of the African guenons.* Cambridge: Cambridge University Press, pp. 194-226.
GOUZOULES, S., GOUZOULES, H. & MARLER, P. (1984). Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Anim. Behav.* **32**, 182-193.
GREEN, S. (1975). Communication by a graded vocal system in Japanese monkeys. In L.A. Rosenblum, (ed.), *Primate Behavior* , Vol. 4. New York: Academic Press, pp.1-102.

HAILMAN, J.P. (1982). Evolution and behavior: an iconoclastic view. In H.C. Plotkin, (ed.), *Learning Development and Culture: essays in evolutionary epistemology*. London: Wiley and sons, pp. 205-254.

HARVEY, P.H. & CLUTTON-BROCK, T.H. (1985). Life history variation in primates. *Evolution*. **39**, 559-581.

HINDE, R.A. (1976). Interactions, relationships, and social structure. *Man*. **11**, 1-17.

JOUANJEAN, A. (1990). Pointing, appetitive gestures and the development of vocal-verbal behavior in twin-sisters. Communication affichée. IVth European Conference on Developmental Psychology, University of Stirling (U.K.), August 27-31, 1990.

KUMMER, H. (1968). *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Basel: Karger.

KUMMER, H., DASSER, V. & HOYNIGEN-HUENE, P. (1990). Exploring primate social cognition: some critical remarks. *Behaviour*, **112**, 84-98.

LORENZ, K. (1937) Uber die Bildung des Instinktbegriffes. *Naturwiss*. **25**: 289-300

MASON, W.A. (1968). Naturalistic and experimental investigations of the social behavior of monkeys and apes. In P.C. Jay, (ed.), *Primates: studies in adaptation and variability*. New York: Holt, Rinehart & Winston, pp. 398-419.

MASON, W.A. (1986) Behavior implies cognition. In W. Bechtel, (ed.), *Integrating scientific disciplines*. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publ., pp. 297-307.

MENZEL, E.W. (1974). A group of young chimpanzees in a one-acre field. In A.M. Schrier & F. Stollnitz, (eds.), *Behavior of Nonhuman Primates*. New York: Academic Press.pp. 83-153.

MENZEL, E.W. Jr. (1989). Are animals intelligent? Wolgang Köhler's approach. In P.G. Heltne & L.A. Marquardt, (eds.), *Understanding Chimpanzees*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. pp. 210-219.

MENZEL, E.W. & JOHNSON, M.K. (1976). Communication and cognitive organization in humans and other animals. In S.R. Harnard, H.D. Steklis, J. Lancaster, (eds.), *Origins and Evolution of Language and Speech*. New York, Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. 280. pp. 131-142.

PIAGET, J. (1963). *La construction du réel chez l'enfant*. Genève, Delachaux & Niestlé.

PIAGET, J.(1967). *Biologie et connaissance : essai sur les relations entre les régulations organiques et les processus cognitifs* , Paris : NRF, Gallimard.

PREMACK, D. (1983). Animal cognition. *Ann. Rev. Psychol.*, **34**, 351-362.

PREMACK D. & WOODRUFF G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**, 515-526.

RASTIER (1968). Comportement et signification. *Langages*, **10**, 76-86.

RASTIER, F. (1989). Principes et paradigmes de la recherche cognitive. *Semiotica*, **73**, 27-42.

RISTAU, C.A.(1983). Language, cognition and awareness in animals? In J.A. Sechzer, (ed.), *The role of animals in biomedical research* . Annals of the New York Academy of Sciences, **406**, pp. 170-186.

RISTAU C. (1986). Do animals think? In R. Hoage & L. Goldman, (eds.), *Animal Intelligence: insights into the animal mind.* Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press. pp. 165-185.

ROMER A.S. (1970). *The Vertebrate Body,* Philadelphia: W.B. Saunders Company, U.S.A., 4th edition) .

RUMBAUGH, D.M. (1985). Comparative psychology: patterns in adaptation. In A.M. Rogers & C.J. Scheirer, (eds), *The G. Stanley Hall Lecture Series* . Vol. 5. Washington, D.C.: American Psychological Association, pp.9-53.

SCHNEIRLA, T.C. (1956). Interrelationship of the "innate" and the "acquired" in instinctive behavior. In P.P. Grassé, (ed.), *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme.* Paris : Masson. pp.387-452.

SEYFARTH, R.M. & CHENEY, D.L. (1980). The ontogeny of vervet monkey alarm calling behavior: a preliminary report. *Z. Tierpsychol.* **54**, 37-56.

SEYFARTH, R.M. & CHENEY, D.L. (1984). The natural vocalizations of non-human primates. *Trends in Neurosciences*, **7**, 66-73.

SEYFARTH, R.M., CHENEY, D.L. & MARLER, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, **210**, 801-803.

SNOWDON, C.T. (1982). Linguistic and psycholingusitic approaches to primate communication. In C.T. Snowdon, C.H. Brown, & M.R. Petersen, (eds.), *Primate Communication.* New York: Cambridge University Press, pp. 212-238.

SNOWDON, C.T. (1983). Ethology, comparative pyschology, and animal behavior. *Ann. Rev. Psychol.* **34**, 63-94.

SPADA, E.C. (1989). Ingenuous anthropomorphism and inevitable anthropomorphism. A.B.S. Meeting, Kentucky Heights, Northern Kentucky University, 65.

TAVOLGA, W.N. (1970). Levels of interaction in animal communication. In L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman & J.S. Rosenblatt, (eds.), *Development and Evolution of Behavior: Essays in memory of T.C. Schneirla.* San Francisco: W.H. Freeman and Co., pp. 281-302.

THOMAS, R.K. & WALDEN E.L.(1985). The assessment of cognitive development in human and non-human primates. In : *Nonhuman Primate Models for Human Growth and Development.* New York: Alan R. Liss, Inc., pp. 187-215.

TINBERGEN, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* **20**, 410-433.

UEXKULL, J. von (1934/1965). *Mondes animaux et monde humain.* Collection Médiations, Paris : Gonthier.

VANDER WALL (1982). An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Anim. Behav.* **30**, 84-94.

VAUCLAIR, J. (1987). Représentation et intentionnalité dans la cognition animale. In M. Siguan, (ed.), *Comportement, cognition et conscience.* Paris : Presses Universitaires de France. pp. 59-87.

VAUCLAIR, J. (1990a). Les images mentales chez l'animal. *La Recherche.* **224**, 1006-1014.

VAUCLAIR, J. (1990b). Processus cognitifs élaborés : étude des représentations mentales chez le babouin. In J.J. Roeder & J. R. Anderson, (eds.), *Primates. Recherches actuelles.* Paris : Masson. pp. 170-180.

VIDAL, J.M. (1983). "Science" ou "métaphysique" ? D'une réfutabilité autre qu'expérimentale. *Publications de l'Institut de Recherche de Mathématiques de Rennes (IRMAR), Année 1983*, **Fasc.1**, 1-20.

WAAL, de, F.B. (1982). *Chimpanzee politics*. London: Jonathan Cape.

WAAL, de, F.B. (1986). Deception in the natural communication of chimpanzees. In R.W. Mitchell & N.S. Thompson, (eds.), *Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. Albany, N.Y.: SUNY Press. pp. 221-244.

WAAL, de, F.B. (1988). Emotional control. *Behavioral and Brain Sciences*, **11**, 254.

WAAL, de, F.B. (1989). *Peacemaking Among Primates*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. (1992) *De la réconciliation chez les primates*. Paris : Flammarion.

WAAL, de, F.B. & van ROOSMALEN, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **5**, 55-66.

WAAL, de, F.B. & YOSHIHRA, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, **85**, 224-241.

WASER, P.M. (1977). Individual recognition, intragroup cohesion ad intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour*, **60**, 28-74.

WHITEN, A. & BYRNE, R.W. (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences*. **11**. 233-244.

WOODRUFF, G. & PREMACK, D. (1979). Intentional communication in the chimpanzees: the development of deception. *Cognition*, **7**, 333-362.