

Actualités Psychologiques, 18, 81-92, 2005

Considérations méthodologiques de l'évaluation comparée : variation de mondes propres

Catherine Brandner

Ce texte propose de réfléchir à la validité écologique de la situation de test. La première partie expose à grands traits les concepts théoriques et les méthodes sur lesquels s'appuie l'étude comparée du comportement. La seconde partie relève l'importance à considérer l'ensemble des circonstances dans lequel s'insère toute évaluation. Finalement, ces éléments sont rassemblés pour démontrer qu'une situation de test ne peut être écologiquement valide que si elle correspond au répertoire comportemental propre à l'espèce étudiée.

Contexte théorique

La psychologie comparée offre un cadre de principes constructifs permettant d'étudier l'évolution et le développement du comportement de tous les organismes du règne animal selon une perspective contextuelle. Ce domaine de recherche examine l'évolution de la complexité des organismes d'une part, et des interactions entre l'organisme, le comportement, et les propriétés de l'environnement perçu d'autre part. Trois thèmes principaux étayent la réflexion théorique : 1. L'origine organisationnelle des niveaux d'intégration. 2. La correspondance entre l'accroissement de la complexité biologique et comportementale et celle des progrès de l'évolution. 3. La nature contextuelle des conditions d'existence des événements comportementaux.

La théorie de l'évolution constitue toujours le cadre de référence lorsque que l'on désire expliquer l'accroissement de la complexité du monde vivant. Elle explique ce phénomène comme un principe unique qui repose sur la dualité de deux classes de processus : la *variation* et la *stabilisation* entre et à l'intérieur des espèces, lesquels sont le résultat d'une transformation successive résultant de la *sélection naturelle* (Darwin, 1876, 1999). La sélection naturelle est le résultat de la « lutte pour l'existence » qui inclut l'ensemble des rapports écologiques qui participent à l'équilibre naturel. En conséquence, tout comportement possédant une valeur de survie pour l'organisme sera sélectionné. La valeur de survie d'un caractère hérité, quant à elle, dépend de sa contribution au succès de reproduction de l'espèce qui lui-même dépend des pressions sélectives du milieu (par exemple, Dawkins, 2003). La valeur de survie et la viabilité biologique correspondent à ce que l'on appelle la *fitness* d'une espèce. L'*inclusive fitness* (aptitude intégrée), quant à elle, indique la fréquence avec laquelle un trait physique du comportement d'un individu spécifique sera distribué au sein d'une population. Etant données les exigences écologiques particulières, l'occurrence de ce trait peut être prédite par un modèle probabiliste. Ce dernier permet de comparer la valeur de survie d'un trait parmi une distribution de traits dans une population donnée (Hamilton, 1964a,b).

Un préalable à la recherche d'un principe commun à tous les comportements est de répertorier les caractéristiques primaires des organismes animaux. Parmi ces dernières, la sensibilité est une propriété fondamentale permettant à l'animal d'être informé des modifications des milieux internes et externes, et d'y réagir pour s'y adapter. En conséquence, l'adaptation du comportement est en lien direct avec la perception de l'environnement dans lequel se déroule l'action. Ceci signifie que la conception d'un espace unique, identique pour chaque espèce doit être rejetée. L'environnement

correspond à un *monde propre* défini par les capacités et les limites perceptives de l'organisme (von Uexküll, 1965). Ce monde propre est constitué exclusivement des stimulations biotiques et abiotiques significatives vis-à-vis de l'activité de l'organisme. De ce point de vue, « un vivant n'est pas une machine qui répond par des mouvements à des excitations, c'est un machiniste qui répond à des signaux par des opérations » (Canguilhem, 1952).

Ce postulat de monde propre est corroboré par l'étude du développement cérébral. L'ensemble des transformations embryonnaires du cerveau produit un énorme réseau de neurones et d'axones interconnectés. L'arrangement fonctionnel de cet enchevêtrement de base s'organise à l'aide des entrées sensorielles fournies par l'expérience du monde externe. Cette capacité plastique fait que chaque nouvelle expérience entraîne de nouvelles conduites face à de nouvelles impressions. Ce constat a conduit Gibson (1996) à qualifier le cerveau d'organe bio-environnemental ou d'organe bio-social. En outre, cette capacité plastique fait que toute nouvelle expérience entraîne de nouvelles conduites face à de nouvelles impressions.

De ce préambule, on retiendra simplement que l'étude comparative des comportements revient à s'interroger sur l'évolution et la variation de la disposition à traiter et organiser en un tout cohérent les données provenant du monde propre de l'organisme.

Comment comparer?

Expliquer l'évolution et la variation des comportements demande d'examiner à la fois leurs modifications morphologiques et fonctionnelles. Cette étude repose sur les deux concepts clés de la biologie comparative que sont l'*homologie* et l'*analogie*.

La comparaison homologique s'appuie sur l'hypothèse que l'évolution d'un même organe fondamental peut avoir engendré des formes très différentes (par exemple l'évolution du membre chirodien qui rend possible le passage de la vie aquatique à la vie aérienne et terrestre). D'un point de vue comportemental, l'hypothèse est que les similarités et les différences observées à l'intérieur d'une famille d'espèces tendent à être corrélées aux relations phylogénétiques entretenues au sein de cette famille. Une fois que la relation phylogénétique d'espèces proches est inférée, l'évolution des comportements qu'elles présentent peut l'être aussi. Par exemple l'étude comparative de sept espèces de l'ordre des pélicanidés permet d'inférer l'histoire évolutive du comportement de cour à partir des similitudes et des différences morphologiques. Ce mode de comparaison souffre cependant du fait que l'on ne peut écarter l'hypothèse que des comportements similaires résultent d'une pression sélective similaire plutôt que d'une origine phylogénétique commune. Cependant, l'observation d'une ontogenèse parallèle, associée à des structures neuroanatomiques homologues, permet de rejeter cette hypothèse. On le comprendra aisément, identifier des comportements homologues chez des familles comme les Anatidés (canard, oie, signe) qui contient cent cinquante espèces est plus simple que pour la super famille des Hominidés qui n'en contient que cinq (humain compris). Ces données peuvent cependant être complétées par l'étude génétique des caractéristiques phénotypiques (groupe sanguin par exemple) ou de l'ADN permettant de construire des généalogies de la population-mère d'origine.

La comparaison analogique permet de s'interroger sur l'évolution fonctionnelle d'un comportement spécifique à travers sa diversité. Ce type de comparaison s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle des organes ou des formations d'origine différents peuvent produire des ressemblances fonctionnelles extérieures (l'exemple le plus connu est l'analogie qu'Aristote (1994) établit entre les poumons et les branchies). Ce type de comparaison ne demande pas la comparaison d'espèces proches, il ne demande ni même que lesdites espèces partagent le même habitat. Elle demande, cependant, d'observer les contraintes et les facilitations écologiques de l'habitat naturel de l'animal. Il est donc important d'obtenir une image aussi claire que possible des relations entre l'environnement et le comportement. Une fois que la corrélation entre l'environnement et le comportement a été observée au sein de plusieurs espèces, des comparaisons inter-espèces permettent de relier les similarités et les différences comportementales aux similarités et aux différences écologiques.

L'articulation de ces deux méthodes d'analyse peut s'illustrer à l'aide d'un exemple : la comparaison homologique du télencéphale basal permet d'expliquer certains aspects -perceptifs, moteurs et comportementaux- partagés par les espèces examinées pour leur compétence spatiale. Cette approche ne permet cependant pas de savoir quels sont les éléments de l'environnement sélectionnés, encodés et organisés autour desquels s'articule cette compétence. La comparaison analogique permet d'interroger les fonctions du comportement spatial spécifique à chaque espèce, et d'identifier cette compétence comme une protomémoire dont le développement phylogénétique conduit à la mémoire déclarative humaine (Brandner, 1999).

Pour être validées, les études en milieu naturel doivent être complétées par des études expérimentales permettant d'évaluer les effets de facteurs écologiques spécifiques sur des comportements spécifiques.

Comment évaluer?

L'approche développée jusqu'ici vise à démontrer que l'étude du comportement est à la fois une science naturelle et une science expérimentale. Si le naturaliste est confronté à la difficulté à discriminer les éléments pertinents sur lesquels se base l'ajustement du comportement, l'expérimentaliste est confronté à la difficulté à isoler les variables pertinentes responsables d'un ajustement spécifique. L'observation externe de l'animal, quelle que soit son espèce, nous donne accès à son comportement, lequel correspond à un jeu d'interactions entre l'animal, son action et les propriétés de son monde propre. Sur un plan interne, le comportement est le résultat des systèmes de traitement des informations sensorielles et motrices afférentes (de la périphérie au centre) et efférentes (du centre à la périphérie) permettant de guider l'action. Cette description du comportement présente l'animal comme un évaluateur et un correcteur perpétuels de son adaptation au milieu. En conséquence, quelle que soit la séquence comportementale considérée par l'observateur, elle sera à la fois une situation de test et une situation de résolution de problème pour l'animal. Pour l'observateur, la difficulté va donc résider dans le découpage des séquences de comportement, plus exactement dans son aptitude à la délimitation d'un début et d'une fin. Cette aptitude repose sur la considération que toute manifestation comportementale correspond à un ajustement permettant de s'adapter à une situation.

Dans une situation de test, on observe toute une gamme de comportements adaptatifs de la part de l'animal quelle que soit l'espèce considérée. Souvent, ces comportements ne sont pas directement prévus par la question ou l'hypothèse de l'observateur. Ils sont donc fréquemment négligés au profit de la recension des seules conduites retenues a priori comme pertinentes. Evaluer la gamme des comportements adaptatifs possibles demande de considérer les mondes propres des acteurs en présence en fonction des enjeux de la situation (voir à ce sujet Greene et al., 2002). Ainsi, la situation de test devient un ensemble quadripartite composé d'un *testeur*, d'un *test*, d'un *testé*, et d'un *contexte*. Cette considération révèle la complexité de la situation de test, laquelle résulte d'interactions multiples. Elle met aussi en évidence la particularité du facteur « contexte », lequel correspond à l'ensemble des circonstances dans lesquelles s'inscrit le fait. Le contexte fait partie intégrante du comportement qui s'y développe, et, réciproquement, le comportement est assimilé à l'ensemble des circonstances immédiates dans lesquelles le comportement s'insère. Ainsi définie, la situation de test est la « mise en contexte » de la conjonction des mondes propres de l'observé et de l'observateur.

Comparer et évaluer

L'une des questions fondamentales de la psychologie comparée concerne l'évolution des capacités cognitives et des mécanismes cérébraux associés. La théorie de l'évolution limite le champ d'étude à des comportements de base sélectionnés pour leur valeur de survie. Se limiter à étudier des comportements de survie peut sembler réducteur lorsque l'on s'intéresse à l'humain. Cependant et selon l'hypothèse évolutionniste, tout comportement, aussi complexe soit-il, a été sélectionné en fonction de sa valeur de survie mesurée par la fitness. Par exemple, l'on aime à penser que l'une des propriétés du monde propre de l'humain réside dans une transition du développement mental, laquelle conduit à la métacognition ou à la disposition à être conscient d'avoir une conscience (pour une revue de la question voir Denett, 1991 mais aussi Esfeld, 2003). Cette disposition, appelée « théorie de l'esprit », nous conduit à être des « psychologues naturels » capables de comprendre les croyances, les désirs, et les intentions qui motivent le comportement de nos congénères (Humphrey, 1978). Comme cette aptitude à attribuer des intentions à autrui semble reposer sur l'évolution du cerveau, elle incite à se demander si cette propriété était le seul apanage de l'humain. Les résultats d'études concernant les chimpanzés (Premack & Woodruff, 1978; Povinelli, 1996 ; Call & Tomasello, 1999), les dauphins (Marino, Reiss & Gallup, 1994 ; Martin & Psarakos, 1995) et des tamarins (Hauser, 1999) n'ont pas permis d'infirmer ou d'affirmer clairement cette possibilité. Cette absence de clarification pourrait résider, en partie, dans notre inaptitude à produire des situations d'attribution d'intentions pertinentes pour le monde propre des espèces considérées.

Ce constat nous oblige à définir les propriétés plus fondamentales de la théorie de l'esprit, c'est-à-dire la capacité à planifier des actions et à les réajuster en fonction d'une constante auto-évaluation. Cette capacité repose sur l'utilisation d'un assemblage d'éléments internes plus communément appelé « représentation ». Cette représentation correspond à la combinaison des messages provenant des différents sens externes et des éléments internes fixés en mémoire. Conformément à cette définition, la représentation est une perception dirigée par l'action. Ce concept de perception active a été formulé par Gibson (1966) qui a posé les bases d'un nouvel examen de la perception : « Nous devons

concevoir les sens externes d'une façon nouvelle, comme actifs plutôt que passifs, comme systèmes plutôt que comme canaux, et comme en interaction plutôt que mutuellement exclusifs. S'ils fonctionnent pour saisir de l'information et pas simplement pour évoquer des sensations, cette fonction doit être notée par un terme différent. Nous les appellerons systèmes perceptuels ». Cette conception multisensorielle de la perception implique que chaque animal n'est intéressé que par certains aspects de la réalité utiles à l'accomplissement de l'action en cours. Ainsi définie, la perception est une configuration –ou représentation- de pertinences internes et externes sélectionnées en fonction des besoins du moment, et ces pertinences sont spécifiques à chaque espèce. En ce sens, elle rejoint la conception de monde propre proposée par von Uexküll. La pensée de Gibson (1966, 1977) repose sur la thèse selon laquelle l'information sur le monde, qu'il traduit comme « quelque chose de spécifié par rapport à quelque chose », est contenue dans les propriétés structurelles *invariantes* des stimuli. La détection de ces invariants, appelés « affordances », sont l'objet même de la perception. Conséquemment, la détection de ces invariants, que l'on peut considérer comme des dispositions spécifiques à chaque espèce, conditionne la gamme des comportements possibles pour exécuter des actions. Par exemple, les fleurs de coton deviendront un vêtement pour l'humain, une nourriture pour l'insecte, et un nid pour l'oiseau.

Evaluation et validité écologique

Du point de vue de la psychologie comparative, mettre en évidence une capacité représentationnelle demande de sélectionner un comportement fondamental observable chez toutes les espèces. L'aptitude à s'orienter et à naviguer dans l'espace est un comportement fondamental pour le vivant mobile. Par exemple, un animal disposant d'une source régulière de nourriture à une certaine distance de son gîte, augmentera ses chances de survie s'il est en mesure de mémoriser les coordonnées permettant d'y retourner. Selon une hypothèse consensuelle, cette aptitude dépend de mécanismes cérébraux permettant d'organiser les éléments perçus en un tout cohérent, que l'on appelle représentation spatiale ou carte cognitive. Les études comparatives ont montré que la propriété de représentation, telle qu'elle a été définie précédemment, est largement distribuée au sein du règne animal. En effet, elle a pu être mise en évidence chez de nombreuses espèces qui vont des crustacés (par exemple Borgioli, Marchetti & Scapini, 1999) à l'hominidé (pour une revue de la question, Ecuycer-Dab & Robert, 2004).

La validité de ce type de recherche nécessite l'élaboration d'une situation de test écologiquement robuste. « La validité écologique d'une recherche est jugée adéquate dans la mesure où l'organisme perçoit l'environnement dans lequel il est observé comme ayant les propriétés présumées présentes par le chercheur » (Bronfenbrenner, 1979). En d'autres termes, une situation de test est écologiquement valide si elle offre les caractéristiques biotiques et abiotiques dans lesquelles l'organisme produit le comportement désiré. Pour l'élaborer, l'expérimentaliste sélectionnera et adaptera les observations du naturaliste fournissant les diverses facettes du contexte dans lequel se déroule le comportement spécifique d'une espèce donnée.

Prenons pour exemple la situation de test de la tâche de Navigation de Morris (un test classiquement utilisé pour mesurer les capacités d'apprentissage et de mémoire spatiale des rongeurs). La situation

pourrait être ainsi résumée: un rat de laboratoire est sorti de sa cage, placé dans un seau, transporté dans une salle, puis plongé dans un bassin d'eau tiède opacifiée par du lait, lequel contient une petite plate-forme d'échappement dissimulée sous la surface de l'eau. Le comportement observé en premier lieu est la capacité d'exploration de l'animal. En effet, le rat doit d'abord nager jusqu'à ce qu'il découvre par hasard la plate-forme lui permettant d'échapper à l'eau. Typiquement, une session expérimentale contient plusieurs essais consécutifs d'un point de départ différent. Ce dernier choix empêche l'animal de baser sa navigation sur la seule direction à prendre au lâcher. La capacité d'apprentissage spatial du rat se mesure par la diminution de la distance de nage pour atteindre la plate-forme. L'apprentissage est considéré comme acquis que lorsque l'animal produit le trajet le plus direct pour atteindre la plate-forme indépendamment du point de départ. La mémoire spatiale est ensuite évaluée par l'observation du comportement de l'animal alors que la plate-forme d'échappement a été retirée du bassin. Classiquement, cette représentation se traduit par un comportement qui consiste à concentrer la recherche dans la portion du bassin qui contenait la plate-forme (figure 1).

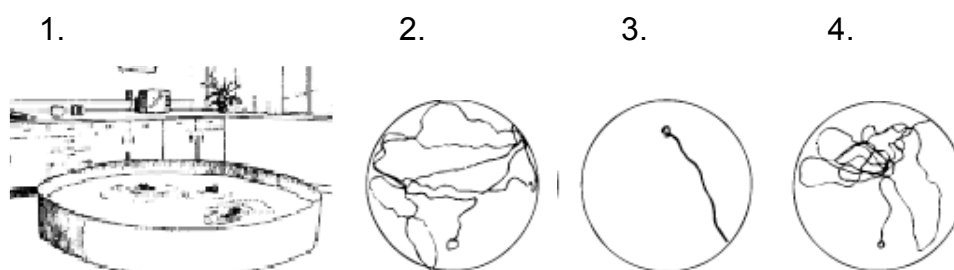


Figure 1: Schéma de la tâche de navigation du bassin de Morris (1); exemple de comportement d'exploration lors du premier essai (2); exemple de trajet direct après apprentissage (3); exemple des capacités mnésiques après apprentissage (4).

Pour le néophyte, cette situation pourrait, à première vue, sembler inadéquate d'un point de vue écologique. Elle se révèle cependant parfaitement adaptée au sujet observé: les études de terrain nous apprennent en effet que la nage est un comportement naturellement produit dans l'univers du rat, et donc sélectionné pour sa valeur de survie. Une seconde objection pourrait concerner le protocole expérimental, lequel comporte la manipulation par l'homme. Contre cette objection demande d'évaluer le contexte expérimental. La situation de test en laboratoire fait appel à des animaux de laboratoire, lesquels développent un monde propre de laboratoire. En effet, l'animal de laboratoire est élevé et manipulé par l'homme dans des conditions standardisées où le milieu (caractéristiques des cages, nombre d'individus par cage, substrat, nycthémère, humidité, nourriture, reproduction) est contrôlé afin de réduire la variance interindividuelle. En conséquence, la validité écologique de la situation de test n'implique pas nécessairement une relation isomorphe stricte avec le milieu naturel de l'organisme ni même une relation homologique avec la population cible. La

justification de la validité, comme dans toute situation de test, est plutôt recherchée dans la «signification» que l'animal confère à la situation dans laquelle l'expérimentateur le place. Evaluer cette signification revient à s'interroger sur la pertinence de la situation de test en fonction du monde propre de l'animal, donc de revenir aux données du naturaliste.

Pour conclure et récapituler, cet exposé a tenté de mettre en évidence l'articulation -fondamentale en psychologie comparative des comportements- entre des méthodes dites descriptives et expérimentales lorsqu'il s'agit d'évaluer et d'expliquer l'évolution et le développement des conduites observées dans le règne animal. Il se fonde sur la théorie de l'évolution qui postule que le comportement est sélectionné pour sa valeur de survie. L'adaptation comportementale doit être mise en lien direct avec la perception de l'environnement, lequel correspond à un monde propre spécifique à chaque espèce. L'analyse des modifications homologues et analogues permet d'inférer une origine commune des comportements intra- et inter-spécifiques, qu'elle soit de nature morphologique ou fonctionnelle. Finalement, la validité de ce type de recherches dépend de l'universalité du comportement observé et mesuré, laquelle garantit la robustesse écologique de la situation de test, quelles que soient les espèces évaluées.

Références

- Aristote (1994). *Histoire des Animaux*. Paris : Gallimard.
- Andrews, K. (2000). Our understanding of other minds. Theory of mind and the intentional stance. *Journal of Consciousness Studies*, 7, 12-24.
- Borgioli, C. Marchetti, G.M, Scapini, F. (1999). Variation in zonal recovery in four *Talitrus saltator* populations from different coastlines : a comparison of orientation in the field and in an experimental arena. *Behavioral Ecological Sociobiology*, 45, 79-85.
- Brandner, C. (1999). Effets promnésiant de traitements stimulant le développement et le maintien du système cholinergique chez le rat. Thèse de doctorat, Faculté des SSP, Université de Lausanne.
- Bronfenbrenner, U. (1979). *The ecology of human development*. Cambridge : Harvard University Press, pp79.
- Call, J., Tomasello, M. (1999). A non-verbal false belief task : the performance of children and great apes. *Child Development*, 70, 381-395.
- Canguilhem, G. (1952). *La connaissance de la vie*. Paris, Hachette, p.168.
- Darwin, C. (1999). L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature. Garnier-Flammarion. (1^{re} éd. 1876).
- Dawkins, R. (2003). *Le gène égoïste*. Paris, Odile Jacob.
- Dennett, Daniel C. (1991). *Consciousness explained*. London, Penguin.
- Ecuyer-Dab, I, Robert, M. (2004). Spatial Ability and Home-Range Size: Examining the Relationship in Western Men and Women (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 118, 217-231.
- Esfeld, M. (2003). *La philosophie de l'esprit: la relation entre l'esprit et la nature*. Cours. Université de Lausanne. Page Web : http://www.unil.ch/philo/pages/epistemologie/philo_epistemologie.html
- Gallese, V., Goldman, A., (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*, 12, 493-501.

- Gibson, J.J. (1966). *The senses considered as perceptual systems*. Boston, Houghton Mifflin Company, pp.118.
- Gibson, J.J. (1977). *The theory of affordance*. In *Perceiving, acting and knowing*. Shaw, R.E., Bransford, J. Eds. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, N.J.
- Gibson, K.R. (1996). *The biocultural human brain, seasonal migrations, and the emergence of the upper paleolithic*. In *Modeling the early human mind*. Mellar, P., Gibson, K. Eds. McDonald Institute for Archeological Research. Cambridge.
- Greene, C.M, Owings, D.H., Hart, L.A, Klimley, A.P. (2002). Revisiting the Umwelt: environments of animal communication. *Journal of Comparative Psychology*, 116(2), 115.
- Hamilton, W.D (1964a). The genetical evolution of social behaviour: I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16.
- Hamilton, W.D (1964b). The genetical evolution of social behaviour: II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17-52.
- Hauser, M.D. (1999). *Primates representations and expectations : mental tools for navigating in a social world*. Developing theories of intention : social understanding and self-control. Zelazo, P., Astington, J, Olson, D. Eds. Lawrence Erlbaum.
- Heyes, C.M. (1998). Theory of mind in nonhuman primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 101-114.
- Humphrey, N. (1978). « Nature's psychologist ». *New Scientist*, 29, 900-904.
- Marino, L., Reiss, D., Gallup, G.G. (1994). *Mirror self-recognition in bottlenose dolphins : implications for comparative investigations of highly dissimilar species*. In *self-awareness in animals and humans*. Parker et al. Eds. Cambridge University Press.
- Martin, K., Psarakos, S. (1995). Using self-view television to distinguish between self examination and social behavior in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Consciousness and Cognition*, 4, 205-24.
- Premack, D, Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind ? *Behavioral and Brain Sciences*, 4, 515-526.
- Povinelli, D.J. (1996). *Chimpanzee theory of mind ? The long road to strong inference*. In *Theories of theories of mind*. Carruthers, P., Smith, P. Eds. Cambridge University Press.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *The Psychological Review*, 55(4), 189-208.
- Uexküll J. von (1985). *Environment [Umwelt] and inner world of animals*. In: Burghardt G.M. Ed. *Foundations of Comparative Ethology*. New York : Van Nostrand Reinhold, 222-245. (Transl. by C.J.Mellor, D.Gove.)
- Uexküll J. von (1965). *Mondes animaux et mondes humains, suivi de la théorie de la signification*. Paris: Gonthier (Trad. par P. Muller).