

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives (UMR 7364)

Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg

THÈSE présentée par :

Alice BEAUD

et soutenue le **02 décembre 2024**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**

Discipline / Spécialité : Sciences de la Vie / Écologie - Éthologie

**Étude des représentations perceptives et
de leur attribution à autrui chez le macaque
de Tonkean (*Macaca tonkeana*) et le capucin
brun (*Sapajus apella*)**

THÈSE dirigée par :

Dr. MEUNIER Hélène

Ingénieur de recherche, Université de Strasbourg

Dr. BALLESTA Sébastien

Maître de conférences, Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

Dr. BOURET Sébastien

Directeur de recherche, Institut du Cerveau et de la Moelle Epinière

Dr. MEGUERDITCHIAN Adrien

Chargé de recherche, Aix-Marseille Université

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Dr. CASSEL Jean-Christophe

Professeur, Université de Strasbourg

Dr. GARCIA Cécile

Directrice de recherche, Museum National d'Histoire Naturel

Avertissement au lecteur / Warning to the reader

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition des membres de la communauté universitaire. Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Cela implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document. D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction ou représentation illicite encourt une poursuite pénale.

This document is the result of a long process approved by the jury and made available to members of the university community. It is subject to the intellectual property rights of its author. This implies an obligation to quote and reference when using this document. Furthermore, any infringement, plagiarism, unlawful reproduction or representation will be prosecuted.

Code de la Propriété Intellectuelle

Article L122-4 :

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite. Il en est de même pour la traduction, l'adaptation ou la transformation, l'arrangement ou la reproduction par un art ou un procédé quelconque.

Any representation or reproduction in whole or in part without the consent of the author or his successors in title or assigns is unlawful. The same applies to translation, adaptation or transformation, arrangement or reproduction by any art or process whatsoever.

[Articles L335-1 à L335-9](#) : Dispositions pénales / Penal provisions.

Licence attribuée par l'auteur / Licence attributed by the author



Je dédie ce manuscrit aux singes que j'ai pu côtoyer pendant ces trois années. Je ne les remercierai jamais assez de m'avoir laissé entrer un tout petit peu dans leur monde et d'avoir chacun partagé avec moi leur personnalité si unique et attachante.

Remerciements

Aux membres du jury, Cécile Garcia, Sébastien Bouret, Adrien Meguerditchian et Jean-Christophe Cassel,

Que je remercie pour le temps passé à la relecture de mes travaux et pour m'avoir fait l'honneur de faire partie du jury, malgré les problèmes de dernière minute.

À mes directeurs de thèse, Hélène Meunier et Sébastien Ballesta,

Que je remercie chaleureusement de m'avoir guidé et encouragé tout au long de ce projet. Je vous remercie de m'avoir transmis votre expérience à chaque étape de ce projet.

À l'ensemble de l'équipe de Silabe,

Pour leur accueil chaleureux ainsi que leurs soins prodigués aux animaux, qui sans cela ne m'auraient pas permis de mener à bien mon travail.

À mes collègues et même un peu plus que collègues,

Pour avoir partagé avec moi toutes les péripéties du doctorat et pour m'avoir épaulé au quotidien dans le travail de recherche avec les singes.

À ma famille,

Je remercie chaleureusement mes parents et mes petites sœurs de m'avoir soutenue tout au long de mes onze années d'études et surtout lors de ce projet difficile à mener. Sans vous, ce manuscrit n'aurait jamais pu être achevé.

À mon fiancé,

Qui a partagé avec moi les doutes et les remises en question, qui m'a aidé dans les brainstormings du début à la fin, qui m'a permis de m'améliorer constamment en restant motivée. Je te remercie de m'avoir aidé au quotidien pour que je puisse accomplir non pas simplement ce doctorat, mais tout ce que je souhaitais faire en parallèle. Merci d'être à mes côtés depuis tout ce temps et de m'avoir accompagnée tout au long de ce projet.

Table des matières

Remerciements.....	5
Table des matières.....	7
Liste des tableaux	13
Liste des figures	15
Chapitre 1 : Introduction générale.....	19
Introduction	19
1. Cadre théorique : des informations sensorielles aux représentations perceptives	24
2. Définition des représentations mentales et implications méthodologiques dans le domaine de la théorie de l'esprit	27
3. Prise de perspective visuelle chez les primates non-humains.....	33
3.1. Prise de perspective de niveau 1	34
3.2. Prise de perspective de niveau 2	35
4. Illustration du problème de Povinelli	37
4.1. L'expérience des lunettes	38
4.2. L'expérience du miroir	40
5. Objectifs et plan de la thèse.....	41
Chapitre 2 : Étude de l'attribution de fausse perception à autrui chez le macaque de Tonkean et le capucin brun	43
Introduction	43
1. Discrimination de taille chez le singe.....	44
1.1. Intérêts écologiques de la discrimination de taille	44
1.2. Modélisation des représentations de taille : la loi de Weber	45
1.3. La loi de Weber : un mécanisme cognitif ancré phylogénétiquement.....	48

2. Discrimination entre apparence et réalité chez le singe.....	50
2.1. Importance écologique	50
2.2. Premières expériences chez les enfants.....	51
2.3. Etudes chez les grands singes et singes.....	53
2.4. Limites de ces études.....	56
3. Capacité d’attribution de fausse perception chez le singe ?.....	57
3.1. Etude de la fausse perception chez les enfants.....	57
3.2. Une solution au problème de Povinelli	59
4. Objectifs de l’étude de la capacité de discrimination apparence-réalité chez le singe	60
4.1. Etude d’attribution de fausse perception à autrui chez le singe	60
4.2. Mise en place d’un protocole innovant pour l’étude de la capacité de discrimination apparence-réalité	60
4.3. Présentation du déroulé de l’étude de la capacité de discrimination apparence-réalité	61
Méthode.....	62
1. Principe général du protocole de l’étude de la capacité de discrimination apparence-réalité.....	62
2. Tâche de discrimination de la taille des cubes.....	65
2.1. Etape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d’intérêt	65
2.2. Etape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand.....	70
3. Tâche de discrimination apparence-réalité.....	73
3.1. Dispositif expérimental	74
3.2. Constitution des sessions.....	76
3.3. Procédure expérimentale	79
4. Ajustements de protocole et critères d’inclusion/exclusion des sujets.....	83

4.1. Sujets inclus/exclus dans l'étape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt.....	83
4.2. Sujets inclus/exclus dans l'étape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand	85
5. Analyses.....	88
Résultats	92
1. Validation de la tâche de discrimination de la taille des cubes	92
2. Analyses de l'influence de plusieurs facteurs sur l'apprentissage de la tâche de discrimination de la taille des cubes	93
2.1. Résultats de l'étape 1 : détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt.....	93
2.2. Résultats de l'étape 2 : apprentissage à sélectionner le cube le plus grand .	96
Discussion	98
Chapitre 3 : Étude des capacités d'inférences statistiques chez le macaque de Tonkean	101
Article 1 : Inférences statistiques intuitives chez le macaque de Tonkean	101
Chapitre 4 : Revue de la littérature sur la capacité d'attribution de préférence à autrui chez les animaux	141
Article 2 : Revue de la littérature sur la compréhension des préférences d'autrui chez les animaux non humains	141
Chapitre 5 : Étude de la capacité à prendre en compte la perspective visuelle et les préférences d'autrui lors de la formation d'inférences	167
Introduction	168
Expérience 1 : Expérience principale de test d'attribution de perspective visuelle et de préférence à autrui en contexte d'inférence statistique	172
1. Méthode de l'expérience principale.....	172
1.1. Sujets étudiés.....	172

1.2.	Dispositif expérimental	172
1.3.	Procédure expérimentale	174
2.	Résultats de l'expérience principale	181
3.	Discussion de l'expérience principale	183
Expérience 2 :	Effet de la durée d'exposition aux préférences	186
1.	Méthode de l'expérience 2	186
1.1.	Procédure expérimentale	186
2.	Résultats de l'expérience 2	187
3.	Discussion de l'expérience 2	188
Expérience 3 :	Effet de l'apprentissage des préférences	191
1.	Méthode de l'expérience 3	191
1.1.	Sujets testés	191
1.2.	Procédure expérimentale	191
2.	Résultats de l'expérience 3	195
3.	Discussion de l'expérience 3	197
Expérience 4 :	Effet de l'apprentissage des préférences dans un protocole simplifié	198
.....		
1.	Méthode de l'expérience 4	198
1.1.	Sujets testés	198
1.2.	Dispositif expérimental	198
1.3.	Procédure expérimentale	198
2.	Résultats de l'expérience 4	201
3.	Discussion de l'expérience 4	202
	Discussion générale de l'étude de la capacité à prendre en compte la perspective visuelle et les préférences d'autrui lors de la formation d'inférences	203
	Chapitre 6 : Discussion générale.....	207
	Discussion générale.....	207

1. Discussion des facteurs et implications méthodologiques.....	208
1.1. Motivation et coûts cognitifs.....	208
1.2. Différences interindividuelles	212
1.3. Limites et implications méthodologiques de nos protocoles testant la ToM	214
2. Implication des inférences statistiques intuitives dans l'élaboration de représentations.....	215
3. Place de l'expérience personnelle dans l'attribution de représentations à autrui	217
Conclusion	222
Bibliographie.....	225

Liste des tableaux

Tableau 2.1 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans l'étape 1 de détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes	67
Tableau 2.2 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes	72
Tableau 2.3 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes	73
Tableau 2.4 : Combinaisons de cubes et de lentilles utilisés dans la tâche de discrimination apparence-réalité	78
Tableau 2.5 : Participation des individus aux différentes tâches cognitives (du chapitre 2)	84
Tableau 2.6 : Nombre d'essais réalisés par phase chez les macaques de Tonkean du groupe M1	88
Tableau 2.7 : Résultats du modèle 1 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de taille sur la capacité à discriminer deux tailles de cubes au cours de la phase 3 de détermination de la fraction de Weber (étape 1)	93
Tableau 2.8 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 3 de détermination de la fraction de Weber (étape 1).....	94
Tableau 2.9 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 5 de discrimination des plus grands ratios (étape 1).....	95
Tableau 2.10 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes (étape 2) chez les macaques de Tonkean et capucins bruns	96

Tableau 2.11 : Résultats du modèle 4 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'avoir été récompensé à la phase précédente (phase 2 intermédiaire) entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes (étape 2) chez les macaques de Tonkean et capucins bruns	97
Tableau 2.12 : Résultats du modèle 5 (GLMM) de l'effet de la présence du panneau et de la phase (2 intermédiaire ou 2) sur la capacité à discriminer deux tailles de cubes au cours de la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart et au cours de la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart (étape 2) chez les macaques de Tonkean du groupe M1.....	97
Tableau 5.1 : Récapitulatif des variations de protocoles entre l'expérience principale (expérience 1) de test d'attribution de perspective visuelle et de préférence à autrui en contexte d'inférence statistique, et les différentes expériences secondaires (expériences 2, 3 et 4).	186

Liste des figures

Figure 1.1 : Illustration « Ma femme et ma belle-mère »	19
Figure 1.2 : Représentation schématique de l'étude principale testant la prise de perspective de niveau 2 chez les chimpanzés (adapté de Karg et al. 2016).....	35
Figure 1.3: Représentation schématique de l'étude contrôle testant la prise de perspective de niveau 2 chez les chimpanzés (adapté de Karg et al. 2016).....	36
Figure 1.4 : Représentation schématique du problème de Povinelli à partir de l'exemple de l'étude de la prise de perspective de type 1 chez le macaque de Tonkean (<i>Macaca tonkeana</i> , adapté de Canteloup et al. 2016).....	37
Figure 2.1 : Illustration schématique de la loi de Weber : exemple de discrimination numérique	46
Figure 2.2 : Illustration de l'illusion d'Ebbinghaus et photographie des tailles relatives des pinces chez les crabes violonistes mâles	50
Figure 2.3 : Photographies du dispositif de lentilles optiques mises en jeu dans l'expérience testant la discrimination apparence-réalité chez les macaques de Tonkean et les capucins bruns (source : Marie Hirel, Hirel, 2020).....	53
Figure 2.4 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé pour tester la capacité de discrimination apparence-réalité dans une illusion d'occlusion d'objet chez les grands singes (adapté de Karg et al., 2014).....	55
Figure 2.5 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé pour tester l'attribution d'une fausse perception chez les enfants (adapté de Krachun & Lurz, 2016).....	58
Figure 2.6 : Représentation schématique des trois types de distorsions de taille.....	63
Figure 2.7 : Récapitulatif des différentes étapes et phases de la tâche de discrimination de la taille des cubes	64
Figure 2.8 : Représentation schématique du SAS expérimental et du dispositif utilisé dans la tâche de discrimination de la taille des cubes	66
Figure 2.9 : Photographies du dispositif expérimental de la tâche de discrimination apparence-réalité	74

Figure 2.10 : Photographie d'exemples des trois types de distorsions créées par les combinaisons de lentilles et de cubes	75
Figure 2.11 : Photographie des sept panneaux sur lesquels étaient fixés de façon réversible les sept cubes ne différant que par leur taille.....	76
Figure 2.12 : Représentation schématique de la procédure de la tâche de discrimination apparence-réalité	82
Figure 2.13 : Nombre d'individus des deux espèces ayant participé aux différentes phases de la tâche de discrimination de la taille des cubes.....	85
Figure 2.14 : Taux de succès en fonction du ratio de taille d'arête des cubes (n=9) en phase 3 détermination de la fraction de Weber	94
Figure 2.15 : Taux moyen d'essais corrects en fonction des combinaisons de cubes testées au ratio d'intérêt (0.77) en phase 4	95
Figure 5.1 : Photographie du dispositif de plateau avec deux plateformes rotatives et poignée.....	172
Figure 5.2 : Photographies du dispositif et procédure de la tâche cognitive de l'expérience principale.....	173
Figure 5.3 : Représentation schématique de la procédure expérimentale de l'expérience principale testant la prise de perspective visuelle et l'attribution de préférence à autrui lors de la formation d'inférences.....	175
Figure 5.4 : Représentation schématique des différentes positions réalisées dans la condition test sans accès visuel de la phase de test de perspective visuelle.....	179
Figure 5.5 : Proportion d'essais au cours desquels les sujets ont choisi l'échantillon issu de la boîte favorable ou de la boîte défavorable en fonction de l'accès visuel et des préférences des expérimentatrices (expérience principale).....	182
Figure 5.6 : Proportion d'essais au cours desquels les sujets ont choisi l'échantillon issu de la boîte favorable ou de la boîte défavorable en fonction de l'accès visuel et des préférences des expérimentatrices (expérience 2 : effet de la durée d'exposition aux préférences).....	188
Figure 5.7 : Représentation schématique de la procédure expérimentale de la phase d'apprentissage des préférences dans l'expérience 3 testant l'effet de l'apprentissage des préférences des expérimentatrices sur la flexibilité des sujets à former des inférences en fonction de la perspective visuelle des expérimentatrices	192

Figure 5.8 : Nombre d'essais par session dans lesquels les sujets ont choisi l'échantillon tiré par l'expérimentatrice E1 (item non préféré) ou E2 (item préféré) dans la phase d'apprentissage des préférences de l'expérience 3	196
Figure 5.9 : Nombre d'essais par session dans lesquels les sujets ont choisi l'échantillon tiré par l'expérimentatrice E1 (item non préféré) ou E2 (item préféré) dans la phase d'apprentissage des préférences de l'expérience 4	201

Chapitre 1 : Introduction générale

Introduction

Ce que l'on voit est-il bien réel ? Existe-t-il une seule réalité ? L'image de l'illusion de la femme sans âge (Figure 1.1) illustre qu'à partir d'une même information sensorielle, deux interprétations principales émergent : certains perçoivent au premier coup d'œil la femme jeune, d'autres la femme âgée.



Figure 1.1 : Illustration « Ma femme et ma belle-mère »

« Ma femme et ma belle-mère » (traduit de l'anglais « My wife and my mother-in-law ») par le dessinateur W. E. Hill, 1915 (domaine public). Ce dessin peut être perçu comme représentant soit une jeune femme, soit une femme âgée.

De la même façon, un velux reflétant le ciel peut être à la fois perçu par un oiseau comme une barrière infranchissable ou comme la continuité du ciel lui-même. Et s'il n'existait pas une seule réalité, mais plusieurs réalités, celle qui nous est propre à chacun ?

Le philosophe et éthologue Jakob von Uexküll a été le premier, en 1909 (Uexküll, 1909), à exprimer cette idée en distinguant l'environnement matériel ou entourage d'un être vivant de son *Umwelt*, son monde ou milieu (Le Bot, 2016; Samain, 2021). L'*Umwelt* (terme consacré) est le monde propre d'un être vivant, un monde subjectif dont il est le centre. Il constitue une partie sélectionnée de l'environnement, pertinente pour l'être vivant en question, compte tenu

de ces propriétés sensori-motrices. Le monde tel que nous l'interprétons en permanence à travers nos cinq sens, nous, humains, n'est donc pas le même que celui perçu par d'autres espèces animales. Il apparaît donc légitime de se demander comment apparaît l'environnement selon l'*Umwelt* d'autres espèces animales.

De la même manière que plusieurs personnes peuvent percevoir un même élément de façons différentes, des variations dans le traitement de l'information sensorielle, au-delà des différences biologiques et physiologiques, peuvent également conduire à des perceptions divergentes du monde extérieur. Par quels processus et de quelle façon sont interprétées par le cerveau les données sensorielles reçues ?

Cette question est l'étude centrale des sciences cognitives. Les sciences cognitives regroupent un ensemble de disciplines que sont les neurosciences, la philosophie, la psychologie, l'anthropologie, l'éthologie, la linguistique et les sciences computationnelles. Elles ont pour but l'étude de la cognition, définie comme l'ensemble des processus mentaux par lesquels les êtres vivants collectent, traitent, conservent et utilisent l'information (Shettleworth, 2010). Alors que les neurosciences étudient les processus biologiques de traitement cérébral de l'information, la cognition s'intéresse majoritairement aux propriétés fonctionnelles cognitives qui émergent de l'activité cérébrale. Parmi les fonctions cognitives se distinguent la perception, le langage, des fonctions exécutives comme l'attention ou la planification, la mémoire, ou encore les émotions (Ramus, 2020). La perception est une des premières fonctions cognitives permettant de prendre connaissance du monde qui nous entoure et mettant en jeu un traitement de l'information. La perception peut se définir comme la reconstruction ou l'organisation mentale des données sensorielles formant une représentation de l'environnement (ATILF - CNRS & Université de Lorraine, s. d.). Elle va donc être une fonction cognitive de choix dans l'étude du lien entre les organismes et leurs représentations de l'environnement. En sciences cognitives, le terme de représentation permet d'objectiver le contenu mental résultant du traitement cognitif de l'information. Il se définit comme une correspondance entre un ou plusieurs aspects de l'environnement et les processus cognitifs qui les codent. La formation de représentations permettrait une prédiction de cet environnement et une adaptation du comportement du sujet à celui-ci. Les représentations sont ainsi les objets mentaux faisant l'intermédiaire entre les stimuli de l'environnement et les comportements qui en découlent (Gallistel, 1993; Kreutzer & Vauclair, 2004; Roitblat, 1987).

La façon dont nous percevons notre environnement conditionne nos comportements d'action sur cet environnement. Des perceptions différentes aboutissent donc à des

comportements variés. En groupe sociaux, comment se comprendre et vivre ensemble si chacun possède une perception de l'environnement qui lui est propre ? Nous est-il possible de comprendre les représentations des autres, liées à leur perception, et de quelle façon cela est-il possible ? Analyser le comportement des autres pourrait-il nous permettre de comprendre comment ils interprètent le monde qui les entoure ?

Ces questions sont cruciales pour des raisons à la fois théoriques et méthodologiques. Notre capacité à comprendre les représentations d'autrui est connue et est étudiée sous le nom de théorie de l'esprit (*Theory of Mind* en anglais, et abrégé ci-après *ToM*) ou capacité de lecture d'esprit (Baron-Cohen et al., 1985; Premack & Woodruff, 1978). Avoir une ToM ou, autrement dit, posséder la capacité d'attribuer des représentations à autrui, est utile chez l'humain pour communiquer, interpréter et anticiper le comportement des autres, rendant possible la vie sociale complexe humaine où une multiplicité de représentations subjectives coexistent (Baron-Cohen, 1989; Baron-Cohen et al., 1985). Au-delà de comprendre nos semblables, comprendre les représentations des autres, c'est aussi vouloir comprendre la perception du monde chez les autres espèces animales. Plusieurs raisons ont poussé les humains à s'intéresser aux représentations que pouvaient avoir les autres espèces. La théorie de l'évolution de Darwin (Darwin et al., 1981) suggère une continuité dans l'apparition des capacités cognitives d'une espèce. Ainsi, la cognition de l'humain et d'espèces phylogénétiquement proches partagent certains attributs. Comprendre les similitudes entre les capacités cognitives chez l'humain et des espèces de primates non-humains (ci-après PNH) permettrait donc de retracer l'histoire évolutive de certaines de ces capacités (Martins & Hansen, 1997; Shettleworth, 2010). L'étude des représentations chez les PNH, mais également de leurs capacités à les attribuer à leurs congénères, a donc pris une place prépondérante dans les recherches visant à comprendre les origines et l'évolution des facultés de perception et de la ToM, telle qu'elle est considérée chez l'humain (Call & Tomasello, 2008; Premack & Woodruff, 1978). De plus, investiguer la pluralité des processus cognitifs qui existent et les mécanismes permettant de comprendre les représentations d'autrui engage une réflexion sur notre spécificité en tant qu'humains. La faculté du langage humain apparaît par bien des aspects unique dans le règne animal (Friederici et al., 2017). Encore aujourd'hui, certains auteurs pensent que les processus cognitifs complexes de la ToM reposent sur le langage, qui serait ainsi à l'origine de son apparition tardive tant d'un point de vue ontogénétique que phylogénétique (Apperly & Butterfill, 2009; C. Heyes, 2017, 2018a). Cependant, cette vision contestée par plusieurs chercheurs nourrit les débats autour des

facultés de ToM chez les enfants préverbaux et les PNH (Jacob & Scott-Phillips, 2021; Krupenye, 2021; Martin & Santos, 2016).

Le défi de la compréhension des représentations d'autrui, à la fois théorique et méthodologique, est donc double. D'un point de vue théorique, sur quels mécanismes ancestraux repose notre attribution de représentations à autrui ? Ainsi, comment les PNH comprennent-ils les représentations de leurs congénères ? D'un point de vue méthodologique, comment accéder aux représentations des autres, c'est-à-dire ces autres primates sans langage articulé qui nous fascinent ?

En effet, un des enjeux majeurs de la cognition comparée réside dans la difficulté d'accès aux représentations des autres. Chez l'humain, bien que le langage permette une communication aisée entre les scientifiques et les sujets d'études par la possibilité de les interroger, il présente plusieurs biais de par la subjectivité des réponses et de leur analyse. Chez l'animal, tout comme chez l'enfant préverbal, l'absence de langage peut conduire à un nombre important d'interprétations possibles des données recueillies (Burge, 2018; C. Heyes, 2014, 2017; Jacob, 2020; Krupenye et al., 2017; Scott & Baillargeon, 2014). Les représentations étant des objets abstraits et non tangibles, chercher la preuve de leur existence et caractériser leur contenu est en soi un challenge méthodologique (Vonk & Povinelli, 2006). Quand il s'agit d'examiner la représentation d'objets directement observables, les méthodes d'éthologie cognitives (tâches de discrimination et de catégorisation) permettent plus facilement de caractériser ces représentations (Fagot et al., 2004). Cependant, lorsqu'il s'agit de comprendre des représentations d'objets non observables que sont les représentations elles-mêmes, donc ce qui est le cas dans l'étude de la ToM, la tâche se complexifie nettement et se heurte à de multiples interprétations (Vonk & Povinelli, 2006).

La capacité à se représenter les représentations d'autrui chez le PNH est souvent remise en question au profit d'interprétations dites « behaviouristes » ou de lecture de comportement, n'impliquant pas l'élaboration de représentations des représentations d'autrui (Vonk & Povinelli, 2006). À défaut de preuves convaincantes de l'existence de processus cognitifs complexes sous-tendant les comportements sociaux observés, notamment dans le domaine de la ToM, le principe de parcimonie impose de considérer en priorité des mécanismes de plus bas niveau cognitif (Morgan, 1894). Ainsi, la nature non observable des représentations rend l'étude de la ToM chez les PNH et les enfants préverbaux complexe.

Par ailleurs, le domaine de la ToM, à l'image des sciences cognitives, est le lieu de rencontre des réflexions à la fois de psychologues expérimentaux (C. Heyes, 2014; Onishi & Baillargeon, 2005; Spaepen & Spelke, 2007), de philosophes des sciences (Jacob, 2020; R. Lurz et al., 2014), d'éthologues cognitifs (Call & Tomasello, 2008; Krupenye, 2021; Meunier, 2017), et de chercheurs en sciences computationnelles (Devaine et al., 2017; Horschler et al., 2022). La rencontre de différentes disciplines dans ce champ d'études conduit à un problème de définition des représentations et donc de ce que signifie « attribuer une représentation » à autrui. Ces divergences de définitions renforcent d'une part les difficultés d'interprétation des résultats et induisent d'autre part des biais dans les choix méthodologiques.

Dans ce chapitre introductif, nous présenterons donc tout d'abord dans un cadre théorique comment peut être définie la notion de représentation dans le contexte de la perception d'informations sensorielles. Nous verrons ensuite comment le terme de représentation, tel qu'il est employé dans le domaine de la ToM, a été défini dans le cadre de la philosophie et de la psychologie humaines, et comment cela a influencé les études majeures dans ce domaine. Enfin, nous présenterons la méthodologie complexe nécessaire à l'étude de la ToM et les problèmes d'interprétations inhérents à ces études, en nous concentrant sur les capacités d'attribution de perception visuelle chez le PNH, avant d'exposer les objectifs et le déroulé de cette thèse.

1. Cadre théorique : des informations sensorielles aux représentations perceptives

La sensorialité met en relation les êtres vivants avec leur environnement, qu'il soit physique ou social. La sensibilité aux informations sensorielles est donc la clé de voûte de la vie elle-même, au cœur des comportements individuels et des interactions entre les êtres vivants et avec leur environnement. Différentes informations sensorielles sont reçues en fonction des récepteurs sensoriels présents au sein d'un organisme. La perception va jouer un rôle dans le traitement de cette information sensorielle reçue. La question divise et reste ouverte quant à la présence de perception chez tous les êtres vivants ou non (Hiernaux, 2020). La perception permettrait d'expliquer les variations et adaptations de l'organisme à son environnement, que les seules variations physiologiques entraînées par la sensorialité ne suffiraient pas à justifier. Ainsi, la perception est considérée plus communément dans le monde animal que dans le monde végétal (Hiernaux, 2020). En effet, elle dépendrait pour beaucoup d'auteurs de la présence d'un système nerveux, permettant une intégration de l'information sensorielle (Burge, 2003; Hiernaux, 2020). De plus, le résultat (ou output) du système perceptif est attribué à tout l'organisme plutôt qu'à ses parties : à l'inverse, chez une plante, les racines sont sensibles aux minéraux dans le sol, tandis que les feuilles le sont à la lumière. Chez les plantes, la notion d'individualité est aussi compromise, car chaque partie de la plante peut redonner un tout. Ainsi, la perception est un traitement cognitif de l'information sensorielle, lié à la présence d'un système nerveux, et conduisant à l'organisation de ces données et à l'élaboration de représentations de l'environnement par un organisme.

Dans sa définition stricte, la perception implique la formation de représentations. Bien que la perception peut être présente et être examinée jusqu'à preuve du contraire chez toutes les espèces animales dotées d'un système nerveux et de sens (Arnellos & Moreno, 2021), toutes les espèces animales ont des sensations mais n'ont pas forcément de représentations (Burge, 2014). En effet, pour Burge, la perception constitue la première forme d'esprit représentationnel. Ainsi pour lui, de nombreuses espèces sont capables de former des représentations, à commencer par les arthropodes (Burge, 2014). Les espèces animales possédant une céphalisation de leur système nerveux, comme c'est le cas chez les vertébrés, mais également chez les abeilles ou les céphalopodes, semblent avoir montré la faculté à élaborer des représentations perceptives (Vauclair, 1987; Vauclair & Kreutzer, 2004).

Cependant, la question se pose de comment passe-t-on d'une expérience sensorielle à la représentation construite après le traitement cognitif par la perception. En effet, si l'on considère deux systèmes perceptifs et sensoriels presque identiques, comme c'est par exemple le cas pour la vision chez le chimpanzé et l'humain (Matsuno & Fujita, 2009), deux espèces différentes auraient-elles une même représentation du monde ? D'un point de vue philosophique, laquelle de ces deux représentations reflèterait alors le mieux le monde tel qu'il est réellement ?

Ces questions conduisent à exposer quelles caractéristiques distinguent la sensation de la perception et des représentations qui en découlent, pour mieux comprendre quel va être l'objet d'une comparaison entre espèces. Ainsi, la perception paraît être une fonction cognitive de choix pour s'interroger sur ce qu'est une représentation, car elle permet d'appréhender à partir de quel moment il y a représentation, dans sa forme la plus primaire.

Toutes les informations sensorielles ne vont pas être perçues de la même façon, car elles n'auront pas toutes la même valeur informative, qui a du sens pour un organisme. Les mécanismes de perception consistent ainsi en un processus de sélection et de catégorisation des informations sensorielles reçues. Le produit issu du processus de la perception, le percept ou représentation perceptive, contiendra moins d'informations sensorielles que la sensation reçue. Le degré d'abstraction de la représentation perceptive obtenue sera alors corrélé au degré de traitement cognitif opéré par les mécanismes inférentiels et permettra de passer d'un percept de faible degré d'abstraction à une représentation de plus haut degré d'abstraction, aussi appelée concept (Jacob & Jeannerod, 1999).

Chez l'humain, il est possible de caractériser l'information sensorielle perçue comme une expérience sensorielle en relation avec l'objet auquel elle se réfère (Chin-Drian, 2020; Jacob & Jeannerod, 1999). L'expérience sensorielle est un élément phénoménologique correspondant à « ce que cela fait de ressentir cette expérience sensorielle » (Jacob & Jeannerod, 1999). À ce stade, la représentation perceptuelle ou percept ainsi définie est donc très subjective, car elle dépend par exemple de la perspective spatiale du sujet qui perçoit. Cette représentation perceptive peut évoluer selon différents degrés d'abstraction vers un concept, une représentation conceptuelle ou encore ce qu'on pourrait appeler une représentation mentale. Lors de la catégorisation des informations sensorielles vers la formation de représentations mentales plus abstraites, la quantité d'informations subjectives liées à l'expérience sensorielle diminue et la représentation associée devient alors plus objective, c'est-à-dire moins dépendante de l'expérience individuelle que de la réalité (Jacob & Jeannerod, 1999).

Chez les animaux, il est difficile d'évaluer leur expérience phénoménologique. À l'instar des humains, les tâches de discrimination, de catégorisation et de généralisation permettent alors d'évaluer leurs capacités d'inférence à catégoriser et généraliser certaines informations perçues. Plusieurs espèces animales, et notamment les PNH, montrent des capacités de représentations d'objets physiques, caractérisées selon plusieurs degrés d'abstraction (Fagot et al., 2004). Les PNH sont à la fois capables de catégoriser des objets selon la prise en compte de critères uniquement physiques et observables (on va parler de catégorisation perceptive). Certains présentent également la faculté de classer des objets selon des catégories plus abstraites, comme sur la base d'attributs fonctionnels (ex : objet comestible ou non comestible) qui ne sont alors pas observables directement (on va parler de catégorisation conceptuelle ; Bovet & Vauclair, 2001; Fagot et al., 2004). Le degré d'abstraction des représentations associées aux objets auxquels elles font référence va ainsi dépendre des capacités d'inférence cognitives. De la sensation et du percept au concept, les informations sensorielles sont donc réduites à la conclusion d'inférences desquelles elles ont été l'objet.

Il est important de noter que toutes les informations sensorielles reçues ne sont pas perçues de la même façon et ne sont pas traitées par les mêmes structures cérébrales. Par exemple, le traitement de l'information visuelle peut conduire à la formation de représentations que l'on peut considérer d'un point de vue humain comme d'une part visuo-motrices et de l'autre catégorielles (Jeannerod & Jacob, 2005). Les premières représentent les relations spatiales entre les objets et ont pour but de diriger l'action vers l'objet auquel elles réfèrent, mais n'ont pas nécessairement de contenu catégoriel. Les secondes permettent de caractériser cet objet en mettant en relation un ou plusieurs de ses attributs et sont donc relatives plutôt à la reconnaissance d'objets. Cette dichotomie représentationnelle simplifiée vise à illustrer le fait que plusieurs représentations perceptives découlant d'une même information sensorielle peuvent coexister et posséder différentes fonctions.

Les représentations perceptives peuvent enfin être caractérisées par leur véracité et/ou leur précision. Une représentation perceptive vraie et précise représente correctement l'objet environnemental auquel elle fait référence (Burge, 2010). Une preuve de l'existence d'une représentation perceptive au-delà d'une simple entrée sensorielle réside dans le fait qu'elle peut être fautive ou imprécise (Burge, 2010). Lors d'une illusion d'optique, par exemple, notre vision nous renvoie une représentation fautive de la réalité. Les percepts nous informent sur l'environnement comme étant représenté d'une certaine façon. À partir de données sensorielles justes, s'il peut y avoir une méprise représentationnelle, alors une représentation perceptive

subjective existe. Comment savoir si cette subjectivité est en accord avec la réalité ? Allant de pair avec le degré de conceptualisation lié aux percepts, qualifier une représentation de vraie ou fausse en relation avec l'environnement extérieur interroge l'objectivité de ces représentations. D'après Burge, l'objectivité des représentations perceptives qui les rapprochent plus ou moins du réel est permise par l'évaluation de la constance perceptive (Burge, 2010). La constance perceptive est la capacité de la perception à représenter systématiquement un objet avec les mêmes attributs et les mêmes particularités sous différentes perspectives d'enregistrements sensoriels (Burge, 2014). Ici, les capacités d'inférence prennent tout leur sens : à partir de stimuli sensoriels apparemment très différents, le cerveau est capable d'en déduire qu'il s'agit du même objet perçu. Cette objectivité de la perception peut correspondre à un premier degré d'abstraction.

Ainsi, la notion de représentation perceptive se définit comme le résultat du processus de perception de l'information sensorielle. Les représentations perceptives possèdent différents degrés d'abstraction, allant du plus subjectif à une forme plus ou moins avancée d'objectivité et d'abstraction, qui dépendent des outils d'inférence cognitive présents chez chaque espèce.

2. Définition des représentations mentales et implications méthodologiques dans le domaine de la théorie de l'esprit

Le sens des représentations, communément appelées représentations mentales ou états mentaux dans le domaine de la ToM, a grandement été influencé par les philosophes réalistes intentionnels comme Dretske et surtout Fodor (Pitt, 2000). Bien qu'à l'origine le terme de ToM ait été introduit d'après le fameux article de Premack et Woodruff « Le chimpanzé a-t-il une théorie de l'esprit ? » s'intéressant à l'éthologie comparée (Premack & Woodruff, 1978), c'est ensuite les psychologues cognitifs et développementaux qui se sont emparés du sujet afin de l'étudier en cas de particularités mentales et lors du développement cognitif chez l'humain (Baron-Cohen et al., 1985; Flavell et al., 1981, 1983; Wimmer & Perner, 1983). L'influence de la philosophie dans la définition des représentations est encore d'actualité puisque plusieurs philosophes des sciences continuent de réfléchir au sujet de la ToM, notamment à la lumière des données empiriques obtenues en cognition comparée et psychologie du développement (Burge, 2018; C. Heyes, 2017; Jacob, 2020; Scott & Baillargeon, 2014). Certains philosophes et psychologues ont notamment conditionné à la fois la conceptualisation de protocoles expérimentaux et l'interprétation de leurs résultats dans l'étude de la ToM chez le PNH (Dennett, 1978; C. M. Heyes, 1998; R. W. Lurz, 2011a).

La définition des représentations mentales repose sur la définition du sens commun de ce à quoi elles font référence : le désir, l'intention, la perception, la connaissance. Selon la psychologie du sens commun ou *folk psychology*, les comportements de l'autre sont le mieux expliqués et prédits par l'utilisation naturelle des termes précédemment cités : par exemple « Alice prend une pomme car elle a l'intention de la manger » ou encore « Alice croit que la pomme est mûre car elle voit qu'elle est rouge ». Cette position est défendue par les philosophes Dretske (Dretske, 1991) et Fodor (Fodor, 1989), qui suggèrent que le seul moyen d'expliquer et de comprendre le comportement des autres est de leur attribuer des états mentaux. De leur point de vue, les représentations mentales ont un caractère dit intentionnel dans le sens où elles sont à propos de ou réfèrent à quelque chose. Cela implique que les états mentaux ont une relation causale dans la production de comportements. De plus, certaines représentations mentales peuvent s'articuler en termes d'attitudes propositionnelles. Selon le modèle du langage, un état mental comme une croyance est composé de plusieurs éléments qui sont liés au sein d'une attitude propositionnelle : si « je crois que le ballon est dans le panier », alors « je » est l'agent sujet de l'attitude propositionnelle, « crois » est l'attitude, « que le ballon est dans le panier » est la proposition, c'est-à-dire le contenu de la croyance (Fodor, 1978; Russell, 2009). Cette articulation des états mentaux en psychologie du sens commun a contribué à construire l'hypothèse du langage de la pensée de Fodor (Fodor, 1978, 1989), qui a largement influencé l'étude des représentations mentales en sciences cognitives. Ainsi, Fodor met en avant qu'il y aurait une structuration des représentations et des processus cognitifs de façon séquentielle, comme cela est retrouvé dans le langage. Les représentations auraient des caractéristiques sémantiques et symboliques et se structureraient en constituants aussi appelés modules (Pitt, 2000).

Plusieurs positions anti-représentationalistes rejettent les formes de représentations mentales décrites précédemment plus ou moins complètement. Sans rejeter l'existence des représentations, Churchland a émis l'hypothèse d'une structuration connexionniste des représentations et non en attitudes propositionnelles (Churchland, 1989). En accord avec l'approche computationnelle des représentations, l'approche connexionniste structure les représentations mentales sous forme de réseaux d'activations connectés entre eux par des nœuds sur différentes couches. Cette théorie se calque principalement sur le fonctionnement des réseaux neuronaux du cerveau. Une autre position intéressante dans le cadre de l'étude de la ToM est celle de Dennett (Dennett, 1978, 1981), qui admet une stratégie de l'interprète, selon

laquelle l'interprétation des comportements par la psychologie du sens commun est pratique et intuitive, mais ne signifie pas qu'elle soit réelle pour autant.

Cependant, la force de la ToM représentationnelle développée principalement par Fodor est qu'elle sera adaptée et compatible avec la théorie de l'esprit computationnelle, apparue avec l'avènement des machines computationnelles (machine de Turing puis ordinateur, Pitt, 2000). La théorie de l'esprit computationnelle rejoint le concept des sciences cognitives qui suggère que le traitement cognitif est constitué de calculs et d'algorithmes des inputs aux outputs. Les règles de logique et d'inférence computationnelles s'appliquent aux représentations mentales ayant des caractéristiques intentionnelles et sémantiques, donnant lieu à la ToM représentationnelle-computationnelle (Fodor, 1989; Pitt, 2000). L'influence de Fodor perdure et va être accompagnée de celles de différents scientifiques qui utiliseront la théorie computationnelle pour expliquer la perception visuelle, la rationalité, ou encore l'apprentissage et l'utilisation du langage (Fitch, 2020; Pitt, 2000).

La théorie du langage de la pensée de Fodor a d'une part fortement nourri les recherches sur le lien qu'il existerait entre développement de la ToM et développement du langage (Ebert, 2020; Flavell et al., 1978; Fodor, 1978; Gray & Russell, 1998), et d'autre part, a eu une influence sur les méthodologies utilisées pour étudier les capacités de ToM et son développement chez l'enfant, en regard du lien possible avec le langage. En effet, à la suite de l'article de Premack et Woodruff (Premack & Woodruff, 1978), des philosophes dont Dennett, ont les premiers suggéré qu'une façon de tester expérimentalement la représentation de croyances chez un individu serait de regarder s'il était capable d'attribuer une fausse croyance à autrui (Dennett, 1978; Goldman, 2006). Une des premières tâches développées pour comprendre la ToM chez l'enfant a donc été une tâche verbale visant à tester l'attribution d'une fausse croyance à autrui (Baron-Cohen et al., 1985; Wimmer & Perner, 1983). Plus connue sous le nom de la « tâche de Sally et Anne », elle consistait à raconter une histoire à l'aide de figurines et à demander explicitement à l'enfant qu'elle était la croyance de chacun des deux personnages. Sally déposait le ballon dans le panier en présence d'Anne. Anne déplaçait ensuite le ballon du panier à la boîte alors que Sally était partie. Quand Sally revenait, l'expérimentateur demandait alors aux enfants où Sally allait chercher le ballon. Cette tâche de déplacement d'objet reflète une construction en termes d'attitude propositionnelle en mettant explicitement en scène un agent (Sally) qui aurait une attitude (une croyance sur laquelle se baserait son comportement de recherche de l'objet) vis-à-vis d'une proposition (« le ballon est dans le panier/boite » ou « localisation du ballon »). Les résultats ont montré que les enfants étaient

capables d'attribuer à Sally une fausse croyance à partir de l'âge de quatre ans seulement. Ces résultats ont eu deux conséquences concernant l'influence de la conception intentionnelle réaliste des représentations dans l'étude de la ToM. Ils ont d'abord renforcé l'hypothèse selon laquelle la capacité à attribuer des états mentaux à autrui serait réservée aux individus dotés du langage (Butterfill & Apperly, 2013; C. Heyes, 2014), éliminant de fait la possibilité d'une ToM chez les PNH. Ils ont ensuite fait de la tâche de fausse croyance et du paradigme spécifique de changement de position d'objet qui la caractérise la marque de la ToM, donnant lieu à une déclinaison de ce paradigme dans de nombreuses études (Baillargeon et al., 2010; Meunier, 2017).

Cependant, l'interprétation selon laquelle les résultats négatifs à la tâche de Wimmer et Perner chez les enfants plus jeunes seraient dus à une trop grande demande cognitive, en impliquant de facto le langage, a permis l'émergence de nouvelles méthodologies, visant à s'affranchir de cette influence (Onishi & Baillargeon, 2005; Southgate et al., 2007). En effet, certains chercheurs ont proposé des tâches ne nécessitant pas la maîtrise du langage et qui reposaient sur la mesure du temps de regard (*violation-of-expectancy paradigm*; Onishi & Baillargeon, 2005) ou l'anticipation par le regard (Southgate et al., 2007). Ces nouveaux paradigmes ont nourri les études (et les débats) concernant qui de la ToM ou du langage apparaissait en premier dans l'ontogénie en permettant d'avancer l'âge des enfants testés (Baillargeon et al., 2016; Carey, 2009; Spelke & Kinzler, 2007). Ainsi, certains résultats ont conclu à une capacité d'attribuer une fausse croyance à autrui dès l'âge de 15 mois (Onishi & Baillargeon, 2005). La plupart de ces tâches, dites implicites, reposaient cependant pour beaucoup sur le même principe de changement de localisation d'objets impliquant des interprétations débattues quant à la réelle nécessité d'attribuer des représentations mentales pour les résoudre (Butterfill & Apperly, 2013; C. Heyes, 2014; Scott & Baillargeon, 2014). De plus, cette nouvelle méthodologie a ouvert la voie à des études similaires chez les PNH. Alors que jusqu'ici, la plupart des tâches explicites de fausses croyances avaient donné des résultats non concluants chez les PNH (Kaminski et al., 2008; Krachun, Carpenter, et al., 2009; Marticorena et al., 2011; Martin & Santos, 2014), les tâches implicites de fausses croyances ont permis d'apporter des arguments en faveur de la présence d'une capacité à attribuer de fausses croyances à autrui chez les grands singes et les singes (Hayashi et al., 2020; Kano et al., 2019; Krupenye et al., 2016).

Néanmoins, l'interprétation de ces résultats ainsi que, récemment, la méthodologie utilisant le temps de regards ont toutes deux été discutées et remises en question (C. Heyes,

2017; Horschler et al., 2020a, 2020b; R. W. Lurz, 2011a). Selon la théorie du *submentalizing* proposée et défendue par Heyes (C. Heyes, 2014, 2017), la différence de temps de regard mesurée en fonction de l'attribution ou non d'une fausse croyance à un agent pourrait entièrement être expliquée par des différences d'attention, causées par la perception de caractéristiques simples des éléments de l'environnement tels que les couleurs, les formes et les mouvements. La variation au cours du temps de ces caractéristiques perçues entraînerait ainsi un effet différent sur le temps de regard des enfants (et hypothétiquement chez les PNH) sans pour autant impliquer l'inférence de représentations mentales à autrui. Selon une deuxième théorie majeure décrite par Apperly et Butterfill (Apperly & Butterfill, 2009; Butterfill & Apperly, 2013), la réussite des enfants aux tâches implicites de fausse croyance s'expliquerait par l'existence de deux systèmes de ToM. Une ToM minimale chez les jeunes enfants et les PNH traduirait une réussite aux protocoles testant de façon implicite la ToM, et une ToM « complète » chez les adultes humains permettrait la réussite aux tâches de fausses croyances explicites. Dans le système minimal de ToM, les individus se représenteraient les éléments de l'environnement en termes d'enregistrements de relations impliquant des agents et des objets auxquels plusieurs propriétés peuvent être associées. Mais il n'y aurait pas de représentation de représentations mentales d'autrui en termes d'attitudes propositionnelles. Ces deux hypothèses majeures dans le domaine de la ToM rejoignent une troisième hypothèse alternative formulée par Povinelli concernant les tâches explicites de ToM chez le PNH : les individus prédiraient les comportements d'un congénère en obéissant à plusieurs règles de lectures de comportement, apprises antérieurement à partir de l'association de différentes caractéristiques de l'environnement, en fonction des contextes (Penn & Povinelli, 2007). Ces trois hypothèses dites « non-mentalistes » reposent sur un principe commun : les PNH et les enfants n'interpréteraient pas le comportement perçu d'un agent comme guidé par des représentations mentales. Ces différentes théories non-mentalistes expliquent donc toutes les résultats de la ToM chez les enfants et PNH par des hypothèses excluant une représentation des états mentaux d'autrui. Comment faire méthodologiquement pour distinguer ces hypothèses non-mentalistes d'une hypothèse quant à la présence de capacités de ToM ? Cette problématique est connue sous le nom de problème de Povinelli (Penn & Povinelli, 2007). Pour tenter de résoudre ce problème, Lurz (R. W. Lurz, 2011a) a notamment remis en question la méthode de déplacement d'objet sur laquelle s'appuient les tâches de fausses croyances. Que cette méthode soit utilisée dans des tâches implicites (reposant sur le paradigme du temps de regard) ou dans des tâches explicites (nécessitant une réponse comportementale explicite du sujet), les résultats qui en découlent seraient soumis à trop d'interprétations alternatives et ne permettraient donc pas de conclure à

des preuves non équivoques d'attribution de fausses croyances, ou plus généralement de représentation mentale à autrui (C. Heyes, 2014; R. W. Lurz, 2011a).

En somme, les représentations telles que définies dans l'étude de la ToM ont donc un haut degré d'abstraction associé aux concepts de désir, de croyance, de perception, et de connaissance. La plupart des auteurs considèrent les représentations mentales sous la forme d'attitudes propositionnelles chez les humains, ce qui a entraîné le développement d'une tâche testant l'attribution de fausse croyance à autrui à l'aide d'un paradigme de déplacement d'objet. Il en résulte que les éthologues cognitifs ont pour la plupart essayé d'interpréter les comportements animaux observés lors de tâches de fausses croyances à l'aide d'outils et de définitions venant de la psychologie humaine et de la philosophie. Les limites quant à la possibilité de conclure sans équivoque sur la capacité des PNH à attribuer des représentations mentales à autrui proviennent donc non seulement de la conception théorique des représentations mentales, mais aussi des méthodologies expérimentales qui en ont découlé chez les humains et les PNH.

En conclusion, d'un côté, la perception conduit à l'élaboration de représentations perceptives propres à chaque individu et à chaque espèce, dont le degré d'abstraction est variable. De l'autre, l'étude des facultés de la ToM questionne sur la capacité à se représenter les représentations des autres et engage donc des représentations avec un degré d'abstraction de niveau le plus élevé (dit de second ordre), définies selon des concepts issus de la philosophie et du langage humain. Cette divergence de définitions contribue ainsi aux désaccords concernant l'interprétation des études de la ToM chez d'autres espèces animales, et notamment chez le PNH, où les spécificités des représentations propres à l'espèce n'ont pas toujours leur place.

Ces travaux de thèse se proposent d'envisager l'étude de l'attribution de représentations mentales par le prisme de la perception chez le PNH. L'étude de l'attribution de perception à autrui revient à étudier la représentation des représentations issues de la perception de l'autre. Ainsi, au contraire de l'attribution de fausse croyance, une tâche d'attribution de fausse perception permettrait d'envisager une méthodologie différente permettant l'étude de capacités de ToM à un degré de complexité équivalent à celui de la fausse croyance (Karg et al., 2016; R. W. Lurz, 2011a). La définition d'une représentation perceptive, comme étant l'organisation des données sensorielles selon un degré d'abstraction plus ou moins important et propre à l'Umwelt de l'espèce, pourrait également être incluse ici dans le contexte de la ToM.

Les capacités d'attribution de perception à autrui ont beaucoup été étudiées chez le PNH (Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017). Dans cette troisième section, nous présenterons d'abord les différentes études chez les PNH ayant investigué leur compréhension des perceptions d'autrui. Nous exposerons ensuite les problèmes d'interprétations inhérents à ces études, et nous illustrerons notamment le problème de Povinelli dans le contexte de ces études. Nous détaillerons enfin certains travaux ayant utilisé des protocoles différents pour tenter d'éliminer les hypothèses alternatives à l'existence d'une capacité à attribuer une perception visuelle à autrui chez les PNH.

3. Prise de perspective visuelle chez les primates non-humains

Les PNH semblent sensibles sous plusieurs aspects au regard de leurs congénères et de ce à quoi il fait référence. En effet, plusieurs études ont cherché à savoir s'ils étaient capables d'interpréter le regard à la fois comme un indice de l'attention et comme ayant des propriétés référentielles, prérequis essentiels à la prise de perspective visuelle. Plusieurs études ont montré que les grands singes et plusieurs espèces de singes étaient capables de suivre le regard d'un expérimentateur (Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017). Cette capacité peut être le témoin d'un mécanisme réflexe, comme c'est le cas chez d'autres espèces (Zeitrag et al., 2022), mais aussi de mécanismes cognitifs plus élaborés et flexibles (Drayton & Santos, 2017). Certaines espèces de primates suivent le regard d'un expérimentateur derrière un obstacle, en alternant des regards vers l'expérimentateur (singes : Amici et al., 2009; Bettle & Rosati, 2019 ; grands singes : Povinelli & Eddy, 1996 ; pour des revues, voir Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017), laissant supposer une compréhension du caractère plus ou moins référentiel du regard et révélant des capacités d'attention conjointe (Drayton & Santos, 2017; Kano et al., 2018) pouvant varier en fonction des caractéristiques sociales de l'interlocuteur (Micheletta & Waller, 2012; Schmid et al., 2017). D'autres protocoles ont mis en évidence que le regard était un indice de l'état d'attention d'un partenaire chez les grands singes (Lewis & Krupenye, 2022). Chez les singes, les résultats sont plus mitigés, révélant notamment que seules les orientations du corps et de la tête sont perçues comme traduisant un état d'attention (Canteloup et al., 2015b, 2015a; Meunier, 2017).

Loin de se limiter au suivi du regard et à la discrimination de l'attention, d'autres recherches ont investigué si les PNH comprenaient que le regard de l'autre lui conférait la capacité de percevoir visuellement son environnement, ce qui pourrait, dans certains cas, conduire à la formation d'une certaine connaissance. Autrement dit, si les PNH étaient capables

d'attribuer une perception visuelle à autrui et de comprendre que la perception visuelle de l'autre pouvait être différente de la leur. Chez l'humain, la capacité à comprendre la perspective visuelle d'autrui a été décrite comme se développant séquentiellement selon deux niveaux (Flavell et al., 1981). Le niveau 1 consiste à comprendre ce que l'autre peut ou ne peut pas voir de son point de vue et se développerait entre un et deux ans chez l'enfant (Flavell et al., 1978; Luo & Baillargeon, 2007; Moll & Tomasello, 2006; Sodian et al., 2007). Le niveau 2 consiste à envisager de quelle façon un objet est vu depuis la perspective visuelle d'une autre personne. Comprendre que l'autre peut percevoir le même objet que nous, mais d'une autre façon, se développe seulement à partir de l'âge de trois ans chez l'enfant (Krachun & Lurz, 2016; Moll et al., 2013; Moll & Meltzoff, 2011).

3.1. Prise de perspective de niveau 1

Les premières études ont voulu tester si les PNH saisissaient le caractère référentiel du regard et le lien entre avoir vu et détenir une information. Dans un paradigme coopératif, des chimpanzés devaient choisir entre un expérimentateur ayant eu un accès visuel à la nourriture (dit « sachant », car détenteur d'information) et un expérimentateur non sachant à l'accès visuel bloqué, pour obtenir une récompense. Les chimpanzés devaient soit suivre les indices donnés, tels que le pointage vers une position (Call et al., 2000), soit quémander de la nourriture préférentiellement à l'expérimentateur ayant un accès visuel (Povinelli et al., 1990, 1994). Ces études ont montré des résultats négatifs (Call et al., 2000) ou pouvant facilement être expliqués par un apprentissage associatif (Povinelli et al., 1990, 1994). Des résultats similaires ont été rapportés chez les singes (Meunier, 2017).

Les études de Hare et ses collègues, en proposant un contexte compétitif, ont marqué un tournant dans l'exploration des capacités de prise de perspective visuelle d'autrui (Hare et al., 2000, 2003). Elles ont montré qu'un chimpanzé subordonné était capable de prendre en compte l'accès visuel du congénère dominant, pour obtenir de la nourriture à son insu.

Ces résultats ont été répliqués à plusieurs reprises chez les grands singes (Bräuer et al., 2007; Hare et al., 2001; Karg et al., 2015; Sánchez-Amaro et al., 2020 ; pour une revue voir Lewis & Krupenye, 2022) mais également chez plusieurs espèces de singes (Arre et al., 2021; Bray et al., 2014; Canteloup et al., 2016; Flombaum & Santos, 2005; Hare et al., 2003; Overduin-de Vries et al., 2014; Sandel et al., 2011; Vick & Anderson, 2003 ; pour une revue voir Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017), montrant même que certaines espèces étaient

capables de manipuler activement leur visibilité face à un compétiteur (Canteloup et al., 2017; Grueneisen et al., 2017; Hare et al., 2006; Melis et al., 2006).

3.2. Prise de perspective de niveau 2

À notre connaissance, seule une étude chez les PNH a testé leur capacité à comprendre qu'un même objet pouvait être vu de deux façons différentes, c'est-à-dire leur capacité de prise de perspective de niveau 2 (Karg et al., 2016). Dans cette étude testant des chimpanzés et des enfants, deux congénères étaient mis en compétition dans un jeu de choix alternés, où le sujet ne pouvait obtenir que l'option non préalablement choisie par son compétiteur (Kaminski et al., 2008; Schmelz et al., 2011, 2013). Deux bâtons gressins étaient mis en jeu derrière un cache : du point de vue du sujet, les deux bâtons avaient ainsi la même taille, tandis que du point de vue du compétiteur, un bâton apparaissait plus long qu'un autre (Figure 1.2).

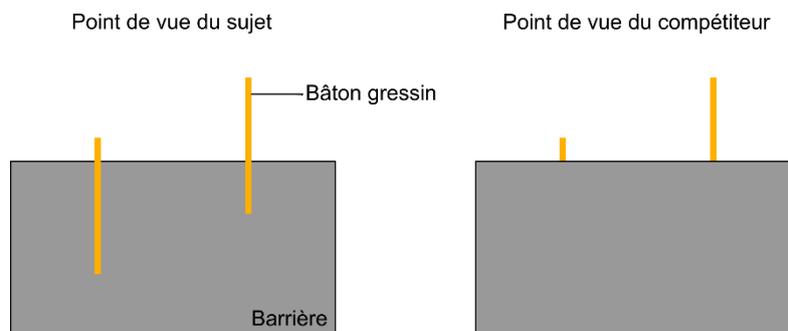


Figure 1.2 : Représentation schématique de l'étude principale testant la prise de perspective de niveau 2 chez les chimpanzés (adapté de Karg et al. 2016)

Deux bâtons de gressins de même longueur étaient disposés à des hauteurs différentes derrière un cache opaque de telle façon que l'un paraisse plus long que l'autre du point de vue du compétiteur.

Les deux bâtons n'étaient mis en place qu'à la vue du sujet, de sorte que seul celui-ci avait l'information sur la longueur réelle des bâtons. Si le sujet était capable de comprendre la fausse perception de son compétiteur, alors il anticiperait le choix de celui-ci pour le bâton apparaissant faussement plus long. Dans la condition où le compétiteur serait présent et ferait son choix en premier, le sujet choisirait préférentiellement le bâton ayant la taille apparente la plus courte, anticipant qu'il serait le seul bâton restant après le choix du compétiteur. Les résultats ont montré que, lorsque le compétiteur était absent (condition non sociale), les chimpanzés choisissaient préférentiellement le bâton ayant la taille apparente la plus longue et choisissaient de la même façon l'un ou l'autre bâton quand le compétiteur était présent. Ces résultats ambigus pouvaient également s'expliquer par l'attribution du sujet de sa propre préférence pour le bâton apparaissant le plus long au compétiteur.

Pour exclure cette hypothèse, les auteurs ont modifié légèrement le protocole expérimental afin de proposer deux options aussi attrayantes l'une que l'autre pour un chimpanzé en condition non sociale. Cette fois-ci, les deux bâtons étaient accrochés à la même hauteur sur le panneau, qui lui, présentait une hauteur différente selon le côté (Figure 1.3). Les résultats ont montré qu'aucune différence de choix n'était observée en fonction des conditions sociales ou non sociales. Ces résultats négatifs suggèrent que les chimpanzés ne seraient pas capables de prendre la perspective de l'autre à un niveau de complexité plus élevé. Cependant, à aucun moment le protocole ne permettait au sujet d'accéder au point de vue du compétiteur au préalable. Les auteurs ont négligé ici l'importance de la propre expérience du sujet dans l'attribution d'une perspective à autrui (Kano et al., 2019; Karg et al., 2015b; Meltzoff, 2007; Meltzoff & Brooks, 2008), laissant la possibilité ouverte de la présence d'une telle capacité chez les PNH.

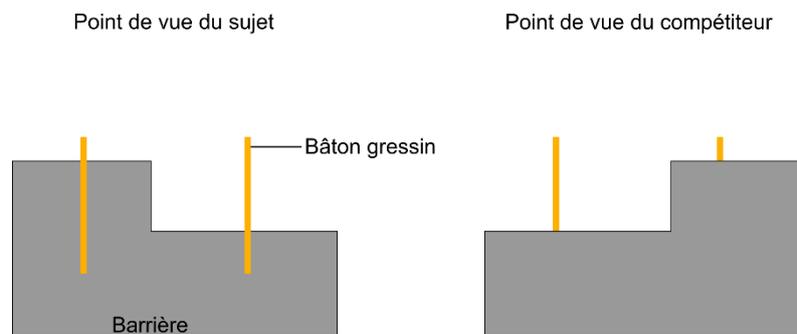


Figure 1.3: Représentation schématique de l'étude contrôlée testant la prise de perspective de niveau 2 chez les chimpanzés (adapté de Karg et al. 2016)

Deux bâton de gressins de même longueur étaient disposés au même niveau derrière un cache opaque découpé de telle façon que l'un paraisse plus long que l'autre du point de vue du compétiteur.

Malgré le grand nombre d'études sur la prise de perspective de niveau 1, seules quelques-unes peuvent être interprétées comme mettant en évidence l'attribution d'états mentaux. De plus, la seule étude de la prise de perspective de niveau 2 ne permet pas de conclure quant à la présence ou non d'une telle capacité chez les PNH.

4. Illustration du problème de Povinelli

Le casse-tête méthodologique des études décrites précédemment a été formalisé par le problème de Povinelli. Ce problème de Povinelli vient du fait que, pour n'importe quel protocole expérimental proposé jusqu'à maintenant pour tester l'hypothèse de l'attribution d'un état mental à autrui, une interprétation des résultats selon une hypothèse non-mentaliste, que l'on pourrait qualifier de lecture des comportements, était indissociable (C. M. Heyes, 1998; R. Lurz, 2009; R. Lurz et al., 2014; R. W. Lurz & Krachun, 2011; Penn & Povinelli, 2007). Étant donné que l'attribution d'un état mental se fait et est testée sur la base d'indices comportementaux observables, il ne sera jamais possible de savoir si la réponse produite sur la base de ces indices aura nécessité l'intermédiaire d'une représentation mentale associée à autrui.

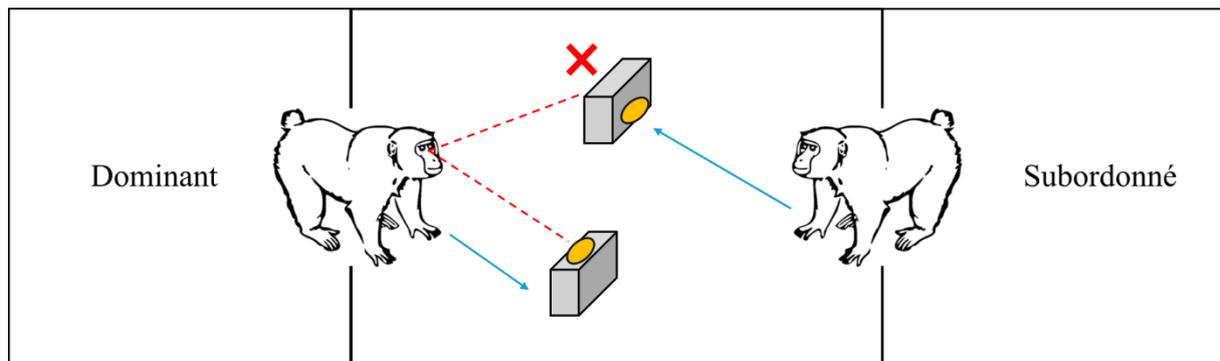


Figure 1.4 : Représentation schématique du problème de Povinelli à partir de l'exemple de l'étude de la prise de perspective de type 1 chez le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*, adapté de Canteloup et al. 2016)

Dans ce protocole, deux individus de rang hiérarchique différent étaient mis en compétition pour obtenir de la nourriture. Un individu subordonné et un individu dominant étaient placés chacun dans un des deux compartiments latéraux séparés au milieu par un compartiment central. Dans le compartiment central, deux items de nourriture (ronds jaunes) étaient disposés de façon à ce que les deux items soient visibles du point de vue du subordonné, mais qu'un seul soit visible du point de vue du dominant (pointillés rouges). Les deux individus pouvaient se voir à travers les trappes transparentes avant d'être relâchés simultanément (ou en décalé lors de conditions contrôle) dans le compartiment central. L'individu subordonné pouvait observer des indices comportementaux comme l'alignement du regard de l'individu dominant avec seulement l'un des deux items de nourriture (pointillés rouges). Si l'individu subordonné anticipait correctement le comportement du dominant, il se dirigerait vers la nourriture qui lui était cachée de son point de vue (flèches bleues). Deux hypothèses peuvent alors expliquer le comportement du subordonné. Dans la première hypothèse, l'individu subordonné a réagi aux indices comportementaux observés (l'alignement regard-nourriture) selon une règle comportementale apprise précédemment. Selon la deuxième hypothèse, l'individu subordonné a inféré, à partir des mêmes indices comportementaux observés, une représentation perceptive au dominant (« l'individu dominant voit ou ne voit pas l'item de nourriture ») avant d'anticiper son comportement en conséquence. Le problème de Povinelli est qu'il est impossible, à partir de ce protocole, de distinguer ces deux hypothèses.

En effet, prenons pour exemple les études relatives à la prise de perspective d'autrui de premier niveau (Figure 1.4). Tous les protocoles énoncés précédemment sont construits de la même façon (à l'exception de deux détaillés ci-après), que l'on peut formaliser comme suit (R. Lurz, 2009; R. W. Lurz, 2011a). Deux individus de rang hiérarchique différent sont mis en compétition pour obtenir de la nourriture. Alors que, du point de vue du subordonné (le sujet), deux items de nourriture sont visibles, du point de vue du dominant (le compétiteur), un seul item est visible. L'individu subordonné peut observer des indices comportementaux chez l'individu dominant, comme l'alignement de son regard avec seulement l'un des deux items de nourriture, pour anticiper son comportement (Figure 1.4). Si l'individu subordonné anticipe correctement le comportement du dominant, il se dirigera vers la nourriture qui lui est cachée de son point de vue (Figure 1.4). Ainsi, l'anticipation du comportement du dominant par le subordonné pourra être expliquée par deux hypothèses principales :

1. Une hypothèse de lecture de comportement, selon laquelle le sujet aurait appliqué une règle de contingence apprise précédemment : « si la nourriture est en alignement direct avec le regard du dominant, celui-ci va s'en emparer », ou encore, « éviter d'approcher une nourriture qui a été dans l'alignement du regard du dominant », connue sous le nom de règle de « l'œil du diable ».
2. Une hypothèse mentaliste, selon laquelle le sujet attribuerait une représentation perceptive au dominant en formant des inférences à partir des indices comportementaux perçus : « si la nourriture est en alignement direct avec le regard du dominant, alors le dominant peut voir cette nourriture (attribution d'un état mental et compréhension de la perception de l'autre), donc il va s'en emparer ».

L'hypothèse de lecture de comportements postule ainsi que les PNH ne comprendraient que la relation spatiale d'alignement continu ou non existant entre le regard et un objet. Dans une volonté de contourner ce problème de Povinelli dans l'étude de la prise de perspective d'autrui chez les PNH, deux études majeures ont proposé des méthodologies innovantes qui ont conduit à des résultats en faveur de la compréhension des perceptions visuelles d'autrui chez les grands singes (Karg et al., 2015b; R. Lurz et al., 2018). Ces deux études, bien que peu critiquables, sont cependant encore soumises à des interprétations alternatives.

4.1. L'expérience des lunettes

L'expérience dite « des lunettes » a été proposée à l'origine par Heyes en 1998 pour répondre au problème de Povinelli présenté ci-dessus (C. M. Heyes, 1998). Le principe de

l'étude était de pouvoir attribuer une perspective visuelle à l'autre sur la base de sa propre expérience sans que l'individu ne puisse se référer à des indices évidents d'obstruction de la ligne du regard. Deux paires de lunettes, ne se distinguant que par la couleur de leurs montures, seraient ainsi portées par des expérimentateurs : l'une opaque, l'autre permettant le passage de la lumière, mais ayant la même apparence que l'autre paire. Karg *et al.* en 2015 ont tenté de mettre en place ce paradigme dans un contexte compétitif afin d'optimiser leurs chances d'obtenir des résultats positifs (Karg et al., 2015b). Les chimpanzés étaient préalablement entraînés à une situation compétitive dans laquelle un expérimentateur retirait la nourriture présente dans une boîte aussitôt qu'il pouvait apercevoir la main du chimpanzé essayant de la prendre à travers le couvercle. L'astuce était alors de mettre en place deux boîtes avec deux couvercles à l'opacité différente, mais uniquement distinguables par leur pourtour de couleur différente. En effet, alors que l'un des couvercles était complètement opaque, l'autre était opaque seulement en apparence et quand il était fermé sur la boîte. Lorsqu'il était relevé, le chimpanzé avait pu au préalable constater qu'on pouvait bien voir à travers ce dernier. Après avoir éprouvé les caractéristiques des différents couvercles, le chimpanzé devait donc choisir de quelle boîte il pouvait voler de la nourriture sans se faire voir de l'expérimentateur. Au moment de son choix, les deux couvercles paraissant opaques du point de vue du chimpanzé, celui-ci ne pouvait pas utiliser d'indices directs indiquant un blocage de la ligne de vue de l'expérimentateur dans un cas et non dans l'autre. Les résultats ont montré que les individus choisissaient préférentiellement de voler de la nourriture dans la boîte surmontée du couvercle réellement opaque, suggérant une compréhension de la perception visuelle de l'expérimentateur par les chimpanzés.

Cependant, certains chercheurs ont proposé plusieurs hypothèses alternatives (R. Lurz, 2009; R. Lurz & Krachun, 2019; Meltzoff & Brooks, 2008). En effet, bien qu'il projette sa propre expérience sur autrui, on ne sait pas si son expérience des lunettes l'a conduit à comprendre leurs propriétés en termes de conséquences sur l'état mental de voir ou ne pas voir, ou sur l'alignement du regard. Le chimpanzé aurait pu donc, à partir de sa propre expérience, inférer le fait que la ligne du regard est interrompue par le couvercle opaque tandis qu'elle ne l'est pas avec le couvercle « transparent ». L'hypothèse d'un raisonnement sur l'obstruction ou non de la ligne du regard de l'expérimentateur tient donc toujours d'après certains auteurs minoritaires (R. Lurz, 2009; R. Lurz & Krachun, 2019). De la même façon, la familiarisation du chimpanzé avec les couvercles pourrait conduire à l'attribution de caractéristiques associées à chaque couvercle comme : « permet de voir à travers » et « ne permet pas de voir à travers »

(Meltzoff & Brooks, 2008). Ainsi, l'hypothèse de « l'œil du diable » (C. M. Heyes, 1998; Povinelli & Vonk, 2004) pourrait donc en plus s'appliquer ici. Si, d'après sa propre expérience des couvercles, le sujet conclut à une ligne du regard non obstruée d'un côté seulement, il pourrait alors obéir à la règle « éviter la nourriture du côté aligné avec l'œil de l'expérimentateur ».

4.2. L'expérience du miroir

Dans une nouvelle expérience mettant en jeu la propre expérience du protagoniste face à un miroir, Lurz et ses collaborateurs (2018) ont proposé un protocole visant à défaire l'hypothèse d'attribution d'une perception visuelle à celle concernant une lecture du comportement, ici une réponse à la ligne du regard (R. Lurz et al., 2018). Le chimpanzé pouvait d'abord faire lui-même l'expérience de ce qu'il pouvait voir à travers un miroir. Les comportements de quémade du chimpanzé face à un bol de nourriture étaient ensuite mesurés selon différentes orientations de l'expérimentateur et d'un miroir, placé derrière la table et lui. L'expérimentateur était positionné face au sujet, dos à lui ou simplement le visage détourné du sujet, tout en le regardant à travers le miroir, ou dos à lui avec une photo de son visage faisant face au chimpanzé, ou absent, le chimpanzé étant seul face au miroir. Les résultats ont montré que le chimpanzé montrait un comportement équivalent de quémade lorsque l'expérimentateur le regardait soit directement, soit par l'intermédiaire du miroir. La quémade était supérieure à celle dans les conditions où l'expérimentateur ne pouvait pas voir le sujet. Ainsi, même sans avoir de ligne directe des yeux de l'expérimentateur à lui, le chimpanzé se comportait comme s'il comprenait qu'il était vu par l'expérimentateur.

Cette étude de Lurz et collaborateurs permet d'infirmer ainsi l'hypothèse de la ligne de regard direct, suggérant que les chimpanzés seraient capables d'attribuer une perception à autrui (R. Lurz et al., 2018). Cependant, des hypothèses alternatives peuvent encore être discutées. Le chimpanzé pourrait par exemple considérer et discriminer une ligne du regard médiée par le miroir et une ligne du regard directe. Il pourrait également considérer la visibilité des yeux comme un indice simple après lequel il est plus probable qu'un humain donne de la nourriture. En effet, le contrôle présentant une photo est statique et pourrait être considéré comme un objet différent, sans lien avec l'expérimentateur. La réponse comportementale de quémade ne pourrait ainsi être élicitée qu'à la vue d'yeux en mouvement ou clignant et non lorsque des yeux sont visibles mais immobiles. De plus, bien que cette étude permette d'exclure certaines hypothèses de plus bas niveau longtemps restées indissociables de leurs équivalents de plus haut niveau cognitif, elle ne semble pas pouvoir être répliquée chez beaucoup d'espèces. En

effet, cette expérience nécessitait que les chimpanzés utilisent leur propre expérience du miroir pour apprendre qu'ils parvenaient à voir ce qu'il y avait derrière eux et ainsi apprendre que l'expérimentateur pouvait voir derrière lui en regardant dans le miroir. Cet apprentissage limite l'application de cette étude aux espèces qui se reconnaissent dans le miroir et dont l'apprentissage d'un tel outil ne demande pas beaucoup d'entraînements.

5. Objectifs et plan de la thèse

Ces travaux de thèse s'inscrivent dans le contexte méthodologique et théorique complexe de l'étude de la ToM chez les PNH. L'objectif principal de nos travaux était d'étudier les capacités de prise de perspective visuelle d'autrui chez le PNH, tout en proposant une solution méthodologique au problème de Povinelli. À la différence des tâches testant la compréhension des fausses croyances, étudier les capacités à prendre la perspective visuelle d'autrui nous permettait également, en considérant l'attribution de représentations mentales à autrui sous l'angle de la perception, de mieux considérer les spécificités que pourraient avoir les représentations perceptives des espèces étudiées. Dans cette optique, notre démarche méthodologique a donc été d'abord d'étudier les représentations perceptives des individus dans un contexte expérimental donné, afin d'étudier leur capacité à attribuer des représentations perceptives à autrui dans ce même contexte.

Notre étude portait sur deux espèces de singes, le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*) et le capucin brun (*Sapajus apella*), pour plusieurs raisons. Tout d'abord, alors que beaucoup d'études ont concerné les grands singes, peu se sont intéressées aux singes (Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017). Ainsi, beaucoup d'études de la prise de perspective de niveau 1 n'ont pas donné de preuve univoque dans le domaine et aucune étude de prise de perspective de niveau 2 n'a été menée chez les singes. Ensuite, le macaque de Tonkean et le capucin brun ont déjà fait l'objet de plusieurs études à propos de leur perception visuelle montrant qu'ils semblaient posséder des capacités à comprendre la perspective d'autrui (Amici, Aureli, et al., 2009; Canteloup et al., 2015a, 2016, 2017; Hare et al., 2003; Hirel et al., 2020). De plus, ces deux espèces vivent en groupes sociaux dans lesquels être en mesure d'anticiper le comportement de congénères pourrait conférer un avantage évolutif (Byrne, 1995; Byrne & Whiten, 1988). Ces deux espèces présentent également des capacités cognitives proches de celles des grands singes tant dans le domaine social que physique (Amici, Call, et al., 2009; Amici et al., 2010; Joly et al., 2017; Petit et al., 1992).

Dans un premier temps, nous avons investigué la prise de perspective visuelle d'autrui de niveau 2 (Flavell et al., 1981) chez ces deux espèces de singes. Dans ce but, nous nous sommes intéressés à leur capacité à attribuer une fausse perception visuelle à autrui. L'attribution de fausses perceptions à autrui, tout comme les fausses croyances, implique d'être capable d'attribuer à l'autre une représentation en conflit avec ses propres représentations mentales (Karg et al., 2016; R. W. Lurz, 2011a). Cette capacité demande ainsi d'être capable de distinguer une perception conforme à la réalité d'une représentation perceptive qui ne l'est pas, afin d'attribuer cette fausse perception à autrui. Nous avons donc tout d'abord élaboré un protocole permettant de tester la propre capacité des singes à concevoir deux représentations perceptives différentes d'un même objet (R. W. Lurz, 2011a). Cette capacité est plus connue sous le nom de capacité à discriminer les apparences de la réalité (Flavell et al., 1983). **Dans le chapitre 2**, nous nous sommes concentrés sur l'étude de la capacité à discriminer les apparences de la réalité chez ces deux espèces de singe en testant leur compréhension d'une illusion de taille d'objet. Cependant, les résultats négatifs obtenus lors des étapes d'entraînement à la tâche nous ont conduits à nous tourner vers une autre solution expérimentale pour étudier la prise de perspective d'autrui.

Dans un deuxième temps, nous avons exploré la capacité des macaques de Tonkean à comprendre la perspective visuelle d'autrui de niveau 1, dans un contexte encore jamais testé chez les singes. La mise en place de ce contexte expérimental nécessitait l'étude de deux capacités prérequisées : la capacité à faire des inférences statistiques intuitives et celle d'attribuer une préférence à autrui. Faire une inférence est une opération logique de déduction ou d'induction par laquelle il est possible d'établir des prédictions à partir d'un certain nombre d'informations tenues pour vraies (Le Robert en ligne, s. d.). L'objectif de cette expérience était de savoir si les macaques de Tonkean étaient capables d'utiliser des informations concernant la perspective visuelle et les préférences d'autrui pour faire des inférences concernant la nature d'une récompense. Ainsi, **dans le chapitre 3**, nous avons tout d'abord étudié la capacité des macaques de Tonkean à faire des inférences statistiques de façon intuitive. **Dans le chapitre 4**, nous avons effectué une revue de la littérature concernant la capacité des animaux non humains à comprendre les préférences d'autrui. **Dans le chapitre 5**, nous avons testé la capacité des macaques de Tonkean à prendre en compte les informations relatives aux préférences et à l'accès visuel des expérimentateurs lors de la formation d'inférences. **Dans le chapitre 6**, nous discuterons de ces résultats en établissant les limites de ces études et en proposant des perspectives à ces travaux.

Chapitre 2 : Étude de l'attribution de fausse perception à autrui chez le macaque de Tonkean et le capucin brun

Introduction

L'objectif de cette étude est de tester la capacité de macaques de Tonkean et de capucins bruns à attribuer une fausse perception à autrui. Ce niveau 2 de prise de perspective d'autrui demande de comprendre que l'autre peut avoir une représentation différente de la nôtre et donc de comprendre le caractère subjectif que peut avoir la perception.

Dans ce but, la démarche méthodologique a d'abord été de tester la capacité de ces deux espèces à concevoir une représentation perceptive comme fausse ou vraie, donc à comprendre le caractère objectif ou subjectif que peut avoir une représentation perceptive. Cette faculté a été plus communément décrite comme l'aptitude à distinguer les apparences de la réalité (Flavell et al., 1986). Alors qu'elle a été testée chez les enfants et plusieurs espèces de PNH par le biais d'illusions concernant des stimuli variés (Flavell et al., 1986; Hirel et al., 2020; Karg et al., 2014; Krachun et al., 2016), notre choix s'est arrêté sur un protocole mettant en jeu une distorsion de taille d'objet. Nous verrons que la manipulation de stimuli qui ne se distingue que par leur taille est facile à contrôler et à standardiser, est écologiquement valide et a donné des résultats plus probants que l'emploi d'autres types d'illusions.

Nous présenterons d'abord les capacités de discrimination de taille chez les espèces de singes d'intérêt. Nous exposerons ensuite quelles sont les capacités de distinction apparence-réalité montrées jusqu'à ce jour chez les PNH. Enfin, nous développerons quelques études visant à comprendre l'attribution de fausses perceptions à autrui chez les enfants, à défaut de tels travaux chez les PNH. De la même façon, étant donné que la plupart des protocoles concernant les PNH s'inspirent de ceux développés chez les enfants préverbaux et que des capacités révélées tôt dans l'ontogénie humaine ont plus de chance d'être présentes dans des

espèces proches phylogénétiquement, plusieurs comparaisons avec les résultats observés chez les enfants seront effectuées tout au long de cette introduction.

1. Discrimination de taille chez le singe

1.1. Intérêts écologiques de la discrimination de taille

De nombreuses études ont montré que la capacité à discriminer des quantités et des nombres était largement partagée par divers taxons, depuis les insectes (Gatto & Carlesso, 2019), jusqu'aux poissons (Agrillo et al., 2009; Lucon-Xiccato et al., 2015), en passant par les amphibiens (Lucon-Xiccato et al., 2018; Miletto Petrazzini et al., 2018), et les oiseaux (Nieder, 2018; Roberts et al., 2018; Rugani et al., 2014; Stemmler et al., 2018), pour finir avec les mammifères et les primates (Bonanni et al., 2011; Cantlon & Brannon, 2006; Hanggi, 2003; Schmitt et al., 2013).

L'aptitude à différencier deux objets de son environnement, similaires mais se distinguant par leur quantité (nombre ou dimension) serait donc hautement adaptative. Elle peut jouer un rôle dans la recherche de nourriture (Addessi et al., 2008; Nieder, 2018; Schmitt & Fischer, 2011a), les interactions sociales (Benson-Amram et al., 2011; Bonanni et al., 2011; McComb et al., 1994; Wilson et al., 2002), la reproduction (Caves & Kelley, 2023; Kwek et al., 2023), la prédation (Bertram, 1980; Panteleeva et al., 2013) ou le mouvement de groupes (Piantadosi & Cantlon, 2017). Par exemple, un mulot rayé (*Apodemus agrarius*) préfère se nourrir de fourmis rouges (*Formica polyctena*) lorsqu'elles sont en petits groupes plutôt qu'en gros groupes, limitant ainsi les risques de se faire mordre (Panteleeva et al., 2013). Chez les hyènes (*Crocuta crocuta*), les lionnes (*Panthera leo*) et les chimpanzés (*Pan troglodytes*), dans un contexte de défense du territoire, la prise de décision à confronter un groupe intrus dépend du nombre d'individus composant ce groupe (Benson-Amram et al., 2011; McComb et al., 1994; Wilson et al., 2002). Chez les babouins (*Papio anubis*), la décision d'une troupe de suivre une certaine direction dépend du nombre d'individus s'engageant vers celle-ci ou non (Piantadosi & Cantlon, 2017). Lors de la période de reproduction, la femelle poisson porte-épée vert (*Xiphophorus hellerii*) choisit le mâle ayant la taille la plus importante (Caves & Kelley, 2023).

De façon intéressante, ces espèces partageraient non seulement une capacité similaire à distinguer des stimuli sur la base de leur taille ou de leur nombre, mais celle-ci reposerait aussi sur un système de représentation perceptive commun : le système des magnitudes analogues (Bryer et al., 2022; Bullough et al., 2023; Carey, 2009). Les mécanismes cognitifs sous-jacents

à la comparaison de tailles ou de grands nombres pourraient ainsi être prédits par une même loi psychophysique appelée la loi de Weber.

1.2. Modélisation des représentations de taille : la loi de Weber

La loi de Weber a d'abord été définie chez l'humain. Elle modélise comment est évaluée et comparée de façon rapide et précise le nombre, la taille, le poids, la densité ou encore l'intensité lumineuse, soit des grandeurs numériques de plusieurs objets. L'étude séminale de Weber en 1834 affirmait que la plus petite différence perceptible entre deux poids est d'un quarantième par la sensation de l'effort musculaire de portée et d'un trentième par pression de la peau (Weber, 1978). La loi de Weber stipule que la plus petite différence d'intensité perçue entre deux stimuli augmente lorsque ces intensités augmentent. On peut ainsi définir une fraction de Weber constante, spécifique à chaque espèce, à chaque grandeur et pouvant varier en fonction des individus (Bryer et al., 2022; Weber, 1978) telle que :

$$\frac{\Delta I}{I} = K$$

où ΔI est la plus petite variation d'intensité requise pour distinguer un stimulus d'intensité I , d'un stimulus d'intensité $\Delta I + I$ et où K est une constante (Dixit et al., 2021; Fechner, 1965).

La loi de Weber a été explicitée et décrite sous une autre forme par Fechner (Fechner, 1965), permettant notamment de tester cette loi plus facilement de façon empirique. Elle postule que la sensation perçue est proportionnelle au logarithme de la grandeur d'un stimulus (formule 1). La perception de la différence d'intensité entre deux stimuli varie donc en fonction de la différence proportionnelle (ou relative) de leur grandeur (formule 2).

Mathématiquement, la loi de Weber peut être définie comme suit :

$$(1) \quad \gamma = K \times \log(\beta) \quad (2) \quad d\gamma = K \times \frac{d\beta}{\beta}$$

où γ est la sensation ressentie et $d\gamma$ représente une petite différence de perception, où β est la grandeur (ou magnitude) du stimulus étalon et $d\beta$ la différence de magnitude entre les deux stimuli comparés et où K est une constante (Dixit et al., 2021; Fechner, 1965).

Cela signifie que notre capacité à discriminer deux ou plusieurs stimuli en fonction de leur magnitude (taille, poids, longueur, etc.) dépend de la relation proportionnelle entre ces magnitudes. Par conséquent, pour une même différence absolue (ou différence soustractive)

entre deux ensembles de stimuli, il sera plus facile de distinguer les deux stimuli qui ont la plus grande différence proportionnelle que l'autre. Par exemple, il sera plus facile de dire quelle assiette contient le plus grand nombre de biscuits lorsque celle-ci présente 4 biscuits et l'autre 5 que si l'on doit comparer une assiette de 16 biscuits à une assiette de 17 biscuits (Figure 2.1).

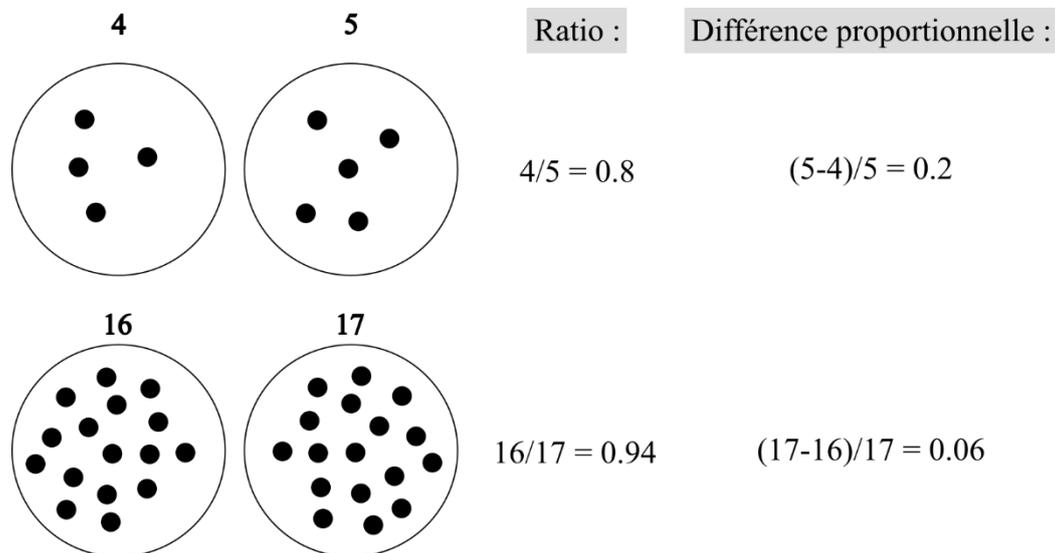


Figure 2.1 : Illustration schématique de la loi de Weber : exemple de discrimination numérique

Pour une même différence absolue entre deux nombres, plus la valeur de ces deux nombres augmente, plus il sera difficile de les distinguer. Selon la loi de Weber, notre capacité à discriminer deux stimuli sur la base de leurs magnitudes dépend de leur différence proportionnelle ou ratio de magnitudes. La plus petite différence proportionnelle de magnitude entre deux stimuli que l'on est capable de distinguer est appelée fraction de Weber. Chez l'homme, la fraction de Weber concernant des nombres se situe entre 0.1 et 0.2 (Pica et al., 2004). Dans l'exemple illustré ci-dessus, les chiffres 4 et 5 sont donc discriminables, mais les nombres 16 et 17 ne le sont pas.

La différence absolue entre les deux nombres de biscuits est de 1, mais la différence proportionnelle est plus grande entre l'assiette de 4 et 5 biscuits qu'entre l'assiette de 16 et 17 biscuits ($4/5=0,8$, soit une différence proportionnelle de 0,2 ou 20 %, et $16/17=0,94$, soit une différence proportionnelle de 0,06 ou 6 %). Une autre conséquence de la loi de Weber, également connue sous le nom de « traitement proportionnel », est donc qu'il est plus facile de percevoir une différence absolue fixe lorsque les stimuli sont plus petits que plus grands. En d'autres termes, pour que deux ensembles de stimuli soient également discriminables, et donc pour une différence proportionnelle fixe, la différence absolue entre les stimuli doit augmenter au fur et à mesure que la taille des stimuli augmente (Bullough et al., 2023).

Stricto sensu, la loi de Weber implique une relation logarithmique entre la sensation perçue d'un stimulus et sa magnitude. Au niveau neuronal, les informations liées aux quantités sont en effet codées selon une échelle logarithmique (Dehaene, 2003; Nieder & Miller, 2003).

Cependant, la mise en évidence de l'application de la loi de Weber par des mesures comportementales peut rarement permettre de distinguer une relation logarithmique plutôt que linéaire entre la différence de perception de stimuli et la différence proportionnelle de leurs grandeurs (Cantlon & Brannon, 2006; Dehaene, 2003). Un moyen d'approximer la loi de Weber consiste alors simplement à montrer que la capacité à distinguer deux stimuli varie en fonction de la différence proportionnelle de leur grandeur, selon le principe de traitement proportionnel (Cantlon & Brannon, 2006; Caves & Kelley, 2023; Dehaene, 2003; Jordan & Brannon, 2006; Stemmler et al., 2018).

1.3. La loi de Weber : un mécanisme cognitif ancré phylogénétiquement

1.3.1. Ecologie de la loi de Weber : les espèces et les sens perceptifs concernés

Pour la plupart de ces espèces, la loi de Weber a permis de prédire les performances et les limites de la distinction de différentes grandeurs (Bryer et al., 2022). La discrimination de grandeurs selon plusieurs modalités perceptives suit la loi de Weber, comme la vision, l'audition, la sensibilité au temps, la perception des stimuli olfactifs et tactiles (Akre & Johnsen, 2014; Bullough et al., 2023). Ce système de représentation des magnitudes a donc une forte valeur adaptative (Dixit et al., 2021). En effet, il a été montré que la loi de Weber régissait la discrimination de magnitudes chez des espèces variées, que ce soit au cours de tâches de discrimination présentées en laboratoire (Barnard et al., 2013; Cantlon & Brannon, 2006; Caves & Kelley, 2023; Jordan & Brannon, 2006; Rugani et al., 2016), mais aussi dans des contextes plus écologiques, lors de l'observation de comportements ou de tests conduits en milieu naturel (Abolins-Abols & Hauber, 2020; Akre et al., 2011; Bonanni et al., 2011; McComb et al., 1994; Piantadosi & Cantlon, 2017). Ainsi, divers exemples de prise de décision sont caractérisés par la loi de Weber : les oiseaux détectant le parasitisme dans le nid par discrimination visuelle (Abolins-Abols & Hauber, 2020), la prédation chez les chauves-souris (Akre et al., 2011) ou encore le choix lors de l'accouplement basé sur la taille du mâle chez les poissons (Caves & Kelley, 2023). Plusieurs études ont pu également montrer que le système des magnitudes analogues était présent chez l'humain très tôt au cours du développement. La discrimination des grands nombres est régie par la loi de Weber chez les enfants dès l'âge de six mois dans plusieurs modalités sensorielles telles que l'audition et la vision (Lipton & Spelke, 2003; Xu & Spelke, 2000). Le système de comptage numérique, notamment des grands nombres chez l'humain, reposerait sur ce même système de représentations des magnitudes analogues régi par la loi de Weber.

En plus d'investiguer la signature de la loi de Weber chez différentes espèces dans des contextes écologiquement valides, plusieurs études se sont intéressées à comparer les capacités numériques entre espèces sur la base notamment de leurs fractions de Weber (Bryer et al., 2022; Cantlon & Brannon, 2006; Nieder, 2018).

1.3.2. Discrimination de taille et fraction de Weber chez les PNH

La fraction de Weber mesurée varie en fonction de l'espèce, de la grandeur étudiée et du système perceptif en jeu. Dans une volonté d'en apprendre plus sur l'origine phylogénétique

des capacités numériques humaines, beaucoup d'études se sont intéressées à comparer la fraction de Weber lors de la discrimination de quantités numériques (ou nombre d'items présentés) entre les PNH et les humains (Bryer et al., 2022; Cantlon et al., 2009; Cantlon & Brannon, 2006; Gazes et al., 2018; Nieder, 2018; Schmitt & Fischer, 2011a). Par exemple, des humains parviennent à discriminer deux quantités jusqu'à une fraction de Weber d'environ 0.12 chez des individus issus d'une population française et jusqu'à une fraction comparable de 0.17 pour des individus issus d'une population amazonienne (Pica et al., 2004). Les chimpanzés semblent discriminer des ratios de nombres comparables aux humains (0.165 ; Tomonaga, 2008). Les capucins semblent avoir une fraction de Weber autour de 0.25 (Evans et al., 2009), et les babouins entre 0.49 et 0.09 (Barnard et al., 2013). Une étude comparant directement la capacité à distinguer des grands nombres entre des macaques rhésus et des humains a montré que leur fraction de Weber était non significativement différente (0.38 pour les macaques et 0.26 pour les humains ; Cantlon & Brannon, 2006). L'estimation de la fraction de Weber dans le domaine de la numérosité dépend de la tâche utilisée et de la taille numérique des stimuli en jeu (Beran, 2007b; Beran et al., 2008; Beran, 2012; Hanus & Call, 2007; Nieder & Miller, 2003), mais semble montrer des capacités similaires entre PNH et humains.

Moins de recherches se sont concentrées sur la comparaison de la fraction de Weber entre PNH et humains lors de la discrimination de grandeurs continues comme la surface ou la taille de stimuli (Agrillo et al., 2019; Schmitt et al., 2013; Vallentin & Nieder, 2008). Une étude comparative s'est intéressée plus précisément à la discrimination de taille d'objets cubiques chez trois espèces de grands singes, deux espèces de singes et des sujets humains (Schmitt et al., 2013). Dans cette tâche, une paire de cubes qui ne différaient que par leur taille était présentée successivement par phase, où, à chacune d'elles, la différence de taille entre les deux cubes était réduite. Les individus devaient valider une phase (au moins 10 essais corrects sur 12) pour passer à la suivante dans un maximum de 12 sessions de 12 essais. Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos (*Pan paniscus*) sont parvenus à différencier deux tailles à hauteur d'un ratio de la longueur d'arête du cube de 0.92 soit une fraction de Weber de 0.08. Au contraire, aucun gorille (*Gorilla gorilla*) n'a réussi à différencier les cubes présentés. Chez les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*), la moitié des individus ont réussi à apprendre la tâche. Parmi eux, un individu est parvenu à discriminer une fraction de Weber de 0.02, deux individus une fraction de Weber de 0.04 et un individu une fraction de 0.12. Les babouins (*Papio anubis*) n'ont pas pu discriminer des fractions de Weber plus faibles que 0.12. Ainsi, aucune différence de capacité de discrimination de taille n'a été observée entre les

macaques à longue queue et les grands singes (chimpanzés et bonobos) ni entre les humains (fraction de Weber moyenne de 0.08) et les PNH (à l'exception des gorilles), mais d'importantes variations interindividuelles étaient présentes au sein de chaque espèce (Schmitt et al., 2013).

2. Discrimination entre apparence et réalité chez le singe

2.1. Importance écologique

Dans la nature, diverses espèces animales sont sujettes à des illusions de forme, de couleur, de mouvement ou de taille conduisant à une perturbation de la perception du receveur (Kelley & Kelley, 2014). Par exemple, chez les crabes violonistes (*Uca pugilator*), les mâles ayant une pince de grande taille sont avantagés lors du choix du partenaire par les femelles au moment de la reproduction (Reaney, 2009). Il a été alors observé que les mâles avaient tendance à se regrouper en fonction de la taille de leur pince, créant l'illusion d'une augmentation relative de cette taille : selon le principe de l'illusion d'Ebbinghaus (Figure 2.2-A), des pinces de taille moyenne apparaîtront de plus grande taille (Figure 2.2-B) qu'elles ne le sont en réalité si elles sont entourées de pinces de plus petite taille (Kelley & Kelley, 2014). Chez les oiseaux jardiniers, la sélection du mâle par les femelles est corrélée au succès de l'illusion de profondeur donnée par les abris que construisent les mâles lors de la parade (Kelley & Endler, 2012). Ainsi, parmi les différents types d'illusion, la manipulation de la perception de la taille d'un stimulus présente un avantage écologique.

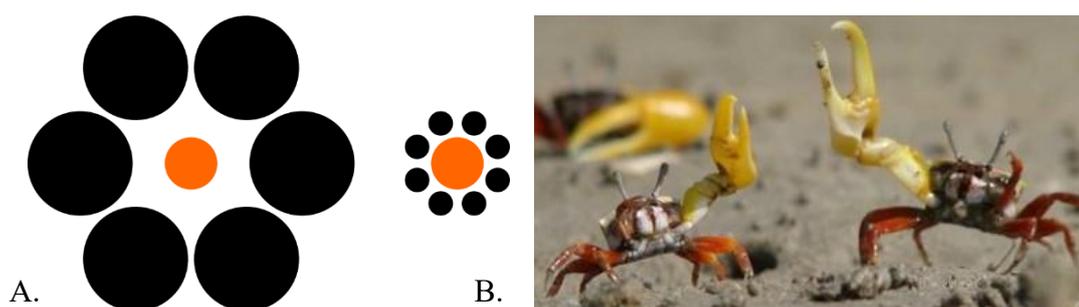


Figure 2.2 : Illustration de l'illusion d'Ebbinghaus et photographie des tailles relatives des pinces chez les crabes violonistes mâles

A. Dans l'illusion d'Ebbinghaus, aussi appelée cercles de Titchener, les deux cercles orange sont de mêmes tailles mais apparaissent plus petits ou plus grands lorsqu'ils sont respectivement entourés de cercles noirs plus grands ou plus petits. B. La taille de la pince des crabes violonistes (*Uca pugilator*) mâles sert de signal de qualité lors de l'accouplement (Reaney, 2009). Si des mâles dont la pince est de taille moyenne restent proches de mâles dont la pince est de plus petite taille, leur pince apparaîtra de taille augmentée, optimisant leurs chances d'être choisis par une femelle (source : Sophia Callander, Australian National University, Kelley & Kelley, 2014).

Toutes les espèces testées ne sont cependant pas sensibles de la même façon aux illusions de taille, traduisant des différences évidentes entre les représentations perceptives de ces espèces (Agrillo et al., 2019; Kelley & Kelley, 2014). Par exemple, les poulets (*Gallus gallus*) et les dauphins (*Tursiops truncatus*) perçoivent l'illusion d'Ebbinghaus citée précédemment (Figure 2.2) de la même façon que les humains (Murayama, 2012; Rosa Salva et al., 2013). Alors que les babouins ne sont pas biaisés par cette même illusion (Parron & Fagot, 2007), les pigeons (*Columba spp.*) la perçoivent en sens inverse, c'est-à-dire qu'ils considèrent le cercle central entouré de cercles plus grands comme ayant une taille plus importante qu'elle ne l'est en réalité (Nakamura et al., 2008).

Pour l'observateur de ces illusions, confondre apparence et réalité peut empêcher d'agir de façon adaptée à la réalité. Ainsi, être en capacité de distinguer les apparences de la réalité pourrait conférer un avantage évolutif (Flavell et al., 1986). Par exemple, les femelles crabes violonistes qui ne se feraient pas manipuler par l'illusion pourraient choisir un mâle ayant réellement la pince la plus grande. Lors de la recherche de nourriture, se rendre compte qu'une source de nourriture peut être partiellement occultée et paraître de plus petite taille qu'elle ne l'est en réalité peut motiver un singe à s'en approcher (Karg et al., 2014). Comprendre qu'une situation n'est pas ce qu'elle paraît être peut aussi survenir en contexte social. Plusieurs cas de ce qui s'apparente à de la tromperie tactique ont été décrits chez les PNH en milieu naturel, dans lesquels un individu utilisait un signal qui, interprété comme tel par un receveur, pouvait l'induire en erreur sur l'évaluation de la situation (Byrne, 1990). Les PNH semblent également capables de manipuler la perception d'autrui pour tirer à leur avantage la situation (Canteloup et al., 2017; Hare et al., 2006; Karg et al., 2015a; Melis et al., 2006). Il apparaît donc intéressant de s'interroger sur la capacité des animaux à distinguer les apparences de la réalité de par l'importance adaptative qu'elle pourrait conférer.

La majorité des recherches a exploré la capacité des enfants à distinguer les apparences de la réalité afin de comprendre le développement de cette aptitude chez l'humain. À notre connaissance, seules quelques espèces de PNH ont également été étudiées à ce sujet.

2.2. Premières expériences chez les enfants

Les premières études sur la capacité à distinguer l'apparence de la réalité chez les enfants ont été conduites par Braine et Shanks dans les années 60 afin de comprendre le développement du principe de conservation énoncé par Piaget (M. D. Braine et Shanks, 1965a; 1965b). Mais c'est dans les années 80 que les travaux de Flavell interrogent plus précisément

et systématiquement le développement de cette faculté au cours de l'enfance (Flavell et al., 1978, 1983, 1986). L'importance de la distinction entre apparence et réalité réside à la fois dans notre construction perceptuelle de l'environnement physique et social (par exemple, illusions d'optique, mensonges, malentendus, jeux), mais aussi dans notre représentation de ce qui est réel ou non (comme l'intégration des concepts de croyances, religions et mythes ; Flavell *et al.*, 1983). Flavell et ses collaborateurs ont évalué la capacité à distinguer l'apparence de la réalité d'enfants de différents groupes d'âge allant de 3 à 7 ans par des tests portant sur l'identité d'un objet, ses propriétés (couleur, taille, forme), sa fonction, mais aussi sur la reconnaissance d'émotions de personnages illustrés (Flavell et al., 1983). Les tests sur l'identité des objets utilisaient des « faux objets », comme par exemple une gomme ressemblant à un galet. Les tests modifiant la propriété d'objets utilisaient des filtres de couleurs ou des lentilles optiques. Ainsi, pour la perception de la taille d'un objet, on demandait à l'enfant s'il trouvait l'objet gros ou petit. S'il le trouvait gros, on le mettait derrière une lentille rétrécissante. On lui posait ensuite trois questions : « L'objet a-t-il l'air d'être gros ou petit ? », « De quelle taille l'objet est-il vraiment ? », « Est-il réellement gros ou réellement petit ? ». Les résultats de ces études suggèrent un développement progressif de la distinction entre apparence et réalité, avec un taux d'erreur faible constaté chez les enfants âgés de 5 ans, un taux d'erreur intermédiaire chez ceux de 4 ans et un taux d'erreur important chez les enfants de 3 ans. De façon intéressante, les performances des enfants de 3 ans à la tâche ne s'améliorent pas après plusieurs répétitions de la même tâche ou d'une tâche similaire. De même, leur nombre d'erreurs ne diminue pas après une explication en détail du concept d'apparence et du principe de l'illusion mise en place.

Une des limites de ces expériences est que la perception d'une différence entre taille réelle et taille apparente n'est testée que de façon qualitative et subjective. Ainsi, les enfants ne comparent pas la taille d'un objet relativement à un autre, mais simplement leur première perception d'un objet qui peut être jugé grand ou petit (ce jugement dépend entièrement de ce que représente le terme « petit » et « grand » pour l'enfant) et de la modification de sa taille conséquente à l'illusion. L'analyse des erreurs commises par les enfants de 3 ans montre qu'elles sont de natures différentes : si l'illusion porte sur l'identité d'un objet, les enfants mentionnent l'identité réelle de l'objet aux deux questions, mais si l'illusion porte sur une propriété de l'objet, les enfants mentionnent uniquement ce qu'ils voient en apparence en réponse aux questions (Flavell et al., 1983). Si cette analyse ne permet pas de comprendre si les enfants de 3 ans n'ont pas encore de concept d'apparence-réalité complet, elle donne un indice sur l'origine potentielle de ces erreurs.

Plus récemment, des études ont mis en évidence la présence de capacités à distinguer l'apparence de la réalité chez des enfants de 3 ans dans des tâches non verbales (Deák, 2006; Deák et al., 2003). D'autres ont montré que la façon dont étaient posées les questions serait à l'origine de ces erreurs, notamment les questions à choix forcés binaires (Deák, 2006). Ainsi, les moindres capacités des enfants de 3 ans, mises en évidence par les tâches de discrimination apparence-réalité verbale, semblent plutôt dues aux modalités de la tâche qu'à un développement tardif de cette capacité cognitive, et la capacité à discriminer l'apparence de la réalité émergerait autour de 3 ans (Deák, 2006; Sapp et al., 2000).

2.3. Etudes chez les grands singes et singes

Seulement quatre études ont cherché à explorer la capacité à distinguer l'apparence de la réalité chez les PNH (Hirel et al., 2020; Karg et al., 2014; Krachun, Call, et al., 2009; Krachun et al., 2016). La première a été conduite par Krachun et ses collaborateurs (2009) sur des chimpanzés (Krachun, Call, et al., 2009). Le principe de l'expérience reposait sur l'utilisation d'une lentille grossissante et d'une lentille rétrécissante pour former une illusion sur la taille de grains de raisin frais. Deux raisins, de tailles différentes, constantes au cours de l'expérience, étaient disposés de sorte que le plus grand des deux raisins, placé derrière la lentille rétrécissante, apparaissait de la taille la plus petite, et le raisin de petite taille, placé derrière la lentille grossissante, apparaissait de la taille la plus grande. Par le jeu des lentilles, les tailles des deux raisins étaient donc inversées (Figure 2.3).



Figure 2.3 : Photographies du dispositif de lentilles optiques mises en jeu dans l'expérience testant la discrimination apparence-réalité chez les macaques de Tonkean et les capucins bruns (source : Marie Hirel, Hirel, 2020)

À gauche, la lentille rétrécissante fait apparaître le raisin le plus gros de taille plus petite. À droite, la lentille grossissante fait apparaître le raisin le plus petit de taille plus grosse.

Lors de phases successives, les chimpanzés avaient l'occasion de comprendre et d'apprendre le fonctionnement des lentilles. Dans la phase testant la compréhension de la distinction entre apparence et réalité, les chimpanzés avaient accès aux tailles réelles des raisins pendant leur disposition derrière les lentilles, mais la disposition des boîtes d'un côté ou de l'autre n'était pas visible par le sujet. Ainsi, le sujet ne pouvait pas suivre du regard l'emplacement du plus gros des deux raisins, mais devait le retrouver en faisant fi des apparences observées. Dans une étape suivante du test, les auteurs ont testé la capacité à généraliser le fonctionnement des lentilles appliqué à un autre élément : des cubes de pomme. Les résultats ont montré que si la performance à ces tests n'était pas significative au niveau du groupe, quatre individus sur 14 ont réussi à valider toutes les phases tests et semblent donc être capables de distinguer l'apparence de la réalité dans une illusion de taille. Leur validation de plusieurs contrôles confirme cette conclusion. En effet, ils ne semblent pas reconnaître ni éviter la lentille grossissante ou le raisin à la taille apparente la plus grande, car ils choisissent cette option quand le gros raisin est placé derrière la lentille grossissante. Enfin, dans une tâche contrôle supplémentaire, les auteurs ont montré que les individus ne s'étaient pas simplement appuyés sur une règle de contingence inversée, à savoir choisir le plus petit des deux raisins pour obtenir le plus gros. Ainsi, malgré des performances plus faibles que celles des enfants testés au sein de cette même étude dans une tâche comparable, certains chimpanzés semblent posséder la capacité à différencier apparence et réalité.

Cette conclusion est soutenue par une étude similaire menée par la même équipe de recherche (Krachun et al., 2016). En effet, la réplication de l'expérience mettant en œuvre une illusion de taille a montré que les cinq chimpanzés testés (qui n'avaient pas participé à l'étude précédente) étaient parvenus à valider toutes les phases de test et de contrôle. Ce haut pourcentage de réussite pouvait s'expliquer par l'augmentation du nombre de sessions dans cette version, donnant aux sujets plus d'occasions d'apprendre le fonctionnement des lentilles. Dans cet article, les chercheurs ont aussi investigué la discrimination apparence-réalité par le biais de deux autres illusions : une illusion de nombre en utilisant un miroir et une illusion de couleur en usant de filtres colorés. Par exemple, un miroir placé derrière deux récompenses donnait l'illusion qu'il y en avait quatre. De la même façon, un objet blanc derrière un filtre de couleur verte le faisait apparaître de cette même couleur. Les chimpanzés ont montré de plus faibles performances à ces tâches, avec seulement un individu ayant réussi toutes les étapes tests et contrôles dans ces deux tâches sur les six et sept individus respectivement testés dans la tâche d'illusion de nombres et la tâche d'illusion de couleurs.

Bien que la capacité à distinguer les apparences de la réalité semble être présente chez les grands singes, sa complexité pourrait expliquer qu'elle ne soit pas présente chez tous les individus. La faible pertinence écologique de la tâche (les dispositifs impliqués proposent des situations artificielles, peu probables d'être rencontrées en milieu naturel) peut également être responsable de la faible performance à la tâche. C'est pourquoi Karg et ses collaborateurs (2014) ont proposé une tâche testant la discrimination apparence-réalité à l'aide d'une illusion d'occlusion partielle d'objet, supposée être rencontrée plus souvent dans l'environnement des chimpanzés (Karg et al., 2014). Dans cette expérience, deux bâtons gressins de tailles différentes étaient recouverts par un cache de sorte qu'une partie des deux bâtons ne soit visible (Figure 2.4). Le grand bâton apparaissait comme étant le plus petit et inversement.

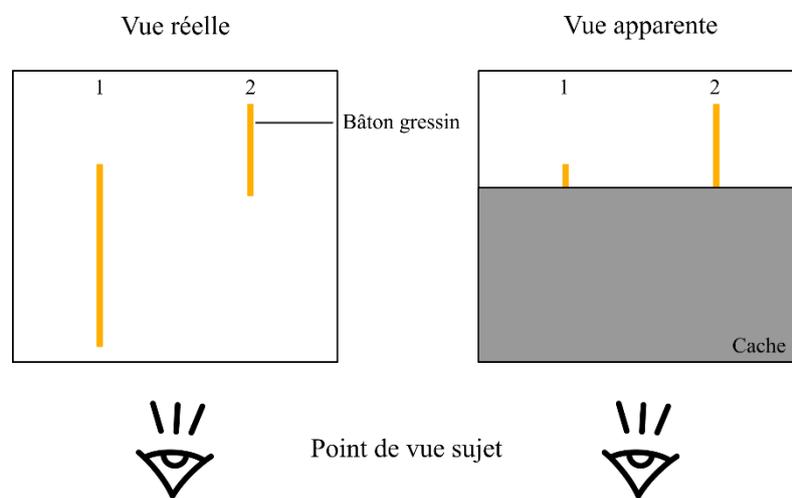


Figure 2.4 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé pour tester la capacité de discrimination apparence-réalité dans une illusion d'occlusion d'objet chez les grands singes (adapté de Karg et al., 2014)

Le bâton n°1 est plus grand que le bâton n°2 dans la réalité. L'illusion inverse les rapports de taille : le bâton n°1 apparaît plus petit que le bâton n°2.

La procédure consistait à montrer soit une séquence vue réelle/vue apparente, soit une séquence vue apparente/vue réelle/vue apparente avant de laisser choisir l'individu. Toutes les espèces de primates testées (bonobos, chimpanzés, gorilles, orangs-outans, enfants) ont choisi significativement plus souvent le bâton de taille réelle la plus grande. Cependant, ces résultats sont loin de permettre de conclure à la compréhension du phénomène d'apparence-réalité. En effet, dans ces deux situations, les sujets ont pu simplement repérer l'emplacement du bâton le plus grand et le choisir par la suite. Ainsi, même dans la version où la vue apparente est présentée en premier, la capacité à concevoir la permanence d'objet sans besoin de recourir à la distinction de deux représentations simultanées du même objet suffit à résoudre la tâche.

Enfin, une seule étude, réalisée dans mon laboratoire, a testé cette capacité chez deux espèces de singes, le macaque de Tonkean et le capucin brun (Hirel et al., 2020). Le protocole était similaire à celui de l'étude de Krachun et collaborateurs (Krachun et al., 2016) et a répliqué l'expérience des lentilles ainsi que celle des miroirs. Les résultats ont montré que seul un macaque de Tonkean semble parvenu à distinguer l'apparence de la réalité dans la tâche impliquant les lentilles et deux dans la tâche impliquant le miroir. Au contraire, chez les capucins bruns, sept individus ont réussi la tâche d'illusion de taille (lentilles) tout en validant les étapes de contrôles et 5 individus ont fait de même dans la tâche d'illusion de nombres (miroir ; Hirel et al., 2020).

Les résultats prometteurs de ces différentes études chez les PNH peuvent néanmoins présenter des limites.

2.4. Limites de ces études

Le protocole mis en place pour étudier la distinction entre apparence et réalité chez les singes avait pour avantage de reproduire celui présenté aux grands singes et a donc permis une comparaison directe des performances entre espèces (Hirel et al., 2020; Krachun et al., 2016). Cependant, ce protocole présente certaines limites et ne permet pas d'exclure toutes les interprétations alternatives. Peu d'individus, notamment chez les macaques de Tonkean, ont validé toutes les conditions contrôles, témoignant du fait que la plupart se sont basés sur d'autres heuristiques pour résoudre la tâche, impliquant des mécanismes cognitifs qui n'ont pas trait à la distinction apparence-réalité. Si les deux lentilles et/ou les deux raisins présentés n'avaient pas été exactement identiques, les singes auraient pu suivre du regard le raisin de taille réelle la plus grande ou associer la lentille rétrécissante à l'obtention d'une récompense. De même, ils auraient pu suivre des règles d'apprentissage associatif comme « éviter le gros raisin », « éviter la lentille grossissante » ou encore « inverser les tailles pour obtenir la récompense ». L'utilisation d'un aliment plutôt que d'un objet peut rendre plus difficile la standardisation des stimuli. De plus, les raisins font office à la fois de stimulus et de récompense. La réponse attendue consistant à ignorer le raisin de taille apparente la plus grande au moment du choix, la tâche pourrait induire une trop grande demande en contrôle inhibiteur de la part des sujets et biaiser leur performance. Enfin, les phases de contrôles étaient réalisées de façon séquentielle à l'issue des phases de tests. Bien qu'elles ne comportent que peu d'essais, il serait possible que la réussite de ces contrôles puisse également s'expliquer par le développement de nouvelles règles d'apprentissage ne mettant pas en jeu la capacité à distinguer l'apparence de la réalité.

La capacité de discrimination apparence-réalité peut conférer un avantage, notamment en contexte social où manipuler un congénère pourrait, par exemple, permettre l'accès à une ressource à l'insu d'un compétiteur. La capacité à discriminer l'apparence de la réalité revient à comprendre que notre perception de l'environnement est subjective, et donc que la perception d'un même objet peut conduire à des représentations perceptives différentes. La capacité de discrimination apparence-réalité serait ainsi un prérequis pour comprendre qu'un congénère puisse avoir une fausse perception de la réalité et une perception différente de la nôtre. À ce jour, aucune étude concernant les capacités à attribuer une fausse perception à autrui chez les PNH n'a été proposée.

3. Capacité d'attribution de fausse perception chez le singe ?

3.1. Etude de la fausse perception chez les enfants

Chez les enfants, une seule étude à notre connaissance a investigué la capacité d'attribuer des fausses perceptions à autrui dans un protocole impliquant peu d'explications verbales et ne demandant pas de réponse verbale de la part de l'enfant (Krachun & Lurz, 2016). La procédure était basée sur l'établissement d'un jeu entre un expérimentateur incarnant une marionnette/peluche et l'enfant testé. Le but du jeu pour l'enfant était d'obtenir le plus de balles possibles. Deux balles de tailles différentes étaient mises en jeu sur un plateau : les deux balles se trouvaient chacune dans deux boîtes sans fond, reliées par un bras pivotant sur un axe central. Le plateau était muni de deux trous (Figure 2.5).

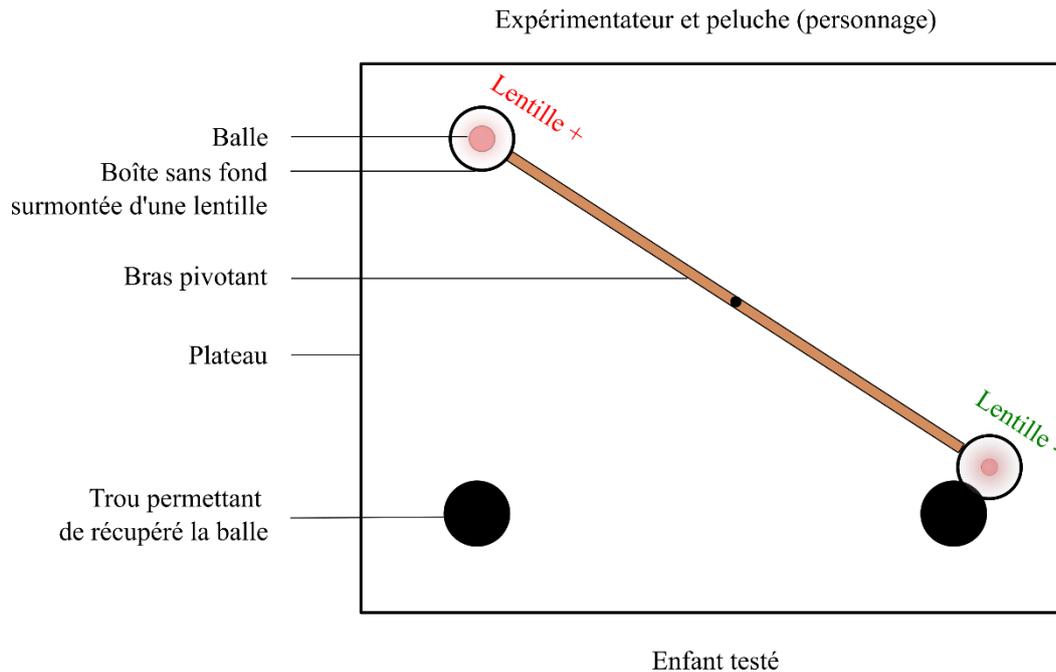


Figure 2.5 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé pour tester l'attribution d'une fausse perception chez les enfants (adapté de Krachun & Lurz, 2016)

La peluche incarne un personnage en compétition avec l'enfant pour obtenir le plus de balles possibles. L'enfant a été entraîné au préalable à la préférence de la peluche pour les grosses balles uniquement, lui permettant d'anticiper le choix de la peluche pour obtenir la petite balle. L'enfant devait se diriger rapidement vers l'un ou l'autre trou pour récupérer la petite balle avant qu'elle ne tombe. Dans le test de fausse perception (représenté par le schéma), deux balles de taille identique étaient placées dans les deux boîtes sans fond chacune surmontée d'une lentille, à l'abri de la vue de la peluche. Seul l'enfant connaissait la taille réelle des balles et la présence des lentilles et avait été testé pour sa compréhension de l'illusion. La lentille grossissante (lentille +) faisait apparaître l'une des balles plus grosse et la lentille rétrécissante (lentille -) faisait apparaître l'une des balles plus petite. L'enfant devait ensuite attribuer une fausse perception de la taille des balles à la peluche pour anticiper son comportement.

L'enfant pouvait tenter d'attraper une des deux balles avant qu'elle ne tombe de la boîte à travers le trou, lorsque le bras se mettait en mouvement. Dans une phase préalable, l'enfant était informé que la peluche préférait avoir la grosse balle plutôt que la petite. Il pouvait donc s'exercer au jeu : s'il anticipait que la peluche allait chercher à obtenir la grosse balle, l'enfant se plaçait en face du trou diamétralement opposé à la boîte choisie par la peluche, où devrait tomber la petite balle sous l'action de la rotation du bras.

Une fois le contexte assimilé par l'enfant, deux lentilles, l'une grossissante et l'autre rétrécissante, étaient insérées en tant que couvercle des boîtes, après s'être assuré de la compréhension de leur fonctionnement par les enfants (Figure 2.5). Deux grosses balles de même taille étaient alors mises en jeu de sorte que l'une apparaissait de plus grosse taille sous l'effet de la lentille grossissante, tandis que l'autre apparaissait de plus petite taille sous l'effet

de la lentille rétrécissante. À cette étape cruciale, l'enfant était au courant de la taille réelle des balles et de la présence des lentilles, mais savait que la peluche, elle, ne connaissait pas la supercherie et n'avait jamais vu ces dispositifs. Ainsi, dans la phase de test, pour anticiper le choix de la peluche, l'enfant devait comprendre la fausse perception qu'avait la peluche de la taille des balles pour inférer quelle balle elle préférera choisir. Un test d'apparence-réalité permettait de vérifier que les enfants n'étaient pas soumis eux-mêmes au subterfuge de l'illusion et ne réagissaient donc pas seulement à ce qu'ils voyaient. De plus, les balles étant toutes deux de grosse taille en réalité, ne pas attribuer une fausse perception à la peluche reviendrait à prédire qu'elle choisirait au hasard l'une ou l'autre des deux balles. Les résultats montrent que la performance des enfants au test était à la fois corrélée à leur âge, mais aussi à leurs performances aux tests d'apparence-réalité et de fausse croyance conduits à titre de contrôles. Les enfants parvenaient à anticiper correctement le choix de la peluche à 4 ans et demi et à 5 ans, mais pas à 4 ans. Parmi ces enfants, une majorité a montré avoir compris que la taille des balles n'était pas ce qu'elle paraissait être. Ainsi, à partir de 4 ans et demi, les enfants semblent capables d'attribuer une fausse perception à autrui, et donc comprennent comment l'autre perçoit un objet différemment de lui.

3.2. Une solution au problème de Povinelli

Ce protocole testant l'attribution de fausse perception à autrui a pour avantage de contourner le problème de Povinelli illustré dans l'introduction générale (chapitre 1) à propos des études évaluant les capacités de prise de perspective d'autrui de niveau 1 (Flavell et al., 1986). Les deux protagonistes sont face aux mêmes indices environnementaux et perçoivent la même chose. Cependant, le sujet détient une double connaissance : celle de l'aspect réel et apparent de l'objet dont il a lui-même pu faire l'expérience. Muni de ces deux représentations perceptives conflictuelles du même objet, le sujet ne peut anticiper le comportement de l'autre que par l'intermédiaire d'une représentation mentale de ce que perçoit l'autre, c'est-à-dire en comprenant que l'autre a une perception faussée de la réalité, sur laquelle il va se baser pour agir (R. W. Lurz, 2011a). Le point crucial sera alors de vérifier si le sujet ne se laisse pas bernier lui-même par l'illusion, entraînant une réponse identique au test en ne réagissant que sur ce qu'il perçoit en apparence.

4. Objectifs de l'étude de la capacité de discrimination apparence-réalité chez le singe

4.1. Etude d'attribution de fausse perception à autrui chez le singe

L'objectif principal de cette première expérience était de pouvoir déterminer si les singes étaient capables de distinguer l'apparence de la réalité dans une illusion de taille afin de pouvoir tester dans une seconde expérience s'ils étaient capables d'attribuer une fausse perception à autrui dans un protocole utilisant cette même illusion. Le but était d'adapter aux singes le protocole de Krachun et Lurz (2016) d'attribution de fausse perception réalisé chez les enfants (Krachun & Lurz, 2016). La mesure du comportement de l'enfant utilisée dans ce protocole étant non verbale, cela fait de lui un bon candidat pour investiguer cette capacité chez le singe. Ce protocole a également l'avantage de contourner le problème de Povinelli. À ce jour, une seule étude a tenté sans succès d'évaluer l'aptitude des grands singes à attribuer une fausse perception à autrui, et aucune étude de ce type n'a jamais été réalisée chez les singes (Karg et al., 2016). Afin de mettre en place ce protocole, le point crucial, comme chez les enfants, était donc de vérifier la capacité des singes à ne pas se faire bernier par les apparences, mais à comprendre qu'elles sont différentes de la réalité.

4.2. Mise en place d'un protocole innovant pour l'étude de la capacité de discrimination apparence-réalité

Une seule étude a examiné la capacité de discrimination entre apparence et réalité par une illusion de taille chez le macaque de Tonkean et le capucin brun (Hirel et al., 2020). Cependant, elle présentait plusieurs limites énoncées précédemment (section 2.4). Nous avons donc adapté le protocole de l'étude de Hirel et ses collaborateurs (2020) en tentant de surmonter ces différentes limites (Hirel et al., 2020). Nous avons proposé un protocole innovant mettant en jeu non pas directement une récompense, mais un objet - un cube - associé à l'obtention d'une récompense. Le but était d'une part de diminuer la demande en contrôle inhibiteur qui pourrait être nécessaire pour inhiber une réponse réagissant à l'apparence trompeuse des stimuli (e.g. un raisin d'apparence plus volumineuse pourrait influencer la motivation du sujet). D'autre part, l'utilisation d'un objet permettrait de faire varier de façon plus importante et de mieux contrôler les tailles utilisées pour proposer plusieurs versions d'illusions optiques. De plus, l'objectif du protocole était de proposer des essais tests et contrôles présentés au sein des mêmes sessions expérimentales, afin de réduire le risque de développement de règles alternatives d'apprentissage pour résoudre la tâche.

4.3. Présentation du déroulé de l'étude de la capacité de discrimination apparence-réalité

L'étude de la capacité de discrimination apparence-réalité était composée de deux tâches expérimentales. Premièrement, la tâche de discrimination de taille de cubes consistait à entraîner les sujets à choisir le plus gros des deux cubes présentés et à déterminer quelles tailles de cubes les macaques de Tonkean et les capucins bruns étaient capables de différencier (fraction de Weber). Deuxièmement, la tâche de discrimination apparence-réalité consistait à entraîner les sujets à comprendre un dispositif de lentilles optiques pour tester leur capacité à distinguer les tailles illusoires des cubes de leur taille réelle. La deuxième expérience permettait d'investiguer leur capacité à attribuer une fausse perception à un congénère. Seuls les individus ayant réussi l'expérience précédente pouvaient être inclus dans l'expérience d'attribution de fausse perception. Celle-ci n'a cependant pas pu être réalisée, car l'expérience de discrimination apparence-réalité n'a pas abouti.

Méthode

1. Principe général du protocole de l'étude de la capacité de discrimination apparence-réalité

La tâche testant la capacité de discrimination apparence-réalité mettait en jeu sept tailles différentes de cubes similaires par ailleurs, et trois types de lentilles, chacune identifiable par un indice particulier (e.g. un pattern différent entourant la lentille). On disposait d'une lentille grossissante (code +), d'une lentille rétrécissante (code -) et d'une lentille non-déformante (verre sans effet d'optique, code =). L'objectif était de placer les sept cubes deux à deux, par combinaisons variables, derrière un couple de lentilles + / -, + / = ou - / = afin de créer trois types différents de distorsions de taille (Figure 2.6). Un type de distorsion impliquait une inversion apparente de la taille des deux cubes (illusions appelées « inversions »). Le second type de distorsion entraînait une augmentation apparente de la différence de taille entre les deux cubes (distorsions appelées « évidences »). Le troisième type de distorsion faisait apparaître les deux cubes faussement de la même taille (illusions appelées « pièges »).

Afin de mettre en place ces différents types de distorsions, plusieurs contraintes dues aux propriétés optiques des lentilles devaient conditionner le choix de taille des cubes. L'agrandissement du cube le plus grand par la lentille grossissante ne devait pas dépasser le diamètre de la lentille. Chaque taille de cube devait différer de la suivante à un ratio constant, et chaque cube devait changer de taille à travers les lentilles grossissante et rétrécissante à ce même ratio. Ainsi, il était possible de contrôler l'effet des lentilles sur les tailles des cubes. Par exemple, si l'on range les tailles de cubes de 1 à 7, la taille 1 étant la plus petite et la taille 7 la plus grande, la taille réelle numéro 2 devait apparaître de taille 1 à travers la lentille rétrécissante et devait apparaître de taille 3 à travers la lentille grossissante. Enfin, le ratio séparant les sept tailles de cubes devait être facilement discriminable par les singes.

Pour déterminer quelles tailles de cubes, et donc quel ratio de taille, pourraient répondre à ces contraintes, nous avons conduit une tâche de discrimination de la taille des cubes avant de réaliser la tâche de discrimination apparence-réalité. La tâche de discrimination de la taille des cubes se scindait en deux étapes (Figure 2.7). Dans une première étape, l'objectif était de déterminer les capacités de discriminations de tailles des singes et de définir le ratio d'intérêt. Dans une deuxième étape, l'objectif était d'apprendre aux singes à choisir le plus grand des

deux cubes, face à plusieurs combinaisons des sept tailles de cubes choisies à l'étape précédente.

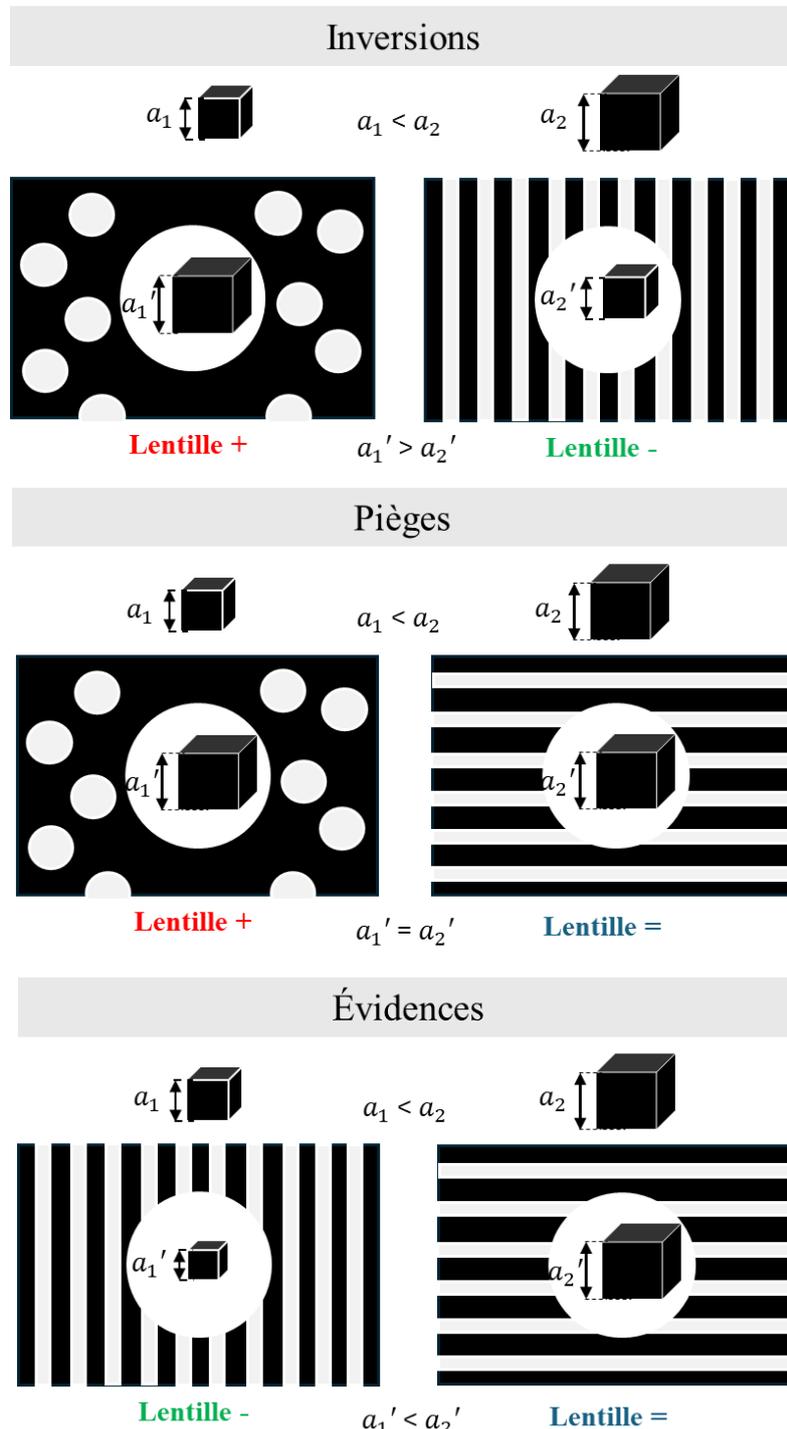


Figure 2.6 : Représentation schématique des trois types de distorsions de taille

On disposait d'une lentille grossissante (code +), d'une lentille rétrécissante (code -) et d'une lentille non-déformante (verre sans effet d'optique, code =). Chaque lentille est distinguable par les singes grâce à un pattern spécifique. Les sept cubes étaient placés deux à deux, par combinaisons variables, derrière un couple de lentille + / -, + / = ou - / = pour former trois types de distorsions différentes. Les trois types de distorsions sont représentés sur le schéma par trois exemples de combinaisons. Les tailles a_1 et a_2 sont appelées les tailles réelles. Les tailles a_1' et a_2' sont les tailles de l'image formée par la lentille de respectivement a_1 et a_2 et sont appelées tailles apparentes.

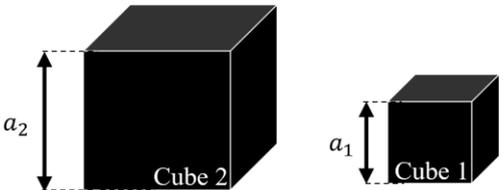
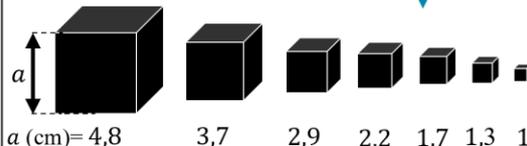
Tâche de discrimination de la taille des cubes	
Etape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt	Etape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand
Phase apprentissage (phase 1)	<div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;">  <p>$a_2 = 2 \text{ cm}$ $a_1 = 1 \text{ cm}$</p> </div> <div style="text-align: center;"> <p>Critère de validation : 10/12 essais corrects sur 3 sessions consécutives</p> </div> </div>
Phases généralisation	<div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <p>11 tailles de cubes</p> <p>Tailles allant de $a_1 = 1 \text{ cm}$ à $a_2 = 2 \text{ cm}$ et séparées par 1 mm d'écart</p> <p>Combinaisons de cubes présentés 2 à 2, variants selon la phase</p> <p>Voir descriptions des phases 2 à 5</p> </div> <div style="text-align: center;"> <p>7 tailles de cubes</p>  <p>Phase 2 intermédiaire : combinaisons de cubes avec plus d'une taille d'écart</p> <p>Phase 2 : combinaisons de cubes avec une seule taille d'écart</p> </div> </div>

Figure 2.7 : Récapitulatif des différentes étapes et phases de la tâche de discrimination de la taille des cubes

Dans toute la tâche, le sujet est récompensé après avoir choisi le plus grand des deux cubes présentés. Dans les « phases d'apprentissage » associatif (phase 1) des deux étapes, seuls les deux cubes de taille maximale et minimale sont présentés. Dans les « phases de généralisation », des cubes de tailles différentes sont présentés par combinaisons variables. Deux jeux de cubes différents sont utilisés pour l'étape 1 de « détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt » et l'étape 2 « d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand ». L'étape 1 est constituée de cinq phases et l'étape 2, de trois phases.

2. Tâche de discrimination de la taille des cubes

2.1. Etape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt

L'objectif de ce protocole était de tester la capacité des individus à percevoir des différences de taille entre deux cubes ne différant que par leur taille. Le but était de déterminer un ratio de taille souhaitable, facilement discriminable par les individus et répondant aux contraintes de la tâche suivante de discrimination apparence-réalité.

2.1.1. Sujets d'étude

Les expériences ont été conduites sur des macaques de Tonkean et des capucins bruns élevés au Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg. Deux groupes différents de macaques de Tonkean, vivant dans des parcs indépendants, ont fait l'objet de cette étude. Les deux groupes vivaient en semi-liberté dans un enclos boisé de respectivement 1364 m² et 3788 m² et avaient un accès permanent à un abri extérieur et un abri intérieur (respectivement 21,7 m³ et 51,33 m³). Le premier groupe M1 était composé de sept adultes mâles. Le deuxième groupe MF1 était un groupe composé de 29 individus, dont 11 juvéniles (moins de quatre ans), ainsi que six adultes mâles et 11 adultes femelles. Le groupe de capucins bruns (MF2) était un groupe composé de plusieurs mâles et femelles vivant en semi-liberté dans un enclos boisé de 2332 m² et qui avaient un accès permanent à un abri extérieur et un abri intérieur (d'un total de 116 m³). Le groupe était constitué de 17 individus (dont sept individus adultes, sept immatures et trois juvéniles).

2.1.2. Dispositif expérimental

Onze cubes de couleur noire ne différant que par leur taille, ayant respectivement des arêtes de : 1.0 cm, 1.1 cm, 1.2 cm, 1.3 cm, 1.4 cm, 1.5 cm, 1.6 cm, 1.7 cm, 1.8 cm, 1.9 cm et 2.0 cm, ont été fabriqués par un processus d'impression 3D de modelage par dépôt de matière en fusion (par couches successives) de plastique.

2.1.3. Procédure expérimentale

Un essai consistait en la présentation d'une combinaison de deux cubes de tailles différentes. Une session était constituée de 12 essais consécutifs. Pour chaque essai,

l'expérimentateur plaçait d'abord les cubes sur les positions initiales puis les avançait simultanément sur les positions « essais » (Figure 2.8).

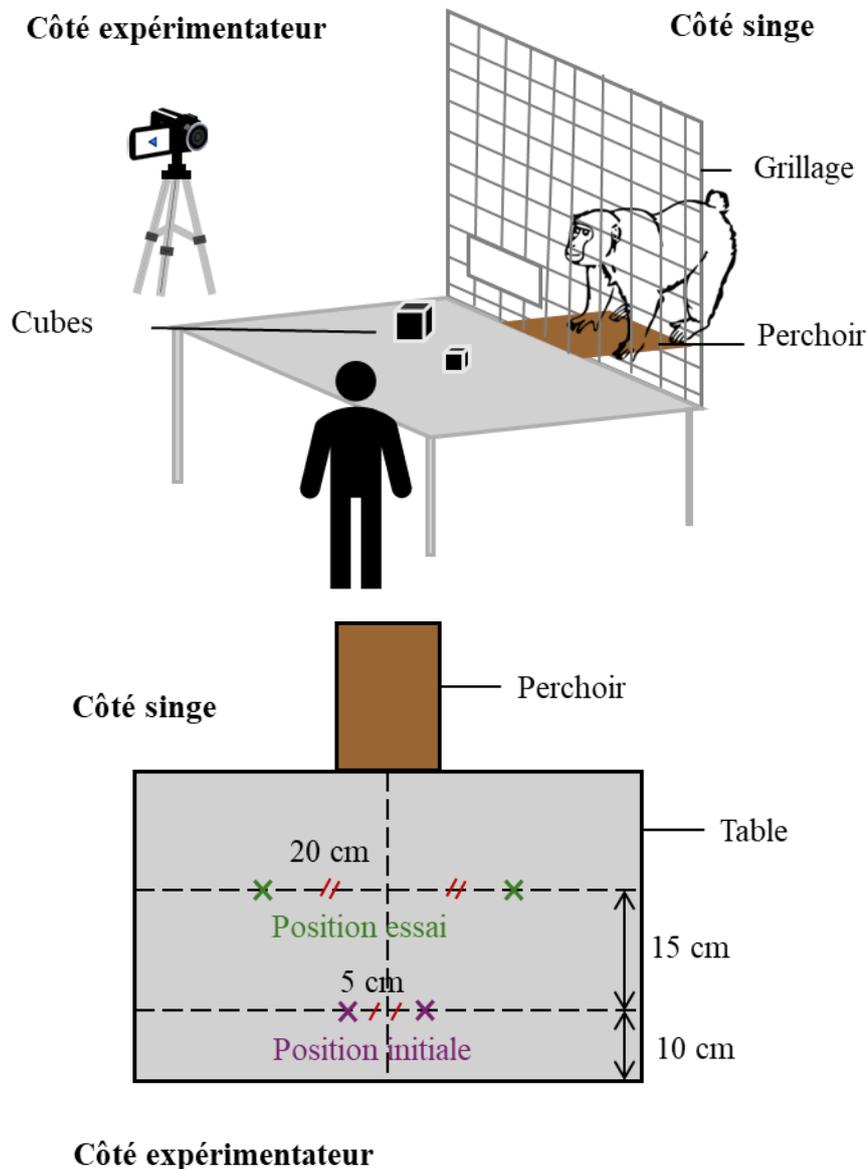


Figure 2.8 : Représentation schématique du SAS expérimental et du dispositif utilisé dans la tâche de discrimination de la taille des cubes

Le schéma supérieur représente une vue de côté et le schéma inférieur représente une vue du dessus de la table expérimentale. Les cubes sont d'abord placés en positions initiales (en vert) avant d'être avancés en positions essais (en violet) lors de l'essai. Les deux cubes étaient placés à égale distance du sujet.

Au moment du choix de l'individu, les cubes étaient situés à égale distance de l'individu et du centre de la table. L'individu était récompensé par un raisin sec lorsqu'il pointait et choisissait le plus gros des deux cubes. Dans ce cas, l'essai était considéré comme un succès. Si l'individu pointait le plus petit des deux cubes, il n'était pas récompensé. Le petit cube était

repositionné en position initiale en premier, puis le gros cube également. Si l'individu ne pointait pas clairement vers l'un des deux cubes, les cubes étaient remis simultanément à leur position initiale puis étaient avancés de nouveau en position « essai ». Si l'individu ne pointait pas dans les deux minutes après le début de l'essai (avancement des cubes en position « essai »), l'essai était considéré comme nul. Au bout de trois essais nuls, la session était terminée. Lorsque l'individu présentait des comportements de stress répétitifs ou souhaitait sortir du sas de travail, la session était terminée.

2.1.4. Constitution des sessions

Il existe 55 combinaisons de paires de tailles possibles (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans l'étape 1 de détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes

Classe de ratio	Taille d'arête cube 1	Taille d'arête cube 2	Ratio	Différence (cm)	Classe de ratio	Taille d'arête cube 1	Taille d'arête cube 2	Ratio	Différence (cm)
	a_1 (cm)	a_2 (cm)				a_1 (cm)	a_2 (cm)		
1	1	2	0.50	1	7	1.4	1.8	0.78	0.4
	1	1.9	0.53	0.9		1.5	1.9	0.79	0.4
	1.1	2	0.55			1.1	1.4		0.3
	1	1.8	0.56	0.8		1.6	2	0.8	0.4
2	1.1	1.9	0.58	0.8	8	1.2	1.5		0.3
	1	1.7	0.59	0.7		1.3	1.6	0.81	0.3
	1.2	2	0.6	0.8		1.4	1.7	0.82	0.3
3	1.1	1.8	0.61	0.7	9	1.5	1.8	0.83	0.3
	1.2	1.9	0.63	0.7		1	1.2		0.2
	1	1.6		0.6		1.6	1.9	0.84	0.3
	1.3	2	0.65	0.7		1.7	2		0.3
4	1.1	1.7		0.6	10	1.1	1.3	0.85	0.2
	1.2	1.8	0.67	0.6		1.2	1.4	0.86	0.2
	1	1.5		0.5		1.3	1.5	0.87	0.2
	1.3	1.9	0.68	0.6		1.4	1.6		0.2
5	1.1	1.6	0.69	0.5	11	1.5	1.7	0.88	0.2
	1.4	2	0.70	0.6		1.6	1.8		0.2
	1.2	1.7		0.5		1.7	1.9	0.89	0.2
6	1	1.4	0.71	0.4	12	1.8	2	0.9	0.2
	1.3	1.8	0.72	0.5		1	1.1	0.91	0.1
	1.1	1.5	0.73	0.4		1.1	1.2		0.1
	1.4	1.9	0.74	0.5		1.2	1.3	0.92	0.1
6	1.5	2		0.5	12	1.3	1.4		0.1
	1.2	1.6	0.75	0.4		1.4	1.5	0.93	0.1
	1.3	1.7	0.76	0.4		1.5	1.6		0.1
	1	1.3	0.77	0.3		1.6	1.7	0.94	0.1
						1.7	1.8		0.1
					1.8	1.9		0.1	
					1.9	2	0.95	0.1	

Chaque combinaison est associée à un ratio de tailles d'arêtes (le ratio étant la plus petite taille d'arête divisée par la plus grande). Plusieurs combinaisons peuvent correspondre à un même ratio. Il existe 39 ratios différents.

Ainsi, la combinaison {1.0 cm – 2.0 cm} a un ratio de 0.5 et la combinaison {1.9 cm – 2.0 cm} a un ratio de 0.95. Chaque session était composée de 12 essais différents. Les 39 ratios de taille ont pour cela été séparés en 12 « classes de ratio » croissantes. Au sein de chaque session, les essais étaient équilibrés pour qu'il y ait autant de fois le cube gagnant à gauche qu'à droite. Pour chaque session, l'ordre des essais était pseudo-randomisé, avec jamais plus de deux fois de suite le même côté gagnant.

2.1.5. Phases d'apprentissage à choisir le cube le plus grand et introduction des différentes combinaisons de cubes

Le protocole est divisé en deux phases préliminaires à l'apprentissage et cinq phases distinctes par les combinaisons de cubes présentées. Pour passer d'une phase à la suivante, les individus devaient valider le critère de réussite de 10 réponses correctes sur 12 essais, lors de trois sessions consécutives. Ainsi, ils auront validé le critère de réussite sur deux journées d'expérimentation différentes, ce qui élimine certains biais environnementaux potentiels et optimise la consolidation des apprentissages. De plus, la réussite sur trois sessions consécutives réduit fortement les chances de validation du critère par chance lorsque le nombre de sessions réalisées par individu est important (Quinn & Keough, 2002).

2.1.5.1. Phases préliminaires d'apprentissage associatif guidé

La première phase préliminaire était réalisée en premier par tous les individus. Seule la combinaison associant le cube de 1 cm et de 2 cm était présentée à l'individu. Un raisin sec était placé sur le cube le plus grand (donc de 2 cm) et les deux cubes étaient avancés en position « essai » simultanément. Un clicker était utilisé pour faciliter l'apprentissage. Cette phase préliminaire n'était constituée que d'une seule session de 12 essais. Néanmoins, une session supplémentaire de cette phase était répétée si les individus faisaient plus d'une erreur à cette session ou s'il s'écoulait plus d'une semaine entre cette session et le prochain jour d'expérimentation.

La deuxième phase préliminaire n'était réalisée que lorsque les individus présentaient des biais de côté au cours de la phase 1 d'apprentissage associatif (section 2.1.5.2) ou pour faciliter l'apprentissage suite à plus d'une faute dans deux sessions consécutives de la première

phase préliminaire d'apprentissage associatif guidé décrite ci-dessus. Au cours de cette phase, seul le cube de 2 cm d'arête était présenté aléatoirement d'un côté ou de l'autre, sans récompense visible. L'utilisation d'un clicker permet de faciliter l'apprentissage de pointer vers le cube d'arête 2 cm.

2.1.5.2. Phase 1 : Apprentissage associatif

Cette phase consistait à entraîner l'individu à pointer le plus gros des deux cubes présentés pour obtenir une récompense. Seule la combinaison associant le cube de 1 cm et de 2 cm était présentée à l'individu. La récompense n'était alors pas visible au cours de l'essai.

2.1.5.3. Phase 2 : Généralisation avec petits ratios

La phase 2 permettait de tester la généralisation de la tâche apprise précédemment à plusieurs combinaisons de tailles possibles. Des combinaisons de cubes faisant partie des six premières classes de ratio (dans l'ordre croissant), donc des ratios de taille allant du ratio 0.5 au ratio 0.77 étaient présentées. Chaque session comportait deux essais de chaque classe de ratio. Ainsi, chacune des six premières classes de ratio de tailles était présentée un même nombre de fois au cours de chaque session. Lorsqu'un ratio correspondait à plusieurs combinaisons possibles, la combinaison incluse dans la session était tirée aléatoirement.

2.1.5.4. Phase 3 : Détermination de la fraction de Weber

La phase 3 permettait de tester la capacité des individus à percevoir des différences de taille sur l'ensemble des classes de ratios possibles. Chaque session contenait un essai correspondant à une classe de ratio. Les ratios testés lors de cette phase variaient entre 0.5 et 0.95. Lorsqu'un ratio correspondait à plusieurs combinaisons possibles, la combinaison incluse dans la session était tirée aléatoirement. Cette phase nous permettait de calculer la plus petite différence de taille perçue (fraction de Weber) par les individus et d'évaluer quel pourrait être le ratio d'intérêt dans la tâche de discrimination apparence-réalité.

2.1.5.5. Phase 4 : Test de la performance au ratio d'intérêt

La phase 4 visait à tester si un ratio de taille entre deux cubes égal à 0.77, respectant la majorité des contraintes liées à la tâche de discrimination apparence-réalité, était bien facilement distinguable par les individus. Les combinaisons {1.8-1.4}, {1.4-1.1}, {1.9-1.5},

{1.5-1.2}, {2-1.6}, {1.6-1.3} correspondant à des ratios de taille allant de 0.78 à 0.81 étaient présentées aux individus. Chaque session comportait donc deux fois chaque combinaison.

2.1.5.6. Phase 5 : Discrimination des plus grands ratios

La phase 5 permettait d'explorer la capacité des individus à distinguer les ratios de taille les plus grands, donc leur capacité à distinguer les tailles les plus proches. Chaque session était cette fois constituée de 15 essais séparés en trois blocs. Les combinaisons {1.1-1}, {1.2-1.1}, {1.3-1.2}, {1.4-1.3}, {1.5-1.4}, {1.6-1.5}, {1.7-1.6}, {1.8-1.7}, {1.9-1.8}, {2-1.9}, {1.9-1.7}, {2-1.8} correspondant à des ratios de taille allant de 0.89 à 0.95 étaient présentées une fois par session. Au début de la session et entre chaque bloc, un essai présentant le cube de 2 cm et de 1 cm de côté était réalisé pour maintenir la motivation des individus au cours de la session. Chaque session de 15 essais comportait donc quatre essais de motivation.

2.2. Etape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand

Ce protocole mettait en jeu des nouveaux cubes dont les tailles étaient séparées par un ratio constant de 0.77. Ce ratio d'intérêt, déterminé à l'étape 1 (section 2.1) répondait à toutes les contraintes induites par le protocole de la tâche de discrimination apparence-réalité qui suivra. L'objectif était d'apprendre aux individus à choisir le plus gros des deux cubes présentés. Le but était donc qu'ils généralisent la tâche apprise au cours de l'étape 1 (section 2.1) et l'appliquent aux nouvelles tailles de cubes. Le second objectif était de s'assurer que les individus présentaient une performance suffisante à sélectionner le cube le plus grand dans toutes les combinaisons qu'ils devraient comparer par la suite dans la tâche de discrimination apparence-réalité.

2.2.1. Dispositif expérimental

Un nouveau jeu de cubes était présenté. Comme précédemment, ils étaient de couleur noire, ne différaient que par leur taille et ont été fabriqués par un processus d'impression 3D de modelage par dépôt de matière en fusion (par couches successives) de plastique. Les sept cubes avaient des tailles variant selon un ratio constant de 0.77, avec des arêtes respectives de : 1.0 cm. 1.3 cm. 1.7 cm. 2.2 cm. 2.9 cm. 3.7 cm et 4.8 cm.

2.2.2. Procédure expérimentale

La procédure expérimentale était identique à celle décrite précédemment.

2.2.3. Constitution des sessions

Chaque session était constituée de 12 essais. Au sein de chaque session, les essais étaient équilibrés pour qu'il y ait autant de fois le cube gagnant à gauche qu'à droite. Pour chaque session, l'ordre des essais était pseudo-randomisé, avec jamais plus de deux fois de suite le même côté gagnant. Les combinaisons de cubes avec une seule taille d'écart, i.e. {1-1.3}, {1.3-1.7}, {1.7-2.2}, {2.2-2.9}, {2.9-3.7} et {3.7-4.8} étaient séparées d'un ratio similaire d'environ 0.77.

2.2.4. Phases d'apprentissage à choisir le cube le plus grand et introduction des différentes combinaisons de cubes

2.2.4.1. *Phase préliminaire d'apprentissage associatif guidé*

Seule la combinaison associant le cube de 1 cm et de 4,8 cm était présentée à l'individu. Un raisin était placé sur le cube le plus grand (donc de 4,8 cm) et les deux cubes étaient avancés en positions initiales simultanément. Un clicker était utilisé pour faciliter l'apprentissage. Cette phase préliminaire n'était constituée que d'une seule session.

2.2.4.2. *Phase 1 : Apprentissage associatif*

Seule la combinaison associant le cube de 1 cm et de 4,8 cm était présentée à l'individu. La récompense n'était montrée que lorsque l'individu pointait le plus gros des deux cubes et qu'il était récompensé. La phase était validée lorsque les individus avaient obtenu au moins 10 réponses correctes sur 12 essais lors de trois sessions consécutives.

2.2.4.3. *Phase 2 intermédiaire : Généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes*

L'objectif de cette phase était de généraliser l'apprentissage associatif de la phase précédente (phase 1 : Apprentissage associatif, section 2.2.4.2) à plusieurs combinaisons de cubes qui seront utilisées dans la tâche de discrimination apparence-réalité. Les combinaisons présentées associaient les sept tailles de cubes deux à deux selon 13 combinaisons possibles (Tableau 2.2). Les combinaisons pouvaient se distinguer selon trois ratios de taille différents et ont été déterminées en fonction des combinaisons de cubes que les individus seraient amenés à comparer dans la tâche suivante de discrimination apparence-réalité. Les combinaisons présentant deux cubes avec une seule taille d'écart entre eux, donc avec un ratio de taille

d'environ 0.77, correspondaient aux combinaisons dont les individus devront comparer les tailles réelles avant application de l'illusion dans la tâche de discrimination apparence-réalité. Les combinaisons présentant des tailles de cubes différant d'un ratio de 0.6 et d'un ratio de 0.45 correspondaient aux combinaisons dont les individus devront comparer les tailles apparentes à travers la lentille au cours de la tâche de discrimination apparence-réalité (Tableau 2.2).

Tableau 2.2 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes

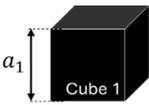
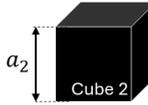
Ratio $\frac{a_1}{a_2}$	Taille d'arête cube 1 a_1 (cm)	Taille d'arête cube 2 a_2 (cm)	Différence (cm) $a_2 - a_1$
0.45	1	2.2	1.2
0.45	1.3	2.9	1.6
0.46	1.7	3.7	2
0.46	2.2	4.8	2.6
0.59	1	1.7	0.7
0.59	1.7	2.9	1.2
0.6	2.9	4.8	1.9
0.76	1.3	1.7	0.4
0.76	2.2	2.9	0.7
0.77	1	1.3	0.3
0.77	1.7	2.9	1.2
0.77	3.7	4.8	1.1
0.78	2.9	3.7	0.8

De plus, afin de s'assurer que les individus présentent une motivation égale à distinguer des différences de taille plus faibles (ratio de 0.77) malgré la présence d'essais où le ratio de taille était moins important, une session de 12 essais comportait six essais de ratios 0.77 et six essais de ratios inférieurs. Les trois combinaisons de ratio 0.6 étaient toujours présentes et les trois combinaisons de ratio 0.45 étaient tirées au hasard parmi les quatre existantes. Ainsi, au sein de chaque session, la moitié des essais présentait un ratio de taille facile à distinguer et l'autre moitié présentait un ratio de taille plus difficile à différencier de 0.77.

2.2.4.4. Phase 2 : Généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes

L'objectif de cette phase 2 de généralisation de l'apprentissage était de ne tester que la performance des individus à discriminer des tailles adjacentes de cubes (ratio égal à 0.77). En phase 2 intermédiaire (section précédente 2.2.4.3) où les tailles des cubes présentés étaient séparées de plus d'une taille (ratio inférieur à 0.77), la probabilité de gagner ou de perdre de chaque cube n'était pas équivalente. Contrairement à la phase 2 intermédiaire, dans cette phase, chaque cube gagnait et perdait un même nombre de fois face à un autre, au cours d'une session (à l'exception du cube le plus petit et du cube le plus grand). Cette phase permettait donc de contrôler une association potentielle entre une taille de cube et sa probabilité de gagner ou de perdre au cours des sessions précédentes (malgré que les cubes étaient identiques et ne variaient que par leur taille). Les combinaisons présentées associaient donc les sept tailles de cubes deux à deux, ayant une taille d'écart seulement (Tableau 2.3). On comptait six combinaisons différentes au total. Une session de 12 essais comportait donc deux répétitions de chaque combinaison.

Tableau 2.3 : Combinaisons de tailles de cubes utilisées dans la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand lors de la tâche de discrimination de la taille des cubes

Ratio $\frac{a_1}{a_2}$	Différence (cm) $a_2 - a_1$	Taille d'arête cube 1	Taille d'arête cube 2
		a_1 (cm) 	a_2 (cm) 
0.77	0.3	1	1.3
0.76	0.4	1.3	1.7
0.77	1.2	1.7	2.9
0.76	0.7	2.2	2.9
0.78	0.8	2.9	3.7
0.77	1.1	3.7	4.8

3. Tâche de discrimination apparence-réalité

L'objectif de ce protocole était de tester la capacité des singes à discriminer l'apparence de la réalité. Ce protocole avait pour but de savoir si l'individu était capable, face à une illusion

de taille, de retrouver la taille réelle des deux cubes mis en jeu et donc de faire abstraction de leur taille apparente.

3.1. Dispositif expérimental

On disposait de deux boîtes cubiques similaires et constituées sur trois de leurs faces de plaques de PVC aggloméré blanc (Figure 2.9). Sur la face avant, ouverte, une encoche permettait d'ajouter ou de retirer une plaque rectangulaire de Trespa trouée en son centre d'un cercle de 6.5 cm de diamètre sur lequel une lentille optique circulaire était collée (Figure 2.9-C).

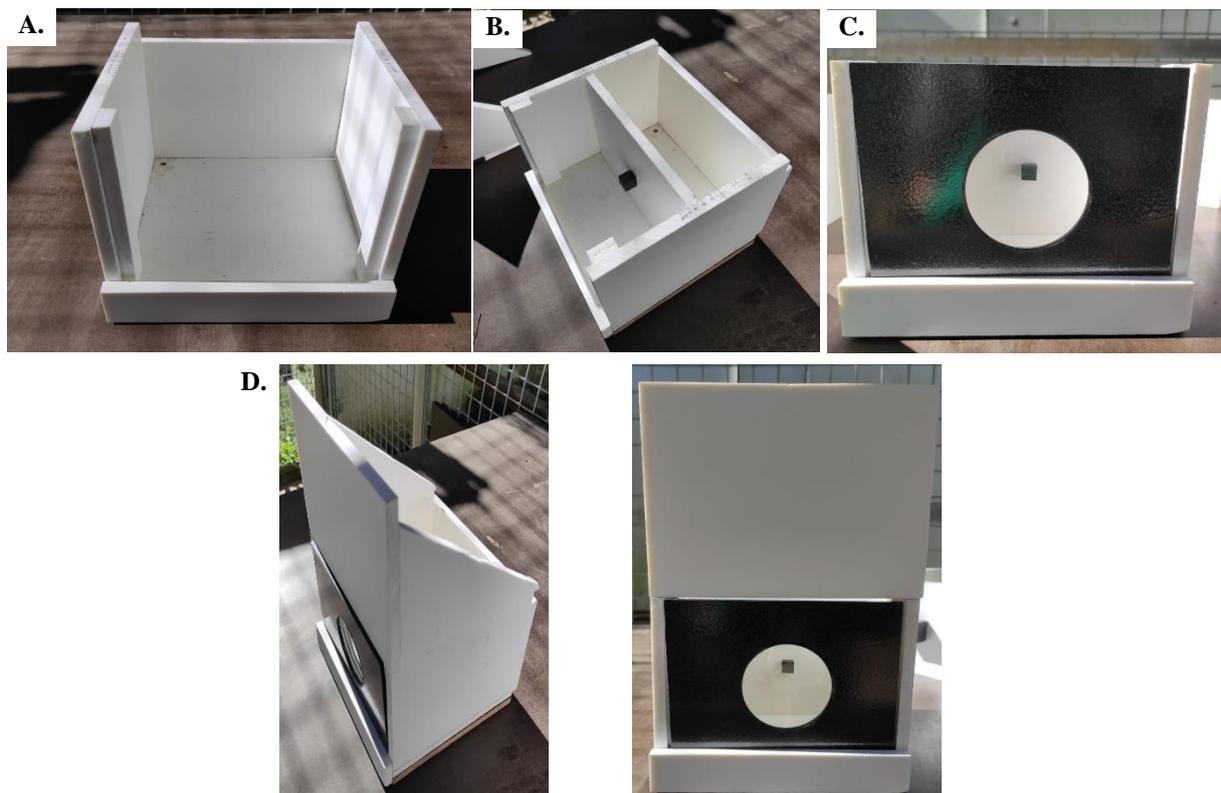


Figure 2.9 : Photographies du dispositif expérimental de la tâche de discrimination apparence-réalité

A. Boîte vide vue de face. **B.** Boîte contenant un panneau et un cube collé dessus, vue du dessus. **C.** Boîte contenant un panneau avec un cube collé dessus et surmontée d'une plaque avec lentille vue de face. **D.** Boîte contenant un panneau, surmontée d'une plaque avec lentille et du cache opaque (à gauche, vue latérale ; à droite, vue de face).

On disposait de trois types de plaques équipées de lentilles : une première comportant une lentille grossissante (code +), une seconde comportant une lentille rétrécissante (code -) et une troisième comportant une lentille non déformante (code =). Chaque type de lentille était distinguable par un dessin différent sur les plaques les entourant (Figure 2.10).

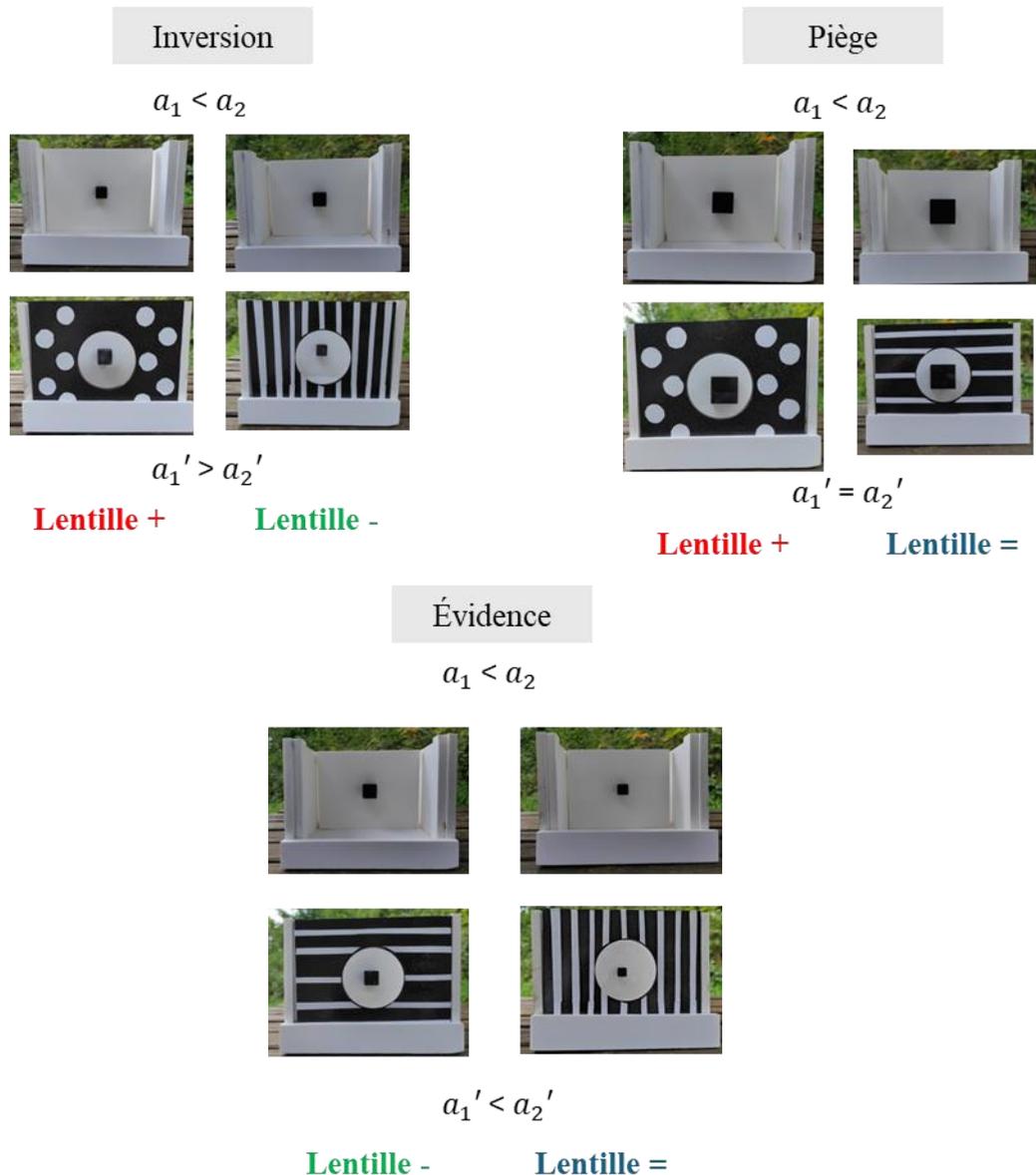


Figure 2.10 : Photographie d'exemples des trois types de distorsions créées par les combinaisons de lentilles et de cubes

Les tailles a_1 et a_2 sont les tailles réelles respectives du cube de gauche et du cube de droite. Les tailles a_1' et a_2' sont les tailles de l'image formée par la lentille de respectivement a_1 et a_2 et sont appelées tailles apparentes.

Sur les faces supérieures de chaque boîte, ouvertes également, des structures amovibles constituées de PVC agglomérés blancs comprenant une face rectangulaire et deux faces triangulaires, formaient des caches opaques. Ces caches opaques pouvaient être ajoutés au-dessus de chacune des boîtes afin d'empêcher le singe de voir leur contenu (Figure 2.9-D).

Chaque cube du dispositif de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.2.1) était fixé au centre d'un panneau de PVC aggloméré blanc rectangulaire et amovible, de façon à pouvoir être placé au

centre de la lentille lorsque le panneau était disposé dans la boîte (Figure 2.11). Chaque panneau était similaire en tout point. On disposait ainsi de sept panneaux, soit un par taille de cube. Les sept panneaux associés aux sept cubes étaient répliqués une fois de façon à avoir deux jeux de chaque panneau. La fixation des cubes au panneau était amovible, de sorte qu'à chaque nouvelle journée d'expérimentation, les cubes et les panneaux étaient associés différemment pour éviter tout biais d'association d'une taille de cube à un panneau. Dans la suite du protocole, le terme « panneau » désigne un panneau auquel était fixé un cube.



Figure 2.11 : Photographie des sept panneaux sur lesquels étaient fixés de façon réversible les sept cubes ne différant que par leur taille

Les sept cubes avaient des tailles variant selon un ratio constant de 0.77, avec des arêtes respectives de : 1.0 cm. 1.3 cm. 1.7 cm. 2.2 cm. 2.9 cm. 3.7 cm et 4.8 cm (de gauche à droite).

3.2. Constitution des sessions

Les sept cubes de sept tailles différentes étaient placés par combinaisons variables derrière un couple de lentilles $\{+/-\}$, $\{+/\Rightarrow\}$ ou $\{-/\Rightarrow\}$ pour créer trois catégories de distorsion de taille (Figures 2.6 et 2.10). Les « inversions » étaient les illusions dans lesquelles le rapport de taille des cubes apparaissait comme inversé après l'application d'un couple de lentilles. Les « pièges » étaient les illusions dans lesquelles les deux cubes apparaissaient faussement de la même taille à travers les lentilles. Ainsi, l'illusion était un piège, car en apparence, il n'y avait aucune bonne réponse (aucun cube ne paraissait plus grand que l'autre) entre les deux propositions. Enfin, les « évidences » n'étaient pas considérées comme des illusions proprement dites, car ce type de distorsion provoquait simplement une augmentation apparente de la différence de taille entre les deux cubes (le plus gros cube réel était de taille apparente la plus grosse). Que les individus se basent sur les tailles apparentes ou les tailles réelles, leur

choix serait le même. Les « évidences » ne permettraient donc pas de tester la capacité des individus à distinguer les tailles réelles des tailles apparentes, mais d'équilibrer les différentes combinaisons proposées.

Un ensemble de 24 combinaisons (dont 19 combinaisons strictement différentes, Tableau 2.4) ont été définies et équilibrées afin d'éviter tout biais d'apprentissage de la façon suivante :

- les trois couples de lentilles {+ / -}, {+ / =} et {- / =} étaient présentés un même nombre de fois.

- les lentilles +, - et = gagnaient et perdaient un même nombre de fois chacune.

- il y avait autant d'illusions (inversions et pièges additionnés) que d'évidences.

- chaque taille apparente gagnait autant de fois qu'elle ne perdait (excepté pour les tailles apparentes 1 cm et 4.8 cm).

- le nombre d'apparitions de chaque taille apparente était proche (quatre fois pour les tailles apparentes 1 cm et 4.8 cm, six fois pour la taille 3.7 cm, huit fois pour les tailles apparentes 1.3 cm, 1.7 cm, et 2.9 cm et 10 fois pour la taille 2.2 cm).

Chaque session comportait 12 essais correspondant à deux blocs différents (Tableau 2.4) de combinaisons associés. L'équilibrage présenté ci-dessus était donc vérifié suite à la présentation de deux sessions. Un individu était testé à raison d'une session par jour.

Tableau 2.4 : Combinaisons de cubes et de lentilles utilisés dans la tâche de discrimination apparence-réalité

Bloc	Nom	Couples Lentilles	Taille réelle (cm)		Taille apparente (cm)		
			Lentille Gagnante	Lentille Perdante	Lentille Gagnante	Lentille Perdante	
1	Inversion 1	+ / -	-	3.7	2.9	2.9	3.7
	Evidence 1	+ / -	+	2.9	2.2	3.7	1.7
	Piège 1	+ / =	=	2.2	1.7	2.2	2.2
	Evidence 2	+ / =	+	1.3	1	1.7	1
	Piège 2	- / =	-	1.7	1.3	1.3	1.3
	Evidence 3	- / =	=	4.8	3.7	4.8	2.9
2	Inversion 2	+ / -	-	2.2	1.7	1.7	2.2
	Evidence 4	+ / -	+	1.7	1.3	2.2	1
	Piège 3	+ / =	=	4.8	3.7	4.8	4.8
	Evidence 5	+ / =	+	3.7	2.9	4.8	2.9
	Piège 4	- / =	-	1.3	1	1	1
	Evidence 6	- / =	=	2.9	2.2	2.9	1.7
3	Inversion 3	+ / -	-	1.7	1.3	1.3	1.7
	Evidence 8	+ / -	+	2.2	1.7	2.9	1.3
	Piège 7	+ / =	=	3.7	2.9	3.7	3.7
	Evidence 5	+ / =	+	3.7	2.9	4.8	2.9
	Piège 8	- / =	-	2.9	2.2	2.2	2.2
	Evidence 9	- / =	=	1.7	1.3	1.7	1
4	Inversion 4	+ / -	-	2.9	2.2	2.2	2.9
	Evidence 10	+ / -	+	3.7	2.9	4.8	2.2
	Piège 5	+ / =	=	1.3	1	1.3	1.3
	Evidence 7	+ / =	+	3.7	2.9	2.9	1.7
	Piège 6	- / =	-	4.8	3.7	3.7	3.7
	Evidence 9	- / =	=	1.7	1.3	1.7	1

Un total de 24 combinaisons permettait de présenter autant d'essais présentant des illusions (n=12, inversions et pièges) que des évidences (n=12). Chaque « bloc » permettait de présenter autant de fois les trois couples de lentilles {+ / -}, {+ / =} et {- / =}, assurait que chaque lentille soit récompensée un même nombre de fois (« lentille gagnante »), et que chaque taille apparente gagne autant de fois qu'elle ne perd (taille apparente « gagnante » et « perdante » (excepté pour les tailles apparentes 1 cm et 4.8 cm). Les distorsions sont identifiées par le type de distorsion et un numéro (colonne « Nom ») : 19 combinaisons étaient uniques. Parmi elles, on comptait quatre inversions, dix évidences et cinq pièges différents.

3.3. Procédure expérimentale

Le protocole expérimental se divisait en trois phases dont la procédure était différente. Durant toute l'expérience, le dispositif expérimental était placé sur une table surélevée, en hauteur par rapport au perchoir sur lequel le singe était assis (la procédure se déroulait dans un SAS expérimental identique au précédent, voir figure 2.8). La lentille se situait ainsi à hauteur du regard du singe et les effets potentiels de déformations des bords du cube à travers la lentille étaient ainsi minimisés. Pour passer d'une étape à la suivante, l'individu devait valider le critère de 10 réponses correctes aux illusions (inversions et pièges) sur 12 essais illusions (inversions et pièges) lors de deux sessions consécutives de 24 essais. Si l'individu ne pointait pas dans les 1 min 30 suivant l'avancement des boîtes vers lui à trois reprises au cours de la session ou s'il souhaitait sortir du SAS expérimental, la session était arrêtée et reprise le jour suivant.

3.3.1. Introduction préliminaire des panneaux

L'objectif de la phase d'introduction préliminaire des panneaux était de tester si les singes généralisaient l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.2) lorsque les cubes étaient fixés au centre du panneau, positionné dans la boîte. La procédure de cette phase d'introduction préliminaire des panneaux était donc identique à celle des différentes phases (phase 1, phase 2 intermédiaire ou phase 2 ; voir section 2.2.4) de l'étape 2 de la tâche de discrimination de la taille des cubes, à l'exception que les cubes étaient maintenant fixés au panneau et présentés au sein de chaque boîte. Les panneaux étaient introduits selon l'avancement des individus dans les différentes phases de l'étape 2 de la tâche de discrimination de la taille des cubes (voir section 4 de la Méthode pour plus de détails).

3.3.2. Introduction préliminaire des lentilles

L'objectif de la phase d'introduction préliminaire des lentilles était d'habituer les individus aux nouveaux éléments du dispositif et de les familiariser avec le fait de regarder à travers les lentilles. Deux sessions de 12 essais de la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.2.4.4) étaient réalisées. Cette fois, à la place des cubes seuls, le dispositif entier était présenté. Les cubes étaient fixés sur les panneaux et les panneaux positionnés dans les boîtes. Les caches opaques étaient positionnés au-dessus des boîtes et une lentille non déformante (lentilles =) était placée à l'avant de chacune

des deux boîtes. Ainsi, dans cette phase, la taille des cubes et leur rapport de taille n'étaient pas modifiés.

3.3.3. Phase de démonstration des propriétés des lentilles

L'objectif de cette phase était d'apprendre aux individus les propriétés des trois lentilles optiques (grossissante, rétrécissante et non déformante) à créer des illusions de taille. Dans cette phase, l'individu avait un accès visuel aux deux tailles réelles des cubes mises en jeu, aux types de lentilles utilisées et au positionnement des panneaux dans chaque boîte (Figure 2.12.A). La procédure commençait avec les deux boîtes vides disposées devant l'individu. Deux panneaux étaient placés simultanément dans chacune des boîtes. Deux lentilles étaient glissées simultanément dans l'encoche présente sur la face avant de chaque boîte. Les lentilles étaient retirées et replacées deux fois. Les deux boîtes étaient alors avancées vers l'individu testé pour lui permettre de faire son choix en pointant une des deux boîtes. Si l'individu pointait le cube de taille réelle la plus grande, il obtenait une récompense et la réponse était correcte. Dans le cas contraire, l'individu n'obtenait pas de récompense. À l'issue du choix de l'individu (ou du don de la récompense), les deux panneaux étaient retirés simultanément et montrés à l'individu pendant une seconde avant d'être mis de côté.

3.3.4. Phase de familiarisation avec suivi

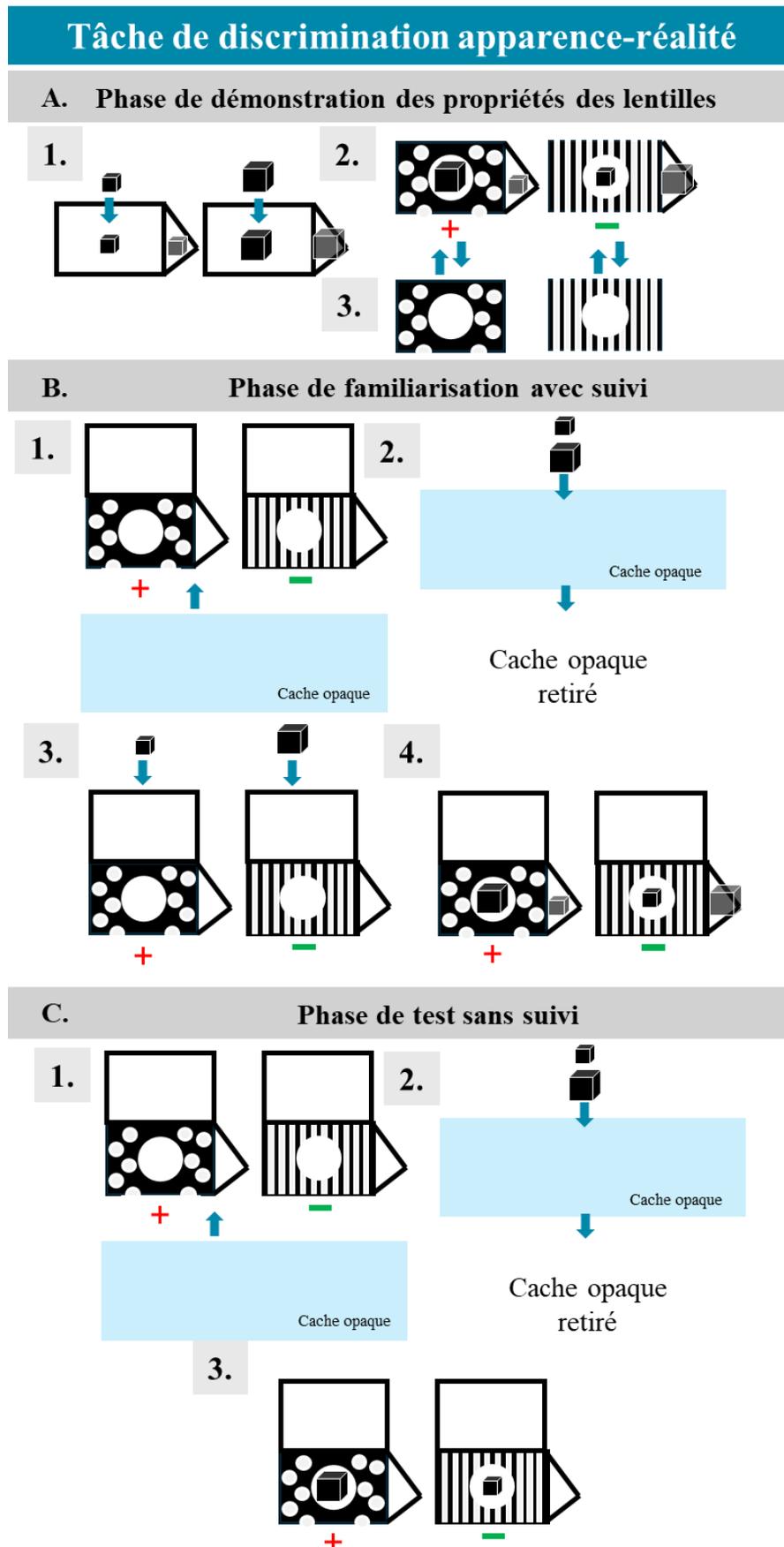
Cette phase était une phase intermédiaire de familiarisation dont le but était de s'assurer que l'individu sache sélectionner le cube de taille réelle la plus grande dans une procédure similaire à celle de la phase qui servira de test (voir la phase suivante : Phase de test sans suivi ; section 3.3.5). Dans cette phase, l'individu avait à nouveau un accès visuel aux deux tailles réelles des cubes mises en jeu, aux types de lentilles utilisées et au positionnement des panneaux dans chaque boîte (Figure 2.12.B). La procédure commençait par une présentation des deux panneaux au sujet. L'expérimentateur présentait les panneaux l'un au-dessus de l'autre, avec la main droite toujours au-dessus de la main gauche, pour éviter que le sujet n'associe la position d'un panneau avec son futur positionnement dans les boîtes. Les panneaux étaient ensuite placés derrière un carton opaque. Les deux boîtes surmontées des lentilles et des caches opaques étaient disposées sur la table, cachées à la vue de l'individu derrière le carton opaque. Le carton opaque était ensuite retiré. Chaque panneau était alors placé au-dessus de la boîte dans laquelle il allait être positionné, puis était placé simultanément dans leur boîte. Les deux boîtes étaient alors avancées vers l'individu pour lui permettre de faire son choix en pointant une des deux

boîtes. Si l'individu pointait le cube de taille réelle la plus grande, il obtenait une récompense et la réponse était correcte. Dans le cas contraire, l'individu n'obtenait pas de récompense. À l'issue du choix de l'individu (ou du don de la récompense), les deux panneaux étaient retirés simultanément et montrés à l'individu pendant une seconde avant d'être mis de côté. Dans cette phase, les individus n'avaient pas besoin de discriminer l'apparence de la réalité pour choisir le cube de taille réelle la plus grande car ils pouvaient suivre des yeux son emplacement.

3.3.5. Phase de test sans suivi

L'objectif de cette phase était de tester la capacité à discriminer les apparences de la réalité des individus. Dans cette phase, l'individu avait à nouveau un accès visuel aux deux tailles réelles des cubes mises en jeu et aux types de lentilles utilisées, mais ne pouvait pas voir dans quelle boîte était positionné les panneaux (Figure 2.12.C). Tout comme la phase précédente, la procédure commençait par une présentation des deux panneaux au sujet. L'expérimentateur présentait les panneaux l'un au-dessus de l'autre, avec la main droite toujours au-dessus de la main gauche, pour éviter que le sujet n'associe la position d'un panneau avec son futur positionnement dans les boîtes. Les panneaux étaient ensuite placés derrière un carton opaque. Les deux boîtes surmontées des lentilles et des caches opaques étaient disposées sur la table, cachées à la vue de l'individu derrière le carton opaque. À l'abri de la vue du sujet, chaque panneau était alors positionné dans une boîte. Le cache opaque était ensuite retiré. Les deux boîtes étaient alors avancées vers l'individu pour lui permettre de faire son choix en pointant une des deux boîtes. De la même façon, si l'individu pointait le cube de taille réelle la plus grande, il obtenait une récompense et la réponse était correcte. Dans le cas contraire, l'individu n'obtenait pas de récompense. À l'issue du choix de l'individu (ou du don de la récompense), les deux panneaux étaient retirés simultanément et montrés à l'individu pendant une seconde avant d'être mis de côté. Dans cette phase, les individus ne pouvaient pas suivre du regard l'emplacement des cubes dans les boîtes. Ils devaient utiliser les propriétés des lentilles apprises précédemment et leur capacité à distinguer l'apparence de la réalité pour choisir le cube de taille réelle la plus grande.

Figure 2.12 : Représentation schématique de la procédure de la tâche de discrimination apparence-réalité



Pour une simplification, les cubes sont représentés seuls et non sur un panneau. Les cubes transparents représentent le cube de taille réelle tel qu'il est positionné dans chaque boîte lorsque ces positions sont connues du singe. La procédure est décrite en prenant pour exemple une illusion d'inversion.

A.1. Les cubes sont placés dans les boîtes. **2.** Les lentilles sont ensuite positionnées. **3.** Elles sont retirées et remises deux fois pour expliciter leurs effets. Les deux boîtes sont ensuite avancées vers le singe pour qu'il fasse son choix.

B.1. Les boîtes surmontées des lentilles et des caches opaques sont présentées au singe, avant d'être cachées par un cache opaque. **2.** Les deux cubes en jeu sont présentés au singe puis le cache opaque est retiré. **3.** Les cubes sont placés dans les boîtes à la vue du singe. **4.** Les deux boîtes sont ensuite avancées vers le singe pour qu'il fasse son choix.

C.1. Les boîtes surmontées des lentilles et des caches opaques sont présentées au singe, avant d'être cachées par un cache opaque. **2.** Les deux cubes en jeu sont présentés au singe puis placés dans les boîtes à l'abri de la vue du singe. **3.** Le cache opaque est retiré et les deux boîtes sont avancées vers le singe pour qu'il fasse son choix.

4. Ajustements de protocole et critères d'inclusion/exclusion des sujets

Un total de 20 macaques de Tonkean et 13 capucins bruns ont participé à la tâche de discrimination de la taille des cubes, toutes phases confondues. Tous les individus n'ont pas participé à toutes les phases des deux étapes de cette tâche, selon leur niveau de validation du critère pour passer d'une phase à l'autre, leur disponibilité, et les ajustements de protocole (Tableau 1, Figure 2.13). Aucun individu n'a participé à la tâche de discrimination apparence-réalité en dehors des phases préliminaires d'introduction des panneaux et des lentilles.

4.1. Sujets inclus/exclus dans l'étape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt

L'étape 1 de la tâche de discrimination de la taille des cubes a été menée jusqu'au bout exclusivement chez les macaques de Tonkean (groupes M1 et MF1, Tableau 2.5). Quelques capucins bruns ont commencé l'étape 1 (Tableau 2.5), mais pour des raisons logistiques, le groupe MF2 de capucins bruns n'était pas disponible pour réaliser l'entièreté de la tâche, et dans une contrainte de temps, ils ont directement été inclus dans l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand avec les nouveaux cubes. Ainsi, 20 macaques de Tonkean et sept capucins bruns ont participé à l'étape 1 (Figure 2.13). Les macaques de Tonkean ayant atteint le critère de réussite (10/12 réponses correctes sur trois sessions consécutives) sont passés de la phase 1 à la phase 2 en 79,4 essais en moyenne, de la phase 2 à la phase 3 en 44,5 essais, de la phase 3 à la phase 4 en 68,7 essais et de la phase 4 à la phase 5 en 36 essais.

Tableau 2.5 : Participation des individus aux différentes tâches cognitives (du chapitre 2)

Individus							Etape 1 : Détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt					Etape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand		
Nom Individus	Nom abrégé	Sexe	Espèce	Date de naissance	Groupe	Collection de données	Phase 1 : Apprentissage associatif	Phase 2 : Généralisation avec petits ratios	Phase 3 : Détermination de la fraction de Weber	Phase 4 : Performance au ratio d'intérêt	Phase 5 : Discrimination des plus grands ratios	Phase 1 : Apprentissage associatif	Phase 2 intermédiaire : Généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes	Phase 2 : Généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes
Abricot	Abr	M	Tonkean	14/05/2013	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X	X	X	X	X		X
Alaryc	Ala	M	Tonkean	19/03/2013	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X	X					
Barnabe	Bar	M	Tonkean	05/12/2014	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		X
Berence	Ber	F	Tonkean	13/11/2014	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		
Cesar	Ces	M	Tonkean	05/06/2015	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X	X		X	X		X
Dory	Dor	F	Tonkean	22/03/2016	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X			X	X		X
Eric	Eri	M	Tonkean	28/03/2017	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X				X		X
Ficelle	Fic	F	Tonkean	21/02/2018	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		
Lady	Lad	F	Tonkean	11/10/1997	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X							
Lassa	Las	F	Tonkean	06/04/2011	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X	X			X		X
Nema	Nem	F	Tonkean	05/01/2011	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X				X		
Neris	Ner	F	Tonkean	15/01/1999	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X				X		
Olli	Oll	M	Tonkean	29/11/2010	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		X
Paichouli	Pat	M	Tonkean	17/07/2011	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X	X	X		X	X		X
Wallace	Wal	M	Tonkean	29/05/2007	M1	26/04/2022 - 03/11/2022	X	X	X	X	X	X		X
Walt	Wat	M	Tonkean	24/10/2007	M1	26/04/2022 - 03/11/2022	X	X	X	X	X	X		X
Yang	Yan	M	Tonkean	10/04/2009	M1	26/04/2022 - 03/11/2022	X	X	X	X	X	X		X
Yannick	Yann	M	Tonkean	11/11/2009	M1	26/04/2022 - 03/11/2022	X	X	X	X	X	X		
Yin	Yin	F	Tonkean	12/07/2009	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		
Yoh	Yoh	F	Tonkean	23/07/2009	MF1	02/05/2022 - 10/11/2022	X					X		
Boo	Boo	M	Capucin brun	20/08/2019	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X					X		
Capuche	Cap	F	Capucin brun	30/07/2015	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X	X				X		X
Conan	Con	M	Capucin brun	01/10/2015	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X					X		X
Darwinne	Dar	F	Capucin brun	27/12/2016	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		X
Doriana	Dor	F	Capucin brun	03/11/2016	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		
Eclipse	Ecl	F	Capucin brun	27/11/2017	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		X
Einstein	Ein	M	Capucin brun	31/07/2017	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X					X		X
Falafel	Fal	M	Capucin brun	26/03/2018	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X	X				X		X
Garcia	Gar	M	Capucin brun	19/07/2012	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		
Google	Goo	F	Capucin brun	21/08/2019	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		X
Koli	Kol	F	Capucin brun	08/10/2012	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X					X		X
Litchi	Lit	F	Capucin brun	17/04/2009	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022						X		X
Willow	Wil	F	Capucin brun	09/08/2007	MF2	14/06/2024 - 19/10/2022	X					X		X

4.2. Sujets inclus/exclus dans l'étape 2 : Apprentissage à sélectionner le cube le plus grand

L'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand (nouveaux cubes) de la tâche de discrimination de la taille des cubes a été conduite chez les macaques de Tonkean (groupe MF1 et M1) et les capucins bruns (groupe MF2). Plusieurs critères d'inclusion ou d'exclusion des individus dans les différentes phases de l'étape 2 sont décrits du fait d'ajustements du protocole.

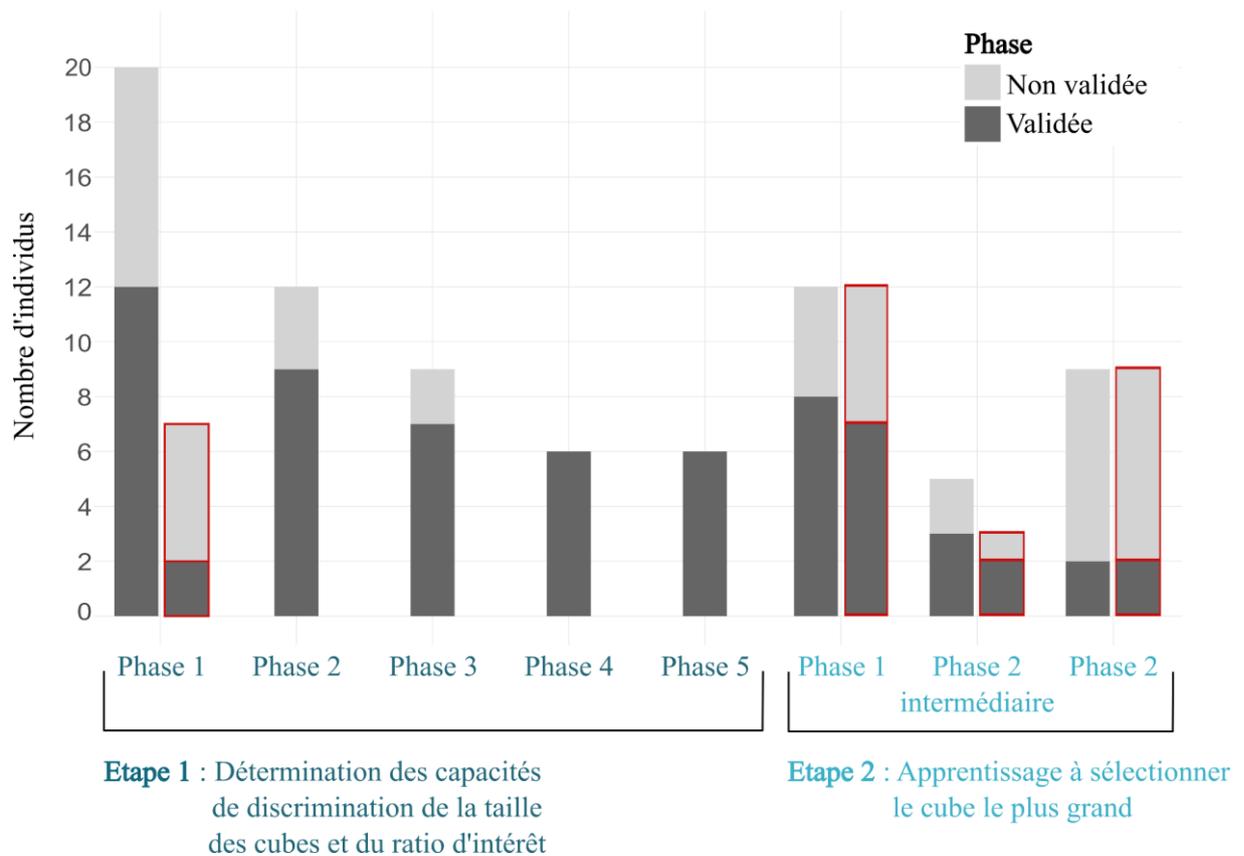


Figure 2.13 : Nombre d'individus des deux espèces ayant participé aux différentes phases de la tâche de discrimination de la taille des cubes

La couleur gris foncé indique le nombre d'individus ayant validé une phase selon le critère de 10/12 réponses correctes lors de trois sessions consécutives dans la majorité des phases (voir variation de ce critère détaillée section 4 en fonction des exceptions pour certaines phases et individus). La couleur gris clair indique le nombre d'individus ayant participé à la phase mais sans la valider. Les barres non encadrées représentent les données concernant les macaques de Tonkean. Les barres encadrées en rouge représentent les données concernant les

En effet, le groupe M1 de macaques de Tonkean ainsi que les capucins bruns qui apprenaient le plus vite ont servi de groupe pilote tout au long de la tâche. Ces individus ont donc participé à la majorité des phases et ont été les premiers à tester des ajustements de protocole destinés à améliorer l'apprentissage et à introduire les nouveaux éléments du dispositif (notamment les panneaux décrits aux sections 3.1 et 3.3.1) nécessaires à la tâche de discrimination apparence-réalité. Au cours de la conduite de l'étape 2, l'individu Olli est passé du groupe MF1 au groupe M1.

4.2.1. Ajustement des phases : description générale

Les individus ont participé à l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand, quelle que soit leur participation à l'étape 1 de détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt. 15 macaques de Tonkean et 13 capucins bruns ont participé à l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand (nouveaux cubes). Trois individus du groupe M1 (Yak, Wal, Wat) ont commencé l'étape 2 directement à la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes, car on a supposé une généralisation possible de la tâche de discrimination de la taille des cubes, des cubes utilisés à l'étape 1 à ceux utilisés à l'étape 2 (Tableau 2.6). Tous les individus du groupe MF1 et MF2 ont commencé l'étape 2 par la phase 1 d'apprentissage associatif. Hormis les trois individus précédemment cités du groupe M1, seuls les individus ayant validé (critère défini de 10/12 réponses correctes lors de trois sessions consécutives) la phase 1 d'apprentissage associatif de l'étape 2 étaient inclus dans la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes et dans la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes.

Cependant, tous les individus n'ont pas participé à la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes et il n'était pas nécessaire de valider cette phase 2 intermédiaire pour participer à la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes. En effet, la phase 2 intermédiaire a été interrompue pour ceux qui l'avaient commencée dans un souci d'ajuster le protocole, pour éviter que les sujets ne développent des stratégies de réponse basées sur d'autres heuristiques que la comparaison de taille. Dans la phase 2 intermédiaire, chaque cube n'avait pas la même probabilité d'être récompensé ou non. Les singes pouvaient donc résoudre la tâche en se basant sur une autre heuristique que la comparaison de taille, à savoir le calcul de la probabilité que chaque cube a d'être récompensé. Par exemple, si l'on utilisait uniquement trois tailles de cube, le plus grand

gagnerait tout le temps et le petit jamais. Une logique similaire pouvait être appliquée par les singes face aux sept tailles de cube rencontrées deux à deux. Dans la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes, en dehors du cube le plus grand et du cube le plus petit, chaque taille de cube avait autant de chances d'être récompensée ou non.

4.2.2. Ajustement du dispositif de panneaux : description générale

Le dispositif de panneau (dispositif de la tâche de discrimination apparence-réalité décrit aux sections 3.1 et 3.3.1) a été introduit à différents moments selon les groupes et les individus.

Lorsque les panneaux étaient introduits lors de la phase 1 d'apprentissage associatif de l'étape 2 de la tâche de discrimination de la taille des cubes, les boîtes et les panneaux étaient progressivement présentés selon deux alternatives. Soit une moitié de la session (six essais) était réalisée sans l'utilisation des panneaux (voir section 2.2.4.2) et l'autre moitié était réalisée avec le dispositif de boîtes et panneaux de la tâche de discrimination apparence-réalité (section 3.3.1). Lorsqu'un maximum d'une faute dans les six essais comportant les panneaux était présent, la session suivante était réalisée entièrement avec le dispositif des panneaux. Soit les sujets réalisaient une session de phase 1 d'apprentissage associatif sans le dispositif des panneaux. Si au cours d'une session, le sujet faisait au moins 10 réponses correctes sur les 12 essais, la session suivante de la phase 1 était réalisée entièrement avec le dispositif des panneaux. Lorsque le critère de 10/12 réponses correctes était réalisé sur deux sessions consécutives réalisées avec le dispositif des panneaux, le sujet pouvait passer à la phase suivante.

4.2.3. Participation des individus aux différentes phases selon l'ajustement du dispositif de panneaux

Pour les macaques de Tonkean du groupe M1 (incluant Olli) faisant office de groupe pilote, plusieurs cas de figures ont eu lieu pour s'adapter à chaque individu. L'introduction des panneaux s'est faite à différents moments. De même, l'interruption de la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes a conduit à une chronologie des phases différente pour chaque individu, récapitulée ci-dessous (Tableau 2.6).

Tableau 2.6 : Nombre d'essais réalisés par phase chez les macaques de Tonkean du groupe M1

Phases	Phase 1	Phase 2 intermédiaire	Phase 1	Phase 2 intermédiaire	Phase 2
Panneaux ?	NON	NON	OUI	OUI	OUI
Individus					
Olli	36	65	30	NA	95
Wallace	NA	67	135	NA	61
Walt	NA	60	60	36	132
Yang	36	48	12	66	144
Yannick	NA	86		24	24

En vert sont représentées les phases validées selon leurs critères propres et en rouge les phases non validées.

Le groupe M1 présentant la plus grande variation dans l'introduction des panneaux et présentant le plus de données avec ou sans panneaux dans des phases équivalentes, l'analyse de l'effet du panneau sur les performances n'a été réalisée que sur les données du groupe M1.

Pour les macaques de Tonkean du groupe MF1, les panneaux ont été introduits directement lors de la phase 1 d'apprentissage associatif de l'étape 2. Les macaques de Tonkean du groupe MF1 ayant atteint le critère de réussite sont passés de la phase 1 à la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes en 39,7 essais en moyenne (N=7). Aucun individu du groupe MF1 n'a participé à la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes.

Les capucins bruns du groupe MF2 ayant atteint le critère de réussite à la phase 1 sont passés de la phase 1 à 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes sans le dispositif de panneaux en 40 essais (N=8). Les panneaux ont été introduits en phase 2 intermédiaire pour trois capucins bruns (Cap, Con, Fal). Pour les autres individus, les panneaux ont été introduits en phase 1. Ces 3 individus sont passés de la phase 1 à 2 de généralisation avec une taille d'écart entre deux cubes en 42 essais (N=3, avec panneau). Deux individus ne sont plus venus et n'ont pas poursuivi l'entraînement en phase 2 de généralisation avec une taille d'écart entre deux cubes.

5. Analyses

Pour comprendre les performances d'apprentissage dans la tâche de discrimination de la taille des cubes et ces différentes phases, nous avons effectué différents modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) en utilisant une famille binomiale et une fonction de lien *logit* ainsi qu'en mettant l'identité des individus en facteur aléatoire, à l'aide du logiciel R.

Afin de déterminer si la loi de Weber était vérifiée dans la tâche de discrimination de la taille des cubes, quand toutes les tailles de cubes étaient mises en jeu, nous avons réalisé un GLMM sur les données de la phase 3 de détermination de la fraction de Weber pour tester si la capacité à discriminer les deux tailles de cubes était influencée par leur différence de taille ou leur rapport de taille (modèle 1). Nous avons basé notre méthode d'analyse de l'influence de la loi de Weber sur l'étude de Caves et Kelley (Caves & Kelley, 2023).

Modèle (1) Grand cube choisi ~ Ratio.Taille.Weber + Diff.Taille.Weber + (1|Individu)

Où :

$$\text{Ratio.Taille.Weber} = \frac{\text{Taille d'arête du cube le plus petit de la paire}}{\text{Taille d'arête du cube le plus grand de la paire}}$$

$$\text{Diff.Taille.Weber} = \text{Taille d'arête du cube le plus petit de la paire} - \text{Taille d'arête du cube le plus grand de la paire}$$

Afin de calculer la fraction de Weber des macaques de Tonkean, nous avons réalisé un deuxième GLMM sur les données de cette même phase 3 testant l'influence du rapport de taille sur leur performance à discriminer deux tailles de cubes (modèle 2). En représentant graphiquement les données prédites par le modèle, nous pourrions approximer une fraction de Weber du groupe de macaques de Tonkean.

Modèle (2) Choix du cube de droite ~ Ratio.Taille.Weber + (1|Individu)

Afin de tester si les choix des singes en phase 3 de détermination de la fraction de Weber (section 2.1.5.4) et en phase 5 de discrimination des plus grands ratios de l'étape 1 de détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.1.5.6) étaient également influencés par la différence de probabilité que le choix d'un cube soit récompensé au cours de ces phases, nous avons testé l'effet du rapport de taille d'arête des cubes et de la différence de probabilité que le choix d'un cube soit récompensé (modèle 3).

Les différentes variables ont été calculées de la façon suivante :

Rapport de taille entre deux cubes (arbitrairement entre le cube de droite et celui de gauche) :

$$\text{Ratio.Taille} = \frac{\text{Taille d'arête du cube de droite}}{\text{Taille d'arête du cube de gauche}}$$

Différence de probabilité que le choix d'un cube soit récompensé (arbitrairement entre le cube de droite et celui de gauche) au sein d'une phase :

$$\text{Diff.Proba} = \frac{\text{Nombre de fois que le cube de droite gagne}}{\text{Nombre de présentation du cube de droite}} - \frac{\text{Nombre de fois que le cube de gauche gagne}}{\text{Nombre de présentation du cube de gauche}}$$

La différence de probabilité de récompense variait entre -1 et 1.

Modèle (3) Choix du cube de droite \sim Ratio.Taille + Diff.Proba + (1|Individu)

De par l'entraînement des individus à choisir le cube le plus grand et l'absence de signes distinctifs entre les cubes autres que leurs tailles, nous prédisons que les choix des individus seront majoritairement influencés par le rapport de taille des cubes.

De la même façon, afin de savoir si la différence de probabilité que le choix d'un cube soit récompensé a influencé l'apprentissage des singes en phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.2.4.3), nous avons appliqué le modèle (3) aux données de cette phase. Nous prédisons que le rapport de taille et la probabilité de chaque cube à être récompensé ont pu influencer le choix des individus.

Afin de comprendre ce qui a influencé le choix des macaques de Tonkean du groupe M1 et des capucins bruns en phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand de la tâche de discrimination de la taille des cubes (section 2.2.4.4), nous avons réalisé un GLMM étudiant l'effet du rapport de taille des deux cubes et de la différence de probabilité de chaque cube à être récompensé apprise en dans la phase précédente 2 intermédiaire (modèle 4).

Modèle (4) Choix du cube de droite \sim Ratio.Taille + Diff.Proba(phase 2 intermédiaire) + (1|Individu)

Les deux groupes ayant participé à la phase 2 intermédiaire avant la phase 2, nous prédisons que leurs choix pourraient être influencés par la probabilité que chaque cube a d'être récompensé en phase 2 intermédiaire (voir détails section 4.2.1). Le rapport de taille entre les cubes étant quasi constant, nous ne prédisons pas d'effet du rapport de taille. La probabilité que chaque cube a d'être récompensé dans la phase 2 (sauf la plus petite et la plus grande taille) étant équivalente, nous ne testons pas son effet.

Enfin, pour étudier l'effet de la mise en place du panneau au cours de l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand chez le groupe M1 de macaques de Tonkean, nous avons réalisé un GLMM regardant l'effet de la présence du panneau lors de l'essai (0 ou 1) et l'effet de la phase (phase 2 intermédiaire ou phase 2) sur la performance de l'individu (choix pour le plus grand cube, 0 ou 1 ; modèle 5).

Modèle (5) Grand cube choisi \sim Panneau + Phase + (1|Individu)

Nous prédisons que l'introduction du panneau et le changement de phase ont négativement influencé la performance des individus.

Résultats

1. Validation de la tâche de discrimination de la taille des cubes

Pour pouvoir participer à la tâche de discrimination apparence-réalité, les individus devaient valider la dernière phase de la tâche de discrimination de la taille des cubes avec l'utilisation du dispositif des panneaux et des boîtes. Ils devaient choisir le panneau présentant le cube le plus grand dans au moins 10 essais sur 12 lors de trois sessions consécutives à la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes, à l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand.

Chez les macaques de Tonkean du groupe M1, aucun des cinq individus n'a validé le critère. Un seul individu (Yak) a obtenu 100% d'essais corrects mais a réalisé seulement 24 essais, en dessous du minimum requis. Quatre individus de ce groupe n'ont pas réussi à valider le critère malgré une moyenne de 91,2 essais totaux réalisés par individu.

Chez les macaques de Tonkean du groupe MF1, seul un individu a validé le critère (Abr) en 36 essais. Malgré leurs performances prometteuses (moyenne de 70% de réussite, pour 110 essais réalisés, n=5), cinq individus n'ont pas effectué assez d'essais afin de pouvoir valider le critère.

Chez les capucins bruns du groupe MF2, seuls deux individus ont validé le critère en 62 essais en moyenne (Fal, Con). Trois individus n'ont pas validé en raison d'un nombre d'essais total réalisés insuffisant (en moyenne 26 essais par individu). Enfin, quatre individus n'ont pas validé cette phase après une moyenne de 76 essais réalisés par individu.

Le nombre d'individus ayant validé la tâche de discrimination de taille des cubes étant trop peu nombreux et le temps imparti à cette expérience étant écoulé, aucun individu n'a réalisé la tâche de discrimination apparence-réalité.

2. Analyses de l'influence de plusieurs facteurs sur l'apprentissage de la tâche de discrimination de la taille des cubes

2.1. Résultats de l'étape 1 : détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt

2.1.1. Facteurs influençant les performances en phase 3 : détermination de la fraction de Weber

La modélisation du choix du plus grand cube (succès) en fonction du rapport de taille ou de la différence de taille nous a permis de tester l'application de la loi de Weber et de déterminer la fraction de Weber des macaques de Tonkean. Les résultats du GLMM (1) montrent que le rapport de taille est significativement corrélé négativement à la capacité des individus à distinguer deux tailles de cubes, contrairement à la différence de taille (Tableau 2.7).

Tableau 2.7 : Résultats du modèle 1 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de taille sur la capacité à discriminer deux tailles de cubes au cours de la phase 3 de détermination de la fraction de Weber (étape 1)

Choix du cube le plus grand			
Effet	Estimate \pm SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
Intercept	2.13 \pm 0.22	9.57	0.19
Ratio.Taille	-1.75 \pm 0.60	-2.91	0.004
Diff.Taille	-0.67 \pm 0.64	-1.05	0.29

Les résultats du GLMM testant l'influence du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre les deux tailles de cubes présentés montrent que la prise de décision des individus a été significativement influencée seulement par le rapport de taille des deux cubes (Tableau 2.8).

Tableau 2.8 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 3 de détermination de la fraction de Weber (étape 1)

Cube choisi			
Effet	Estimate ± SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
Intercept	0.22 ± 0.16	1.42	0.16
Ratio.Taille	1.96 ± 0.70	2.84	0.005
Diff.Proba	0.50 ± 0.64	0.78	0.43

D'après le graphique, le plus grand ratio de taille que les macaques sont capables de distinguer avec un taux de réussite de 80% est d'environ 0.85, soit une fraction de Weber de 0.15 (Figure 2.14).

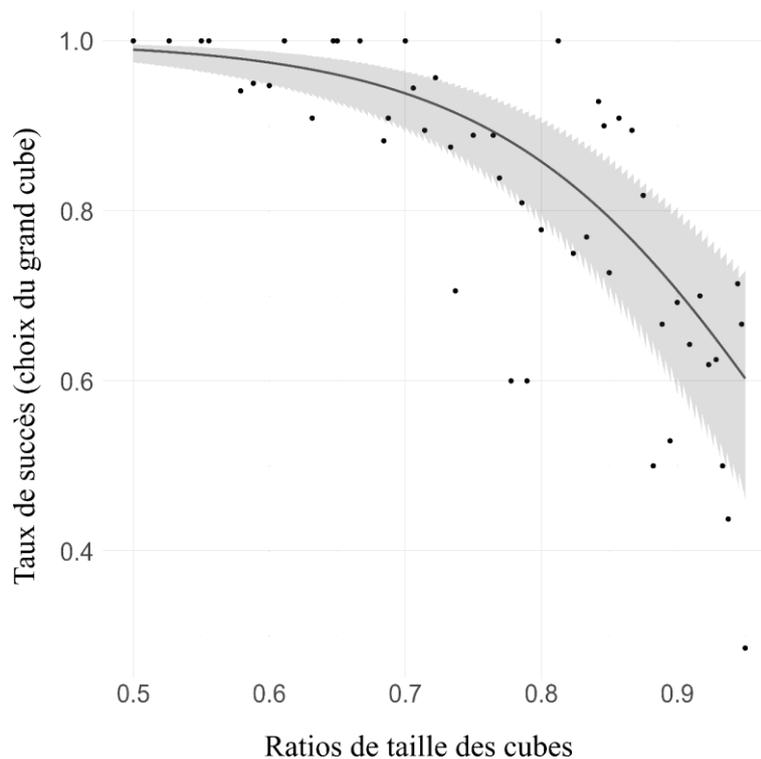


Figure 2.14 : Taux de succès en fonction du ratio de taille d'arête des cubes (n=9) en phase 3 détermination de la fraction de Weber

Les points représentent le taux de succès moyen par ratio de taille présenté (n = 9 individus). La courbe noire représente la prédiction du meilleur modèle GLMM d'ajustement de l'influence du ratio de taille (variable explicative) sur le taux de succès (variable fixe) avec un effet aléatoire de l'identité de l'individu, avec une fonction de lien logit et pour famille binomiale (modèle 2). La zone grisée représente l'erreur standard prédite par le modèle.

2.1.1. Test de la performance au ratio d'intérêt (phase 4)

Dans toutes les paires testées ayant pour ratio le ratio d'intérêt 0.77, la performance moyenne se situe au-dessus du seuil de 80% de réussite (Figure 2.15).

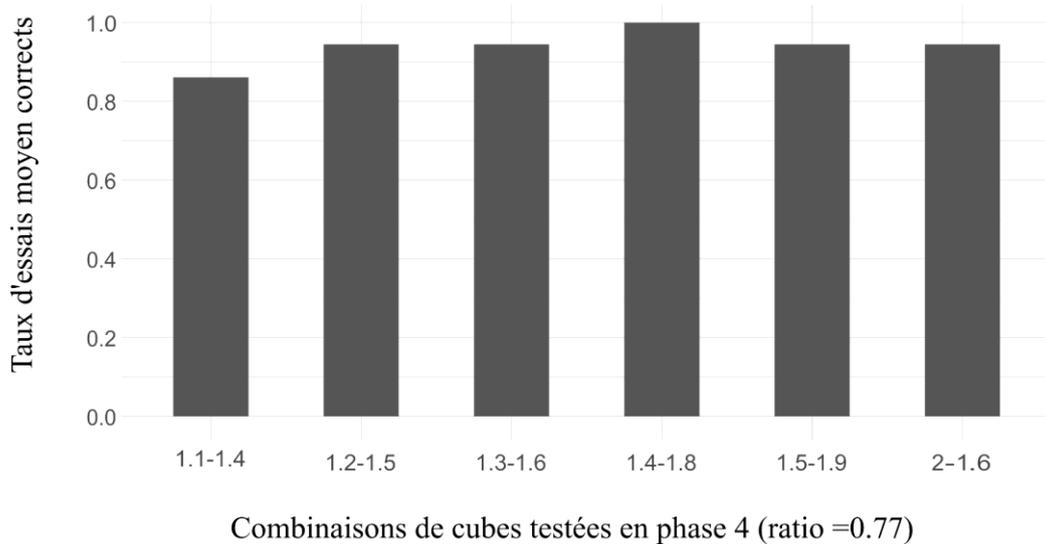


Figure 2.15 : Taux moyen d'essais corrects en fonction des combinaisons de cubes testées au ratio d'intérêt (0.77) en phase 4

2.1.2. Facteurs influençant les performances en phase 5 : Discrimination des plus grands ratios

L'exploration de la discrimination de la taille des cubes à des ratios très élevés montre une influence significative du rapport de taille des cubes, mais pas de leur probabilité à être récompensés sur le choix des individus (Tableau 2.9).

Tableau 2.9 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 5 de discrimination des plus grands ratios (étape 1)

Effet	Cube choisi		
	Estimate ± SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
Intercept	0.26 ± 0.17	1.53	0.13
Ratio.Taille	0.65 ± 0.18	3.57	< 0.01
Diff.Proba	0.18 ± 0.2	0.95	0.34

2.2. Résultats de l'étape 2 : apprentissage à sélectionner le cube le plus grand

2.2.1. Facteurs influençant les performances en phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes

Les résultats du GLMM testant l'influence du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes en phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart montrent que la prise de décision des individus a été significativement influencée par le rapport de taille des deux cubes chez les macaques de Tonkean et chez les capucins bruns (Tableau 2.10).

Tableau 2.10 : Résultats du modèle 3 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'être récompensé entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart entre deux cubes (étape 2) chez les macaques de Tonkean et capucins bruns

Effet	Cube choisi		
	Estimate \pm SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
Macaque de Tonkean			
Intercept	0.29 \pm 0.28	1.03	0.30
Ratio.Taille	1.99 \pm 0.30	6.73	< 0.01
Diff.Proba	-0.17 \pm 0.23	-0.75	0.45
Capucins bruns			
Intercept	-0.42 \pm 0.36	-1.17	0.24
Ratio.Taille	2.01 \pm 0.50	4.0	< 0.01
Diff.Proba	-0.06 \pm 0.40	0.16	0.87

2.2.2. Facteurs influençant les performances en phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes

Les résultats du GLMM montrent que le choix des individus en phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes était influencé par le ratio de taille des deux cubes chez les macaques de Tonkean et les capucins bruns malgré sa faible variation. Cependant, contrairement à nos prédictions, le déséquilibre des probabilités de succès apprises pendant la phase 2 intermédiaire n'a pas eu d'influence sur le comportement des individus en phase 2 (Tableau 2.11).

Tableau 2.11 : Résultats du modèle 4 (GLMM) de l'effet du rapport de taille et de la différence de probabilité d'avoir été récompensé à la phase précédente (phase 2 intermédiaire) entre deux cubes sur le cube choisi au cours de la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart entre deux cubes (étape 2) chez les macaques de Tonkean et capucins bruns

Cube choisi			
Effet	Estimate \pm SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
<hr/>			
Macaque de Tonkean			
Intercept	0.92 \pm 0.27	3.43	0.0006
Ratio.Taille	1.60 \pm 0.20	8.14	< 0.01
Diff.Proba	-0.23 \pm 0.17	-1.33	0.18
<hr/>			
Capucins bruns			
Intercept	0.05 \pm 0.30	0.16	0.88
Ratio.Taille	1.30 \pm 0.18	7.35	< 0.01
Diff.Proba	0.02 \pm 0.17	0.147	0.88

2.2.3. Influence du panneau et du changement de phase sur la performance du groupe pilote M1

Les résultats montrent que la présence du panneau diminue significativement la performance à choisir le plus grand des deux cubes, mais que la phase n'a pas d'effet significatif sur la performance.

Tableau 2.12 : Résultats du modèle 5 (GLMM) de l'effet de la présence du panneau et de la phase (2 intermédiaire ou 2) sur la capacité à discriminer deux tailles de cubes au cours de la phase 2 intermédiaire de généralisation avec plus d'une taille d'écart et au cours de la phase 2 de généralisation avec une seule taille d'écart (étape 2) chez les macaques de Tonkean du groupe M1

Choix du cube le plus grand			
Effet	Estimate \pm SE	<i>z-value</i>	<i>p</i>
Intercept	1.52 \pm 0.15	10.3	<2e-16
Phase	0.25 \pm 0.21	1.19	0.24
Panneau	-0.61 \pm 0.24	-2.61	0.009

Discussion

Dans cette étude, l'objectif initial était de tester la capacité des macaques de Tonkean et des capucins bruns à discriminer les apparences de la réalité dans une illusion de taille. Cette expérience nécessitait donc d'apprendre aux sujets le fonctionnement d'une lentille grossissante, rétrécissante et non déformante permettant la réalisation de l'illusion. L'illusion de taille était appliquée à sept objets cubiques ne différant que par leur taille. Une tâche de discrimination de la taille des cubes a donc été réalisée avant la tâche de discrimination apparence-réalité. La tâche de discrimination de la taille des cubes avait un double objectif : d'une part, déterminer un ratio de taille de cubes constant entre les sept cubes, facilement discriminable et répondant aux différentes contraintes imposées par l'utilisation des lentilles. D'autre part, entraîner les singes à choisir le plus grand des deux cubes parmi différentes combinaisons de cubes présentées deux à deux.

Les résultats ont montré que la capacité des macaques de Tonkean à discriminer deux tailles de cubes variait en fonction du rapport de taille des cubes, suivant le principe du traitement proportionnel de la loi de Weber. Ces résultats sont cohérents avec la littérature et confirment que le traitement proportionnel est un mécanisme cognitif très conservé au cours de l'évolution (Agrillo et al., 2016; Bullough et al., 2023). Nos analyses et les tailles de cubes utilisées ne nous permettaient pas de déterminer une fraction de Weber précise témoignant de la plus petite différence de taille que les macaques de Tonkean étaient capables de discriminer. Cependant, une estimation de la fraction de Weber au niveau du groupe a montré que le plus grand ratio de taille discriminé avec un taux de réussite de 80% était de 0.85. Les macaques de Tonkean auraient donc une fraction de Weber de 0.15 pour discriminer des tailles. En comparaison, les macaques à longue queue ont une fraction de Weber de 0.08 (Schmitt et al., 2013). Cette différence de fraction de Weber entre ces deux espèces peut s'expliquer par des différences méthodologiques entre les études. En effet, dans l'étude de Schmitt et ses collaborateurs, de plus grands ratios de taille ont été testés. Notre objectif ayant été simplement d'approximer les capacités de discrimination de taille au niveau du groupe, pour des tailles absolues de cubes qu'il était possible d'utiliser dans la tâche de discrimination apparence-réalité, le protocole ne nous permettait pas de tester les capacités maximales de discrimination de taille des macaques de Tonkean. Les macaques de Tonkean semblent donc avoir des capacités de discrimination de taille comparables à celles des macaques à longue queue et aussi

des babouins, mais il semble nécessaire de tester à nouveau cette capacité en utilisant des ratios plus grands et en augmentant le nombre d'essais réalisés.

L'établissement de la capacité à discriminer des ratios aussi grands que 0.88 nous a permis de sélectionner un ratio de taille facilement discriminable égal à 0.77 qui serait constant entre chaque taille des nouveaux cubes utilisés dans la tâche de discrimination apparence-réalité. Cependant, la majorité des individus n'est pas parvenue à discriminer les sept tailles de cubes avec un taux de réussite moyen de 83% lors de l'étape 2 de la tâche de discrimination de la taille des cubes. Plusieurs raisons peuvent expliquer l'échec de cet apprentissage, qui nous a conduits à ne pas poursuivre avec la tâche de discrimination apparence-réalité.

Les individus qui n'ont pas réussi à valider la tâche de discrimination de taille des cubes étaient soit des individus qui n'avaient pas fait assez d'essais, soit des individus qui n'avaient toujours pas validé le critère de réussite malgré un très grand nombre d'essais effectués. Le trop grand nombre d'essais réalisés d'une tâche très similaire (nombreuses phases d'apprentissage similaires) a pu conduire à une baisse de motivation des individus testés. En effet, les plus mauvaises performances étaient notées dans le groupe de mâles M1, ayant servi de groupe pilote. De plus, ces individus étaient parmi les plus âgés des individus testés, or il a été montré que l'âge diminue la motivation et la performance des macaques testés dans des tâches de cognition physique (Almeling et al., 2016a). La baisse de motivation des individus pourrait également s'expliquer par le passage de la phase 2 intermédiaire mettant en jeu des combinaisons avec des ratios plus faibles, donc plus facilement distinguables, à la phase 2 impliquant uniquement des combinaisons de cubes d'un ratio de taille de 0.77. Alors que dans la phase 2 intermédiaire, seulement quelques combinaisons de tailles étaient plus difficiles à distinguer, la phase 2 présentait des combinaisons de difficulté similaire. Le coût cognitif de la phase 2 aurait donc pu paraître plus important pour certains individus, diminuant leur performance.

Néanmoins, les résultats sur le groupe de mâles M1 ne semblent pas montrer d'influence de la phase sur la performance. En revanche, l'ajout du dispositif de panneaux sur lesquels étaient fixés les cubes a contribué à diminuer significativement la performance des individus du groupe de macaques M1. Dans ce groupe, le dispositif de panneau a été introduit à différents moments selon l'avancement des individus dans la tâche d'apprentissage. Alors que nous avons supposé que les individus allaient généraliser la tâche apprise précédemment aux cubes fixés sur les panneaux, la plupart des macaques de Tonkean du groupe M1 et des capucins du groupe M2 ne semblent pas avoir compris qu'il s'agissait du même dispositif. Les humains et les PNH

ne semblent pas posséder exactement les mêmes processus de catégorisations perceptives. Par exemple, les babouins ne semblent pas sensibles à l'illusion d'Ebbinghaus contrairement aux humains, potentiellement du fait de différences de regroupement et de catégorisation des stimuli visuels mis en jeu dans cette illusion (Parron & Fagot, 2007). Ainsi, alors que les cubes sur les panneaux nous paraissaient être des stimuli très similaires aux cubes seuls, les macaques et les capucins ne semblent pas avoir perçu ces stimuli de la même façon que les expérimentateurs.

Les difficultés d'apprentissage des individus à la tâche de discrimination de taille des cubes ont révélé certaines limites dans le protocole. Le critère de réussite imposé était peut-être trop strict. En effet, la plupart des études établit un critère de 10/12 essais corrects lors de seulement deux sessions consécutives. La tâche de discrimination apparence-réalité nécessitant un apprentissage complexe du dispositif des lentilles, nous voulions nous assurer que la tâche de discrimination de taille était parfaitement comprise pour éviter tout biais ultérieur. De plus, la réalisation de cette tâche de discrimination de taille avec au départ l'entièreté du dispositif (boîtes et panneaux, ainsi que lentilles non déformantes) aurait permis de diminuer les problèmes de généralisation de la tâche rencontrés dans cette étude et aurait peut-être conduit à de meilleures performances.

Enfin, la mise en place d'un protocole testant la capacité de discrimination apparence-réalité utilisant un dispositif plus écologique basé sur l'occultation partielle d'objet mettrait en jeu un dispositif peut-être plus simple et permettrait sûrement d'augmenter les chances d'obtenir des résultats positifs (Karg et al., 2014). Cependant, un tel protocole ne permettant pas le suivi des positions des objets réels impliqués dans l'illusion reste encore à établir.

Dans la suite de ces travaux de thèse, nous nous sommes donc tournés vers l'étude de la prise de perspective visuelle d'autrui dans un protocole plus écologique et ne mettant en jeu que peu de capacités d'apprentissage. Dans cette étude, nous avons investigué la flexibilité des capacités de prise de perspective visuelle de niveau 1 lorsqu'elle devait être utilisée en interaction avec d'autres capacités cognitives du domaine non social et social : la capacité à faire des inférences statistiques et la capacité à attribuer une préférence à autrui. Ces deux capacités prérequis à l'étude de la prise de perspective visuelle dans ce contexte ont donc d'abord été investiguées par respectivement une étude expérimentale et une revue de la littérature. Le prochain chapitre s'intéresse donc aux capacités d'inférences statistiques chez les macaques de Tonkean.

Chapitre 3 : Étude des capacités d'inférences statistiques chez le macaque de Tonkean

Article 1 : Inférences statistiques intuitives chez le macaque de Tonkean

(soumis au journal Cognition)

Intuitive statistical inferences in Tonkean macaques

Beaud Alice^{a,b}, Detourbet Alyzé^{a,b}, Ballesta Sébastien^{a,b,*}, Meunier Hélène^{a,b,*}

^a Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Université de Strasbourg, Strasbourg, France

^b Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

* These authors have contributed equally to this study

Corresponding author:

Alice Beaud

Highlights

- Tonkean macaques make intuitive statistical inferences from population to sample
- Some individuals appear to be sensitive to quantities but not proportions
- Some macaques flexibly reason on quantities and/or proportions depending on context
- Our results support that intuitive statistical abilities are shared in primate taxa

Abstract

In a changing environment, making predictions about probabilistic events from few observational facts has ecological relevance for many species. Recent research has shown that preverbal infants, great apes, and capuchins (*Sapajus spp.*) were able to reason about proportions to predict the nature of single item randomly sampled from two populations. Recent studies involving Afro-Eurasian monkeys (*Macaca fascicularis* and *M. mulatta*) brought contradictory results about whether macaques relied on proportions or other choice heuristics to make intuitive inferences. To provide additional information on the evolutionary origins of this skill and overcome methodological concerns from previous studies, we assessed the ability of Tonkean macaques (*M. tonkeana*) to consider proportions in intuitive statistical inferences. In a series of eight experimental conditions, 13 Tonkean macaques had to infer from which of two jars, that differed in their relative distributions of a preferred and non-preferred food item, they could get more chance to obtain one preferred item. During each test, the experimenter simultaneously pseudo-randomly drew an item from each jar and presented them (hidden in the hand) to the subject for its choice. Our results at group level brought some evidence that Tonkean macaques, relied on proportions to predict the drawing outcome. However, we also highlighted both between and within individual variations in their decisional framework.

According to experimental conditions, some individuals based their decisions on proportions, quantities of preferred or non-preferred items. Altogether our results support that the ability to perform intuitive statistical inference seems to be shared amongst primates, but the underlying high cognitive demands of this capacity may motivate the use of simpler heuristics in some animals' everyday decisions.

Keywords: Intuitive statistics, Proportional reasoning, Probabilistic inference, Decision-making, Numerical cognition, Non-human primates.

1. Introduction

All living beings evolve in a changing and uncertain environment. For example, we cannot be sure about what the weather will be like, which vegetables will ripen in the garden, or how many cherries will be left to be harvested after a starlings' raid. The best that we can do is to make some predictions about future events and states of the world based on past experiences or observational facts. Many clouds in the evening suggest a rainy day tomorrow, the green colour of tomatoes gives reason to believe they won't be mature the day after, and the experience of the last few days showed that starlings have eaten roughly 10 % of cherries a day. While being uncertain, the world around us possesses some statistical regularities and is not totally unpredictable. For non-human animals, being able to anticipate events and to track statistical regularities of their environment could play a key role in their survival (Menzel, 1991; Tujague & Janson, 2017). In the wild, foraging activities imply decisions based on uncertain and sparse information. As food sources are often distributed in patches (patch of trees, waterholes), predicting when and where which kind of resources is easily available should offer an evolutionary advantage (Kamil et al., 1987; Stephens, 2008). Facing a dense patch of vegetation, where visibility of fruits is limited, the ability to estimate the relative quantity of ripe or unripe ones inside could optimise foraging decisions. However, inference from an observed sample, such as several ripe and few unripe fruits in a first branch, seems sufficient to consider worthwhile the exploration of this dense patch.

When facing ecological challenges, numerical and logical cognitive capacities are at play in non-human animals decision-making (Rosati, 2017b; Stephens, 2008). Numerous studies showed that the ability to discriminate quantities and numbers was widely shared among non-human animals from insects (Gatto & Carlesso, 2019), fishes (Agrillo et al., 2009; Lucon-Xiccato et al., 2015), amphibians (Lucon-Xiccato et al., 2018; Miletto Petrazzini et al., 2018)

to birds (Nieder, 2018; Rugani et al., 2014; Stemmler et al., 2018), mammals and primates (Cantlon & Brannon, 2006; Hanggi, 2003; Schmitt et al., 2013; Schmitt & Fischer, 2011b). Numerical abilities in non-human animals have been shown to be ecologically relevant in several daily activities (Nieder, 2018) such as foraging (Addessi et al., 2008; Schmitt & Fischer, 2011b), social interactions (Benson-Amram et al., 2011; Wilson et al., 2002) or troops movements (Beran, 2007a; Piantadosi & Cantlon, 2017).

Other studies investigated whether the perception of proportions and probabilities were also present in several species as they are considered to be more cognitively demanding. Reasoning about proportions involves comparing relation between relations of different items quantities (Drucker et al., 2016). For example, using two sets of visual stimuli displayed on a touchscreen, two rhesus macaques were able to compare proportions by attending to both the number ratio and the area ratio (Drucker et al., 2016). Up to now, several non-human animals such as pigeons, chicks, and primates, have demonstrated the ability to distinguish proportions (Drucker et al., 2016; Emmerton, 2001; Honig & Stewart, 1989; Rugani et al., 2015, 2016; Vallentin & Nieder, 2008). Other research showed that many animal species exhibit a sensitivity to probabilistic variations in reward availability (De Petrillo & Rosati, 2021a; Rosati, 2017a). In fact, to calculate the probability of a particular event, you need to compare the number of possibilities leading to that event with the total number of possibilities (Bryant & Nunes, 2012). The main distinction between comparing proportions and probabilistic reasoning lies in the ability to anticipate a future outcome, a crucial ability in everyday life.

A closer interest have been dedicated to probabilistic reasoning in non-human primates, our closest relatives, in order to better understand the evolutionary roots of both human decision-making behaviour and its neural correlates (Addessi et al., 2020; Burke & Tobler, 2011; De Petrillo & Rosati, 2021b; Garcia et al., 2021a). Studies of non-human primates' attitudes to risk have clearly shown that they take probabilistic contingencies into account when making decisions. On one hand, real-life gambling tasks with cups representing either a safe option or a risky one, showed that among other factors, risky behaviours depends on probability perception (Lacombe et al., 2022; Proctor et al., 2014; Rivière et al., 2019; Romain et al., 2021). On the other hand, by using touchscreen tasks, some researchers varied probabilities associated with virtual lotteries to understand how probabilities were perceived. Similarly to humans, non-human primates show a probability distortion by overestimating rare events and by underweighting events with a higher probability (Ferrari-Toniolo et al., 2019; Nioche et al., 2021; Stauffer et al., 2015). Therefore, non-human primates are able to compute probabilities during decision-making. Yang and Shadlen (2007) even demonstrated that monkeys could

make operations with probabilities (Yang & Shadlen, 2007). After learning to associate different shapes with different probabilities, the monkeys were presented with four shapes simultaneously. They managed to estimate approximately the probability resulting from the sum of the probabilities represented by the four shapes. However, all these protocols involve a reinforcement learning from past experiences or an associative learning when a probability representation system needs to be established (De Petrillo & Rosati, 2021b; Garcia et al., 2021a). A remaining question is thus whether non-human primates need to learn from past experience to grasp probabilities and to make inferences or whether they are able to intuitively compute statistical information. In situations where our sensory system and conscious knowledge are limited to scattered information, making intuitive inferences enables us to form representations of states of the world, shape expectations and acquire knowledge without having in-depth experience of the world (Sherman et al., 2020; Tenenbaum et al., 2011). Intuitive statistical capacities have been first investigated in infants who lack formal knowledge of probabilities and language. From the early age of eight-months, preverbal children have been shown to predict an outcome simply based on observed proportions (Denison et al., 2014; Denison & Xu, 2010, 2014; Téglás et al., 2007; Xu & Denison, 2009; Xu & Garcia, 2008). These multiple studies strongly suggested that children are endowed with pre-established capacities for intuitive inferential reasoning that can be flexibly adapted according to different contexts.

As making intuitive statistical inferences appears to be a primary cognitive capacity, prior to language development, and relevant in several daily life challenges, it should not be exclusive to humans. Rakoczy et al. (2014) adapted one of the protocol used in infants (Denison & Xu, 2010; Rakoczy et al., 2014) to test whether apes had the same statistical inference capacities. Apes were presented with two transparent buckets containing both a mix of banana pellets (preferred food) and carrot pieces (not preferred food) in different proportions. The apes had to choose between two hidden items both drawn randomly by the experimenter, one from the favourable population (bucket A containing more bananas than carrots) and the other from the unfavourable population (bucket B containing more carrots than bananas). Across test conditions, item proportions in both buckets varied to control for the use of simple heuristic reasoning. Results showed that apes were able to correctly predict that their preferred food had more chance to be drawn from the favourable population, reasoning on food proportions (Eckert, Call, et al., 2018; Rakoczy et al., 2014). Apes were also able to consider the experimenter's psychological states and to adjust their behaviour according to the random nature or not of the sampling process and the experimenter's visual access to the population

(Eckert, Rakoczy, et al., 2018). However, they failed at making inferences from sample to population (Eckert et al., 2017) or integrating physical constraints when making statistical inferences (Eckert et al., 2021).

While a consensus seems to have been reached on the great apes' ability to make statistical inferences, the results for several species of monkeys do not seem to be as conclusive. In macaques, only two species have been tested with contrasted findings. Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) failed to draw statistical inferences when absolute and relative quantities of items were decorrelated. Except for one successful individual in all conditions, the monkeys based their decisions on absolute quantities (Placì et al., 2018). To the contrary, these monkeys managed to make predictions under uncertainty when inference was made from relative frequencies of past events (Placì et al., 2019). In another study, rhesus macaques (*Macaca mulatta*) also showed some abilities to predict a single future event depending on the favourable or unfavourable proportions of items (De Petrillo & Rosati, 2019b). Monkeys' responses were measured thanks to a violation-of-expectation paradigm that was used for testing statistical intuition in human infants (Téglás et al., 2007). Although this study suggests intuitive statistical abilities are present in rhesus monkeys, the experimental method employed did not require any explicit choice from individuals, making the results difficult to compare with those obtained in apes (Eckert, Call, et al., 2018; Rakoczy et al., 2014) and long-tailed macaques studies (Placì et al., 2018). In capuchins (*Sapajus spp.*), only one study made by Tecwyn et al. (2017) showed that capuchins were making probabilistic inferences based on relative quantities (Tecwyn et al., 2017). Yet, research on various cognitive tasks involving a choice between different options must rule out the possibility that subjects rely on simpler associative learning rules (i.e. Call, 2022; Canteloup et al., 2017). In the study with capuchins, authors could not exclude that individuals have used a simpler heuristic rule such as “avoiding the jar containing the greater number of non-preferred items”.

Overall, both in long-tailed macaques and capuchins studies, groups performances were surprisingly low. Success rates, although significant, were only between 60 and 68% at the group level, with chance level being at 50% (Placì et al., 2018; Tecwyn et al., 2017). Lower performances in monkeys compared to apes (71 %; (Rakoczy et al., 2014) could be explained by lower cognitive capacities as it is the case in some other cognitive domains such as tool use, spatial cognition, or short-term memory (Amici et al., 2010; Schmitt et al., 2012) but the ecological relevance of having intuitions about probabilities (De Petrillo & Rosati, 2019a, 2021a) make this hypothesis less likely. Hence, due to a limited number of studies and a lack of experimental control for simpler heuristic of choice, monkeys' intuitive inference capacities

remain overall poorly understood. Therefore, our study aims at testing another macaque species, the Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*), using an improved protocol from Placì *et al.* (2018) to shed light on the evolutionary history of intuitive statistical capacity among primates. Tonkean macaque is an endemic species from Sulawesi known to be a socially tolerant macaque species (Thierry, 2022; Thierry *et al.*, 2000). As well as other macaque species tested previously, Tonkean macaques show complex physical and socio-cognitive skills (Joly *et al.*, 2017) as they seem able to attribute perceptions and intentions to others, are capable of tool-use and appear well-aware of social relationships in their group (Bandini & Tennie, 2020; Canteloup *et al.*, 2016; Canteloup & Meunier, 2017; Whitehouse & Meunier, 2020). Our main goal was to test the existence of statistical inference abilities in Tonkean macaques, and more specifically their ability to predict the nature of a randomly drawn sample based on the nature of the population from which it was drawn. According to recent studies testing these abilities in similar or closely related species (De Petrillo & Rosati, 2019b; Placì *et al.*, 2018, 2019; Tecwyn *et al.*, 2017), we expected Tonkean macaques to possess the ability to make intuitive statistical inferences, at least to be able to make inferences from absolute quantities. On the other hand, by overcoming the previously methodological shortcomings, we predicted higher group performance at the task than previously obtained. The second objective was to assess statistical inference abilities at the individual level, by determining if the decisional strategy used to solve the task was different from one individual to another. Indeed, it is relevant to consider subjects' individual performances when we want to draw conclusions about the existence of a cognitive capacity in a species. Analysing results at group level could then obscure the possibility that individuals use different quantity-based heuristics to solve the proposed tasks. These individual differences, often concealed in most studies, could bring more insights into the selected cognitive mechanisms (Boogert *et al.*, 2018; Schubiger *et al.*, 2020; Thornton & Lukas, 2012).

To address these hypotheses, we presented Tonkean macaques with two mixed populations of preferred and non-preferred items to test whether they were able to infer from which population their preferred item had more chance to be randomly sampled. Across different conditions, number and proportions of items varied to investigate which quantitative features individuals based their choice on. To understand whether individuals were reasoning on proportions or on other heuristics, such as quantity of preferred or non-preferred items, we adapted some of the experimental conditions conducted in Placì *et al.* (2018) and added innovative experimental conditions (Placì *et al.*, 2018). In contrast to previous studies, we controlled for the difference in total quantity of items between populations. Indeed, in a

situation with equal proportions, individuals might be more attracted toward the higher number of items, notably preferred items, or rather be biased towards the lowest number of items, where the draw might be considered as more predictable. These multiple conditions will allow us to understand whether Tonkean macaques have intuitive statistical capacities similarly to other primate species. Thanks to our additional methodological improvements, our study will provide a better comprehension of individuals' differences in decision-making strategies.

2. Materials and methods

2.1 Subjects and housing

All individuals that participated in this study were housed at the Centre de Primatologie (CdP) of the University of Strasbourg. Subjects were 24 Tonkean macaques from three different social groups, two male groups (hereafter M1 and M2 groups) and a multi-male, multi-female group (hereafter MF group). M1 and MF groups lived in semi-free-ranging conditions in a wooded enclosure of respectively 1364 m² and 3788 m² and had permanent access to an outdoor and an indoor shelter (respectively 21.7 m³ and 51.33 m³). M2 group lived in an enriched outdoor shelter (105.9 m³) with access to an indoor enclosure (32.2 m³). M1 was composed of six adult males and M2 of five adult males. MF group included 29 individuals (two adult males, 11 adult females and 16 juveniles). From all groups, 23 individuals participated in the experiment but only 13 individuals passed the training phase and completed at least one test session. All animals were fed with commercial monkey pellets seven days a week and with a supply of fresh fruits and vegetables once a week. Water and food were freely available at all times. All subjects previously participated in cognitive testing involving solid or liquid reward deliveries. Data were collected from 15/03/2023 to 18/10/2023 (**Table 1**). At the University of Strasbourg, experiments were approved by the ethical committee of the CdP, which is authorized to house non-human primates (registration no. B6732636). The research further complied with the EU Directive 2010/63/EU for animal experiments.

Table 1: Subjects' demographic and experimental information.

Individual	Short name	Sex	Date of birth	Group	Data collection	Experimental conditions
Abricot	Abr	M	14/05/2013	M2	08/09/2023 - 18/10/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Alaryc	Ala	M	19/03/2013	M2	07/09/2023 - 17/10/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Barnabe	Bar	M	05/12/2014	M2	07/09/2023 - 17/10/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Dory	Dor	F	22/03/2016	MF	15/03/2023 - 15/09/2023	4-2b-6
Eric	Eri	M	28/03/2017	MF	15/03/2023 - 13/06/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Ficelle	Fic	F	21/02/2018	MF	15/03/2023 - 26/05/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Horus	Hor	M	28/08/2020	MF	22/03/2023 - 04/10/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6

Jeanne	Jea	F	14/12/1995	MF	08/08/2023 - 22/09/2023	1-2a-3-5b
Nema	Nem	F	05/01/2011	MF	16/03/2023 - 28/09/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Nereis	Ner	F	15/01/1999	MF	15/03/2023 - 05/05/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Olli	Oll	M	29/11/2010	M1	15/03/2023 - 07/05/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Wallace	Wal	M	29/05/2007	M1	15/03/2023 - 16/08/2023	1-2a-5a-6
Walt	Wat	M	24/10/2007	M1	15/03/2023 - 11/05/2023	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Berenice	Ber	F	13/11/2014	MF	24/04/2023 - 15/09/2023	Training (6 sessions)
Cesar	Ces	M	05/06/2015	M2	08/09/2023 - 09/10/2023	Training (13 sessions)
Gaia	Gai	F	23/10/2019	MF	06/04/2023 - 04/05/2023	Training (6 sessions)
Gandhi	Gan	M	16/04/2019	MF	22/03/2023 - 13/06/2023	Training (7 sessions)
Hercule	Her	M	05/09/2020	MF	21/03/2023 - 18/08/2023	Training (9 sessions)
Iron	Iro	M	30/12/2021	MF	11/08/2023 - 05/09/2023	Training (6 sessions)
Patchouli	Pat	M	17/07/2011	MF	16/03/2023 - 08/08/2023	Training (9 sessions)
Yang	Yan	M	10/04/2009	M1	14/03/2023 - 11/04/2023	Training (15 sessions)
Yannick	Yann	M	11/11/2009	M1	15/03/2023 - 27/03/2023	Training (4 sessions)
Yin	Yin	F	12/07/2009	MF	16/03/2023 - 27/04/2023	Training (10 sessions)

First 13 individuals passed the training phase and completed at least one test session. The maximum number of trials was carried out for the conditions indicated in bold (20 trials). Ten last individuals were not included in analyses as they did not complete any experimental test trials. Two individuals passed the training phase (in bold).

2.2 Experimental setup

Subjects of M1 and MF groups were tested individually by voluntarily joining an experimental room (4 m x 3 m x 2.5 m) adjacent to their outdoor enclosure. Subjects of M2 group were tested in their enriched outdoor shelter. The set up consisted in a tray (89 cm x 56 cm) put onto a table (115 cm x 88 cm) on the experimenter's side, separated from the subject area by a wire mesh. During the test, the subject sat on a perch at table height (**Figure 1**). Two rectangular transparent plastic jars, each measuring 20 cm x 9 cm x 13 cm, were presented simultaneously. Each jar contained a mix of preferred and not preferred food items.

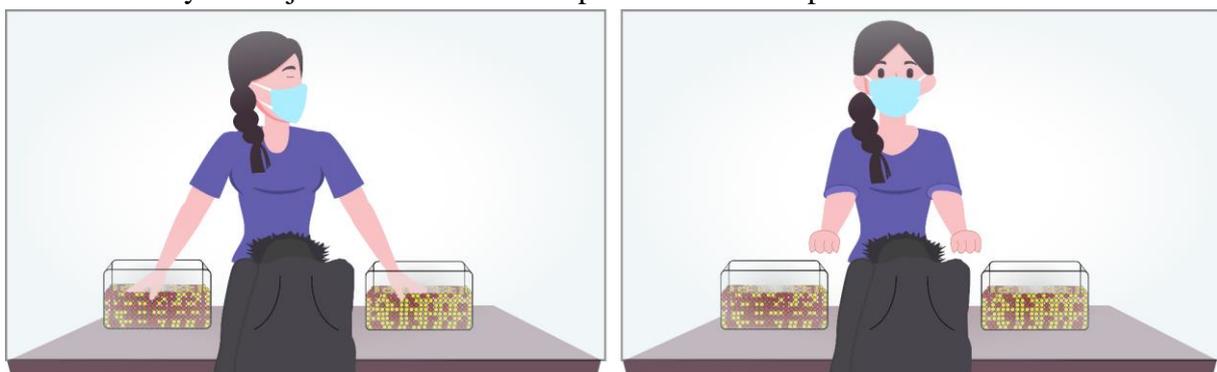


Figure 1: Experimental set-up and drawing procedure. **A.** After showing explicitly the content of jars, the experimenter picks at random (eyes closed and head not directed towards the jars), one item from each jar at the same time. **B.** The experimenter offered to the subject to choose between two items hidden in the experimenter's hands. Red items correspond to non-preferred food items and yellow items to preferred food items.

2.3 Procedure

2.3.1 Food items

The preferred food chosen was an unsalted half peanut (hereafter peanut) and the non-preferred food was a raw kidney bean (hereafter bean). The two types of food matched different constraints as they were of comparable shape, volume and of different colours (light beige and dark red) so that the items were clearly distinguishable visually. In addition, these food items were non-perishable which eases these kinds of experimental protocols.

2.3.2 Preference test

Individuals' preferred (peanut) and non-preferred (bean) food items were determined by a preference test. The different food items, of equivalent size, were presented in pairs. The test consisted of four sessions of 12 trials, with one session per day per individual. On each trial, a peanut and a bean were presented simultaneously in the experimenter's hands, equidistant from the individual. When the individual pointed to the chosen item, it was immediately given as a reward and the second withdrawn. An individual was considered to have a constant preference for the peanut over time if he chose it on at least 10 out of 12 trials in three consecutive sessions.

Moreover, to check for the consistency of the individual's preference for one of the two items, we conducted two preference trials before each subsequent experimental session. If the individual chose the preferred item in both of these trials, we moved on with the session. If the individual chose the preferred item only one time among the two trials, we conducted two additional preference trials. The individual then needed to select the preferred item in at least 3/4 trials to proceed with the session. If he did not, the session was postponed.

Although there was a high preference for peanuts against beans, some individuals were not sufficiently motivated by obtaining a peanut or got less motivated as the number of sessions increased. Thus, for some individuals listed, to maintain a proper level of motivation of the subject to perform the task, each time they obtained a peanut they also obtained a dried grape (**Supplementary materials, Table S1**). From the moment these individuals started to get a dried grape in addition to a peanut, we stuck to this procedure until the end of the experimental protocol for these subjects. Adding a dried grape did not have any influence on overall performance (for more details see **Supplementary materials, Figure S1 and Table S2**).

2.3.3 Inference statistics task

Individuals were presented with one or two sessions a day. All sessions were carried out by one experimenter and one assistant. The roles of experimenter and assistant were randomised and equally balanced between sessions and experimental conditions for each subject.

At the beginning of each trial, the experimenter presented two transparent jars (except in the non-visible control condition, see Figure 2), each containing a mixture of preferred and non-preferred food items in different proportions. Each time the contents of the jars changed, the experimenter presented the contents of the jars at the beginning of the session. The experimenter shook each jar and tilted it forward to increase the visibility of items. The experimenter always started with the jar to her right. The experimenter then turned both jars simultaneously through 360° so that the individual had a visual access to the entire circumference of the jar, and simultaneously shook and tilted them forward to show the contents of the jars once again. At each trial, the experimenter pretended to draw one item of each jar. The nature of the item to be drawn was predetermined in a pseudo-probabilistic manner to ensure that the succession of items drawn reflected the proportions in jars and the randomness of the draw. Thus, at the start of each trial, the assistant subtly placed (hidden from the monkey's view) an item of food in each of the experimenter's hands. The experimenter then placed her hands in the jars (pretending to have empty hands), closed her eyes and ostensibly positioned himself so as not to see the contents of the jars. The position, head and eyes orientation taken by the experimenter varied with each trial in a random order (**Supplementary materials, Figure S2**) to make sure that no associative learning was possible between a specific position and a given outcome. The posture and direction of the experimenter's gaze made items appear to be picked at random, as the experimenter had not visual access to the contents of the jars (Canteloup et al., 2015b, 2015a; Eckert, Rakoczy, et al., 2018). After adopting a posture, the experimenter stirred the contents of the jar three times and closed her fists before advancing them towards the individual. After touching one of the two hands, the individual received the item in the chosen hand as reward. The unchosen item was not revealed to the individual because this additional information could have distracted the individual, influenced its choice on subsequent trials, or increased probability of learning (for comparable protocol see Placì *et al.* 2018; but see also Tecwyn *et al.* 2017 for an alternative protocol). On half of the trials, the experimenter's arms were crossed after they were advanced towards the individual. This was made to ensure the individual was choosing between the two samples and not just choosing the side where favourable population was located (the transparent jars that were visible at the time of the choice). Trials with crossed hands were defined randomly within each session.

Every session was videotaped. During the experimental sessions, the experimenter and assistant were coding individuals' choices. The monkeys' choices were unambiguous, as they had to touch one of the hands to be recorded as a choice. The assistant was writing on a paper sheet a success for choosing the favourable jar or the emptiest jar and failure in the contrary.

2.3.3.1 Training condition

The training condition was first presented to all individuals to train them for the experimental procedure. Each jar contained a population made up of 100% of the same food item (one jar full of peanuts and the other full of beans) and each contained 300 items. In this condition, no reasoning about item proportions was required to choose the sample drawn. One session consisted of two preference trials, to check for the consistency of the individual's preference for one of the two items, and ten subsequent training trials. The experimenter's arms were crossed in half of the trials randomly. To be tested in experimental conditions, individuals needed to validate the training condition with 8/10 correct answers during three consecutive sessions. When individuals developed a side-bias during the training period, we conducted *visible-item* sessions. An individual was considered as side-biased if it chose the same side in at least 8/10 trials or if he chose the same side in all of the crossed-arms trials of a session. When a side-bias was identified, we ran two *visible-item* sessions. A *visible-item* session was identical to a training session except that both drawn items were immediately visible to the individual after the drawing and at the moment of the choice instead of being hidden in the hand. If no mistake was made during the two *visible-item* sessions, the subject returned to the classic training session (**Supplementary materials, Figure S3**). Among the 13 individuals that passed the training phase, three of them received *visible-items* sessions (i.e. two for *Abricot*; two for *Ficelle*; four for *Horus*).

2.3.3.2 Experimental conditions

Subjects participated in eight conditions in which proportions of preferred and non-preferred food contained in each jar varied (**Figure 2**). All test conditions were presented in a random order for each individual, to minimise possible reinforcement learning across sessions. Each session began with two preference trials, four training trials, and then ten test trials. The four training trials (which included two crossed-arms trials) were conducted to ensure that individuals were sufficiently motivated and did not show obvious side biases in their choices (as previously defined). To continue with the test trials, individuals had to make no error over the four training trials. If the individual made a maximum of one error over the four training trials and had no side-bias in the previous session, it needed to make no error in four more training trials, to move on with the test trials. If the individual made at least one mistake over

the four training trials and had a side-bias in the previous session, no test trials were conducted. The individual kept going with the process to remove its bias. Two visible-item sessions were conducted before moving back to training sessions. The individual then needed to make at least 8/10 correct answers in two consecutive training sessions, to come back in the test sessions process. In every other case, test trials were delayed (**Supplementary materials, Figure S4**).

Conditions numbers	1		2a		2b		3		4		5a		5b		6	
Conditions labels	Reversed proportions		Quantity-proportions decorrelated		Quantity-proportions decorrelated		Control (Ctrl)-preferred items quantity		Ctrl-non preferred items quantity		Quantity-Ctrl		Quantity-Ctrl		Ctrl-opaque	
Jar	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B	Jar A	Jar B
Symbol																
Quantity/Proportion Relation	240 : 60		32 : 8		56 : 14		128 : 32		128 : 168		20 : 20		80 : 80		240 : 60	
n peanuts	Congruent		Incongruent		Incongruent		Incongruent		Congruent		Control		Control		Non visible	
n beans	240	60	32	256	56	168	128	128	128	8	20	640	80	320	240	60
n total	60	240	8	1024	14	672	32	512	160	160	20	640	80	320	60	240
n total	300	300	40	1280	70	840	160	640	288	168	40	1280	160	640	300	300

Figure 2: Summary of the eight experimental conditions tested.

The jars are depicted in side view as black rectangles with a white background when transparent, and with grey background when opaque (condition 6 only). The yellow circles inside the jars represent the preferred food (half peanut), the red circles represent the non-preferred food (raw kidney bean). Each quantity is written below each jar such as the first number is peanuts and the second beans (peanut : bean). Jar A is always the favourable jar or the lowest quantity jar in control conditions. The “quantity/proportion relation” column indicates whether choosing the favourable population of peanuts is confounded (congruent) or not (incongruent) with choosing the highest quantity of peanuts. In bold are emphasised the favourable proportions. Each condition shows some specificities concerning the number (n) of peanuts, beans, and total items. In condition 1, items proportions between jars are reversed and total quantity of items is the same. In condition 2a and 2b, peanuts quantity is higher in unfavourable jar while it is lower in favourable jar. In condition 3, peanuts quantities are the same in both jars while proportions vary. In condition 4, beans quantities are the same in both jars while proportions vary. In condition 5a and 5b, proportions are the same in both jars (50/50) but total items quantity vary. In condition 6, items proportions are reversed but jars are opaque for olfactory control.

2.3.3.2.1 *Condition 1: identical total items quantity*

In this test condition, the aim was to see whether individuals could make an inference about the nature of a sample from proportions that were simply reversed and when the total number of items in each jar was identical. Jar A contained a majority of peanuts relative to the number of beans (peanuts : beans, 240 : 60) and jar B contained the opposite proportion (60 : 240).

2.3.3.2.2 *Condition 2: proportions and quantities of preferred items decorrelated*

The aim of condition 2 was to test whether individuals were reasoning from proportions or reasoning about quantities. Indeed, in condition 1, the proportion of preferred items was congruent with their quantity. In jar A, the ratio of peanuts was higher than in jar B, but there were also more peanuts (in quantity) in jar A (240) than in jar B (60). In condition 2, the absolute and relative quantities of each item were decorrelated, and the total number of items in each jar was different. Two sub-conditions were designed that differed in total quantity discrepancy between two jars:

- In condition 2a, jar A contained a favourable proportion but eight times less quantity of peanuts than jar B (peanuts : beans, 32 : 8) and jar B contained an unfavourable proportion with a higher quantity of peanuts (256 : 1024).

- In condition 2b, jar A contained a favourable proportion but three times less of peanuts than jar B (peanuts : beans, 56 : 14) and jar B contained an unfavourable proportion with a higher quantity of peanuts (168 : 672).

2.3.3.2.3 *Condition 3: control for quantity of preferred items*

A third condition tested individuals' ability to reason from proportions while limiting the effect of a strong inhibitory control demand for the preferred reward. Indeed, in condition 2, jar B contained many more preferred items (256) in quantity than jar A (32), which may have encouraged individuals to prefer the sample from jar B despite an unfavourable ratio of peanuts. In this condition, the quantity of preferred food in each jar was identical, but the quantity of the non-preferred item varied. We thus had jar A with a favourable proportion of preferred items (peanuts : beans, 128:32) and jar B with an unfavourable proportion of preferred items (peanuts : beans, 128:512).

2.3.3.2.4 *Condition 4: control for quantity of non-preferred items*

Condition 4 was designed to test whether individuals did not rely on a simple alternative learning rule. Indeed, individuals could solve all previous conditions by always avoiding the jar containing the most non-preferred items. To test this hypothesis, each jar contained the same quantity of non-preferred items, while the quantity of preferred items varied. Thus, jar A

contained a majority of preferred items (peanuts : beans, 128:160) and jar B contained a majority of non-preferred items (peanuts : beans, 8:160).

2.3.3.2.5 *Condition 5: control of total items quantity variations*

Condition 5 was an additional control condition to test whether individuals' choices could be biased by the total quantities of items present in the jars. Indeed, individuals could establish strategies based on their preference for the fullest or least full jar. Moreover, this condition would also test how much peanuts quantity discrepancy could drive decision making in previous conditions 2 and 4. In this condition, both populations had the same proportions of preferred and non-preferred items (50% peanut and 50% beans), but the total quantities in each jar differed according to two sub-conditions:

- In condition 5a, jar A contained 40 items and jar B a total of 1,280 items. This made it possible to mimic a quantity discrepancy similar to that in condition 2a, where all items in jar A were visible (no hidden items in the jar), unlike jar B.
- In condition 5b, jar A contained 160 items and jar B a total of 640 items. This made it possible to mimic a quantity discrepancy similar to that in condition 3, where the two jars contained items hidden by each other but in different quantities.

2.3.3.2.6 *Condition 6: control for olfactory cues*

Condition 6 controlled the use of olfactory cues by individuals. In order to test whether individuals could guess the nature of the drawn reward hidden in the experimenter's fists by their sense of smell, condition 1 was repeated using two opaque jars. Each jar had a mixed composition of preferred and non-preferred food, with the ratio reversed (jar A, 240:60; jar B, 60:240).

In summary, experimental conditions could be combined into three categories relative to the relation between the quantities and proportions of preferred items. In conditions 1 and 4 the proportions and the quantities of peanuts in both jars varied in the same way and were confounded with each other. Theoretically, both reasonings about peanuts proportions and/or peanuts quantities could be used to solve the task. These conditions were regrouped in congruent conditions. In conditions 2a, 2b and 3, peanuts quantities and proportions were disentangled. Thus, in these conditions, the task could ~~only~~ be solved by reasoning about peanuts proportions and/or beans quantities. They were called incongruent conditions. At last, control condition was a group for conditions 5a and 5b where peanuts proportions were the same in both jars, but peanuts quantity varied. In condition 6, monkeys were not able to see which proportions nor quantities were in the jars.

Except for control conditions, one jar always contained a higher proportion of preferred item (jar A) than the other jar. The gap separating the proportions of the two populations could be defined by a ratio of ratios (ROR): the ratio between the proportion of preferred items in the favourable population and the proportion of preferred items in the unfavourable population (Eckert, Call, et al., 2018). The ROR remained constant under all these conditions, that is 16.

$$ROR = \frac{\text{Ratio of peanuts to beans in the more favorable population}}{\text{Ratio of peanuts to beans in the less favorable population}}$$

2.3.3.3 Sampling and rewarding specificities

In all conditions, due to the relatively small number of trials, the items were drawn in a pseudo-probabilistic manner to ensure that the order of the drawn items unambiguously reflected the proportions of peanuts and beans in the jar. For all conditions, two lists of items to be drawn, one for the favourable jar and another for the unfavourable one, were predetermined. In congruent and incongruent conditions except for condition 4, eight peanuts and two beans of the ten trials were listed for the favourable jar (jar A), while two peanuts and eight beans were listed for the unfavourable jar (jar B). The order in which the items were listed was pseudo-randomised, with the following constraints: (1) the first four items were the majority items. (2) the fifth item was the minority item. (3) the last item was always the majority item. (4) there were never two minority items in a row. The order of the items drawn was thus determined for each jar independently to reflect the independency of the two simultaneous samplings. The first item drawn for either jar A or B matched to the individual's first choice for either jar A or B. Thus, if the individual chose jar B for the first time on the fifth trial, it would receive a bean, as this was the first item in the order established for jar B.

To coincide with the different ratios in condition 4, four peanuts out of the ten first trials and five peanuts out of the next ten trials (second session) were drawn from jar A in a pseudo-randomized order with the constraints that the first item was a peanut and no more than two beans in a row were selected. Also, only one peanut was drawn randomly from jar B over the two sessions.

In control conditions (conditions 5a and 5b), food items were listed and drawn in a predetermined and pseudo-random order, so that no more than two identical items were drawn in a row from the same jar. Of the ten trials, as many peanuts as beans were listed to match the identical proportions of food items in the two jars.

2.4 Data analyses

2.4.1 General statistics

All statistical analyses were conducted in R (RStudio version 4.3.2 2023) with the packages “lmerTest” version 3.1-3 (Kuznetsova et al., 2017), “lme4” version 1.1-35.1 (Bates et al., 2015), “car” version 3.1-2 (Fox & Weisberg, 2019), “gmodels” version 2.18.1.1, “ggplot2” version 3.4.4 (Wickham, 2009), “DHARMA” version 0.4.6.

To test whether the median group performance for each condition was different from chance, we used a two-tailed Wilcoxon signed-rank test. To analyse individual performances in each condition, we ran two-tailed binomial tests to calculate whether the probability to observe the number of successes was different from chance with a total of $n = 20$ trials and a probability of success of $p = 0.5$ for each trial.

To evaluate the impact of experimental factors other than food items quantities that varied during the procedure on monkeys’ performance, and to see the effect of conducting two sessions in each condition, we ran a GLMM with a binomial distribution and a logit link function:

Success \sim State of hands + Experimenter position + Experimenter identity + Jar location + Session + (1|Individual identity)

We put as fixed variable the result (success/failure) and as explanatory variables the states of hand (crossed or not crossed), the experimenter position, the experimenter identity, the location of the jar A and the session (first or second session in one condition). The individual identity and the experimenter position were put as random variables.

2.4.2 Weber’s law

Weber’s law posits that the capacity to discriminate two stimuli on the basis of their magnitudes, depends on the ratio of these magnitudes rather than their absolute differences (Bullough et al., 2023; Fechner, 1965). To check whether monkeys based their reasoning on Weber’s law, we investigated how the monkey’s choice was affected by either the absolute difference in peanuts’ quantity or the ratio of peanuts’ quantity between two jars. In the following section, we will use the notation QP to express the quantity of peanuts in one jar.

We fitted two different generalised linear models (GLM) with a binomial distribution and a logit link function:

(1) Choice for the highest QP \sim $Higher\ QP - Lower\ QP$

(2) Choice for the highest QP $\sim \frac{Lower\ QP}{QP\ jar\ A + QP\ jar\ B}$

The first model fitted significantly to the data with an AIC of 1960.4 (**Table 2**). The second model fitted significantly to the data with an AIC of 1903.4. This analysis confirmed

that models expressing peanuts quantities difference between two jars of a same condition using a ratio of quantities better fitted the decisions of the subjects.

Table 2: Weber’s law testing models analyses

Effect	Estimate	SE	z-value	AIC	p
Model (1)					
Intercept	0.17	0.08	2.06	1960.4	0.04
<i>Higher QP – Lower QP</i>	0.002	0	4.93		<0.01
Model (2)					
Intercept	1.17	0.09	12.4	1903.4	<0.01
<u>Lower QP</u> QP jar A + QP jar B	-3.38	0.38	-8.88		<0.01

Therefore, our data are consistent with literature and follow Weber’s law. In the following models, we thus formulate the difference in items quantities between jars as a ratio of quantities.

2.4.3 Decisional strategies

We tested whether monkeys were relying on peanuts proportions, peanuts quantities, or beans quantities in their response to the task at an individual scale. In the following section, we will use the notations below:

The ratio of quantities of peanuts between two jars of a same condition:

$$RQP = \frac{\text{Peanuts quantity in right jar}}{\text{Peanuts quantity in right jar} + \text{Peanuts quantity in left jar}}$$

The ratio of quantities of beans between two jars of a same condition:

$$RQB = \frac{\text{Beans quantity in right jar}}{\text{Beans quantity in right jar} + \text{Beans quantity in left jar}}$$

The ratio of proportions (ratio of ratio) of peanuts between two jars of a same condition:

$$ROR = \frac{\text{Ratio of peanuts to beans in the right jar}}{\text{Ratio of peanuts to beans in the left jar}}$$

We first checked the correlation of these different variables thanks to a correlation matrix. The least correlated variables were ROR and RQP ($r(1495) = 0.05$, $p < 0.05$) whereas the most correlated variables were ROR and RQB ($r(1495) = -0.67$, $p < 0.01$; **Supplementary materials Figure S5**).

We ran four GLMM on group data with a binomial family, logit link function and the identity of individuals as a random factor. We selected one of these models based on the BIC. BIC is a

parameter more restrictive towards the number of variables and allow to select the best model with the least number of variables which could help with correlation and collinearity problems (Lebarbier & Mary-Huard, 2006).

Model formula:

- (3) Choice for the right jar \sim ROR + RQP + RQB + (1|Individual)
- (4) Choice for the right jar \sim RQP + RQB+ (1|Individual)
- (5) Choice for the right jar \sim ROR + RQP + (1|Individual)
- (6) Choice for the right jar \sim ROR + RQB+ (1|Individual)

By comparing their BIC, we excluded model (6) which appears to be not as relevant as others (BIC = 1931.8). The close BIC values between model (3) (BIC = 1848), (4) (BIC = 1847.5) and (5) (BIC = 1849) led us to choose the most complete model (A) which considers the three variables of interest. From the chosen model (3) based on group data, we made a model selection based on the lowest BIC for each individual.

3. Results

3.1 Preference test

All 13 individuals included in the study, selected the peanut face to the bean in 12/12 trials in 3 consecutive sessions (except for one individual *Barnabe*, which did one session with the score of 11/12).

3.2 Training condition

On average, individuals validated the training condition in 6 sessions of 10 trials. The minimum number of sessions to validate was three and the maximum was ten.

3.3 Intuitive statistic inference task

3.3.1 Group performance

We analysed the results of 1715 trials from 13 individuals. Ten individuals completed 20 trials in each of the eight conditions (status complete, Figure 3 & 4) while three individuals did 35 to 40 trials overall (status incomplete, Figure 3 & 4). In all conditions, our results indicated that there was no main effect of whether hands were crossed or not (estimate \pm s.e. = -0.07 ± 0.1 , $z = -0.67$, $p = 0.51$), the experimenter identity (estimate \pm s.e. = -0.06 ± 0.13 , $z = -0.45$, $p = 0.65$), and the location of jar A

(estimate \pm s.e. = 0.004 \pm 0.1, $z = 0.04$, $p = 0.97$). No effect of session was detected (estimate \pm s.e. = -0.15 \pm 0.1, $z = -1.48$, $p = 0.14$). No significant learning effect of session nor trials was thus detected (see also **Supplementary materials, Figure S6**)

For each experimental condition, the favourable jar selection rate (or the least items jar) was compared to the chance level of 50%. In condition 1, when proportions were simply reversed, individuals chose the hand from the favourable population in 84% of the trials, significantly more often than chance (**Figure 3**; Wilcoxon signed-rank test, $V = 78$, $n = 220$, $P = 0.002$). Similarly, when beans quantity stayed constant between jars, but proportions differed (condition 4), individuals chose the hand from the favourable population in 79% of the trials, significantly more often than chance (**Figure 3**; Wilcoxon signed-rank test, $V = 66$, $n = 220$, $P = 0.004$).

Thus, in congruent conditions, individuals chose significantly more the sample drawn from the favourable population. Also, in condition 3, when quantities and proportions were incongruent, but peanuts quantity was the same in both jars, individuals chose the hand from the favourable population in 64% of the trials, significantly more often than chance (**Figure 3**; Wilcoxon signed-rank test, $V = 52$, $n = 210$, $P = 0.01$).

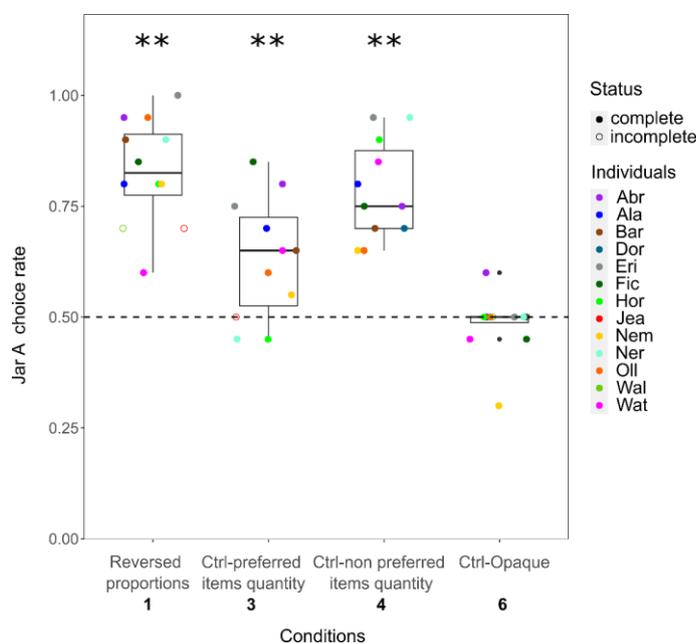


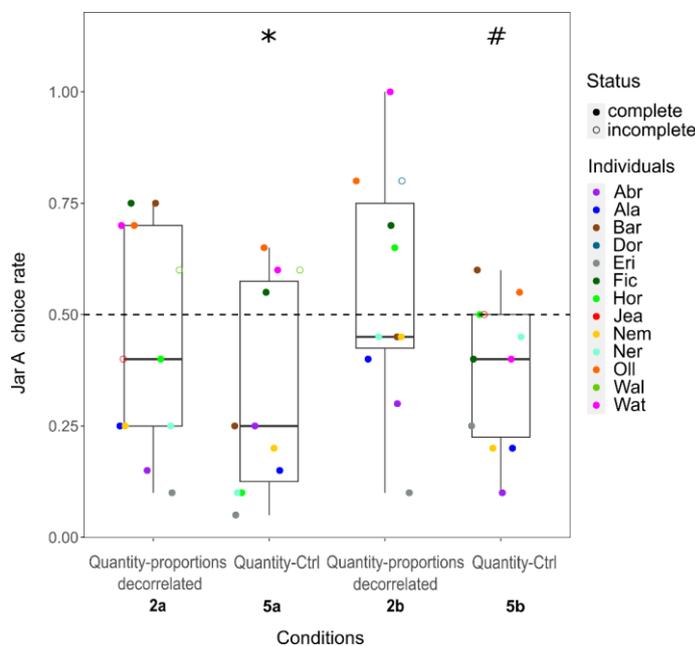
Figure 3: Group performance across conditions testing inference based on proportions.

The boxplots represent the proportion of trials in which individuals selected the sample drawn from jar A (favourable population). The dark line in whisker box corresponds to the median. Dash line represent the chance level. Dots represent the individual data according to colours. Status indicates if individuals did 20 trials in the condition (complete status) or less (incomplete status). Total number of trials in each condition was different ($n = 220$ in conditions 1, 4 and 6; $n = 210$ in condition 3). The order in which individuals completed conditions was randomised. ** p -value ≤ 0.01 in a two-tailed Wilcoxon signed rank-test.

Interestingly, when comparing the performance in the conditions 1, 3 and 4, the group succeeded significantly better in choosing the sample drawn from the favourable jar when peanuts quantity was varying between jars (congruent conditions 1 and 4) than when it was the same in both jars (incongruent condition 3, Wilcoxon signed-rank test – Conditions 1 vs 3 : $V=54$, $n=430$, $P=0.008$; Conditions 4 vs 3 : $V=7$, $n=430$, $P=0.04$).

However, in incongruent conditions 2, when quantities and proportions were decorrelated but peanuts quantity varied (conditions 2), individuals chose the hand from the favourable jar in 43% of trials (condition 2a) and 54% of the trials (condition 2b), which was not significantly different from chance level (**Figure 4**; Wilcoxon signed-rank test, condition 2a, $V=27$, $n=220$, $P=0.36$; condition 2b, $V=39$, $n=210$, $P=0.62$). In control conditions, when items proportions did not differ between jars but only total quantities varied (conditions 5a and 5b), individuals chose the jar with the highest total quantity of items in 70% of the trials (condition 5a) and in 63% of the trials (condition 5b), significantly more than chance (**Figure 4**; Wilcoxon signed-rank test, condition 5a, $V=10$, $n=205$, $P=0.05$; condition 5b, $V=6$, $n=210$, $P=0.056$).

Figure 4: Group performance across conditions revealing inference based on preferred item quantities.



The boxplots represent the proportion of trials in which individuals selected the sample drawn from jar A (favourable population or lowest quantity population). The dark line in whisker box corresponds to the median. Dash line represent the chance level. Dots represent the individual data according to colours. Status indicates if individuals did 20 trials in the condition (complete status) or less (incomplete status). Total number of trials in each condition was different ($n=220$ in conditions 2a; $n=210$ in conditions 2b and 5b; $n=205$ in condition 5a). The order in which individuals completed conditions was randomised. * p -value < 0.05 and # p -value < 0.1 in a two-tailed Wilcoxon signed rank-test.

In the olfactory control condition, individuals had no visual access to the content of jars and chose the hand from the favourable population in half of the trials (48%), no different from chance (**Figure 3**; Wilcoxon signed-rank test, $V=3$, $n=220$, $P=0.58$).

3.3.2 Individual performances

To better understand results at an individual level, we looked at the performance in each condition for every monkey who completed all trials (n=10). Binomial tests used for each condition highlighted some inter-individual variations (**Table 3**).

Table 3: Individual (n=10) performances across conditions.

Conditions name	1	2a	2b	3	4	5a	5b	6	Strategy
Quantity/Proportion relation	Congruent	Incongruent	Incongruent	Incongruent	Congruent	Control	Control	Non visible	
Individuals									
Abricot	0.95**	0.15**	0.30	0.80**	0.75*	0.25*	0.10**	0.60	Q/P
Alaryc	0.80**	0.25*	0.40	0.70	0.80**	0.15**	0.20**	0.50	Q/P
Barnabe	0.90**	0.75*	0.45	0.65	0.70	0.25*	0.60	0.50	P ?
Eric	1.00**	0.10**	0.10**	0.75*	0.95**	0.05**	0.25*	0.50	Q/P
Ficelle	0.85**	0.75*	0.70	0.85**	0.75*	0.55	0.40	0.45	P
Horus	0.80**	0.40	0.65	0.45	0.90**	0.10**	0.50	0.50	Q/P?
Nema	0.80**	0.25*	0.45	0.55	0.65	0.20**	0.20**	0.30	Q
Nereis	0.90**	0.25*	0.45	0.45	0.95**	0.10**	0.45	0.50	Q
Olli	0.95**	0.70	0.80**	0.60	0.65	0.65	0.55	0.50	Q/P
Walt	0.60	0.70	1.00**	0.65	0.85**	0.60	0.40	0.45	P ?

Each number represents the choice rate of jar A (favourable or lowest total quantity population) for each individual during the two sessions in each condition. Each performance is coloured according to the strategy possibly used in each case : dark grey colour indicates that individuals could have based their reasoning on quantity or proportions of items (Q/P), light grey colour indicates individuals based their reasoning on quantities of preferred and/or non-preferred items (Q), black colour indicates they based their reasoning on proportions of preferred items (P) and white colour indicates the choice was at random. The last column attempts to sum up the strategy used by an individual by considering its performances in all conditions together. ** p-value < 0.01 in a two-tailed binomial test and * p-value < 0.05 in a two-tailed binomial test.

The subject *Ficelle* chose the hand from the favourable population significantly more than chance in all conditions where proportions differed (but a tendency for condition 2b) and chose at chance when proportions were the same, which could strongly indicate a reasoning based on proportions. *Eric*, *Abricot*, *Alaryc* and *Olli* presented a decision-making strategy that could be based on either peanut proportions, peanuts and beans quantities or both. *Eric*, *Abricot* and *Alaryc* chose significantly more the sample drawn from the favourable jar in conditions 1 and 4, when peanuts quantity and proportions were congruent. They showed a performance significantly higher than chance in condition 3 as well, where peanuts quantities were equal in both jars but where they could rely on beans quantity or proportions. But they chose significantly more the jar with the highest quantity of peanuts in incongruent conditions 2 and control conditions. As for *Olli*, although he significantly chose the favourable population in most trials in incongruent conditions 2 which could indicate a decision based on proportions,

his performance at chance level in conditions 3 and 4 seem to reflect high reliance on beans or peanuts quantities. At last, *Horus*, *Nereis* and *Nema* seemed to mostly consider peanuts quantity. These individuals chose the hand from the favourable jar significantly more than chance when peanuts proportions and quantities were correlated in congruent conditions (except for *Nema* in condition 4). But they chose at chance or significantly more the sample from the jar containing most peanuts in incongruent and control conditions. *Barnabe* and *Walt* showed mixed results as they sometimes chose significantly more the sample from the favourable population at conditions where peanuts and proportions were incongruent (conditions 2) but chose at chance level at some conditions where peanuts quantities and proportions were congruent. Moreover, these three subjects decided at chance level in condition 3 when peanuts quantities were equal in both jars.

In order to obtain additional statistical information about the inference decision-making strategy, i.e. whether individuals reasoned about the quantities or proportions, we ran GLMM models (**Table 4**) and we selected the variables that fitted the best with our results by comparing the BIC.

Table 4: Models' selection with group data for inference decision-making analyses

Effect	Estimate ± SE	<i>z</i> -value	BIC	<i>p</i>
Model (3)				
Intercept	0.06 ± 0.07	0.78	1848	0.43
ROR	0.28 ± 0.11	2.58		0.01
RQP	0.92 ± 0.10	9.21		< 2E-16
RQB	-0.39 ± 0.13	-2.9		0.004
Model (4)				
Intercept	0.05 ± 0.07	0.73	1847.5	0.47
RQP	1.1 ± 0.08	14.4		< 2E-16
RQB	-0.68 ± 0.07	-9.4		< 2E-16
Model (5)				
Intercept	0.05 ± 0.07	0.72	1849	0.47
ROR	0.55 ± 0.06	9.5		< 2E-16
RQP	0.69 ± 0.06	11.9		< 2E-16
Model (6)				
Intercept	0.04 ± 0.07	0.55	1931.8	0.58
ROR	0.98 ± 0.08	12		< 2E-16
RQB	0.64 ± 0.08	7.99		1.36E-15

Model (3) give as results a significant influence of RQP, RQB and ROR on jar's selection. Model (6) appears to be not as relevant as others models and was excluded based on the high BIC value. As BIC values between other models is very close, we selected model (3) which takes into account all variables of interest.

We then made a model selection based on the lowest BIC for each individual. It revealed that performance was significantly influenced by peanuts proportion (ROR) for five individuals (i.e. *Alaryc*, *Barnabe*, *Ficelle*, *Horus*, *Walt*; **Table 5, Supplementary materials Figure S7**). In addition, peanuts quantity (RQP) significantly influenced the performance of two of these individuals (i.e. *Alaryc*, *Horus*; **Table 5**). For four individuals, peanuts quantity (RQP) significantly affected performance, but peanuts proportion (ROR) had no effect (i.e. *Nereis*, *Nema*; **Table 5**). At last, the performance of three individuals was significantly influenced by both peanut quantity (RQP) and bean quantity (RQB) but not proportions (i.e. *Abricot*, *Eric*, *Olli*; **Table 5, Supplementary materials Figure S7**).

Table 5: Individual results in a Generalized Linear Model

Selected Models from model (3) Choice for the right jar ~ ROR + RQP + RQB						
Effect	ROR		RQP		RQB	
	Estimate ± SE	<i>p</i>	Estimate ± SE	<i>p</i>	Estimate ± SE	<i>p</i>
Individuals						
Abricot			1.78 ± 0.31	< 0.01*	-0.64 ± 0.27	0.02*
Eric			2.84 ± 0.44	< 0.01*	-0.79 ± 0.33	0.02*
Olli			0.63 ± 0.24	< 0.01*	-1.18 ± 0.24	< 0.01*
Alaryc	0.45 ± 0.20	0.03*	1.2 ± 0.22	< 0.01*		
Horus	0.54 ± 0.19	< 0.01*	0.86 ± 0.20	< 0.01*		
Barnabe	0.73 ± 0.19	< 0.01*				
Ficelle	0.984 ± 0.195	< 0.01*				
Walt	0.980 ± 0.197	< 0.01*				
Nema			0.92 ± 0.19	< 0.01*		
Nereis			1.48 ± 0.26	< 0.01*		

Based on group analysis conclusions, a GLM with a binomial family and a logit link function was applied to data for each individual with as fixed variable the jar chosen and as explanatory variables ratio of peanuts quantities between jars (RQP), ratio of peanuts proportions between jars (ROR) or ratio of beans quantities between jars (RQB) in function the model selected for each individual. Darkest grey colour matched individuals which relied both on peanuts quantities and peanuts proportions to make inferences, lightest grey colour corresponds to individuals which relied on peanuts quantities only, grey corresponds to individuals which relied on peanuts and beans quantities, black colour indicates individuals which relied on peanuts proportions only and white colour indicates no significant effect. * indicates significant p-values.

4. Discussion

In the present study, we provided Tonkean macaques with two visible populations composed of a mix of preferred (peanuts) and non-preferred (beans) food items in different proportions. We tested their ability to reason about proportions to predict the nature of a

single-item randomly drawn from these two populations. Our findings showed that, at group level, monkeys expected their preferred item to be sampled from the favourable population in a high majority of trials, when proportions were simply reversed (condition 1, **Figure 3**). However, since in this condition, preferred items quantities and proportions were confounded, subjects' performances cannot be taken as an unambiguous proof that monkeys made inferences solely based on food items proportions. Condition 3 controlled for such caveats, and subjects' performance supports the idea that monkeys are able to solve the task without only reasoning on peanuts quantities. Similarly, monkeys' performance in condition 4, where bean quantities were the same in both populations, showed that the monkeys could succeed without avoiding the jar with the highest quantity of non-preferred items.

To our knowledge, this is the first well-controlled study to show such high performance in a monkey species in an active paradigm choice testing statistical inferences abilities. Our findings exhibit some divergences with results obtained in very similar paradigms in long-tailed macaques (Placì et al., 2018) and in capuchin monkeys (Tecwyn et al., 2017). Indeed, as a group, long-tailed macaques exclusively succeeded at making inferences when proportions were simply reversed. Contrary to Tonkean macaques, long-tailed macaques failed at drawing inferences when preferred or non-preferred items quantities remained the same between populations, but proportions varied. While capuchins monkeys presented more equivalent results to those of Tonkean macaques, as they made statistical inferences based on proportions (i.e. when quantities and proportions were decorrelated), they failed when non-preferred items quantities were the same in both populations (Tecwyn et al. 2017).

First, these contrasting results could be due to methodological differences between studies. Indeed, when proportions and quantities were congruent, long-tailed macaques and capuchin monkeys reached a performance of 63,6% and 63,9% respectively, which was, although significant, only slightly above the level of chance. In the present study, Tonkean macaques achieved the task successfully with a performance rate of 84% which is surprisingly even better than apes (71%, Rakoczy et al., 2014). This discrepancy can highlight a lack of understanding of the task by monkeys in previous studies consequently to different training methods. Long-tailed macaques needed to validate two consecutive sessions during the training period, whereas we levelled up the criteria to three consecutive sessions. In capuchins, the training phase was very brief and consisted of four sessions of six trials, with a single session to habituate the monkeys to the complete experimental procedure (arms crossed or not) and with no criteria implemented. Thus, as early as the training phase, results of capuchins only

reached 61% of success rate, suggesting that a poor understanding of the protocol could have led to limited performance in test sessions.

In addition, results of both studies involving capuchins and long-tailed macaques presented numerous side-biased individuals (Placi et al. 2018; Tecwyn et al. 2017) which could have led to decreased group performance, although Tecwyn et al. (2017) withdrew individuals that had a 100% side-biases from their analyses. To attempt to control and limit side-biases in our study, we implemented decision trees that assessed both whether an individual was motivated to participate in the task (even if it would voluntarily join the experimental SAS) and whether it had residual side bias from previous sessions. Because we presented experimental conditions in a random order, an individual could develop a side-bias during control conditions (where there was no correct answer) which may remain in following sessions. If a side-bias was detected during the four motivation trials where individuals didn't need to reason about proportions at all, the test session was not carried out and individuals were given more training sessions to remove the side-bias. Therefore, motivation trials ensure individuals clearly understood, remembered the task and were motivated to participate, so that side-biases still present for some individuals in some test sessions likely reflected a strategy based on chance.

Another methodological reason could explain why Tonkean macaques succeeded in the congruent condition 4, where the quantities of non-preferred items were the same in both populations, contrary to capuchins who failed in this same condition (Tecwyn et al., 2017). In a study with apes, Eckert et al. (2018), demonstrated that performance at making intuitive inferences depends on the ratio of proportions that need to be discriminated, according to Weber's law (Eckert, Call, et al., 2018). A high ROR corresponds to easy discrimination between proportions. In the condition failed by capuchins monkeys, the ROR was just above 4 which corresponds to a mean proportion of correct choices of 53,1% in chimpanzees (*Pan troglodytes*), not different from chance level. This low ROR could then explain the poor results of capuchins. In our study, we thus designed our experimental conditions by choosing the most extreme ROR that apes could discriminate, that is 16. Therefore, by keeping a constant ROR in all our conditions, our results seem in accordance with performance of capuchins that was just under significance in the condition to test for the reliance on non-preferred items quantity.

Only few studies investigated the applicability of Weber's law in proportion discrimination (Drucker et al., 2016; Emmerton, 2001; Honig & Stewart, 1989; Roberts et al., 2018; Vallentin & Nieder, 2008) and even less so in a context of intuitive statistics (Eckert, Call, et al., 2018; Johnston et al., 2023). Weber's law is a psychophysics law which postulates the ability to discriminate between two stimuli depends on their proportional (or relative)

differences in magnitude rather than their absolute difference (Bullough et al., 2023; Fechner, 1965). In line with studies about proportions discriminations in primates (Drucker et al., 2016; Vallentin & Nieder, 2008), Eckert et al. were the first to demonstrate a correlation between performance at intuitive statistical inferences and ROR, that follow Weber's law, both in apes and humans (Eckert, Call, et al., 2018). Although this analogue magnitude system seems widely shared in animal reign (Agrillo et al., 2016; Bryer et al., 2022; Leibovich et al., 2017), distinguishing proportions in order to make statistical inferences appear to be more demanding cognitively than quantities discrimination.

As our goal was to detect statistical inferences capacities, we chose to keep ROR constant across test conditions, but this also limits the interpretation of our results. Analyses showed that performance varied with ROR but also with peanuts and beans quantities. A better variation in ROR values could have allowed to better estimate the weight of each parameter taken in the decisional framework. Taken together, our results in condition 1, 3 and 4 are consistent with two main interpretations which cannot be disentangled at group level. Tonkean macaques could have solved the task by reasoning on proportions and thus were able to make intuitive statistical inferences from populations to samples. But because each condition was designed to control one effect at a time, although presented in random order, Tonkean macaques could also have flexibly switched strategies between conditions. They could rely either on preferred items quantities (condition 1 and 4) or on non-preferred items quantities (condition 3) according to conditions. Even if this latest explanation cannot be excluded, it exhibits that Tonkean macaques are more flexible than other monkey species tested so far as they are able to adapt their decision-making strategies with perceptive cues available at a given time. Their performance in remaining conditions 2 and 5 showed that preferred items quantity could have played a significant role in the decision-making. With our condition 2, where quantities and proportions were decorrelated and both preferred and non-preferred items quantities varied, we replicated one of the experiments made in long-tailed macaques and apes (« exp2a »; Placi et al., 2018; « exp6 »; Rakoczy et al., 2014). In this condition, performances of Tonkean macaques were in line with those of long-tailed macaques as they were not different from chance level, but lower than apes (**Figure 4**). This suggest that they could neither reason on proportions in those condition nor applied one of the rules based on quantities items. The control conditions for absolute quantities we added in our experimental protocol (conditions 5a and 5b), nonetheless allow us to interpret the response of Tonkean macaques as biased towards higher quantities of preferred items. When proportions did not differ between populations, but only in total items quantities, Tonkean macaques chose preferentially the sample selected from the jar

containing the more preferred items. Thus, group's performance that did not differ from chance level at incongruent condition 2 could also be interpreted as a behaviour resulting from both an understanding of proportions and an attraction by high quantities of peanuts.

Most of the time, several cognitive capacities are at play in experimental cognitive tasks and could bias conclusions about a specific cognitive ability tested (Amici et al., 2010; Schmitt et al., 2012; Schubiger et al., 2020). Our study reveals that a discrepancy in preferred items quantities between the two options could interfere with individuals' reasoning about proportions. Because both jars were visible during the whole testing, a lack of inhibitory control could explain the difference in results between monkeys and apes. Several studies showed that apes possess higher self-control capacities than several monkeys species thanks to multiple inhibitory-control tasks (Amici et al., 2008, 2018; MacLean et al., 2014). Studies comparing different macaque species concluded that while Tonkean macaques had better inhibitory-control competences than less socially tolerant species (i.e. rhesus macaques), and to a lesser extent long-tailed macaques), they still showed poor performances in the various inhibitory-control tasks presented (Joly et al., 2017; Loyant et al., 2023). Capuchin monkeys successfully passed an incongruent condition where the unfavourable population contained only twice as many preferred items as the other (Tecwyn et al., 2017). In conditions 2a and 2b, the unfavourable populations presented eight times and three times as many preferred items as the other jar, respectively, which might have made the differences too large for some individuals to overcome their attraction to peanuts.

Behavioural flexibility and differences in decisional frameworks were better unravelled at individual level. Both model and binomial analyses converged toward four profiles of individuals' decisional strategy. While some subjects exclusively solved the task by reasoning on proportions, two individuals reasoned uniquely on preferred items quantities and seemed to ignore proportions when making inferences. Two individuals showed more sensitivity to proportions or quantities cues according to the experimental conditions. At last, three individuals considered peanuts quantities and/or beans quantities depending on which cue is more prominent. Both between and within individual variations underlie the use of diverse cognitive strategies depending on context.

Reasoning about proportions is a complex and thus a costly capacity that involves considering relation between relations of two kinds of food, rather than simply comparing two quantities of one food item (Drucker et al., 2016; Watzek & Brosnan, 2018). For each individual, a differential trade-off could thus exist between the cognitive costs of making

statistical inferences and the benefits of the reward obtained. Different cognitive strategies therefore emerged, with subjects on the one hand opting for less costly cognitive solutions, and much more motivated subjects on the other, who optimised their chance to obtain food using more complex cognitive abilities. Many internal and external factors, difficult to assess on relatively small sample size, may influence performance directly or indirectly via an effect on participation, attention, inhibitory control and motivation (De Petrillo & Rosati, 2021b; Schubiger et al., 2020). Motivation positively affects cognitive performance in various cognitive tasks (Altschul et al., 2017; Laland & Reader, 1999; Rathke & Fischer, 2020) and often acts in tandem with personality, emotional arousal and social context (Boogert et al., 2018; De Petrillo & Rosati, 2021b; Morand-Ferron et al., 2016). Moreover, in the wild, incongruity between proportions and quantities of food may not occur so often, which could explain the proportion of subjects showing such simpler heuristics rules. Inter-individual differences in inhibitory control capacities (Völter et al., 2018) and in cognitive flexibility (Amici et al., 2018) could have also played a role by encouraging some subjects to flexibly switch from one cognitive strategy to another depending on experimental conditions. Cognitive flexibility is commonly linked with higher cognitive capacities (Amici et al., 2018; Brosnan & Hopper, 2014; Reader & Laland, 2003). Non-human primates would be able to adapt their behaviour flexibly in response to new perceptual cues or a change of context, by inhibiting or modifying a previously learned strategy (Huebner & Fichtel, 2015; Manrique et al., 2013). It has been shown that there can be different degrees of cognitive flexibility, varying from one species to another and also between individuals within the same species (Amici et al., 2018; Rathke & Fischer, 2020). According to perceptual cues presented in each condition, some individuals flexibly relied on beans quantities or on peanuts quantities when it was possible, whereas others stucked to the choice of highest quantities of peanuts.

From a broader prospect, such decision-making diversity could be ecologically beneficial and therefore maintained in a population. Some theoretical works investigated whether differences in individual cognitive abilities and decision-making strategies would be advantageous at the population level. These studies concluded that the most adaptative population showed in fact multiple cognitive profiles (Dubois, 2023; Dubois et al., 2010; Katsnelson et al., 2012). In the same way, experimental work revealed that a co-existence of several decision-making strategies in foraging was beneficial in a population of wild baboons (*Papio ursinus*, Carter et al., 2013). The adaptability of a population seems thus to be grounded on these individual differences. Our multiple experimental conditions revealed that individuals may adapt in different ways to the cognitive costs depending on the rewards.

All things considered, our work provides further evidence that intuition in probabilistic inferences may be shared across primate taxa. While previous studies could leave doubt whether Afro-Eurasian monkeys had such abilities, our results in Tonkean macaques give more reasons to believe intuitive statistical capacities stem from a shared common ancestor among primates. This hypothesis is supported by the fact that monkeys share a lot of other cognitive abilities with apes and humans that are considered as domain-general abilities (Amici et al., 2010; J. M. Burkart et al., 2017; Schmitt et al., 2012). Basic cognitive capacities which include reasoning about objects permanency, agency, causality and numerical abilities, are not only present in humans as early as the age of six months, but also in several non-human primates species (Baillargeon et al., 2010; Kinzler & Spelke, 2007; Spelke & Kinzler, 2007). In accordance with these results, several studies exhibit some evidence that non-human primates may possess domain-general cognitive skills similar to humans (J. M. Burkart et al., 2017). In humans, intuitive statistical ability seems to be crucial in learning and decision-making (De Petrillo & Rosati, 2021b; Sherman et al., 2020), exists without the need of previous experience in young infants (Denison & Xu, 2014; Xu & Garcia, 2008) and can be used flexibly in different contexts (Denison & Xu, 2010; Gweon et al., 2010; Xu & Denison, 2009). Apes can also modulate this capacity according to different contexts of sampling (Eckert, Rakoczy, et al., 2018) and several species of monkeys seem to also exhibit intuitive statistical inferences skills. Given the extent to which making intuitive probabilistic inferences can apply across multiple other cognitive challenges, a lot of arguments converge to consider statistical inferences skills as a domain-general capacity. Thus, this hypothesis supports the view that intuitive statistical inferences abilities would be shared among primate species, as the other basic cognitive capabilities previously cited. Recent studies on non-primate species give further reasons to believe that this ability may have an even more ancient evolutionary origin. Intuitive statistical inferences have been recently demonstrated in keas (*Nestor notabilis*) and giraffes (*Giraffa camelopardalis*; (Bastos & Taylor, 2020; Caicoya et al., 2023). However, given the few numbers of studies and repeatability, it seems premature to conclude about whether intuitive probabilistic inference skills are shared beyond primate taxa or result from an evolutionary convergence (De Petrillo & Rosati, 2019a; Nieder, 2018) .

From a methodological point of view, this protocol offers a different perspective to test how does non-human primates and animals in general consider probabilities in economic decision-making. In contrast to studies that have examined the consideration of probabilities in more complex paradigms (Fiorillo et al., 2003; Nioche et al., 2021; Yang & Shadlen, 2007), our work provides a representation of probabilities that does not require any previously learned

symbolism. Although the monkeys were rewarded after each trial, the limited number of trials precludes the possibility that the choice of monkey was influenced by the feedback provided. Indeed, in human economic decision-making paradigm, gamble tasks have two main formats : description-based protocols and experience-based protocols (Garcia et al., 2021a). In both paradigms, subjects have to choose between two lotteries delivering a given amount of reward with a certain probability. While description-based protocols relied on various symbolic representations to convey outcome values and probabilities where no learning is involved, experience-based protocols give no explicit information about gambles and lotteries that subject will have to choose between. In the latter paradigm, the outcome is delivered right after the subject has made his choice so that he can learn probabilities and outcome values by trial-and-error. Depending on the paradigm used, human adults show different biases when choosing between risky options (Garcia et al., 2021a; Heilbronner & Hayden, 2016; Kahneman & Tversky, 1979) called the « description-experience gap ». Investigating this phenomenon in other species such as non-human primates thus require that these two different kinds of protocol can be adapted to non-human species. However, in studies of economic decisions in monkeys, a component based on experience is always necessary to overcome the lack of a common linguistic system and to maintain motivation (Garcia et al., 2021a; Heilbronner & Hayden, 2016). Representing probabilities in terms of proportions of preferred and non-preferred food items in gambling tasks may overcome this problem by providing a method closer to description-based studies.

To conclude, Tonkean macaques seemed able to make intuitive statistical inferences. Some subjects were able to make intuitive inferences from population to sample by using proportional reasoning, whereas some others solved the task by combining several decisional strategies based on quantities. Knowing whether intuitive statistical skills are shared between primate taxa could help us to understand the role played by past experience in the processing of probabilities in decision-making, or whether a domain-general intuitive ability is necessarily at the root of these behaviours.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Conflict of interest

The authors have no competing interests to declare that are relevant to the content of this article.

Data repository

<https://github.com/altarou/Intuitive-statistical-inferences-in-Tonkean-macaques.git>

Supplementary materials

Table S1: List of individuals which were given a dried grape each time they obtained a peanut.

Individual	Start point	Number of sessions	Conditions
Abricot	Training	16/16	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Alaryc	Training	16/16	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Barnabe	Training	16/16	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Dory	4e session	1/4	2b
Eric	8e session	9/16	1-2a- 2b -3-4-5a-5b
Ficelle	9e session	8/16	1-2a- 2b -3-4- 5b
Horus	8e session	9/16	1-2a-2b -3-5a-5b-6
Jeanne	Training	4/4	1-2a-3-5b
Nema	Training	16/16	1-2a-2b-3-4-5a-5b-6
Nereis	None	0/16	None
Olli	9e session	8/16	1-2b -2a-5a-5b-6
Wallace	None	0/4	None
Walt	10e session	7/16	1-2a- 2b -3-5a-5b

Thanks to the four motivational trials made before starting test trials, we were able to detect at an early stage, a lack of motivation for peanuts for some individuals. Some individuals never get a dried grape (“None” column “Condition” and “Start point”), some others had this protocol since the beginning of the testing procedure (“Training” column “Start point”) and others started having a dried grape in the middle of the procedure. The column "Start point" corresponds to the session from which individuals were given a dried grape each time they obtained a peanut. From the moment we added a raisin to the peanuts for a particular subject, we never went back, and kept doing it until the end of all sessions. For all sessions before the start point, individuals obtained solely a peanut, for all session after this starting point, individuals were given a dried grape when they obtained a peanut. The column "Number of sessions" indicates the number of sessions in which individuals were given a dried grape when they obtained a peanut. The column "Conditions" indicate at which condition individuals were given a dried grape when they obtained a peanut, in bold two sessions of the same condition.

Table S2: Effect on performance of giving a dried grape in addition to the peanut obtained

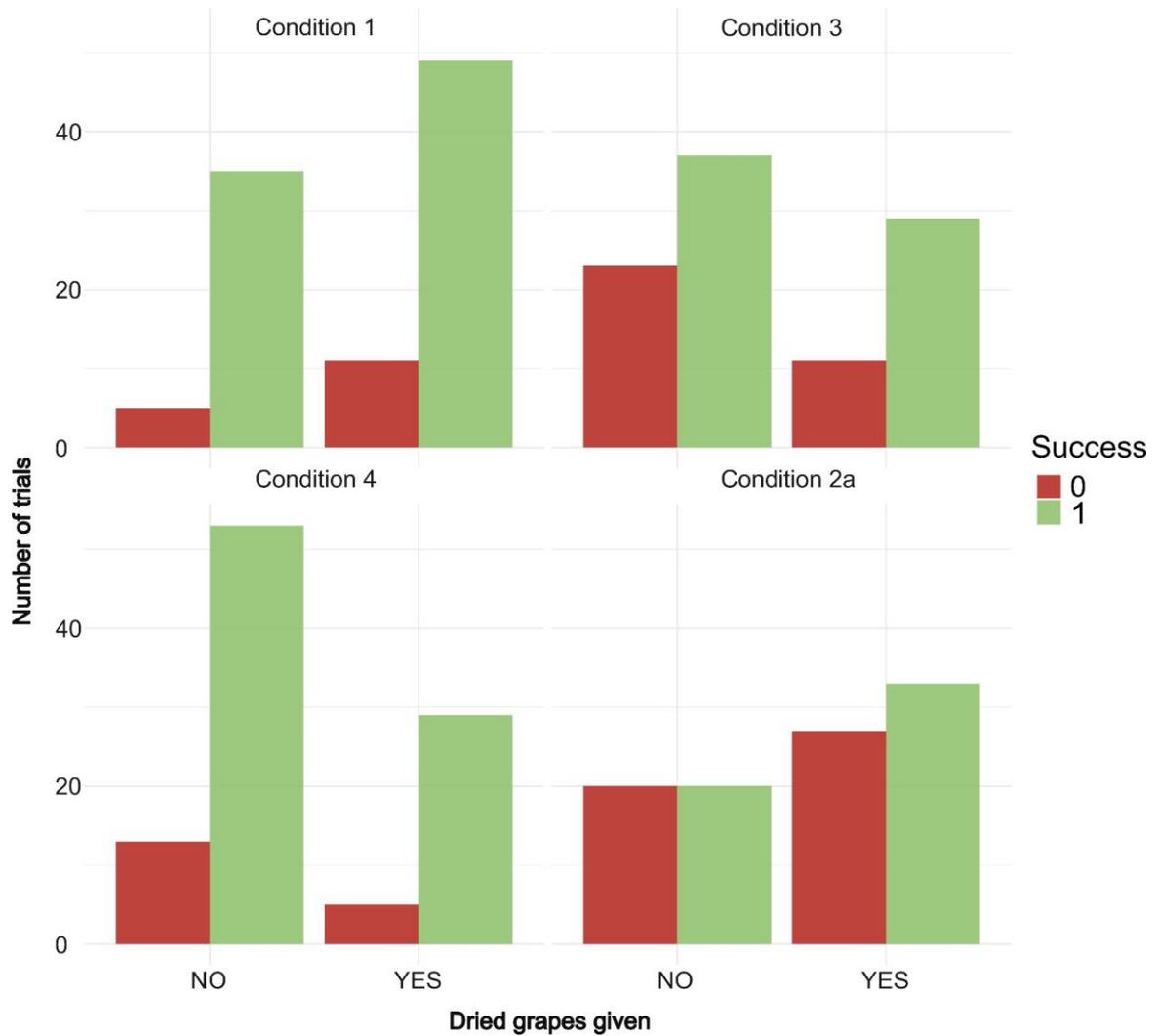


Figure S1: Effect of adding a dried grape on performance in test conditions

Number of trials in which inferences was made from the favourable jar (in green) or from the unfavourable jar (in red) is plotted against whether or not a dried grape was given in addition to a peanut. Five individuals (*Eric, Ficelle, Horus, Olli* and *Walt*) are included in these analyses as they were the only ones to have carried out some sessions without and with a dried grape in certain conditions excluding control conditions: four individuals are included in condition 1, 3 and 2a but only two individuals are included in condition 4 analyses.

Condition	<i>X-square</i>	<i>p</i>
1	0.25	0.62
2a	0.08	0.77
3	0.82	0.37
4	0.12	0.73
5a	1.68	0.19
5b	0.49	0.48

The effect of getting a dried grape after obtaining a peanut was evaluated by chi-square tests in six conditions. Five individuals (*Eric, Ficelle, Horus, Olli* and *Walt*) were included in these analyses as they were the only ones to have carried out some sessions without and with a dried grape in certain conditions (six conditions). No significant difference was observed (all $p > 0.1$).

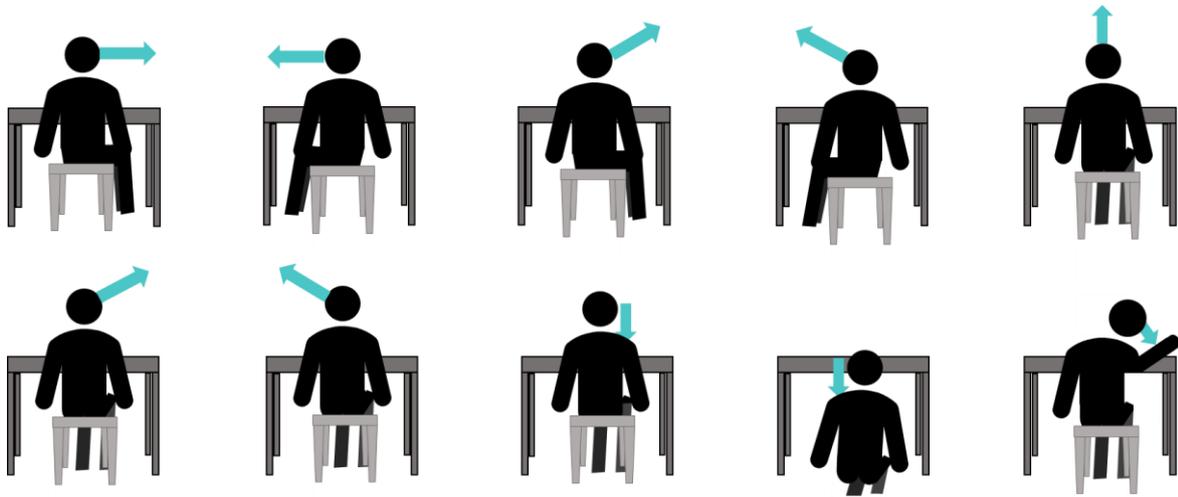


Figure S2: Schematic representation of the ten positions taken by the experimenter. In each position, the experimenter places himself in such a way that he never had visual access to the jars when he picked the items. The arrow shows the orientation of the head and the eyes (which were closed). The ten positions shown in the diagram are typical positions designed to provide the experimenter with reference points but were in no way stereotyped (each posture assumed by the experimenter varied from one trial to another for the same typical position). They were performed in a random order within a session.

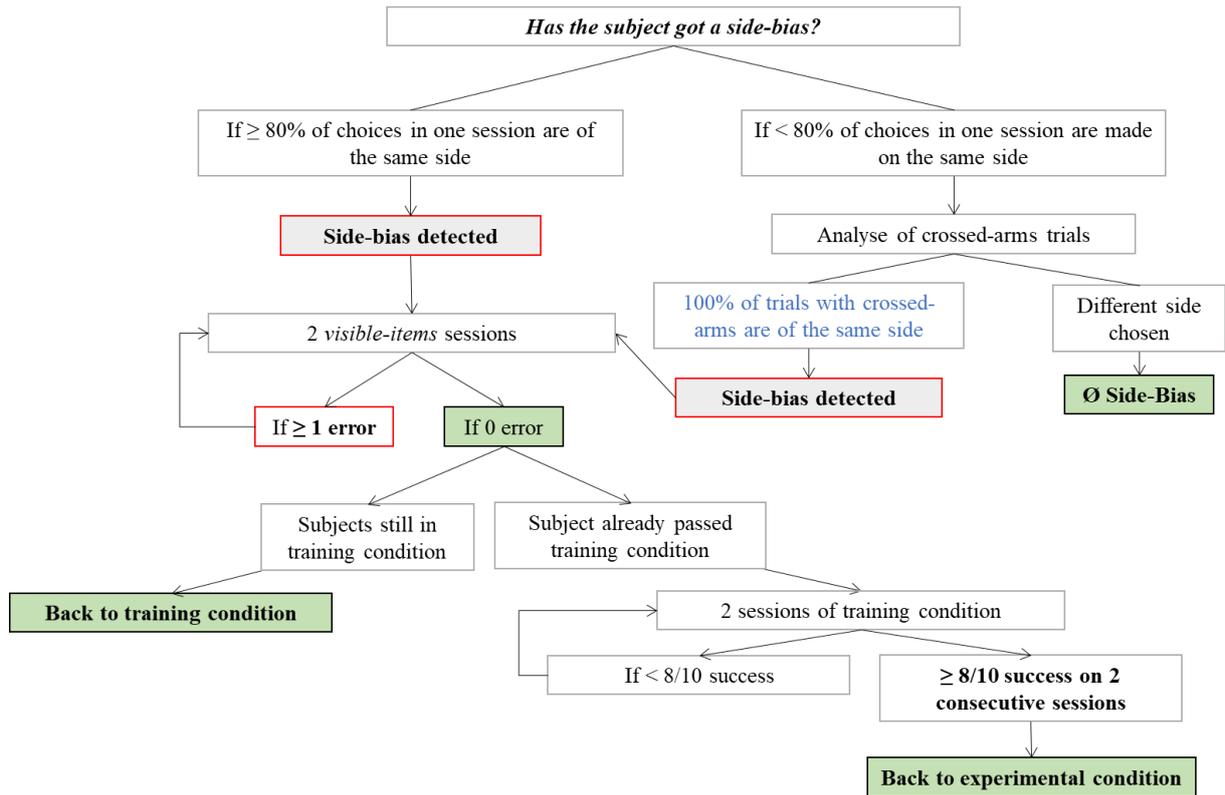


Figure S3: Decision tree for side-bias management

For each test session in experimental conditions, the presence or absence of a side-bias was determined with this decision tree. If the same side was chosen in 80% of trials (8/10 trials) in one session, a side bias was detected (grey box with red outline). When the same side was chosen in less than 80% of trials, we only considered the crossed-arms trials. Indeed, an individual could always choose the same side but could have followed the arms when they were crossed which could have led to a false result of 50% of each side chosen. A side-bias was detected when the same side was chosen in 100% of the arm-crossed trials (grey box with red outline). To counter-balance side-biases, we conducted two visible-item sessions. If no mistake was made at these two sessions, subjects continued with training condition sessions. When individuals were already in the experimental conditions testing phase, they needed to made less than 2 mistakes in two consecutive training condition sessions, to come back to experimental condition sessions.

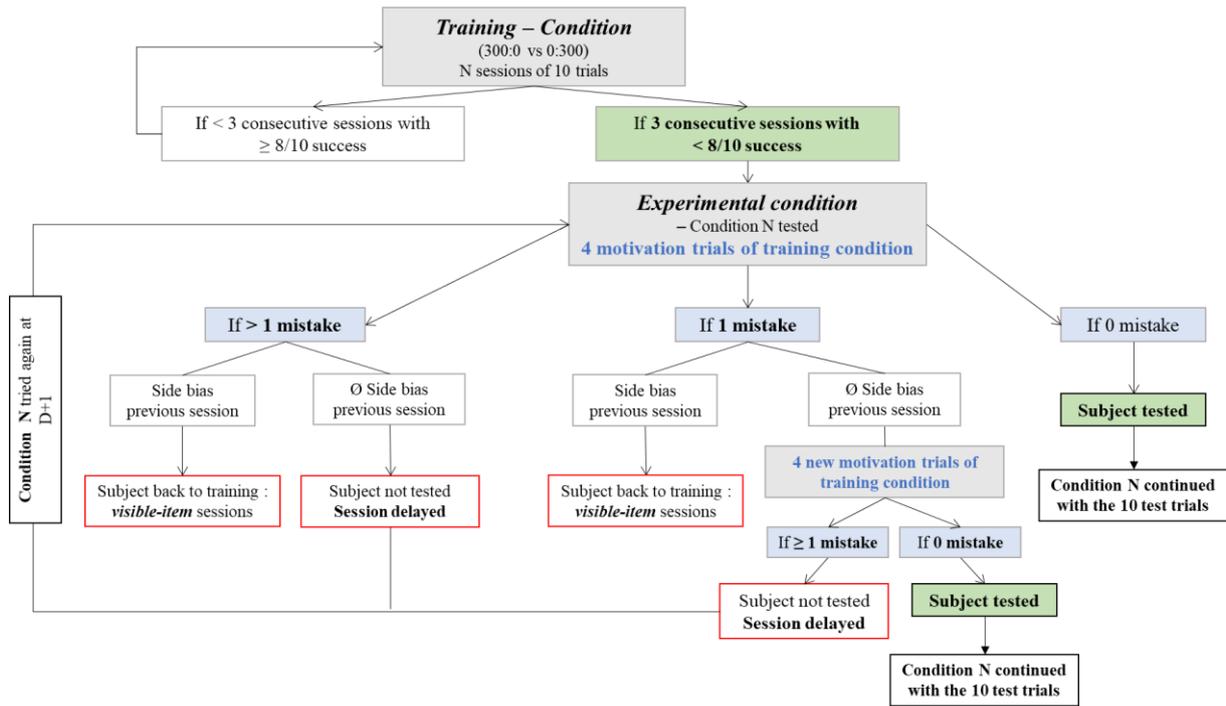


Figure S4: Decision tree for subject's inclusion in test trials

Two phases of the experimental procedure are described (grey boxes): training condition and experimental conditions. After passing the training condition (green box), subjects started the experimental conditions. At the beginning of each test session, four motivation trials were conducted to check for subject's motivation and absence of side-biases. Results of these motivation trials were divided into three cases (blue boxes) which led to different outcomes depending on whether or not a side-bias had been detected during the previous test session. If the subject made no mistake on the four trials, it was tested (green box). If the subject made more than one mistake, it was not tested (red outline box) but either the session was delayed (absence of side-bias) or subject came back to the training condition (presence of side-bias). If exactly one mistake was made, a presence of a side-bias during the previous session led to a comeback at the training condition (red outline box). In case of an absence of side-bias, four supplementary motivation trials were conducted (grey box) and the subject was tested (green box) if no mistake was made at these new motivation trials.

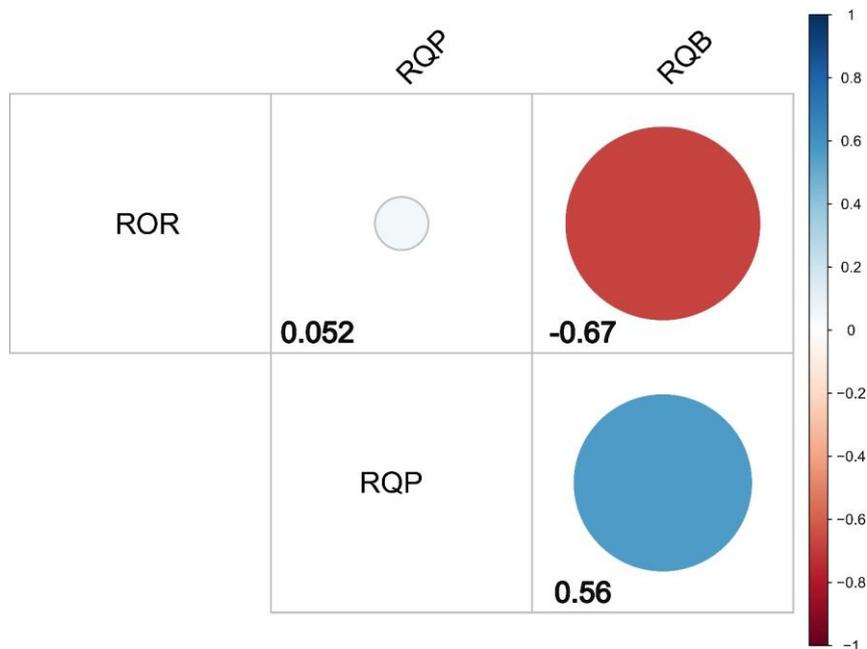


Figure S5: Correlation matrix of ROR, RQP and RQB

Pearson correlation coefficients are represented by both the size and colour of circles. Blue colours indicate positive correlations, and red colours indicate negative correlations. Lighter colours indicate less correlation between variables. The exact values are shown under circles. All correlations between variables are significant at $p\text{-value} < 0.05$.

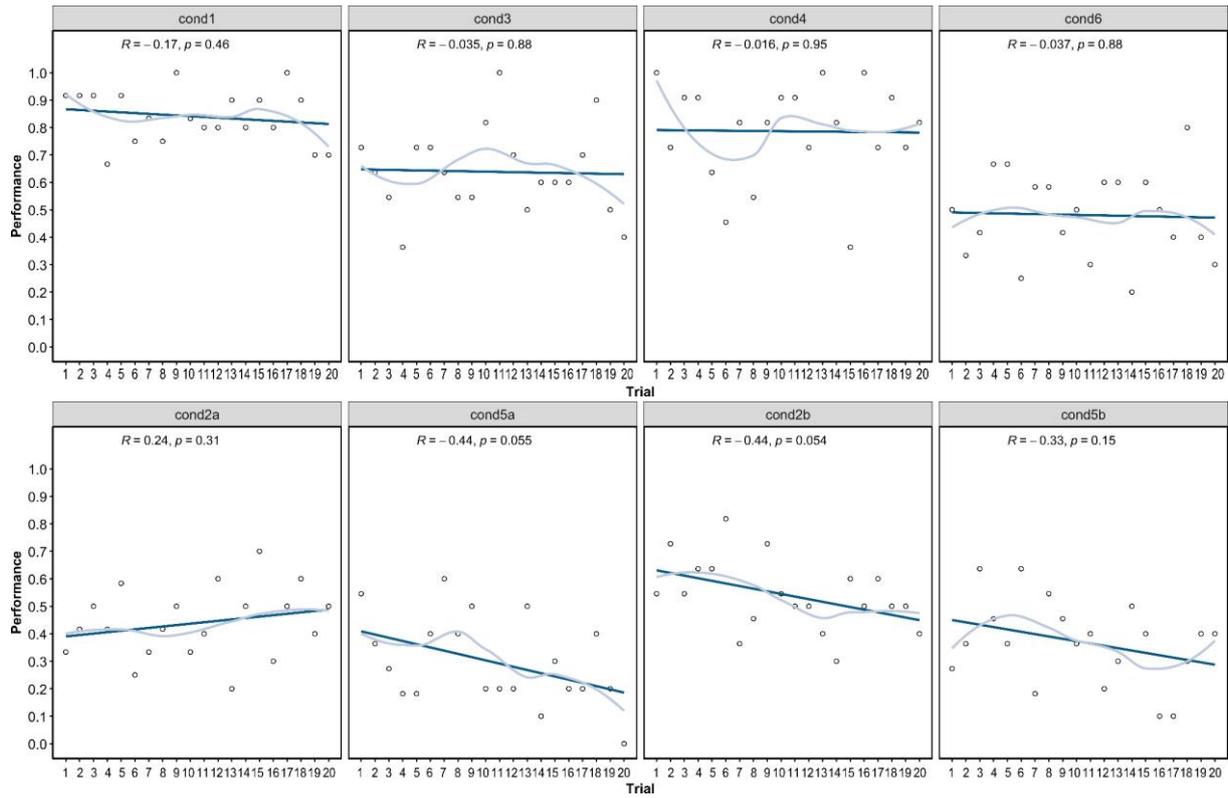
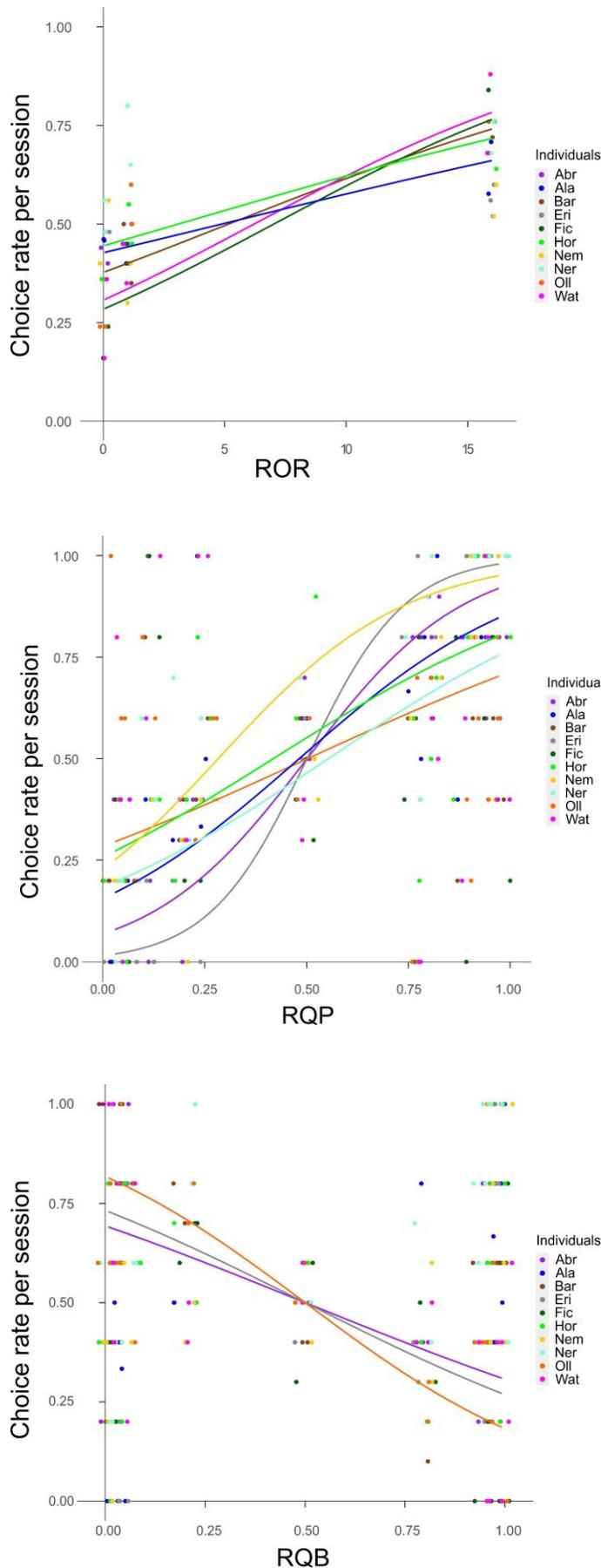


Figure S6: Correlation between group performance and trial number for each condition

The dark lines indicate a linear regression model using the Pearson correlation coefficient (R) to assess the linear relationship between the number of trials and the performance in each condition. The light lines indicate the closest fit to the data points. In conditions 5a, 2b and 5b monkeys tend to increase their choice for the fullest jar when number of trials increases in these conditions.

Figure S7: Individual performance in function of ROR, RQP and RQB



Dots represent the choice rate of right jar per session (10 trials) for all individuals ($n=10$, one colour for each individual) in function of the proportional difference in proportions of preferred items (ROR; panel A), the proportional difference in quantity of preferred items (RQP; panel B) or the proportional difference in quantity of non-preferred items (RQB; panel C) between right and left jar. Lines represent predictions based on the best-fitted model of each individual (Table 5). Only the model predictions containing the explanatory variable of interest are shown for the individuals in question (ROR, $n=5$; RQP, $n=7$; RQB, $n=3$).

Chapitre 4 : Revue de la littérature sur la capacité d'attribution de préférence à autrui chez les animaux

Article 2 : Revue de la littérature sur la compréhension des préférences d'autrui chez les animaux non humains

(en préparation)

Understanding other's preferences in animals

Beaud Alice^{a,b}, Ballesta Sébastien^{a,b,*}, Meunier Hélène^{a,b,*}

^a Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, Université de Strasbourg, Strasbourg, France

^b Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, Niederhausbergen, France

* These authors have contributed equally to this study

Corresponding author:

Alice Beaud

1. Introduction

“What would you prefer?” You’ve probably heard this question a million times in your life. A friend, a parent or a boss is asking you to make a choice between several options and is supposing you will go for the one you like the most. Your sister will give you the last piece of chocolate cake left if she knows it is your favourite. In the contrary, a rival colleague could take your preferred interns and leave you with an unsuitable choice on purpose to gain an advantage over you. Preference is defined as a subjective judgement by which one thing or individual is given pre-eminence over another, in the sense of giving a higher subjective value to one stimulus (“like”) than another (“dislike”) (Scherer, 2005). Preference is quite stable and consistent over time and can be part of traits or dispositions of an individual (Y. Choi & Luo, 2023a; C. A. Fawcett & Markson, 2010; Scherer, 2005). Linked to those definitions, several behavioural cues can reflect preferences. Preferences can be first demonstrated by selectivity and consistency of actions. For an equivalent outcome, an individual showing a preference for option A over option B, will consistently reach for option A, each time it is presented with this choice between two or more options (Y. Choi & Luo, 2023a; Hernik & Southgate, 2012). Preferring an option will thus lead to choosing this option at a higher frequency and with consistency (Baillargeon et al., 2016; Watson et al., 1996). It can also be reflected in the additional efforts or cost made to reach one option over another (Watson et al., 1996).

Preferences need to be distinguished from desire and intention, that are close related mental states though different. Desire is related to “wanting something” and is mostly triggered by one stimulus which aimed at responding to an expectation in the moment. Intention is all

action that is directed toward a goal. A goal-directed action toward an outcome does not always mean that this outcome is desired, if for example, this intended action have been asked by a third party or have been compelled by circumstances. In the same way, one can desire an outcome without intending to take any action to fulfil it (Feinfield et al., 1999). But outcomes of intentional actions are most of the time desired by the one who intended them. Understanding other's intentions, desires or preferences as a mental state allows to anticipate other's choices and actions. Whether preference is seen as a stable trait associated with an agent, or as a transient selective motivational state, knowing the other's preference enables to deduce some of their desires or intentions (Baillargeon et al., 2016; Y. Choi & Luo, 2023a; C. A. Fawcett & Markson, 2010; Hernik & Southgate, 2012). The other way around, knowledge of other's desires or intentions enables to deduce their preferences, provided that certain criteria defined above are met. That's why, most protocols studying intention and desire could be interpreted as in terms of preferences.

As with most studies of theory of mind in non-verbal individuals, interpreting evidence for other's preference understanding is challenging (C. Heyes, 2014; R. W. Lurz, 2011b; R. W. Lurz & Krachun, 2011). Multiple studies were interested in how are considered preferences in children and infants. Whether we consider these elements as evidence for mental state attribution or simple behavioural association, work in infants provided at least some clue about how developed this concept used in everyday life and paved the way for future investigations made in other species. In one of the first interactive tasks, children of 14 and 18 months-old were asked to infer which of the two food items (a broccoli or a cracker) an experimenter wanted from emotional faces of like and dislike displayed towards each of food items (Repacholi & Gopnik, 1997). When preferences between the experimenter and the child matched (they both liked the cracker over the broccoli), both age group managed to anticipate the experimenter's desire. But when preferences mismatched (the experimenter liked the broccoli over the cracker), only 18 months-old children were able to anticipate the experimenter's desire. Verbal tasks describing explicitly the preference of an agent showed that children understood conflicting preferences at the age of 3 years old, crucially before being able to ascribe false-belief in similar kind of task (Cassidy et al., 2005; Rakoczy et al., 2007). Other kind of paradigms evaluated whether children could attribute a preference to others based on statistical information contained in their choices. Results showed that from around 2 years-old, children were able to understand preferences that differ from their own based on sampling information. Several studies also investigated preference understanding in preverbal infants using a violation-of-

expectancy paradigm, where looking duration to an event measure how this event was expected (short looking time) or not expected (longer looking time) by someone. In a seminal study, Woodward (1998, 1999) showed that infants expected an agent to continue reaching for object A over object B, regardless of its location, after having previously observed this agent consistently reaching for object A over object B during a familiarization phase (Woodward, 1998, 1999). Multiple following studies demonstrated the capacity to ascribe preferences to others even from the early age of 3 months-old (Y.-J. Choi et al., 2018; Spaepen & Spelke, 2007, for reviews see: Baillargeon et al., 2016; Y. Choi & Luo, 2023). Preference understanding seem also flexible (Mou et al., 2014; Spaepen & Spelke, 2007). Moreover, various studies aimed at determining which behavioural cue would trigger the anticipation of a choice based on the attribution of preferences have shown that all the cues correspond to the definition of preferences (Baillargeon et al., 2016; Y. Choi & Luo, 2023a).

Understanding other's preferences has been studied through preference for various stimuli. In fact, one can express a preference for inanimate objects and food but can also present social and behavioural preferences. Each of them guides the anticipation of other's decision in a social environment. For example, children at the age of 12 months-old seem to show a preference for an helper agent rather than a hinderer agent (C. A. Fawcett & Markson, 2010; C. Fawcett & Liszkowski, 2012). Infants of 10 months-old prefer their own language group but show no preference for any specific ethnicity (Kinzler & Spelke, 2011). Children are also able to ascribe preferences for certain actions or activities to agents (Cassidy et al., 2005; Song et al., 2005). However, most studies were interested in food-preferences understanding. This can be understood in light of that in human development, food preferences seem to play a central role in social bonds through the attribution of shared preferences (DeJesus et al., 2019; Liberman et al., 2016).

In non-human animals, while social and behavioural preferences have been characterized in some species (Canteloup et al., 2020; Kapsalis & Berman, 1996; Pritchard et al., 2023; Seyfarth, 1977), most studies investigating preferences attribution to others focused on food preferences for ecological and methodological reasons. In cognitive experiments, using food as experimental stimuli is convenient not only to manipulate, but also to maintain animals' attention and motivation. Spontaneous preferences for certain food allow to study easily preferences without any training needed. Moreover, as food intake and diet are directly linked to fitness of individuals (Kamil et al., 1987; Stephens, 2008), studying food preference understanding has a relevant ecological interest. Strong selective pressure may have acted on

activities such as looking for food, considering food quality, sharing food and paying attention to which congener has obtained which kind of food. In addition, as in children development, food preferences are influenced socially. In non-human primates, such as bonobos, marmosets and brown capuchins, individuals adopt preferences of congeners after observing them or interacting with them (Brosnan & de Waal, 2004; Queyras et al., 2001; Shorland et al., 2019a). Hence, it would not be surprising that non-human animals may show some capacities to take into account other's preferences in order to anticipate their behaviour. This field of research has thus broad ecological relevance but only few studies investigated understanding of other's preferences in non-human animals.

The aim of this review is to detail and discuss cognitive studies conducted in a control environment, that tested the ability of non-human animals to attribute other's food preferences. The work that has been done so far focused on two main animals' categories: jays and non-human primates. Both groups have been shown to possess different mental states' reading abilities such as understanding other's perspective and knowledge (Call et al., 2004; Canteloup & Meunier, 2017; Dally et al., 2005; Emery et al., 2004; Hare et al., 2000; Kaminski et al., 2008; Legg et al., 2016; Legg & Clayton, 2014; Phillips et al., 2009). Non-human primates have also been shown to pass implicit false belief tasks (Kano et al., 2019; Krupenye et al., 2016). However, in the field of theory of mind in non-human animals, only few attentions have been given to research done about motivational states or preferences understanding. As mentioned above, the development of other's desire understanding in childhood have been extensively studied. In humans, preferences understanding is believed to have emerged earlier in ontogeny than other's theory of mind landmarks such as belief systems (Cassidy et al., 2005; Rakoczy et al., 2007). This makes it all the more interesting to study how this ability has evolved in our closest phylogenetic relatives, the non-human primates. But historically, much of research focused on jays due to methodological reasons. In this article, we will first examine evidence of other's preference attribution in jays, and discuss how these results may be interpreted carefully, considering some low-level cognitive hypothesis. Then, we will look at studies done in non-human primates and how limited they are. At last, we compared preferences understanding in both jays and primates, discussed the limitations and interests in the different paradigms used as well as presented some of the perspectives for future studies in the field.

2. Early studies in jays

2.1. Food-sharing behaviour and cooperative paradigms

The most advanced research into understanding the preferences of others in non-human animals (here after animals) has been carried out by investigating desire-state attribution in Eurasian jays. Ostojić et al. (2013) developed an innovative method based on jays' natural behaviour of food sharing during mating season (Ostojić et al., 2013). As part of courtship behaviour, food sharing may be related to fitness benefits for females and may serve to reflect male quality (Galván & Sanz, 2011; Stevens & Gilby, 2004). The selection of high-quality males by females may depend on male's capacity to flexibly choose a food that matches female's desire. As this ability appears to be ecologically relevant, authors examined whether males were able to adapt the food shared to female's specific desires. For that purpose, they manipulated females' desire-states thanks to different pre-feeding conditions. Pre-feeding an individual on a given food, decreased subsequently its preference for eating that food, leading to a specific satiety (Clayton & Dickinson, 1999; Correia et al., 2007). Results of specific satiety manipulation showed that when jays were pre-fed type W food (wax moth larvae), they preferentially chose to eat type M food (mealworm larvae) in a two-options choice where type W competed with type M food, and vice versa. Female's preference for one or the other type of food could thus be experimentally controlled (Ostojić et al., 2013). To test desire-state attribution, male jays watched the female being prefed with one or the other type of food. Males were prefed with maintenance diet to control their level of satiety without manipulating their preferences. Then, males were given the choice between M or W food type to share with the female in 20 subsequent trials. According to the female's motivational state, males flexibly adjusted the type of food they give to the female. When females were prefed with type W food, subjects shared more type M food than when prefeeding was made with type M food. Interestingly, results take into account arbitrary preferences for one of the two food types by showing the proportion of food shared in pre-feeding test conditions relative to a pre-feeding baseline condition, where female jays were pre-fed with a food that was not involved in the choice and sharing phase (maintenance diet). Moreover, this behaviour was not a simple response to behavioural cues of female during the sharing phase. When males could not witness their partner prefeeding, they did not adapt the food shared to the female's specific satiety. In another control condition, authors checked whether males did not respond to their own specific

satiety which could have been triggered by just watching female's prefeeding step. After attending the prefeeding phase of females, when males were given the choice to eat between the two M and W food, no preference for one or the other type of food emerged (Ostojić et al., 2013).

Considering the own male's preference for food is worthwhile. Indeed, having a self-experience of an event seems to be important in order to be able to project oneself into a congener's perception of that event (Y. Choi & Luo, 2023a; Kano et al., 2019; Karg et al., 2015b, 2016; Meltzoff, 2007; Meltzoff & Brooks, 2008). When it comes to understanding other's preferences, the subject's own preferences may either help or interfere with the attribution of preferences to others (Cassidy et al., 2005; Y. Choi & Luo, 2023a; Repacholi & Gopnik, 1997). As Eurasian jays seem to adapt their food-sharing behaviour according to female's desire state, the exploration of how the subject own's preferences act on this behaviour appears to be crucial. In a subsequent study, the same research team manipulated both males and females' desire's states in order to have a condition where males and females' preferences matched and another where it does not (Ostojić et al., 2014). As expected, when preferences matched, males correctly responded to female's desire state, which cannot be distinct from their own desires. Interestingly, when male's preference differed from female's preference, two opposite behaviours were observed: males continued to choose food to eat according to their own desires but shared food to fulfil female's desire. As in humans, Eurasian jays could not completely disengage from their own current preference, but still manage to attribute a preference different from their own to a congener (Cassidy et al., 2005; Repacholi & Gopnik, 1997). These results show how difficult it is to inhibit one's own preference or desire to make room for others' perspective. If self-experience seems crucial and could help mental states' attribution in other case such as perspective-taking or empathy (C. Heyes, 2018b; Karg et al., 2015b), understanding desire states of others demand a high capacity of inhibitory-control and self-other differentiation. As the subjective value placed on a type of food can vary from one individual to another, personal experience is more of a hindrance than a help and should be applied more to the concept of preference than to the food itself. Adapting the food shared to a partner's preference could also be the sign of a behavioural flexibility. However, besides these high-level cognitive explanations to such an impressive capacity, a simpler interpretation still needs to be ruled out. In fact, male jays could have just followed the rule "feed the female what you have not seen her eat" (Ostojić, Cheke, et al., 2016). Although there is no doubt that the male can distinguish between what he wants to eat and what he has to share with the female,

this ability could reflect the interaction of two decision-making rules without excluding behavioural flexibility. In fact, male jays may also suppress their own desires to better adhere to a behavioural rule regarding the needs of the female.

In the wild, researchers managed to induce specific satiety in female New Zealand robins to replicate the original study of Ostojic et al. (Ostojic et al., 2013; Shaw et al., 2017). They showed that male New Zealand robins also adapt the food shared in accordance with the current desire state of females (Shaw et al., 2017). But contrary to captive experiments with Eurasian jays, male New Zealand robins cater to their mates' preferences without needing to witness the pre-feeding of females. These results support the hypothesis that males responded to behavioural cues present during the sharing phase. While observing the pre-feeding of their mates appears to be necessary and sufficient in captive Eurasian jays, this is not the case for wild New Zealand robins. These differences suggest that males use at least several behavioural cues to determine which food is best to share with their partner. Observing the pre-feeding phase does not always seem necessary if the female is able to directly communicate her desire. However, which signals are relevant for males to understand this desire remains unknown but could be an interesting subject for further investigation. This latter result in the wild, however, reinforces the hypothesis that, initially, the food-sharing behaviour in Eurasian jay males, which fulfilled the females' desire, may have followed a simple behavioural rule learned through experience.

To deeper examine this question, Eurasian jays were tested in a follow-up study where contextual cues were experimentally manipulated (Crosby, 2020; Ostojic et al., 2020). By examining the contextual cues that males take into account to respond correctly to the desire states of females, the study should also help determine to what extent the males understand the preferences of the females, or whether their choice is based on simpler behavioural rules. In a first experiment, they wondered whether males were attending to the number of items eaten by females during the prefeeding phase (Ostojic et al., 2020). In two different conditions, the males observed females who had been pre-fed either one M-type worm while one W-type worm was present (1 vs 1 condition), or 5 M-type worms while 5 W-type worms were present (5 vs 5 condition). If the male was obeying to a behavioural rule such as "avoid sharing with the female the food you've seen her eaten last", no difference between the sharing pattern in the two conditions was expected. However, if the males understood the specific satiety induced by eating more of one food type than the other, they should share their mate's desirable food more often in the 5 vs 5 condition than in the 1 vs 1 condition. The results did not provide conclusive

evidence for neither of those predictions. While in the condition 1 vs 1, males tended to share more of the food type their mate was not pre-fed with, the sharing pattern did not depend on the pre-feeding food type in the condition 5 vs 5. In a second experiment, researchers investigated whether the choice context had an informational value such that it reflects a volition act and corresponds better to the definition of preference (Crosby, 2020; Ostojic et al., 2020). Preferences were better conveyed when one option was chosen at the expense of another that differs from the first (Hernik & Southgate, 2012; Woodward, 1998). Males were presented two conditions again: a pre-feeding phase where females eat one of two items that were of same type (“same” condition), and a pre-feeding phase where females eat one of two items that were of different type (“different” condition). Males were expected to attribute a preference to their mate only in the latest condition. Results were confused as they showed a difference in male behaviour from one condition to another but, in neither case, males showed a desire-state attribution. Overall, even if these results were not as conclusive as expected, they are still promising. It appears that males’ sharing behaviour has some flexibility according to context of pre-feeding. Methodological variations between these different studies could also have an impact on the results found. Contrary to the initial studies (Ostojic et al., 2013, 2014), the most recent study examining flexibility in the attribution of desire states did not account for the males’ prior preference for sharing one food type over another. In contrast, Ostojic et al. (2013, 2014) compared the amount of food shared by males in test conditions with the amount shared in a baseline condition where females were pre-fed a maintenance diet (Ostojic et al., 2013, 2014). As well as in the wild, prior preferences of males was not taken into account although male identity was considered in the analyses (Shaw et al., 2017). Since individual variability appeared to be significant in these studies, not accounting for it in the analyses could have led to different results.

This work on jays has led to major advances. From a theoretical perspective, a bird species seems able to infer the current preference of a congener and flexibly adapt its behaviour accordingly. Which cues are involved and whether jays really ascribe preferences to others in the way humans do are questions for the future. The fact that male jays seem sensitive to other’s desire state is enough to start thinking about these implications in other species. But these jays’ performance could not have been measured without an ingenious protocol based on their natural food sharing behaviour. Hence, some questions arise immediately: is it possible to measure preference attribution without using a food-sharing paradigm? Is the capacity to share food necessary for attributing preferences or desire states to others? Whether or not the capacity to

share food is necessary for attributing preferences to others remains unknown but surely this natural behaviour seems key in self-other differentiation ability (Legg et al., 2015). In all the studies described so far, the advantage of the protocols lies in the opportunity given to the male jays to eat the chosen food, share it or cache it. The own preference of the male was thus not restricted but expressed in the eating behaviour. The paradigm, by recording the eating behaviour differently from sharing behaviour, disentangle male's own preference and allowed to detect a possible attribution of preference to others. However, desire-state attribution does not seem to be limited to this context. Several studies continued to explore desire-state attribution ability in jays by taking advantage of another natural behaviour in a competitive context: the caching.

2.2. Caching behaviour and competitive paradigms

Jays' caching behaviour has been well studied through decades for the cognitive capacities it could lie on. These birds hide and store food for future consumption (Emery et al., 2004; Wall, 1990). They memorize precisely the location of food caches to recover it later (Clayton & Dickinson, 1998). But in the meantime, acts of pilfering by other species as well as conspecifics may occur (Brockmann & Barnard, 1979). A conspecific may have witnessed the scene, memorized certain food locations and been able to steal some. Jays therefore deploy a range of strategies to avoid pilfering, highlighting the remarkable flexibility of this caching behaviours. Wester-scrub jays and Eurasian jays cache food preferentially in an out-of-view location behind a barrier or at a distance site when a competitor observe them but not when caching behaviours occur in private (Dally et al., 2005; Legg et al., 2016; Legg & Clayton, 2014). As well as considering the visual cues they might give to their competitors, they also seem to pay attention to auditory cues that could reveal their location, preferring to hide food in a silent substrate rather than a noisy one (Shaw & Clayton, 2013). They seem to adapt their caching behaviour in combination with other strategies during the recovery phase, possibly to mislead potential pilferers by recaching items (Emery et al., 2004). In all, these behaviours arguably support a cache protection hypothesis, being an incentive for the development of such powerful cognitive adaptations. Even if behaviour reading hypotheses have not been excluded yet, jay's capacities to take into account other's perspectives give hope for investigating whether they could also attribute preferences to others in this context.

Two recent studies have combined food preferences and caching behaviour paradigm to understand whether jays could assign a preference to a conspecific in such a competitive

context. Interestingly, they concluded to contradictory results that challenge previous studies, but also underscore the importance of the ecological context chosen.

In a first study, California scrub-jays and Eurasian jays were tested in a caching experiment during which they were observed by a competitor (Ostojić et al., 2017). Crucially, subjects previously watched or not the competitor being pre-fed with one of two food type. Pre-feeding a subject with one food type decrease the amount of this food not only eaten but also cached afterwards (Cheke & Clayton, 2012; Clayton & Dickinson, 1999; Correia et al., 2007). Here, motivational state of the competitor was controlled thanks to specific satiety and the question was whether the subject's observation of the pre-feeding phase was sufficient to elicit an attribution of preference to the competitor. Results showed that subjects preferentially cached the food their competitor were sated on regardless of whether they had witnessed their competitor's pre-feeding phase. Jays were thus able to adapt the food cached by caching the less current desired food type by the competitor and decrease the risk of pilfering. However, subjects react to the competitor's preference without needing to attribute a desire associated with the specific satiety manipulation. Contrary to captive jays which attribute a desire-state to their female partner during food sharing (Ostojić et al., 2014), jays seem to rely on behavioural cues in a competitive context (Ostojić et al., 2017).

In a second study, authors examined whether jays were able to integrate different behavioural cues associated with two different mental states: desire-state attribution and perspective-taking (Amodio, Farrar, et al., 2021). Indeed, pre-verbal infants and chimpanzees have been shown to integrate different information to infer multiple mental state (or mental-state like) (Baker et al., 2017; Eckert, Rakoczy, et al., 2018; Kano et al., 2019). As jays seem to understand desire-states of a conspecific (Ostojić et al., 2017), take into account the visual perspective of a competitor (Dally et al., 2005; Legg et al., 2016; Legg & Clayton, 2014), as well as the identity of this competitor watching (Dally et al., 2006), do they manage to combine all these abilities ? In two equivalent and complementary experiments, subjects attended to the pre-feeding phase of a competitor with one of two types of food. Then, they were offered to cache one or other food or both types of food in a tray, located either behind a transparent barrier (in view of the competitor) or behind an opaque one (out of view of the competitor). The amount of food hidden behind each of the two occluders (transparent and opaque), depending on whether the competitors were sated on this food or not, was compared. Unfortunately, no difference in food type hidden by jays was observed in the different conditions revealing maybe that jays were not even able to use any of the skills cited previously (Dally et al., 2005; Legg &

Clayton, 2014; Ostojić et al., 2017). To investigate differences in protocols that could explain such results, researchers reproduced previous experiments by testing separately the ability to make desire-state attribution and perspective-taking in a caching context (Legg & Clayton, 2014; Ostojić et al., 2017). Surprisingly, the authors obtained inconclusive results that call into question a series of studies and, more generally, highlight the problem of reproducibility in the field of animal cognition (Amodio, Farrar, et al., 2021).

Preference attribution and motivational states in jays have been the subject of extensive research through several paradigms which led to either similar or divergent findings depending on the ecological context or the population (Amodio, Farrar, et al., 2021; Ostojić et al., 2013, 2014; Ostojić, Cheke, et al., 2016; Ostojić, Legg, et al., 2016; Ostojić et al., 2017; Ostojic et al., 2020). Comparing jay's ability to understand other's preferences in a context of cooperative food-sharing and competitive food-caching contexts seem to draw different conclusions (Amodio, Farrar, et al., 2021; Ostojić et al., 2013, 2014). Whereas jay seem to attribute preferences to their mate during food-sharing by using cues during the pre-feeding process until their mate reach satiety, they do not seem to attribute desire-states to a competitor watching them during food-caching but seem to respond to cues given by the competitor directly (Ostojić et al., 2013, 2017). Ecological contexts that in appearance could elicit high level cognitive skills, such as theory of mind, could in fact may not be adapted to test such complex cognitive capacities. For example, the competitive or cooperative nature of experimental testing have thus been of important concern in non-human primates. Until 2000's, perspective-taking attribution was investigated in a cooperative paradigms where for example, apes needed to follow human's gaze orientation to retrieve hidden food (Call et al., 1998, 2000). They provided negative or mixed results until moving on to competitive paradigm bring conclusive evidence. A subordinate subject had the choice of first reaching a food source to which the dominant had visual access or a food source out of his sight. Results in this competitive paradigm seem to favour the hypotheses that great apes were able to understand the visual perspective of others (Hare et al., 2000).

Whether jays are able of preference attribution in a context of protection caching strategy remains therefore uncertain. In food-sharing experiments, the attribution of the jay's desire state was based on the key capacity to ignore their own current motivational states (Ostojić et al., 2014), which could not be the case in competitive context of caching behaviour. However, several studies showed that jays have the skills to disengage from their own current motivational state in different context of caching (Cheke & Clayton, 2012; Correia et al., 2007;

Raby et al., 2007). In an experiment made by Correia *et al.* (2007), birds' current and future motivational states were controlled thanks to specific satiety manipulations (Correia et al., 2007). Birds were pre-fed in two different stages: before caching food and before recovering this same food stored. When the food type used in the two pre-feeding stages differed, birds learned that the food being cached according to their current motivational desire is conflicting with their future desire, i.e. the food wanted at the recovery stage after the second pre-feeding phase. After a learning trial, jays thus adapt their caching behaviour by anticipating their future motivational state that will occur at recovery. Birds were able to disengage from their current motivational state by storing more of the food they were sated on, in prevision of their future desire state. In the same way, Eurasian jays have been shown to anticipate in which location they would retrieve the kind of food they would desire the most, independently of their current desire (Cheke & Clayton, 2012), although their capacity to really “anticipate future” have been recently put into question (Amodio, Brea, et al., 2021). Hence, jays possess the capacity to overcome their own current desire in a caching paradigm, which leave the door open to consider the preferences of others.

The endless debate on the theory of mind also brought up by this last example, raises questions about the attribution of a mental state associated with a congener's preference or state of desire in jays. Several evidence suggested that jays attributed a desire-state to their congeners during food-sharing, notably because they inferred the food preference from the pre-feeding step that occurred before the sharing step, and they were not responding to behavioural cues at the moment of food-sharing (Kamil, 2013; Ostojić, Cheke, et al., 2016; Ostojić et al., 2013, 2014; Ostojić, Legg, et al., 2016). However, other papers pointed out some counter-facts. New-Zealand robins in the wild relied on behavioural cues when fulfilling their mate desire-state during courtship food-sharing (Shaw et al., 2017). During food-caching, jays altered the food type stored according to their competitor current preference by responding to the competitor's behavioural cues during the caching process (Ostojić et al., 2017). These latest findings contrast with the “Caching protection strategy” based on several evidence that jays had the ability to attribute perspective and knowledge-states to a competitive observer during caching behaviours (Dally et al., 2005, 2006; Emery et al., 2004; Grodzinski & Clayton, 2010; Legg et al., 2016; Shaw & Clayton, 2013; Thom & Clayton, 2013). This view have already been challenged by theoretical simulations that led researchers to provides more proofs against these alternative hypotheses suggested (Legg et al., 2016; Thom & Clayton, 2013; Van Der Vaart et al., 2012).

This puzzling story could be interestingly unraveled by deeper investigation into which behavioural cues jays respond to or infer from. Indeed, in the case of perspective-taking during caching behaviour, jays seem to take into account the presence, identity, and visual access of a competitor but contrary to the case of preference attribution, they do not need to refer to a third-party element (Dally et al., 2005, 2006; Legg & Clayton, 2014). In these perspective-taking experiments, the opaque barrier, the cue from which visual access is inferred, has the disadvantage of being present at the moment of the subject's choices. Yet, ascribing a food preference implies assigning a food that is liked or disliked to a conspecific. As food satiety manipulations occur beforehand, food preference assignment is separated from the moment preference understanding is assessed. This separation allows for a clearer investigation of cue reliance at each step. Identifying these cues would thus be not only valuable for expanding our understanding of bird communication, but also for distinguishing between the mental states reading hypothesis and the behavioural reading hypothesis more clearly. Knowing which cues are used to infer others' preferences will enable their manipulation in different contexts, to assess whether this could trigger desire-state attribution. Similarly, identifying the indicators that birds respond to in order to adjust their caching behaviour to the current desire-state of their competitors could shed light on whether the same strategies are used in other contexts. This could provide new evidence against or in favour of the mental state attribution hypothesis. These future experiments would perhaps conciliate results found in food-sharing and food-caching context by bringing out the use of both low-level and high-level cognitive strategies that would depend on environmental parameters, such as higher food competition or predator threat. Even if for now, exploring these behavioural cues seem difficult due to methodological constraints (Shaw et al., 2017), new advances could push back these limits.

3. Few studies in non-human primates and their limits

3.1. Few studies in great apes

Capacity to read other's mind has been studied exclusively in non-human primates (NHP) for a long time, but surprisingly only few studies investigated how NHP comprehend other's desires and preferences (Krupenye & Call, 2019; Lewis & Krupenye, 2022). One of the first studies to experimentally examine preference attribution in NHP focused on whether great apes were able to infer desire for an object based on the emotional expressions of a human experimenter (Buttelmann et al., 2009). While desires and preferences have slightly different meanings, an experimental protocol that test one of these concepts give straight linked

information on the other. In a first experiment, after observing a human experimenter acting with a “happy” emotional expression towards one hidden food type and with a “disgust” emotional expression toward the other one, apes had to pick the object associated with the positive human expression (Buttelmann et al., 2009). Since apes chose significantly more than chance the food type matching with the happy face of the experimenter, a second experiment aimed at controlling for a strategy to simply avoid the food type corresponding to the disgust face. In this part, apes had to infer which food type the experimenter had picked to choose the remaining food, following the two differential emotions expressed. In this case, chimpanzees predicted the human behaviour correctly but slightly over chance, though it was significant. However, this paradigm suffers from many shortcomings that do not allow us to conclude whether apes understand others' preferences. Although these results suggest that apes consider human emotional expressions as referential and that they are able to use them to infer human behaviour, nothing indicate they assign a preference to humans based on these facial expressions. All primates' responses can in fact be explained in terms of learning association between facial expressions and human behaviours.

Following studies thus abandoned this kind of paradigm to provide more compelling evidence about preferences understanding abilities. To our knowledge, the first study designed to directly test how a non-human primate species considers other's preferences was carried out on chimpanzees thanks to a competitive paradigm (Schmelz et al., 2013). Chimpanzees had a strong preference for a box topped with an image of ten pellets compared to a box topped with a blank image, even if boxes were equally baited with same rewards. They were then trained in a competitive back-and-forth game previously used (Kaminski et al., 2008; Schmelz et al., 2011), where they needed to anticipate which option will be chosen first by a competitor to obtain the reward left in the option not chosen. While chimpanzees consistently chose their favourite box with the ten-pellets-picture when they chose first or no competitor was present, they switched toward their non-preferred option more often when they made their choice after the competitor. Chimpanzees were therefore able to predict that their congener would have the same preference for the ten-pellets picture as their own. Intuitively, chimpanzees attribute to others a preference that match their own, but whether they are able to consider other's preferences that differ from their own, remained unknown until recent research.

A full understanding of other's preferences as a mental state requires to consider preferences as a subjective concept and which can differ between individuals. In a recent comparative study between children and great apes, Kaminski *et. al.* (2024) explored the

understanding of other's preferences in the crucial case where preferences turn out to be different from those of the subject (Kaminski et al., 2024). In a competitive paradigm, a human competitor and the tested subject selected one of two opaque cups, baited with one of the subject's preferred foods and another that was not preferred, in turn. The individual needed to infer what the competitor has previously chosen according to its preference, in order to choose the cup where food remains. Preferences of the competitor were shown in demonstration phases during which he picked always the same food type. If the subject understood that the human competitor showed the same preference as him, he needed to inhibit his preference to select the non-preferred option or a safe option, that was only available to him, and which contained a moderately preferred food. In the contrary, when the competitor showed a preference opposite to that of the subject, the latter needed to choose his preferred food option, which have not been selected previously by the competitor. Results indicated that 5-year-old children from three human societies with a very dissimilar cultures were able to attribute a preference to their competitor, even if it differs from their own. In contrast, the four great ape species tested always chose their preferred food option regardless of the preference of their human competitor. Therefore, great apes were not able to attribute a preference to a human competitor even when preferences matched. How to conciliate these results with those obtained by Schmelz and colleagues (Schmelz et al., 2013)? One explanation is that chimpanzees struggled to understand preferences of humans but not of conspecifics. However, in several other mental state attribution studies, they seemed able to infer perspective, intention and belief to a human experimenter (Buttelmann et al., 2017; Call et al., 2004; Karg et al., 2015b). Another significant difference between protocols was that high- and low-quality foods were directly involved here. The most plausible hypothesis so far is that apes are more likely to understand other's preferences when they are identical to their own than when they differ from each other. However, in this protocol, the only way for the apes to presumably express this ability was to give up the highest quality reward in all cases. Instead, their behaviour, which was undoubtedly the most optimal for them in terms of maximising rewards, was to choose their preferred reward in both conditions in order to obtain it on at least half of the trials. In previous studies, individuals were all the more motivated to exert cognitive effort when the expected reward was of high quality, regardless of the option chosen (Schmelz et al., 2011, 2013). Inhibiting an arbitrary preference was therefore less costly for them. The same principle is found in the first study by Kaminski et al (2008), which used a competition paradigm to investigate knowledge and belief understanding (Kaminski et al., 2008). The majority of individuals chose the cup with the higher quality reward. In conditions where this was not the case, they tried just as hard

to get the high-quality reward as they did to choose the low-quality reward present as a safe option. Low motivation to engage in a complex cognitive process therefore seems the most likely hypothesis to explain these results.

Even though evidence that apes attribute preferences to others are limited (Schmelz et al., 2013), the recent well-designed study by Shorland et al. goes in this direction (Shorland et al., 2022). In this study, authors explored the interface between social cognition and vocal communication. They investigated the meaning of bonobos' vocalization in reference to an individual desire-state. The aim of the study was to understand whether bonobos were able to infer the food preferences of different congeners by hearing their vocalizations. Two individuals of the group were first trained as being demonstrators for preferring to eat either blue chows or pink chows. The group was able to associate demonstrators with their preferences by observational learning as it has been shown before (Shorland et al., 2019b). Then, the whole group was trained to receive blue chows in a specific trough and to receive pink chows in another specific trough always on different days. In separate conditions, the experiment consisted in broadcasting playback sequences of food calls coming from the demonstrator which was biased toward pink chows or blue chows or from a neutral congener which showed no preferences. They tested whether individuals had different food expectations depending on whether they heard food calls from the blue chow demonstrator or the neutral demonstrator but not from the pink chow demonstrator, for practical reasons. Results showed that after hearing food calls from the blue chow demonstrator, foraging behaviour (peering and probing towards a trough) was biased towards one trough or the other depending on individuals. In contrast, after hearing food calls from the neutral demonstrator, foraging behaviour was equal towards both troughs in most of individuals.

Therefore, bonobos appeared able to differentiate and infer from vocalizations that a congener have a food preference but that another does not have any. Bonobos attribute food preferences to others but it is unclear whether they represent the content or type of food preferred. The bias towards both troughs depending on individuals could reveal certain limitations due to the cognitive demands of the experience (attention, memory), but also be explained by the influence of individual's own preference when they made their choices, given that their arbitrary preferences for each colour or locations have not been tested. This encouraging evidence highlight the importance of motivation for food. As in Schmelz et al. (2013), while an arbitrary preference for one of two colours could interfere, only one food type

of high quality was at play. Hence, depending on the conditions, the motivation for choosing one type of food over another remained virtually the same.

More indirect data could also indicate an understanding of other's preferences in apes. In an Ultimatum Game, where two chimpanzees compete to offer food to a third partner, the competitors' responses suggest that they inferred a preference for large-quantity rewards to their partner (Sánchez-Amaro et al., 2024). Moreover, chimpanzees have been shown to modulate their intuitive statistical capacities according to the visual access of an experimenter and his choice biases (Eckert, Rakoczy, et al., 2018). Chimpanzees were able to associate an experimenter with a bias for sampling a food that apes liked or disliked. Whether chimpanzees represent this bias as an experimenter's preference or as a simple learned association remain to be tested.

In all, great apes can certainly predict an individual's future action based on a previous association between this individual and an object. They seem to attribute to their congeners the same preferences as their own, thus, to consider preferences in an egocentric way and to apply their own representations of what would be a preferred/biased choice. However, it is uncertain whether they represent other's preferences as a mental state of desiring the more a thing over another, as an intrinsic characteristic of an individual that is subjective to him. Based on certain cues, they seem to distinguish a congener having some preferences from another that don't, but the landmark of understanding the want of others being different from themselves has not sufficiently been tested. A key step would be to find out whether great apes are not capable of attributing a preference different from their own to another or whether this ability is masked by an inability to discard one's own preference during cognitive protocols.

3.2. What about preferences' attribution in monkeys ?

Very few is known about monkeys' understanding of preferences. No studies have been conducted specifically on preference attribution, but one focused on understanding the motivational state of others (Hattori et al., 2012). In brown capuchins, the effect of watching a partner eating some food on the subsequent passive food sharing by the subject with that partner was measured. During the experiment, both the partner's motivation and the subjects past visual experience were manipulated. In one condition, the subject witnessed the partner eat or not eat to see effects of motivation for food. While in another condition, the subject couldn't see the partner that was either eating or not eating, which control for both motivation and cues given by the partner during eating phase. Then, food was given to the subject and passive food sharing

was measured between partner and subject. Results showed that frequency of tolerant food transfers were significantly lower when the subject have seen their partner eat than in all other conditions. Although the hypothesis of an increased competition due to a change in the subject's motivational state cannot be ruled out, this study suggests that capuchin monkeys could understand their partner's motivational state, i.e. infer their state of satiation after seeing them eat. Capuchins seem thus sensitive to whether a congener have eaten or not, but this work tells us nothing about whether they take into account the kind of food eaten. Some literature about prosociality and inequity in monkeys bring more piece of evidence to support these hypotheses. Hence, marmosets are able to engage in prosocial behaviour, showing they care about other's obtaining food or not (J. M. Burkart et al., 2007). In another experiment, some authors investigated whether capuchin monkeys were sensitive to the quality of rewards they could give to a conspecific (Takimoto et al., 2010). In this task, the subject was consistently rewarded the same way for giving their partner access to either low- or high-quality food. The key finding was that subjects preferentially rewarded the subordinate individual with high-value food (compared to a control condition where no partner was present) when the partner was visible, but not when it was not visible at the moment of the choice. When the partner was not visible, the subject significantly rewarded the dominant partner with low-quality food. Thus, capuchin monkeys were sensitive to the type of food eaten by others (Takimoto et al., 2010). However, it remains unclear whether the subject's choices were influenced by the partner's behavioural cues, and which social factors (such as rank, proximity, or previous social bonds) led to the observed differential rewarding patterns. Therefore, this study does not provide any information about the subject's ability to understand a partner's possible preference for high-quality food. But the attention monkeys pay to the type of food they transfer to their conspecifics in this paradigm opens up possibilities for future research on preference attribution. Future studies should compare how monkeys perceive a conspecific's attraction to one of the two objects or types of food by adapting this paradigm.

More can be learned about preferences to others through protocols that investigated goal's attribution or intention reading. Several methodologies have shown intentions' understanding in monkeys (J. Burkart et al., 2012; Canteloup et al., 2015b; Canteloup & Meunier, 2017; Drayton & Santos, 2014; Kupferberg et al., 2013; R. W. Lurz & Krachun, 2011; Phillips et al., 2009; Prétôt et al., 2018; Rochat et al., 2008; Wood et al., 2007). Some of these paradigms have the advantage to involve two different objects between which an individual (or a hand) make a choice (J. Burkart et al., 2012; Kupferberg et al., 2013; Prétôt et al., 2018).

Then, the volitional action of choosing one object among others expresses not only an intention of taking this object but could also result from a preference for this object. In a recent study, Prétôt et. al. investigated intentions understanding in a slightly different paradigm by capitalizing on social learning abilities in capuchin monkeys (Prétôt et al., 2018). It compared how an action was copied depending on whether it was motivated by desire and intention or forced by circumstances. In a free choice condition, an individual that served as a model was able to choose one of two novel objects presented to him. In a limited condition, one of the two objects was out of reach, leading the model to take the remaining object. Right after observing the model in one of these conditions, the subject was presented with the same objects to choose between, and both objects were accessible. The authors hypothesized that if the subjects distinguished between the intentional action and the forced one, they would preferentially copy the model's choice in the free choice condition, inferring a preference for one object over the other from their conspecific. Unfortunately, results were not as expected. The monkeys did not copy any of the choices in any of the conditions. The only difference measured was in the limited condition where subjects chose more often the option not selected by the models. This result could be partly explained by an attractivity of subjects for the out-of-reach objects. The number of attempts to reach both objects made by models was not indicated but could also have influenced subjects' choices. Subjects could have been misled by inferring an intention from observing more or less attempts toward the out-of-reach objects. The order of role taken by individuals can also account for the results found. All subjects were models first, which could have trigger frustration toward the out-of-reach option for some of them, even if objects differed in each trial. As capuchins did not copy model's choices in none of the conditions, no conclusion can be draw about their understanding of preferences for one of two objects in this paradigm. However, this study informs us on which cues are taking into account or not in the case of an eventual preferences attribution. Maybe, observing the model during one trial was not sufficient for subject to attribute them an intention or a preference.

Overall, attempts to find evidence for preference attribution in monkeys are poor if not non-existent. In great apes, the study which showed positive findings used competitive paradigm with a back-and-forth game (Schmelz et al., 2013). To our knowledge, no such competitive game have been used yet to test preference understanding in monkeys, but also knowledge or false-belief attribution as it is the case in apes (Kaminski et al., 2008; Schmelz et al., 2013). In fact, as most theory of mind studies focused on the well-known landmark that is the false-belief attribution, negative results obtained when testing this ability in Kaminski *et.*

al. (2008) paradigm discourage investigators on monkeys to use it (Drayton & Santos, 2016; Kaminski et al., 2008). Maybe, using such a back-and-forth game would be too demanding for monkeys because this protocol requires high level of attention, memory capacities and training. However, some studies showed such capacities in monkeys (Schmitt et al., 2012), nonetheless they show more limited memory and attentional capacities (Amici et al., 2018; ManyPrimates et al., 2020) which would lead to a difficult implementation of the protocol that would require a lot of training. In general, studies which explore the presence of capacities linked to theory of mind are underrepresented in monkeys compared to great apes (Lewis & Krupenye, 2022; Meunier, 2017). As in the domain of theory of mind research, behavioural reading interpretations from real mental state attribution can also be difficult to disentangle in some preference attribution studies (Buttelmann et al., 2009; Eckert, Rakoczy, et al., 2018; Hattori et al., 2012; Kaminski et al., 2024). This could also discourage conducting new potential studies.

4. Discussion

4.1. Evolutionary drivers of preference attribution

From early infancy, humans are able to understand preferences, or at least are able to anticipate other's behaviour by relying on behavioural cues suggesting an understanding of other's preferences (Baillargeon et al., 2016; Y. Choi & Luo, 2023a). Given its importance for human social life and its early appearance in human ontogeny, it seems highly probable that such ability is present in other animals. Surprisingly, few studies got interested in this field of research. However, it is also unclear at which point attributing preferences to others would have an ecological interest in non-human animals. Taking this parameter into account, several studies focused on jays, a bird species where understanding other's preferences could be ecologically crucial as those species share food with their mates during breeding season. Food sharing experiments in jays revealed convincing evidence that males are able to attribute preferences to their female mates (Ostojić, Cheke, et al., 2016; Ostojić et al., 2013, 2014; Ostojić, Legg, et al., 2016). Experiments using natural competitive behaviour as experimental paradigms in jays did not lead to such positive results (Amodio, Farrar, et al., 2021; Ostojić et al., 2017). Putting food sharing abilities, a natural cooperative behaviour, at the center of the methodology was therefore crucial. Are food-sharing abilities necessary to elicit preference attribution to others, or at least to study it? From a methodological point of view, natural food sharing behaviour is surely a handy paradigm. Measuring which food a subject gives to another is one of the most direct ways to test whether this subject fulfils its partner's expectations (Kushnir et al., 2008). From a

theoretical point of view, presence of food sharing behaviours in certain species could indicate they are more prone to pay attention to their congeners needs, regardless their own needs and desires. The main finding regarding preference understanding in non-human primates is that they seem to attribute preferences only when those preferences match their own (Kaminski et al., 2024; Schmelz et al., 2013). Yet, when sharing some food, the protagonist needs to step away from its own desires and preferences to be able to focus on other's desires. A species showing food sharing capacities could thus be more likely to dissociate their own preferences from those of other congeners. Several species of monkeys and great apes are capable of food sharing, an ability that would be built on a more or less complex social cognition (Hattori et al., 2012; Legg et al., 2015). Indeed, to date, no study has sought to investigate preference attribution in great apes and monkeys using a food sharing paradigm. Future studies should vary the types of food, ensuring controlled preferences for each, that a subject should give a partner access to or directly share with, using a similar paradigms previously employed but which lack the preference component (Hattori et al., 2012; Takimoto et al., 2010).

However, showing food sharing abilities may not be sufficient to be able to inhibit one's own preferences. Food sharing may depend mainly on reciprocity (Duque & Stevens, 2016; Legg et al., 2015). Such mechanisms are more likely to rely on self-centred attitude. Hence, anticipating other's preference in food sharing context means mostly pleasing a congener. Such concern for other's wellness and other-regarding preferences is only possible in prosocial species. Several primates and corvids species show prosocial behaviours (Brucks & von Bayern, 2020; J. M. Burkart et al., 2007; de Waal et al., 2008; de Waal & Brosnan, 2006; Duque et al., 2018; Horn et al., 2020; Schwab et al., 2012; van Leeuwen et al., 2021). However, only some species as for example marmosets (J. M. Burkart et al., 2007; J. M. Burkart & van Schaik, 2020; Cronin et al., 2010) show some selfless and unsolicited prosocial behaviours, contrary to chimpanzees or bonobos (Schmelz et al., 2017; Verspeek et al., 2022) which present more self-centred behaviours. Hence, preference attribution capacities would be more likely to emerge in those species showing self-less prosocial behaviours. Moreover, while altruistic behaviours was thought to correlate with presence of food sharing abilities, it appears that such self-less capacities would be better associated with co-breeding ecology, both in primates and corvids (J. M. Burkart et al., 2007; Horn et al., 2020). These hypothetic assumptions should be further tested linked to preferences attribution. Future studies should thus investigate deeper preferences understanding in primate and corvid species showing high levels of prosociality and cooperative breeding.

4.2. Motivation, costs and rewards: adaptation of competitive paradigm

Competitive paradigms were used both in jays and primates to study preference attribution to others. In jays, researchers exploited the natural behaviour of protecting food caches, but results obtained was quite ambiguous (Amodio, Farrar, et al., 2021; Ostojić et al., 2017). In primates, a training to a back-and-forth competitive game was employed. It revealed that great apes seemed to understand other's preferences that match their own preferences, but this paradigm seems to have its limits when it comes to understanding preferences that differ from one another (Kaminski et al., 2024; Schmelz et al., 2013). While this competitive paradigm has proven to be efficient to a certain extent in great apes, it has never been used for the same purpose with monkeys. Do these studies reveal an incapacity in great apes to disengage from their own preferences, or is the methodology used unable to allow such disengagement? Until proven otherwise, the latest hypothesis needs to be carefully examined. Monkeys may have not been given the opportunity to be tested in such competitive protocol as their inhibitory control capacities and short-term memory are weaker than those of apes (Amici et al., 2008, 2018; MacLean et al., 2014; ManyPrimates et al., 2020). Indeed, in various inhibitory-control tasks, monkeys showed poor self-control capacities (Joly et al., 2017; Loyant et al., 2023). However, some social learning experiments showed that vervet monkeys were able to suppress a previously learned preferences to conform with preferences of their new group (van de Waal et al., 2013). Therefore, although it would be interesting to test monkeys in a back-and-forth game previously used in apes, several modifications would be needed to find more evidence of preferences understanding in both apes and monkeys. The protocol should elicit enough motivation to engage in the complex cognitive task of paying attention to others' preferences, without being too costly in terms of disengaging from one's own preferences. Such parameters can be easily controlled through the choice of rewards at play. As described earlier, studies that provide most promising and convincing results in primates presented choice between identical food types, thus with the same quality, but either manipulated some features associated with different preferences or capitalized on some natural preferences for arbitrary features unrelated to the reward obtained (Schmelz et al., 2013; Shorland et al., 2022). Hence, future studies should carefully choose the rewarding food so that it is not confounded with the preference pattern being studied. By comparing studies made in jays and primates, the main methodological advantage highlighted in studies with jays and that was applied in both cooperative and competitive paradigms, was the control of preferences thanks to specific satiety manipulations

(Ostojić, Cheke, et al., 2016; Ostojić et al., 2013, 2014, 2017). Why not use the phenomenon of specific satiety in primates? In non-human primates, specific satiety to one food type affect selectively the responses of sensory neurons in orbitofrontal cortex to olfactory and visual cues of this food type but also neurons in hypothalamic region (Critchley & Rolls, 1996; Pastor-Bernier et al., 2021; Rolls et al., 1986). Subjective value of one food type can be affected by eating this food type until satiety in non-human primates as it is the case in jays (Pastor-Bernier et al., 2021). Therefore, integrating such specific-satiety manipulations in previously used paradigms in non-human primates could help having better insights into preferences understanding in others, which could be directly comparable with results already existing in jays. At last, as it has been suggesting before, tasks using other reward than food could help improving cognitive research (Krupenye & Call, 2019). Difficulties in disengaging from their own preferences is probably due to the distracting value of food. Prétôt et al. employed a task that involved a two-object choice, with a reward given after a temporal delay from the choice (Prétôt et al., 2018). However, in this study, the lack of food involved could have also decreased attention and motivation toward the experiment. Consequently, the reward chosen must achieve a compromise in terms of motivation and attention, i.e. it must not be too distracting but sufficient to keep the subject involved. Social information have been shown to provide enough engagement toward the task in non-human primates (Krupenye et al., 2016; Whitehouse & Meunier, 2020) and could also further be explored as reward in cognitive studies.

4.3. Investigating behavioural cues for preference attribution

Because of the lack of common language with humans, studying preferences understanding in non-human animals require ingenious experimental designs. As in other theory of mind studies in non-human animals, distinguishing the ability to attribute mental states from simpler cognitive mechanism is challenging (C. M. Heyes, 1998; R. W. Lurz, 2011b). The same challenge arises when it comes to studying pre-verbal infants. Even using various tasks, it is difficult to know what exactly “understanding preferences of others” means for non-human animals and pre-verbal infants. Researchers are attempting to reconstruct mental representations solely on the basis of behavioural cues that appear to guide subjects' choices in cognitive tasks. Whereas some behavioural cues have been shown to be sufficient and/or necessary to elicit preference ascription in infants, it remains unclear which cues animals take into account when inferring such preferences to other agents.

Studies in children investigated which cues would indicate a preference understanding in both verbal and pre-verbal children, allowing a comparison between studies. Indeed, thanks

to verbal tasks with children, children could be asked to bring their favourite object to the experimenter (Kushnir et al., 2008, 2010; Ma & Xu, 2011a). Although verbal tasks are constrained by the children's mastery of language, they have the advantage of offering an explicit test of the representations that children understand behind words like “preference” or “like”. Infants and children are able to use different informational cues that relate to the definition of preference (Baillargeon et al., 2016). In tasks involving two-objects choices, repetition and selectivity of choices indicate a consistency and a high frequency in selecting one object over another (Hernik & Southgate, 2012; Woodward, 1998, 1999). They are able to use statistical information that relate to same features of frequency and selectivity (Gweon et al., 2010; Kushnir et al., 2008; Ma & Xu, 2011a; Xu & Denison, 2009). In addition, they seem able to take into account emotional information (Repacholi & Gopnik, 1997) and information relating to the effort required to obtain the preferred object, inferring a higher value for it than for another (Hernik & Southgate, 2012). Given tasks are always non-verbal in non-human animals, the way an agent’s preference is demonstrated to the subject is important. Knowing these contextual cues could thus be crucial to test whether preference understanding is flexible or whether it is based on rigid learned behavioural rules (Ostojić, Cheke, et al., 2016).

In non-human animals such informational cues only started to be investigated recently in jays (Ostojic et al., 2020). But no conclusive results stem from this research. It is still not known whether jays pay attention to the number of food items eaten by their congener during specific-satiety manipulation, and whether a choice from their conspecific between two distinct or same food types would change their desire-state attribution. Non-human primates seem to understand the difference between a voluntary choice and a forced choice (Call et al., 2004; Canteloup & Meunier, 2017; Phillips et al., 2009; Yamamoto et al., 2012). However, no study specifically looked at cues that trigger or not preference attribution to others in non-human primates. In the various studies mentioned in non-human primates, each one used a different method to convey that the model subject had a preference. In Kaminski et al. (2024), the experimenter point at the target food and mimic an eating behaviour (Kaminski et al., 2024). In violation-of-expectancy paradigm, as in infants, preference attribution is elicited after watching a repeated and selective choice of one object among two (Kano & Call, 2014). Chimpanzees, as infants, seemed to use statistical information conveyed by a repeated choice of preferred items in a population containing a minority of preferred food items (Eckert, Rakoczy, et al., 2018). The negative results obtained in the study of Prétot et al. (2018) could then be reasonably explained by the single choice of the demonstrator, that did not contained a frequency

information (Prétôt et al., 2018). The lack of studies and, consequently, the lack of reproducibility of results in this area means that we can only make a few speculations. Controlled studies that compare different informational cues would be needed to better understand how animals could represent other' preferences. A final question is whether preferences are considered to be a stable trait over time. Since non-human primates are capable of choosing mates on the basis of personality or competence traits (Placi et al., 2019), it is possible that they show an ability to attribute a preference as a characteristic of their conspecifics.

To conclude, while the capacity to attribute a preference to others is ecologically relevant and could bring new insights into theory of mind capacities in non-human primates, it is still poorly studied in our closest relatives. Future studies could thus develop such investigation about preferences' attribution in non-human primates, by taking inspiration from work about jays.

Chapitre 5 : Étude de la capacité à prendre en compte la perspective visuelle et les préférences d'autrui lors de la formation d'inférences

Introduction

Les études concernant la ToM chez les primates se sont le plus souvent intéressées à la capacité d'attribution d'un seul type de représentation mentale à autrui. La majorité des tâches permettent soit de tester l'attribution de perspective (Canteloup et al., 2016; Hare et al., 2000), soit l'attribution de fausse croyance (Krupenye et al., 2016) ou encore la compréhension d'intentions (Phillips et al., 2009). Or, en milieu naturel, il est rare que l'anticipation du comportement d'autrui nécessite de lui attribuer seulement un but, sans prendre en compte les connaissances de la situation qu'il peut avoir ou sa perception visuelle. Certains travaux ont cherché à élaborer des contextes dans lesquels plusieurs de ces facultés devaient être employées en interaction (Buttelmann et al., 2017; Eckert, Rakoczy, et al., 2018; Kano et al., 2019). Par exemple, dans la tâche de Kano et ses collaborateurs, les grands singes faisaient d'abord l'expérience d'une barrière opaque ou transparente. Les auteurs mesuraient ensuite la capacité de ceux-ci à attribuer une fausse croyance à un expérimentateur, dans un paradigme de déplacement d'objet, en utilisant une mesure d'anticipation du regard (Kano et al., 2019, 2020). Dans la condition de fausse croyance, au moment du déplacement de l'objet par un agent compétiteur, l'expérimentateur se plaçait derrière la barrière que les chimpanzés avaient expérimentée au préalable. Ainsi, pour anticiper correctement le comportement de l'expérimentateur, les chimpanzés devaient attribuer une perspective visuelle à l'expérimentateur (voir ou ne pas voir à travers la barrière opaque/transparente) pour pouvoir lui inférer une fausse ou vraie croyance quant à la localisation d'un objet (Kano et al., 2019).

Comprendre comment ces capacités cognitives interagissent entre elles permettrait notamment de mieux appréhender les mécanismes cognitifs qui leur sont dédiés. En effet, les indices comportementaux et environnementaux ainsi que les mécanismes inférentiels sur lesquels pourraient reposer l'attribution de tels états mentaux à autrui chez les PNH restent pour la plupart encore méconnus (Krupenye & Call, 2019). Par exemple, dans le domaine de la compréhension de l'agentivité, les marmosets (*Callithrix jacchus*) attribuent un but à un robot aussi bien qu'à un congénère, mais pas à une boîte cubique (J. Burkart et al., 2012). De la même façon, les grands singes considèrent qu'une main humaine, mais pas une pince métallique, aura une action dirigée vers un but (Kano & Call, 2014). Malgré ces quelques résultats nous permettant de deviner les indices perceptuels conduisant ou non à l'attribution de ce qui s'apparente à un état mental, les connaissances à propos des indices observables liés au

comportement de l'individu qui pourraient être utilisés pour inférer des états mentaux dans d'autres contextes sont limitées. De la même façon, peu d'informations sont connues sur les limites des mécanismes inférentiels sur lesquels reposeraient la déduction d'états mentaux chez autrui.

La capacité à faire des inférences permet d'élaborer des représentations de notre environnement à partir d'un minimum d'informations nécessaires. Être doté d'une capacité à faire des inférences de façon intuitive permettrait une acquisition de connaissances importantes sans beaucoup d'expériences préalables, et sur lesquelles reposeraient l'apprentissage et le développement de facultés cognitives ultérieures (Sherman et al., 2020; Tenenbaum et al., 2011). Certaines études ont mis en évidence des capacités à faire des inférences statistiques de manière intuitive chez quelques espèces de PNH (Eckert, Call, et al., 2018; Rakoczy et al., 2014; Tecwyn et al., 2017) et chez les enfants dès le plus jeune âge (Denison & Xu, 2010; Téglás et al., 2011; Xu & Garcia, 2008).

Les nombreuses études réalisées chez les enfants ont montré que ces capacités d'inférences statistiques intuitives sont flexibles et pouvaient notamment interagir avec des facultés relevant du domaine de la cognition sociale (Xu & Denison, 2009). Ainsi, dans les expériences testant la capacité à faire des inférences statistiques, un échantillon d'objets était tiré depuis une ou plusieurs populations, caractérisées par leurs proportions de deux types d'objets. Au-delà de la probabilité de tirage reflétée par les proportions des populations, les enfants étaient capables de prendre en compte plusieurs indices liés au tirage (Schulze & Hertwig, 2021). En effet, chez des enfants de 15 mois, la généralisation d'une propriété d'un échantillon à la totalité d'une population dépendait à la fois de la probabilité de tirage mais aussi du nombre d'échantillons tirés (Gweon et al., 2010). De plus, si le tirage était effectué par une machine, les enfants le présupposaient aléatoire. Au contraire, quand le tirage était effectué par un expérimentateur, les enfants prédisaient que le tirage serait sélectif (Gweon et al., 2010). Dans la situation inverse, lorsque les enfants assistaient à un tirage non aléatoire (en contradiction avec les proportions de la population, par exemple) effectué par une personne, ils inféraient que celle-ci aurait une préférence pour l'élément tiré majoritairement (Kushnir et al., 2010; Ma & Xu, 2011b). De plus, quand les enfants étaient familiarisés avec le fait qu'un expérimentateur attrapait toujours le même objet parmi deux objets différents, ils s'attendaient à ce qu'il montre un biais de tirage en faveur de ce même objet. En revanche, si ces actions étaient effectuées par un bras mécanique lors de la phase de familiarisation, les enfants s'attendaient à un tirage aléatoire (Attisano & Denison, 2020). Les capacités à faire des

inférences influencent donc la manière dont les enfants se représentent autrui, en tant qu'agent ayant des préférences et des intentions. La conclusion de ces inférences dépend également de l'intentionnalité attribuée à l'agent.

De plus, le biais de tirage associé à un agent peut varier en fonction de la perspective visuelle qui lui est attribuée. Dans l'étude de Xu et Denison (2009), des enfants de l'âge de 11 mois étaient capables de prédire qu'un tirage serait biaisé en fonction de la préférence d'un agent, mais seulement si celui-ci avait un accès visuel à la population. Si cet agent n'avait pas d'accès visuel au moment du tirage, les enfants s'attendaient à ce que le tirage soit aléatoire (Xu & Denison, 2009).

Cette dernière étude a été récemment adaptée chez les chimpanzés (Eckert, Rakoczy, et al., 2018). Dans cette expérience, un chimpanzé faisait face à deux expérimentatrices placées chacune devant un pot contenant un mélange de deux types de nourriture en proportions différentes, dont l'une des deux était préférée du chimpanzé. Le chimpanzé était d'abord familiarisé au biais de tirage de chacune des expérimentatrices : celle en face du pot contenant une majorité d'items de nourriture préférée par le sujet lui donnait toujours l'item non préféré, tandis que celle en face du pot contenant une majorité d'items non-préférés lui donnait toujours l'item préféré. Au moment du test, le chimpanzé devait choisir de quelle expérimentatrice il aurait le plus de chance d'obtenir son item de nourriture préféré dans deux conditions. Dans la première, les expérimentatrices piochaient dans les pots sans regarder dedans, donc le tirage était aléatoire. Dans la seconde, elles piochaient en regardant dans le pot, pouvant ainsi choisir leur item préféré. Les résultats ont montré que les chimpanzés étaient capables de comprendre le caractère aléatoire ou non du tirage en fonction de l'accès visuel des expérimentatrices. Lorsque le piochage se faisait sans accès visuel, le chimpanzé se basait sur les proportions d'items des deux pots pour inférer la nature de l'échantillon. Lorsque le piochage se faisait avec accès visuel, le chimpanzé choisissait dans la majorité des cas, l'expérimentatrice ayant un biais pour son item préféré, ignorant les proportions défavorables de la population. Dans une condition contrôle visant à éliminer toute possibilité de biais d'apprentissage associatif entre l'expérimentatrice et le type de récompense donné en phase de familiarisation, le chimpanzé était récompensé de la même façon lors d'une nouvelle phase de familiarisation. Une expérimentatrice tirait l'item préféré sans avoir d'accès visuel au pot (donc au hasard) depuis la population contenant une majorité d'items préférés. La seconde expérimentatrice tirait l'item préféré de la population défavorable en regardant le contenu du pot au moment du tirage. Lors du test, les deux populations contenaient les deux items en proportions égales et, tandis que la

première expérimentatrice piochait toujours en détournant le regard, la seconde piochait en fonction de sa préférence, tout en regardant dans le pot. Lorsque les chimpanzés étaient récompensés de façon égale par les deux expérimentatrices en phase de familiarisation, les chimpanzés choisissaient préférentiellement l'expérimentatrice avec un accès visuel en phase de test. Ainsi, à notre connaissance, cette étude est la seule ayant investigué la capacité de PNH à prendre en compte à la fois la perspective visuelle et la préférence d'un agent (ou biais de tirage) lors de la formation d'inférences statistiques.

Le macaque de Tonkean est une espèce de singe dont le comportement semble influencé par la perspective visuelle et les intentions d'autrui (Canteloup et al., 2016, 2017). De plus, comme montré dans le chapitre 3, plusieurs individus de cette espèce sont capables de se baser sur des proportions pour effectuer des inférences statistiques de façon intuitive. L'objectif de ce chapitre était donc de reproduire l'étude de Eckert et al. (2018) chez les macaques de Tonkean afin de comprendre s'ils pouvaient également moduler leur capacité à faire des inférences statistiques en intégrant à la fois la perspective visuelle et le biais de tirage d'un expérimentateur. Autrement dit, sont-ils capables de comprendre les conséquences d'un accès visuel sur le caractère aléatoire ou non d'un tirage ?

Expérience 1 : Expérience principale de test d'attribution de perspective visuelle et de préférence à autrui en contexte d'inférence statistique

1. Méthode de l'expérience principale

1.1. Sujets étudiés

Quatre macaques de Tonkean ont participé à cette étude. Trois macaques de Tonkean (*Eric*, *Nereis* et *Ficelle*) faisaient partie du groupe multimâle multifemelle MF1 et un macaque de Tonkean (*Walt*) faisait partie du groupe de mâles M1. Les quatre individus avaient participé et terminé l'étude du chapitre 3 testant les capacités d'inférences statistiques.

1.2. Dispositif expérimental

Les sujets des groupes M1 et MF1 ont été testés individuellement en rejoignant volontairement une pièce expérimentale (4 m x 3 m x 2,5 m) adjacente à leur enclos extérieur. Les sujets du groupe M2 ont été testés dans leur abri extérieur enrichi. Le dispositif consistait en un plateau (52 cm x 27 cm) présentant deux plateformes rotatives séparées de 25 cm depuis leur centre et dont le mouvement était actionné manuellement par une poignée (Figure 5.1). Ce plateau était posé sur une table (115 cm x 88 cm) du côté de l'expérimentateur, séparée de la zone des sujets par un grillage. Pendant le test, le sujet était assis sur un perchoir à hauteur de la table (Figure 5.2). Deux boîtes rectangulaires en plastique transparent, mesurant chacune 20 cm x 9 cm x 13 cm, étaient présentées simultanément (identiques à celles du chapitre 3 testant l'inférence statistique). Chaque boîte contenait un mélange d'aliments préférés et non préférés du sujet.



Figure 5.1 : Photographie du dispositif de plateau avec deux plateformes rotatives et poignée

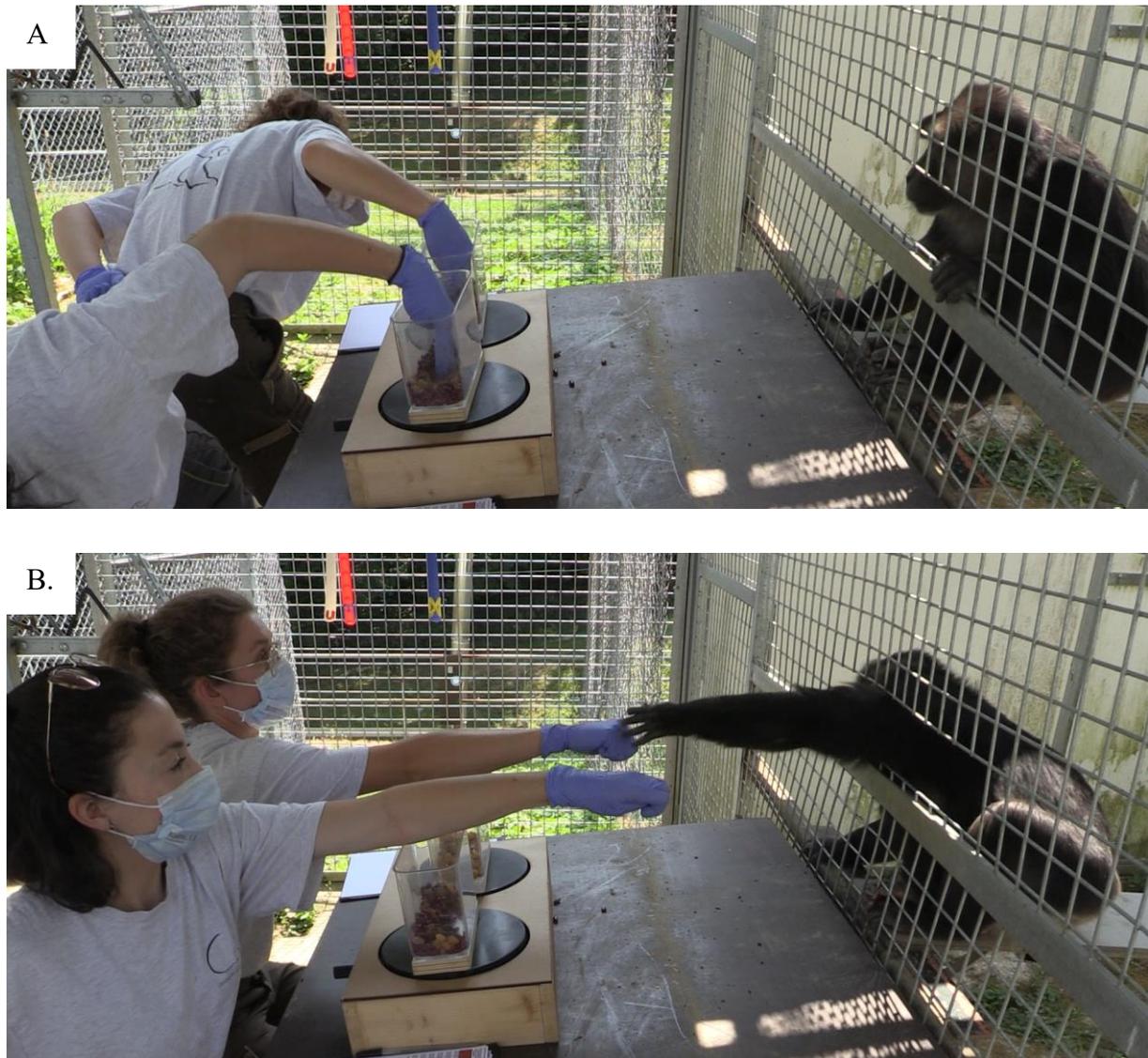


Figure 5.2 : Photographies du dispositif et procédure de la tâche cognitive de l'expérience principale

Les deux photographies représentent l'intérieur du SAS expérimental durant le test d'un macaque de Tonkean à la tâche cognitive de l'expérience principale. Le macaque est assis sur le perchoir et fait face au dispositif de plateau (détail figure 5.1) sur lequel sont disposées les boîtes. Deux parties principales de la procédure sont illustrées dans l'exemple de la condition test sans accès visuel (voir section 1.3.3.3.1).

A. Les deux expérimentatrices piochent simultanément dans leur boîte respective en adoptant une position prédéfinie pour chaque essai dont l'ordre est randomisé, leur assurant une absence d'accès visuel au contenu des boîtes. **B.** Les deux expérimentatrices avancent simultanément leur poing contenant l'item pioché à égale distance du sujet. Le sujet touche un des deux poings pour faire son choix.

1.3. Procédure expérimentale

1.3.1. Items alimentaires

Les deux types d'aliments choisis devaient répondre à différentes contraintes. Ils devaient être de forme et de volume comparables, mais de couleurs différentes, de sorte qu'ils soient clairement distinguables visuellement. En outre, ces aliments devaient être de préférence des aliments secs afin de pouvoir les utiliser sur plusieurs semaines sans que leur goût ni leur texture n'en soit altérée. Dans cette expérience, les deux aliments choisis étaient des raisins secs jaunes (aliment préféré) et des haricots rouges crus (aliment non préféré).

1.3.2. Test de préférence

Les aliments préférés et non préférés ont été déterminés par un test de préférence. Le test consistait en une session de 12 essais par individu où les deux aliments étaient présentés par paires. À chaque essai, chaque item de nourriture était présenté simultanément dans les mains de l'expérimentateur, à égale distance de l'individu. Lorsque l'individu désignait l'aliment choisi, il lui était immédiatement donné en récompense et le second était retiré. On a considéré qu'un individu avait une préférence pour un des deux aliments s'il le choisissait dans la totalité des essais.

De plus, pour vérifier la constance de la préférence de l'individu pour l'un des deux items, nous avons effectué deux essais de préférence avant chaque session expérimentale qui suivait. Si l'individu choisissait l'élément préféré lors de ces deux essais, nous poursuivions la session. Si l'individu ne choisissait l'élément préféré qu'une seule fois sur les deux essais, nous procédions à deux essais de préférence supplémentaires. L'individu devait alors choisir deux fois l'élément préféré, soit trois fois en tout sur les quatre essais, pour poursuivre la session. Dans le cas contraire, la session était reportée.

1.3.3. Tâche cognitive de l'expérience principale

La tâche comportait une phase contrôle de l'inférence statistique (niveau basal), une phase de démonstration des préférences des expérimentateurs suivie d'une phase de test de la perspective visuelle. La phase de test de la perspective visuelle comportait trois conditions : une condition test avec accès visuel des expérimentateurs, une condition test sans accès visuel des expérimentateurs et une condition contrôle de l'effet des expérimentateurs (Figure 5.3).

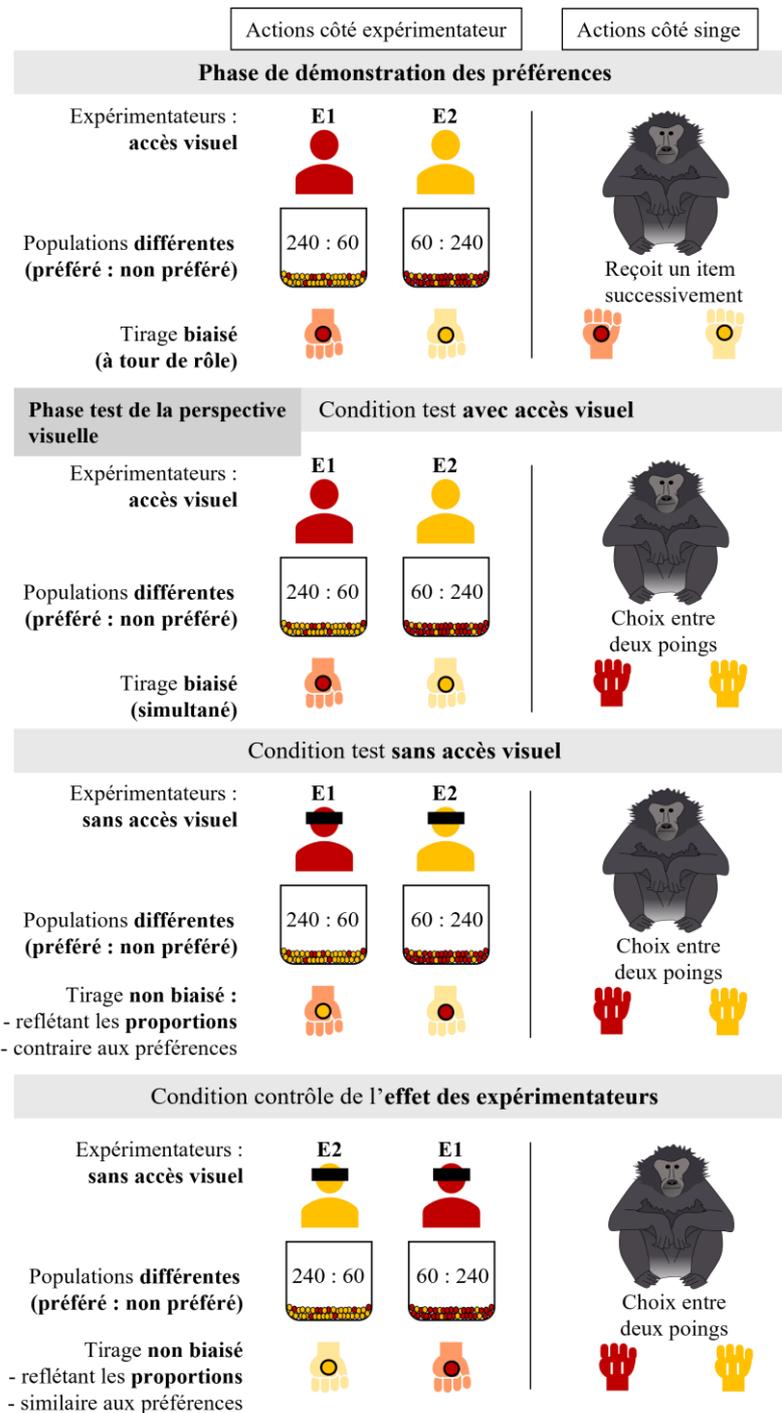


Figure 5.3 : Représentation schématique de la procédure expérimentale de l'expérience principale testant la prise de perspective visuelle et l'attribution de préférence à autrui lors de la formation d'inférences

Les items jaunes représentent les items préférés (raisin sec jaune pour l'expérience principale) et les items rouges représentent les items non préférés (haricot rouge cru). Les expérimentateurs sont colorés de la couleur de leur item préférentiellement sélectionné en cas d'accès visuel aux boîtes. Toutes les phases de l'expérience principale sont représentées, en dehors de la phase contrôle des inférences statistiques, ayant lieu en amont des phases schématisées. Toutes les phases de l'expérience principale schématisée ont lieu séquentiellement. L'ordre de présentation des conditions tests sans ou avec accès visuel était randomisé et équilibré entre les individus.

Durant toute la tâche (excepté dans la phase de contrôle de l'inférence statistique (niveau basal) détaillée ci-après section 1.3.3.1), deux expérimentatrices étaient assises côte à côte, chacune en face d'une boîte, tout en faisant face au sujet (Figure 5.2). Une boîte contenait une proportion d'items préférés favorable (240 : 60) et l'autre une proportion d'items préférés défavorable (60 : 240). La position des boîtes (et donc des expérimentatrices selon leur association à chaque boîte) était randomisée au sein de chaque session. Ainsi, chacune des boîtes était présentée autant de fois à gauche et à droite au cours d'une session. Au début de chaque session, l'expérimentatrice de droite secouait et montrait l'intérieur du pot au sujet avant que l'expérimentatrice de gauche ne fasse de même avec l'autre boîte. L'une des deux expérimentatrices actionnait ensuite la poignée de la plateforme afin de faire tourner les deux boîtes simultanément sur 360° et d'offrir au sujet une visibilité complète de l'ensemble des items des deux boîtes.

Dans toute la procédure qui suit, les expérimentatrices mimaient le piochage dans leurs boîtes respectives mais ne prélevaient en réalité aucun item des boîtes. Entre chaque essai, les deux expérimentatrices se retournaient avec leur boîte en main de sorte à les cacher de la vue du sujet. Toujours hors de la vue du sujet, chaque expérimentatrice cachait alors subtilement dans leur main l'item qui devait être pioché pour l'essai suivant.

1.3.3.1. Phase contrôle de l'inférence statistique (niveau basal)

L'objectif de ce contrôle était de pouvoir comparer les performances des individus à un niveau basal où aucune phase de démonstration n'avait été effectuée au préalable et où seules les proportions de raisins secs et de haricots rouges étaient en jeu. Dans cette phase, seule une expérimentatrice était présente face à deux boîtes, contenant une proportion favorable (240 : 60) et défavorable d'items (60 : 240). La procédure suivie était identique à celle détaillée dans l'article du chapitre 3 testant les inférences statistiques (voir condition 1). L'expérimentatrice remuait le contenu des boîtes pendant 3 s avant de tirer un item de chaque boîte, caché dans ses mains. L'expérimentatrice avançait alors les poings vers l'individu pour qu'il fasse son choix. Dans cette phase, l'expérimentatrice piochait sans regarder le contenu des pots. Elle adoptait des positions différentes qui étaient définies à l'avance, où leur visage et leurs yeux n'étaient jamais dirigés dans la direction du contenu des boîtes. Ces positions étaient déterminées pseudo-aléatoirement dans chaque essai au cours d'une session. Deux sessions de 10 essais ont été réalisées.

1.3.3.2. Phase de démonstration des préférences

L'objectif de la phase de démonstration des préférences était d'exposer les sujets aux biais de sélection relatifs à chacune des expérimentatrices. Lors de cette phase, les deux expérimentatrices étaient face aux deux boîtes contenant les deux items en proportions différentes. À tour de rôle, chaque expérimentatrice regardait attentivement dans la boîte tout en fouillant d'une main son contenu pendant 5 s avant de tirer l'item minoritaire du pot de façon visible par l'individu. L'individu recevait l'item en récompense. L'expérimentatrice E1 choisissait toujours l'item non préféré de la boîte contenant une majorité d'items préférés (population favorable, 240 : 60). L'expérimentatrice E2 piochait toujours l'item préféré de la boîte contenant une majorité d'items non préférés (population défavorable, 60 : 240). Chaque expérimentatrice piochait donc sélectivement l'item minoritaire de sa population (Figure 5.3). Le rôle de E1 et E2 entre les deux expérimentatrices a été randomisé et équilibré parmi les différents sujets. Deux sessions de 10 essais par expérimentatrices, soit 20 essais en tout, ont été réalisées sur deux jours consécutifs (jours 1 et 2). Le faible nombre d'essais avait pour but de familiariser les individus avec les préférences des expérimentateurs tout en évitant un potentiel apprentissage associatif entre une récompense et une expérimentatrice.

1.3.3.3. Phase de test de la perspective visuelle

Six essais de démonstration étaient réalisés (trois par expérimentatrice) au début de chaque session de la phase test des inférences statistiques. La phase test était composée de deux conditions tests dont l'ordre de présentation a été randomisé et équilibré entre les individus, puis était suivie d'une condition contrôle de l'effet des expérimentateurs.

1.3.3.3.1. Condition test avec accès visuel

Dans cette condition, les deux expérimentatrices avaient un accès visuel au contenu de leur boîte au moment du tirage. De façon similaire à la phase de démonstration, l'expérimentatrice E1 choisissait l'item non préféré de la boîte contenant une majorité d'items préférés (240 : 60) et l'expérimentatrice E2 tirait un item préféré de la boîte contenant une majorité d'items non préférés (60 : 240). Chaque expérimentatrice piochait donc sélectivement l'item minoritaire de sa population. À chaque essai, les deux expérimentatrices regardaient simultanément et attentivement dans leur boîte respective, cherchaient d'une main pendant 5 s, puis tiraient un item en le gardant caché dans leurs poings. Les deux expérimentatrices approchaient simultanément leur poing fermé à équidistance de l'individu afin qu'il fasse son

choix. Un choix était comptabilisé lorsque l'individu touchait un des deux poings. Il recevait alors l'item issu du poing choisi comme récompense. Une session de 12 essais était réalisée.

1.3.3.3.2. Condition test sans accès visuel

Dans cette condition, les deux expérimentatrices n'avaient pas d'accès visuel au contenu de leurs boîtes au moment du tirage. Les deux expérimentatrices tiraient simultanément un item d'une main, après avoir cherché rapidement dans la boîte (environ 3 s), en adoptant des positions prédéfinies aléatoirement où leur visage et leurs yeux n'étaient jamais dirigés dans la direction du contenu des boîtes, leur assurant un blocage de l'accès visuel aux boîtes (Figure 5.4). Les expérimentatrices fermaient également les yeux. Les positions adoptées différaient d'un essai à l'autre pour limiter au maximum un possible apprentissage par association d'une position avec la condition d'accès visuel. Ces positions devaient permettre de donner des indices pouvant être associés à un manque d'attention visuelle par les macaques (Canteloup et al., 2015a, 2015b). L'expérimentatrice E1 choisissait toujours un item de la boîte contenant une majorité d'items préférés (240 : 60) et l'expérimentateur E2 toujours un item de la boîte contenant une majorité d'items non préférés (60 : 240). L'item pioché était cette fois défini pseudo-aléatoirement pour refléter les proportions présentes dans les pots. Ainsi, dans tous les essais, l'item tiré était l'item majoritaire de la population, sauf à l'essai n°5 et à un essai défini aléatoirement entre le 7^e et le 9^e essai, où l'item tiré était l'item minoritaire. De ce fait, contrairement à la condition précédente, l'expérimentatrice E1 tirait majoritairement l'item préféré tandis que l'expérimentatrice E2 tirait l'item non préféré. Comme pour les conditions précédentes, les deux expérimentatrices approchaient ensuite simultanément leur poing fermé à équidistance de l'individu afin qu'il fasse son choix. Un choix était comptabilisé lorsque l'individu touchait un des deux poings. Il recevait alors l'item issu du poing choisi comme récompense. Une session de 12 essais était réalisée.

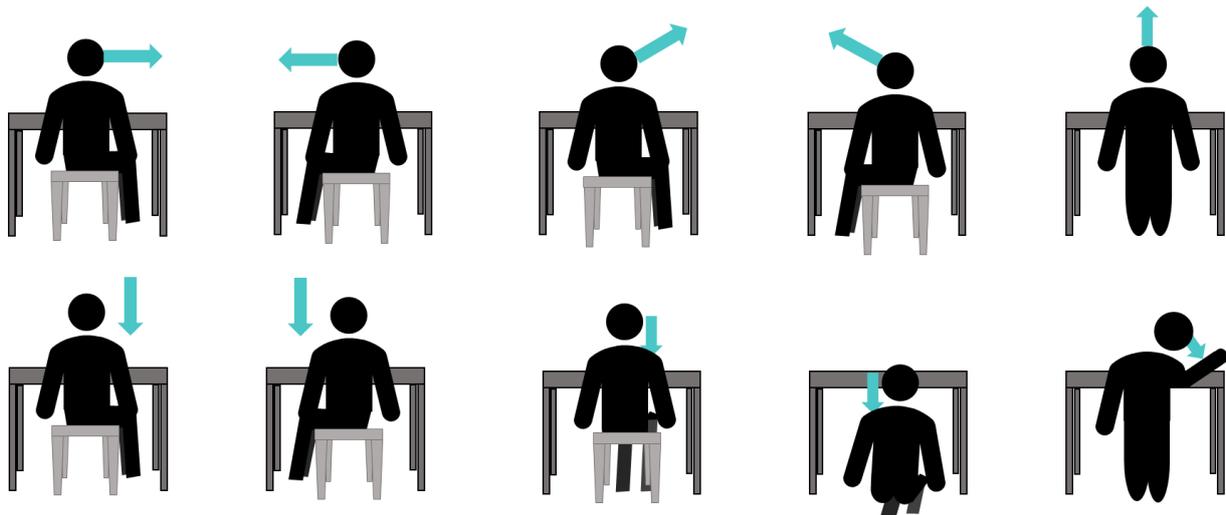


Figure 5.4 : Représentation schématique des différentes positions réalisées dans la condition test sans accès visuel de la phase de test de perspective visuelle

Dix positions étaient prédéfinies et réalisées dans un ordre aléatoire au cours d'une session (une position par essai au cours d'une session). Les positions variaient en fonction de la direction des jambes, du tronc et de la tête (flèche bleue). Au cours d'un essai, les deux expérimentatrices adoptaient la même position mais réalisée en miroir. Les positions assuraient que les visages et les yeux (fermés) des expérimentatrices n'étaient jamais dirigés dans la direction du contenu des boîtes et indiquaient un blocage de l'accès visuel aux boîtes. Les positions différentes permettaient d'éviter que les individus associent une position à une condition test (avec ou sans accès visuel).

1.3.3.3. Condition contrôle de l'effet des expérimentatrices

L'objectif de cette condition contrôle était de savoir si le choix des individus pour une des deux populations en condition d'absence d'accès visuel des expérimentatrices était influencé par un biais de préférence pour l'identité d'une des expérimentatrices. Afin de pouvoir dissocier le choix des individus pour une expérimentatrice de leur choix pour une population, les boîtes associées à E1 et E2 étaient inversées. Selon une procédure identique à la phase test en condition test sans accès visuel, E1 tirait cette fois majoritairement un item non préféré de la population défavorable et E2 tirait majoritairement un item préféré de la population favorable. Les deux expérimentatrices piochaient alors chacune un item, conformément aux proportions des populations, mais aussi en concordance avec leur item préféré, comme exposé en phase de démonstration. Une session de 12 essais était réalisée.

1.3.3.4. Chronologie des différentes phases

La phase contrôle de l'inférence statistique (niveau basal) était réalisée en premier pour tous les individus. Ensuite, la phase de démonstration des préférences était effectuée sur deux jours consécutifs à raison de deux sessions de 10 essais par expérimentatrice soit 20 essais en

tout (jours 1 et 2). La phase test de la perspective visuelle était réalisée le jour suivant, avec une session par condition test (avec ou sans accès visuel des expérimentateurs) réalisée dans chaque demi-journée (jour 3). L'ordre de présentation des conditions était randomisé et équilibré entre les sujets. Enfin, la condition contrôle de l'effet des expérimentateurs était présentée le quatrième jour (jour 4).

1.3.4. Analyses et prédictions

Pour analyser l'effet des conditions sur le choix pour une expérimentatrice, nous avons effectué un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) de famille binomiale et de fonction lien logit. Le choix de l'individu était mis en variable fixe codée en 0 (choix de E2) ou 1 (choix de E1). Les différentes conditions expérimentales regroupant la phase de contrôle de l'inférence statistique (niveau basal) et les conditions de la phase test de la perspective visuelle (conditions tests avec ou sans accès visuel et condition contrôle de l'effet des expérimentateurs) ainsi que l'identité de l'expérimentatrice étaient des variables explicatives. L'identité de l'individu était mise en facteur aléatoire.

$$(1) \text{ Choix pour E1/E2} \sim \text{Condition} + \text{Identité-Expérimentatrice} + (1|\text{Individu})$$

Pour comparer une différence de performance entre la phase test de la perspective visuelle en condition d'accès visuel et en condition sans accès visuel au niveau du groupe, nous avons effectué un test de Wilcoxon de rang signé.

Enfin, pour analyser les performances individuelles, nous avons comparé le taux de choix pour une des deux expérimentatrices dans les différentes phases, au niveau de la chance à l'aide d'un test binomial exact ($p=0.5$).

Si les macaques de Tonkean sont capables de prendre en compte l'accès visuel et la préférence des expérimentatrices, nous devrions observer un effet significatif des conditions tests sur le choix des individus. En phase contrôle de l'inférence statistique, les individus devraient choisir majoritairement E1, c'est-à-dire la boîte contenant la population favorable. En condition d'accès visuel de la phase test de perspective visuelle, nous nous attendons à ce qu'ils choisissent E2 (préférant l'item préféré des singes) significativement plus que le niveau de la chance, et qu'en condition d'absence d'accès visuel où ils devraient choisir E1 (associée à la boîte favorable) significativement plus que le niveau de la chance. En condition contrôle de l'effet expérimentateur sans accès visuel, les individus devraient choisir significativement plus E2, cette fois-ci associé à la boîte favorable que E1.

2. Résultats de l'expérience principale

Les résultats du modèle mixte linéaire généralisé sur les données du groupe testé ($n=4$ individus) montrent que, parmi les différentes conditions, seule la phase contrôle de l'inférence statistique a eu un effet sur le choix de l'échantillon (estimate \pm s.e. = 1.65 ± 0.5 , $z = 3.38$, $p = 0.0007$). Quand une seule expérimentatrice était présente sans avoir un accès visuel aux boîtes, et donc qu'aucune démonstration de préférences liées aux expérimentatrices n'avait eu lieu, les individus choisissaient significativement plus l'échantillon tiré de la boîte favorable que de la boîte défavorable. Les résultats du modèle montrent également que l'identité de l'une des expérimentatrices (quel que soit son rôle E1 ou E2) a significativement influencé le choix des individus (estimate \pm s.e. = -0.9 ± 0.35 , $z = -2.59$, $p = 0.01$). Contrairement à nos prédictions, aucune différence dans le choix des expérimentatrices n'a été observée entre les conditions tests d'accès visuel et d'absence d'accès visuel (test de Wilcoxon de rang signé, $V=2$, $n=96$, $P=0.79$).

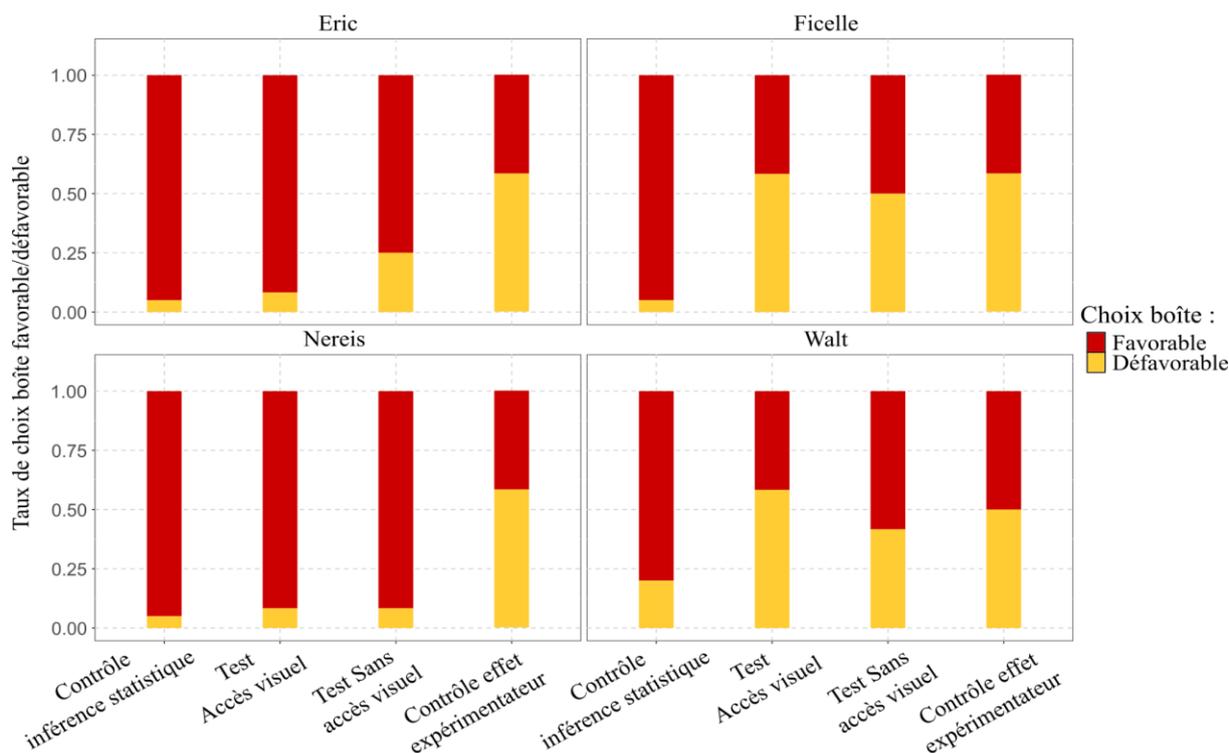


Figure 5.5 : Proportion d’essais au cours desquels les sujets ont choisi l’échantillon issu de la boîte favorable ou de la boîte défavorable en fonction de l’accès visuel et des préférences des expérimentatrices (expérience principale)

Les quatre graphiques représentent la proportion de choix pour l’échantillon issu de la boîte favorable (en rouge) ou de la boîte défavorable (en jaune) de chaque individu (*Eric*, *Ficelle*, *Nereis*, *Walt*) en fonction des différentes conditions expérimentales (n=12 essais par condition par individu). Dans la phase de « contrôle de l’inférence statistique », une seule expérimentatrice était présente sans accès visuel aux boîtes et aucune préférence des expérimentatrices n’était en jeu. Dans la condition « test avec accès visuel », les deux expérimentatrices piochaient sélectivement l’item minoritaire de leur boîte en regardant leur contenu, selon un biais de sélection exposé à la phase de démonstration des préférences. Dans la condition « test sans accès visuel », les deux expérimentatrices piochaient majoritairement l’item majoritaire de leur boîte, sans avoir d’accès visuel à leur contenu. Dans la condition « contrôle effet expérimentateur », les deux expérimentatrices piochaient majoritairement l’item majoritaire de leur boîte, correspondant également à leur biais de sélection exposé en phase de démonstration des préférences, sans regarder dans les boîtes.

En observant les résultats individuels, deux types de profils émergent (Figure 5.5). *Eric* et *Nereis* choisissent significativement au-dessus du niveau de la chance la boîte favorable (et donc l’expérimentatrice E1) dans la condition test sans accès visuel et dans le contrôle de l’inférence statistique (test binomial exact « two-sided », $p \leq 0.01$). Dans la condition test avec accès visuel, *Nereis* choisit significativement plus souvent E1 qui tire préférentiellement l’item non préféré du singe (test binomial exact « two-sided », $p \leq 0.01$). Dans cette même condition, *Eric* choisit également majoritairement E1, la sélectionnant dans 75% des essais (test binomial exact « two-sided », $p = 0.1$). Leur performance ne diffère pas du niveau de la chance dans le

contrôle de l'effet des expérimentateurs sans accès visuel (test binomial exact « two-sided », $p = 0.77$). *Ficelle* et *Walt* choisissent autant de fois les deux expérimentatrices dans toutes les conditions (test binomial exact « two-sided », $p > 0.1$) hormis dans le contrôle de l'inférence statistique où ils choisissent significativement plus la boîte favorable (test binomial exact « two-sided », $p \leq 0.001$).

3. Discussion de l'expérience principale

Parmi les quatre individus testés, deux choisissent préférentiellement l'échantillon provenant du pot favorable indépendamment de l'accès visuel et de la préférence des expérimentatrices. Ces deux individus prennent en compte l'information statistique des populations, mais semblent aussi être biaisés par l'identité des expérimentatrices pour faire leur choix. Deux autres individus ont choisi au hasard dans les deux conditions tests, bien qu'ils soient capables de se baser sur les proportions des populations pour former des inférences statistiques lorsqu'une seule expérimentatrice est présente. Les résultats montrent que les macaques ne semblent pas prendre en compte la préférence des expérimentatrices ni leur accès visuel lors du tirage pour ajuster les inférences statistiques réalisées.

Lorsqu'aucun choix n'est à faire entre deux expérimentatrices, tous les individus supposent un tirage aléatoire et parviennent correctement à inférer la nature de l'échantillon sur la base des proportions visibles. Cependant, ils ne semblent intégrer ni l'accès visuel ni les préférences des expérimentatrices lorsqu'ils font des inférences statistiques. Mais avant de supposer l'absence de cette capacité cognitive, plusieurs autres hypothèses sont à prendre en considération.

Dans les conditions où les deux expérimentatrices sont présentes, les individus choisissent majoritairement E1, bien qu'elle soit associée à la récompense non préférée en phase de démonstration. La préférence arbitraire de tous ou certains des individus pour une des deux expérimentatrices peut expliquer à la fois les différences de résultats entre individus et avoir pu masquer une réponse en faveur de E2. Pour les individus *Nereis* et *Eric*, cette expérimentatrice jouait le rôle de E1, celle préférant l'item non préféré des singes. Or ces individus ont majoritairement choisi E1 en condition avec accès visuel et sans accès visuel. Elle jouait le rôle de E2 pour *Ficelle* et *Walt*. Ainsi, même si ces individus étaient tentés de choisir la boîte favorable dans les deux conditions de phase test (donc choisir E1), la combinaison de leur raisonnement et de leur préférence pour E2 a pu résulter en un choix ne différant pas du hasard.

Les performances des individus pourraient également s'expliquer par un manque de contrôle inhibiteur et un conditionnement dû à la précédente expérience, entraînant une distraction en faveur de la boîte favorable. La boîte favorable était visible au moment du choix et contenait une grande quantité d'items préférés des singes, ce qui a pu les inciter à choisir l'expérimentatrice associée à celle-ci, quelles que soient les conditions d'accès visuel et de préférence. Les macaques, contrairement aux grands singes, montrent en effet des capacités de contrôle inhibiteur plutôt faibles (Amici et al., 2008; Loyant et al., 2023; MacLean et al., 2014). De plus, leur réussite à l'expérience du chapitre 3, qui nécessitait de choisir l'échantillon provenant de la boîte favorable, a pu les conditionner à répondre de cette façon face à un dispositif semblable, les conduisant à occulter d'autres sources d'information.

Enfin, alors que *Walt* et *Ficelle* sont capables de faire des inférences statistiques en condition contrôle lorsqu'une seule expérimentatrice est présente, ils répondent au hasard en condition d'absence d'accès visuel, pourtant nécessitant la même réponse que dans la condition contrôle, mais impliquant cette fois les deux expérimentatrices. Ce changement de stratégie décisionnelle pourrait indiquer que, bien que ces individus comprennent qu'il s'agit d'une autre tâche, ils ne comprennent néanmoins pas sur quels indices se baser pour la résoudre. L'expérimentatrice E2 a en effet été beaucoup moins choisie malgré son association à l'item préféré lors de la démonstration des préférences. De façon surprenante, la phase de démonstration des préférences ne semble pas avoir été suffisante pour entraîner une association par conditionnement opérant d'une expérimentatrice à un type d'item alimentaire. Ainsi, une dernière hypothèse majeure serait qu'aucun des individus n'ait attribué de préférence aux expérimentatrices à l'issue de la phase de démonstration. Avant de conclure à l'incapacité des macaques de Tonkean à attribuer une préférence à autrui, d'autres raisons méthodologiques pourraient expliquer cette hypothèse. Le temps d'exposition aux préférences pourrait être insuffisant ou le type de démonstration pourrait être inadapté.

Nous avons conduit plusieurs expériences secondaires pour tenter de répondre à ces différentes hypothèses. Pour des raisons pratiques, nous ne pouvions pas changer d'expérimentatrices et diminuer la différence de préférence arbitraire des singes pour chacune d'elles, mais avons continué à évaluer l'effet de leur identité dans les analyses.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à comprendre si l'attribution d'une préférence aux expérimentatrices dépendait du nombre de sessions de démonstration. Il est possible que les individus n'aient pas été sensibles à la phase de démonstration lors de cette première expérience. L'objectif de l'expérience 2 était donc de tester si la performance était

influencée par l'augmentation du nombre de sessions lors de la phase de démonstration des préférences.

Expérience 2 : Effet de la durée d'exposition aux préférences

1. Méthode de l'expérience 2

Seules les sections qui diffèrent de la méthode de l'expérience 1 sont explicitées par la suite. Le reste du déroulement du protocole est identique entre les expériences 1 et 2 (Tableau 5.1).

Tableau 5.1 : Récapitulatif des variations de protocoles entre l'expérience principale (expérience 1) de test d'attribution de perspective visuelle et de préférence à autrui en contexte d'inférence statistique, et les différentes expériences secondaires (expériences 2, 3 et 4).

Expérience	Items préférés / non préféré	Expression des préférences E1/E2	Nombre de sessions associé	Tirage de l'item	Procédure	Phase test
1	raisin sec jaune / haricot rouge cru	Phase de démonstration	2 sessions	Fictif	Longue	Effectuée
2	raisin sec noir / grain de maïs sec	Phase de démonstration	4 sessions	Fictif	Longue	Effectuée
3	raisin sec jaune / haricot rouge cru	Phase d'apprentissage 1 boîtes / 2 boîtes	Critère : 10/12 sur 2 sessions consécutives	Fictif	Longue	Non effectuée
4	raisin frais / croquette	Phase d'apprentissage 2 boîtes	Critère : 10/12 sur 2 sessions consécutives	Réel	Courte	Non effectuée

1.1. Procédure expérimentale

1.1.1. Items de nourriture

Afin d'éviter une association possible avec l'expérience 1, nous avons utilisé une nouvelle combinaison d'aliments répondant aux mêmes contraintes précédemment citées. La préférence pour ces aliments a été déterminée par un test de préférence réalisé au préalable. Dans cette expérience, les deux aliments choisis étaient des raisins secs noirs (aliment préféré) et des grains de maïs secs jaunes (aliment non préféré).

1.1.2. Tâche cognitive de l'expérience 2

La tâche comportait une phase de démonstration des préférences des expérimentateurs suivie d'une phase de test de la perspective visuelle. La phase de test de la perspective visuelle

comportait deux conditions : une condition test avec accès visuel des expérimentateurs et une condition test sans accès visuel des expérimentateurs. Ces deux conditions étaient identiques à celles de l'expérience principale (Figure 5.3). La phase de contrôle de l'inférence statistique et la condition contrôle de l'effet des expérimentateurs de l'expérience 1 n'ont pas été répliquées. Dans cette expérience, les rôles des expérimentatrices pour E1 et E2 ont été échangés pour tous les individus par rapport à l'expérience principale.

1.1.2.1. Chronologie des différentes phases et nombre d'essais par phase

La phase de démonstration était réalisée en premier et comportait, contrairement à l'expérience principale, quatre sessions de 10 essais par expérimentatrice, soit 20 essais par session, réalisés sur quatre jours différents. Les deux conditions tests (avec ou sans accès visuel des expérimentateurs) de la phase test de la perspective visuelle étaient réalisées sur deux jours différents, à raison d'une session de 10 essais par condition.

2. Résultats de l'expérience 2

Les données de groupe montrent que les individus choisissent autant E1 que E2 dans les conditions test d'accès visuel et d'absence d'accès visuel (test de Wilcoxon de rang signé, $V=6$, $n=96$, $P=0.88$). Au total, les individus ont choisi E1 (associée à la boîte favorable) dans 63% des essais, taux comparable à celui de l'expérience principale (64% des essais). Le modèle GLMM ne montre pas d'influence de la condition ni de l'identité de l'expérimentatrice.

Au niveau individuel, *Eric*, *Nereis* et *Ficelle* choisissent autant de fois les deux expérimentatrices quelle que soit la condition (Figure 5.6, test binomial exact « two-sided », $p > 0.1$). À la différence de l'expérience précédente, *Ficelle* montre une tendance à choisir préférentiellement E1 (associée à la boîte favorable) dans les deux conditions. En condition test avec accès visuel, *Walt* choisit autant l'expérimentatrice E1 que E2. Cependant, dans la condition test sans accès visuel, *Walt* choisit préférentiellement E1, associée à la boîte favorable (test binomial exact « two-sided », $p = 0.04$).

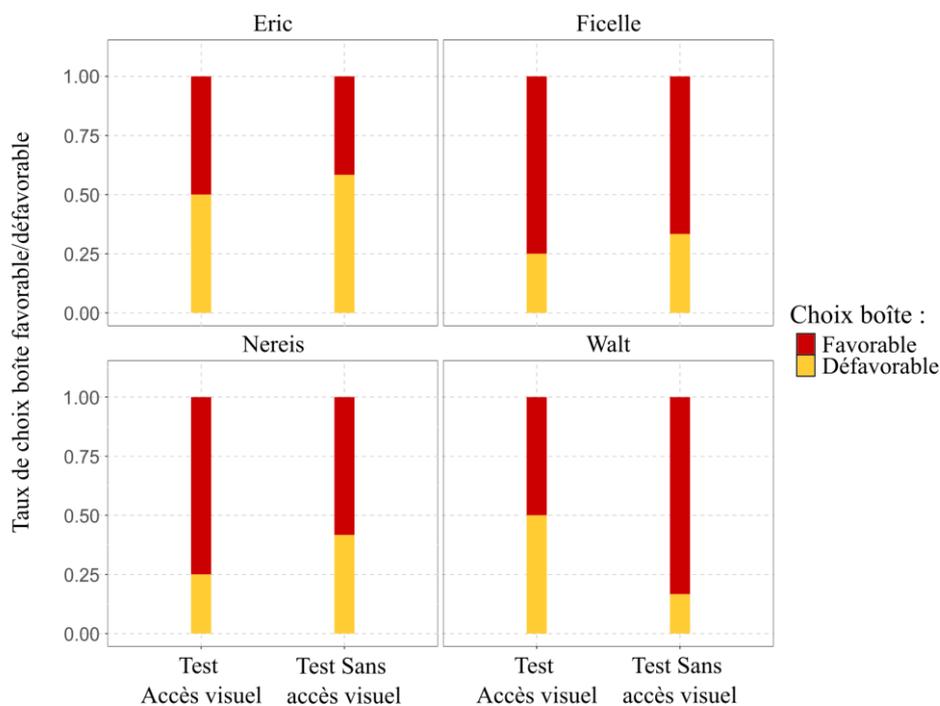


Figure 5.6 : Proportion d’essais au cours desquels les sujets ont choisi l’échantillon issu de la boîte favorable ou de la boîte défavorable en fonction de l’accès visuel et des préférences des expérimentatrices (expérience 2 : effet de la durée d’exposition aux préférences)

Les quatre graphiques représentent la proportion de choix pour l’échantillon issu de la boîte favorable (en rouge) ou de la boîte défavorable (en jaune) de chaque individu (*Eric, Ficelle, Nereis, Walt*) en fonction des différentes conditions expérimentales (n=12 essais par condition par individu). Dans la condition « test avec accès visuel », les deux expérimentatrices piochaient sélectivement l’item minoritaire de leur boîte en regardant leur contenu, selon un biais de sélection exposé à la phase de démonstration des préférences. Dans la condition « test sans accès visuel », les deux expérimentatrices piochaient majoritairement l’item majoritaire de leur boîte, sans avoir d’accès visuel à leur contenu.

3. Discussion de l’expérience 2

Cette nouvelle expérience avait pour but de répliquer l’expérience principale (expérience 1) réalisée précédemment, en augmentant le nombre de sessions durant lesquelles les sujets étaient familiarisés avec les préférences de tirage des expérimentatrices. L’objectif était de tester si les résultats négatifs de l’expérience principale, montrant que les individus ne prenaient en compte ni les préférences des expérimentatrices ni leur accès visuel lors du tirage pour former des inférences, étaient dus à une trop faible exposition aux biais de sélection des expérimentatrices. Si l’augmentation du nombre de sessions de démonstration influence la prise en compte des préférences des expérimentatrices par les sujets, et que ceux-ci étaient également sensibles à la perspective visuelle des expérimentatrices, on s’attendrait alors à observer une variation des inférences statistiques réalisées par les individus en accord avec ces paramètres.

Cependant, nos résultats ont montré que *Nereis* et *Eric* répondaient au hasard dans les deux conditions tests, avec ou sans accès visuel, et ne présentaient plus de biais en faveur de l'expérimentatrice E1 (associée à la boîte favorable). *Ficelle*, contrairement à l'expérience précédente, semblait préférer choisir E1 (associée à la boîte favorable) quelle que soit la condition. Ces trois individus ne semblaient donc pas montrer de capacité à faire des inférences à partir à la fois des biais de sélection des expérimentatrices, de leur accès visuel et des proportions des populations. *Walt* présentait une réponse sensiblement différente. Alors qu'il choisissait autant de fois les deux expérimentatrices lorsqu'elles choisissaient en fonction de leur préférence, il préférait choisir E1, associée à la population favorable, quand le tirage était aléatoire en l'absence d'accès visuel. Même si son choix pour une expérimentatrice variait en fonction de leur accès visuel, le taux de choix pour E2, qui présentait un biais de sélection pour l'item préféré, n'était pas majoritaire en condition d'accès visuel. Il était donc difficile de savoir si *Walt* a réellement pris en compte la préférence pour l'item préféré de E2 et si sa variation de réponse entre les deux conditions tests ne serait pas causée par une autre heuristique que l'accès visuel.

L'augmentation du nombre de sessions de démonstration des préférences ne semble pas avoir influencé la réponse des individus en faveur d'une compréhension de ces préférences. La réponse de *Walt* et *Ficelle* montrant plutôt une augmentation du taux de choix pour E1 (boîte favorable) et la réponse cette fois-ci aléatoire de *Nereis* et *Eric* pourraient être plus probablement expliquées par la conservation d'une préférence arbitraire pour l'une des deux expérimentatrices. Les rôles de E1 et E2 ayant été intervertis, l'expérimentatrice préférée des individus jouait le rôle de E1 pour *Walt* et *Ficelle* et le rôle de E2 pour *Eric* et *Nereis*.

L'absence d'effet des phases de démonstrations des préférences pourrait s'expliquer en partie par un défaut de mémoire. En effet, le temps entre les phases de démonstrations et les sessions en condition test était plus espacé que pour l'expérience principale. Plus le délai entre la présentation et le rappel d'un stimulus augmente, plus la performance diminue (ManyPrimates et al., 2020). Cependant, les macaques de Tonkean semblent présenter des capacités de mémoire comparables à celles des grands singes (ManyPrimates et al., 2020). De plus, un rappel des préférences des expérimentatrices était réalisé avant chaque session test. Une autre hypothèse serait que les macaques ne feraient aucun effort pour associer les expérimentatrices aux types d'aliments, car la phase de démonstration ne leur demandait aucun choix à faire : ils restaient passifs et attendaient que l'expérimentatrice leur donne l'une ou l'autre des récompenses. L'absence d'association des préférences aux expérimentatrices

pourrait enfin s'expliquer par l'effet distracteur des boîtes. Les individus ayant tous participé à l'expérience impliquant de faire des inférences statistiques en se basant uniquement sur les proportions d'items dans les boîtes, un apprentissage à n'utiliser que les indices liés aux boîtes et un manque de flexibilité des individus auraient pu entraver leur prise en compte des préférences des expérimentatrices. Les grands singes testés dans l'étude d'Eckert et collaborateurs n'avaient en effet pas participé à une tâche d'inférence statistique au préalable (Eckert, Rakoczy, et al., 2018). De plus, les macaques semblent posséder une moins grande flexibilité cognitive que les grands singes, ce qui pourrait expliquer leur différence de performance (MacLean et al., 2014).

Étant donné que cette tâche impliquait une variation à la fois des préférences des expérimentatrices et de leur perspective visuelle, il était difficile de savoir lequel de ces deux paramètres influençait ou non la réponse des individus. Afin d'identifier s'ils étaient capables de comprendre les conséquences de la perspective visuelle sur le caractère aléatoire ou non d'un tirage, le but de la troisième expérience était alors de forcer l'association des expérimentatrices à leur biais de tirage par conditionnement opérant.

L'objectif de cette expérience 3 était tout d'abord d'apprendre aux individus à choisir une expérimentatrice uniquement en fonction de son biais de tirage, puis de tester la flexibilité de cet apprentissage en fonction des informations statistiques liées aux proportions d'items et de l'accès visuel des expérimentatrices au moment du tirage. Pour limiter la distraction que pourrait constituer la boîte favorable et augmenter l'attention des individus sur les indices liés aux expérimentatrices au cours de l'apprentissage, nous avons restreint le dispositif à une seule boîte dans un premier temps. Nous avons également présenté des proportions équivalentes d'items au moment de l'apprentissage seulement, afin d'éviter qu'une trop grande quantité d'items préférés interfère avec l'apprentissage.

Ainsi, si les individus ont correctement associé l'expérimentatrice E2 avec l'item préféré lors des phases d'apprentissage, mais que cet apprentissage n'est pas flexible, nous nous attendons à ce qu'ils choisissent majoritairement E2 (associée à l'item préféré) quelle que soit la condition. Si les individus ont appris les préférences et sont sensibles à la perspective visuelle des expérimentatrices et à ses conséquences sur le caractère aléatoire ou non du tirage, nous nous attendons à ce qu'ils choisissent majoritairement E1 (associée à la boîte favorable) seulement dans la condition test sans accès visuel.

Expérience 3 : Effet de l'apprentissage des préférences

1. Méthode de l'expérience 3

1.1. Sujets testés

L'expérience 3 n'a été réalisée que chez trois des quatre individus précédemment testés (*Nereis*, *Ficelle*, *Eric*) en raison de l'accès difficile aux individus du groupe M1 à ce moment.

1.2. Procédure expérimentale

1.2.1. Items de nourriture

Comme cette fois le but était d'avoir un apprentissage des préférences de chaque expérimentatrice, les types d'aliments des expériences précédentes pouvaient être réutilisés. La différence de préférence entre les raisins secs et les haricots rouges était plus marquée que celle entre les grains de maïs et les raisins secs. Les deux aliments choisis ont donc été ceux de l'expérience principale (expérience 1) : des raisins secs jaunes (aliments préférés) et des haricots rouges crus (aliments non préférés).

1.2.2. Tâche cognitive

La tâche se déroulait en deux phases : une phase d'apprentissage des préférences et une phase de test de la perspective visuelle. La phase de test de la perspective visuelle était identique à celle des expériences précédentes (elle n'est donc pas explicitée à nouveau) et comportait deux conditions : une condition test avec accès visuel des expérimentateurs et une condition test sans accès visuel des expérimentateurs. La phase d'apprentissage des préférences comportait trois étapes : une étape de familiarisation avec tirage d'items visibles dans une seule boîte, une étape d'apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans une seule boîte et une étape de généralisation avec tirage dans deux boîtes différentes (Figure 5.7).

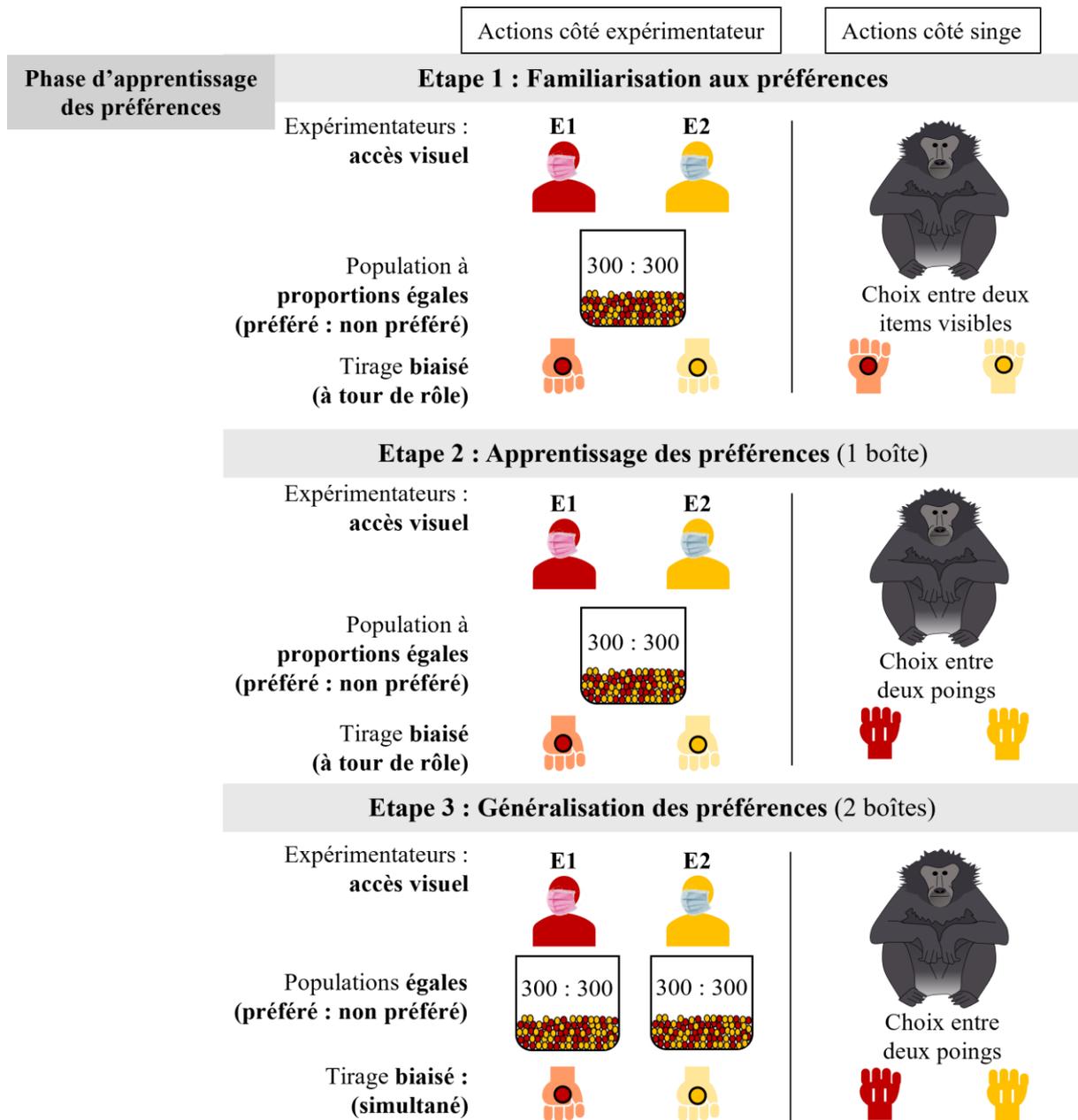


Figure 5.7 : Représentation schématique de la procédure expérimentale de la phase d'apprentissage des préférences dans l'expérience 3 testant l'effet de l'apprentissage des préférences des expérimentatrices sur la flexibilité des sujets à former des inférences en fonction de la perspective visuelle des expérimentatrices

Les items jaunes représentent les items préférés (raisin sec jaune pour l'expérience principale) et les items rouges représentent les items non préférés (haricot rouge cru). Les expérimentatrices sont colorées de la couleur de leur item préférentiellement sélectionné en cas d'accès visuel aux boîtes.

1.2.2.1. Phase d'apprentissage des préférences

1.2.2.1.1. Etape 1 : familiarisation aux préférences avec tirage d'items visibles dans une seule boîte

La première étape visait à familiariser les sujets avec les items associés à chaque expérimentatrice. Une seule boîte contenant autant de raisins secs que de haricots rouges (300 : 300) était disposée devant les deux expérimentatrices. Le choix d'utiliser une seule boîte dans un premier temps visait à concentrer l'attention des individus sur les différences entre les expérimentatrices, plutôt que sur celles entre les boîtes. Chaque expérimentatrice portait un masque chirurgical de couleur différente pour aider les singes à les identifier et renforcer l'association entre elles et leur récompense associée. Au début de la session, l'expérimentatrice de droite secouait puis montrait l'intérieur de la boîte au sujet. L'expérimentatrice de gauche réalisait la même opération à nouveau sur la même boîte. Ensuite, l'expérimentatrice de droite tournait la boîte sur 360° pour que le sujet ait une vision complète de l'ensemble des items. À tour de rôle, chaque expérimentatrice fouillait 5 s dans la boîte avant de poser son poing fermé sur la table devant elle, contenant l'item pioché. Les deux expérimentatrices avançaient ensuite simultanément leurs poings devant l'individu, à égale distance de celui-ci (au niveau de marques prédéfinies). Elles ouvraient alors simultanément les mains avant de laisser l'individu prendre la récompense de son choix. L'expérimentatrice de droite reprenait ensuite la boîte puis se retournait en même temps que l'expérimentatrice de gauche, afin de récupérer les nouveaux items pour l'essai suivant, hors de la vue du sujet. L'expérimentatrice E1 donnait toujours l'item non préféré et l'expérimentatrice E2 donnait toujours l'item préféré. Le rôle de E1 et E2 entre les deux expérimentatrices a été équilibré parmi les différents sujets et était le même que celui assigné dans l'expérience principale. Il est resté le même pour chaque individu dans toutes les phases de cette expérience. Une seule session de 12 essais était réalisée. Cette session permettait également de contrôler à nouveau la préférence pour chaque item. Tous les individus ont choisi l'item préféré (raisin sec jaune) dans 12 essais sur 12.

1.2.2.1.2. Etape 2 : apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans une seule boîte

Cette étape était identique à la précédente, à l'exception que les expérimentatrices gardaient les poings fermés après les avoir avancés devant l'individu. L'individu faisait son choix en touchant l'un des poings des expérimentatrices. Il recevait la récompense associée et

l'expérimentatrice non choisie retirait son poing. Une session de 12 essais était réalisée une à deux fois par jour selon la disponibilité des individus. Ils devaient choisir l'expérimentatrice E2 (associée à l'item préféré) dans 10 essais sur 12 au cours de deux sessions consécutives pour passer à l'étape suivante.

1.2.2.1.3. Etape 3 : généralisation des préférences avec tirage dans deux boîtes différentes

À cette étape, deux boîtes contenant les mêmes quantités et proportions d'items alimentaires (300 : 300) étaient disposées devant les expérimentatrices. Le but était que les individus généralisent les préférences des expérimentatrices apprises à l'étape 2 d'apprentissage des préférences avec tirage dans une seule boîte, dans un contexte identique à la phase de test de la perspective visuelle où deux boîtes étaient présentes. Contrairement à la phase de test de la perspective visuelle, les proportions et quantités d'items étaient maintenues identiques entre les deux boîtes pour éviter un effet de préférence pour la boîte favorable. Chaque expérimentatrice portait un masque de couleur différente pour aider les singes à les identifier et renforcer l'association entre elles et leur récompense associée. Au début de la session, l'expérimentatrice de droite secouait puis montrait l'intérieur de la boîte en face d'elle au sujet. L'expérimentatrice de gauche réalisait la même opération avec la boîte située à gauche du sujet. L'une des deux expérimentatrices actionnait ensuite la poignée de la plateforme afin de faire tourner les deux boîtes simultanément sur 360° et d'offrir au sujet une visibilité complète de l'ensemble des items des deux boîtes. De façon synchronisée, chaque expérimentatrice fouillait 5 s dans sa boîte avant d'avancer simultanément leur poing cachant la récompense à égale distance du sujet. L'individu faisait son choix en touchant l'un des poings des expérimentatrices. Il recevait la récompense associée et l'expérimentatrice non choisie retirait son poing. Chaque expérimentatrice prenait ensuite en même temps leur boîte et se retournait pour récupérer les nouveaux items pour l'essai suivant, hors de la vue du sujet. Une session de 12 essais était réalisée une à deux fois par jour selon la disponibilité des individus. Ils devaient choisir l'expérimentatrice E2 (associée à l'item préféré) dans 10 essais sur 12 au cours de deux sessions consécutives pour passer à la phase test.

1.2.2.2. Chronologie des différentes phases et nombre d'essais par phase

L'étape 1 de familiarisation aux préférences avec tirage d'items visibles dans une seule boîte de la phase d'apprentissage des préférences était présentée en premier à tous les individus

et ne comportait qu'une seule session de 12 essais. L'étape 2 d'apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans une seule boîte était présentée ensuite. Pour valider cette étape et passer à l'étape 3 de généralisation des préférences avec tirage dans deux boîtes différentes, les sujets devaient choisir l'expérimentatrice E2 associée à l'item préféré dans 10 essais sur 12 sur deux sessions consécutives. Pour valider la dernière étape 3 de généralisation des préférences avec tirage dans deux boîtes différentes et passer à la phase test des inférences statistiques, les sujets devaient également choisir l'expérimentatrice E2 associée à l'item préféré dans 10 essais sur 12 sur deux sessions consécutives. Enfin, une session de 12 essais dans chaque condition test (avec ou sans accès visuel des expérimentatrices) de la phase de test de la perspective visuelle était réalisée sur deux jours consécutifs. L'ordre de présentation des conditions était randomisé et équilibré entre les sujets.

2. Résultats de l'expérience 3

Nereis a validé l'étape 2 d'apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans une seule boîte en sept sessions complètes (Figure 5.8-A). *Eric* et *Ficelle* ont tous deux présenté d'importants biais de côté au cours de l'étape 2 (Figure 5.8-A). Ils n'ont pas validé cette étape 2 après avoir réalisé respectivement cinq et trois sessions complètes. Ils n'ont donc pas réalisé l'étape 3 de généralisation des préférences avec tirage dans deux boîtes différentes. *Nereis* n'a pas validé l'étape 3 de généralisation des préférences lors du passage du dispositif d'une à deux boîtes contenant les mêmes proportions d'items au bout de cinq sessions (Figure 5.8-B). Au total, l'apprentissage des préférences a duré un mois pour *Nereis*, mais a été interrompu pour des raisons logistiques (fin de stage d'une des expérimentatrices). Aucun individu n'a donc réalisé la phase de test de la perspective visuelle.

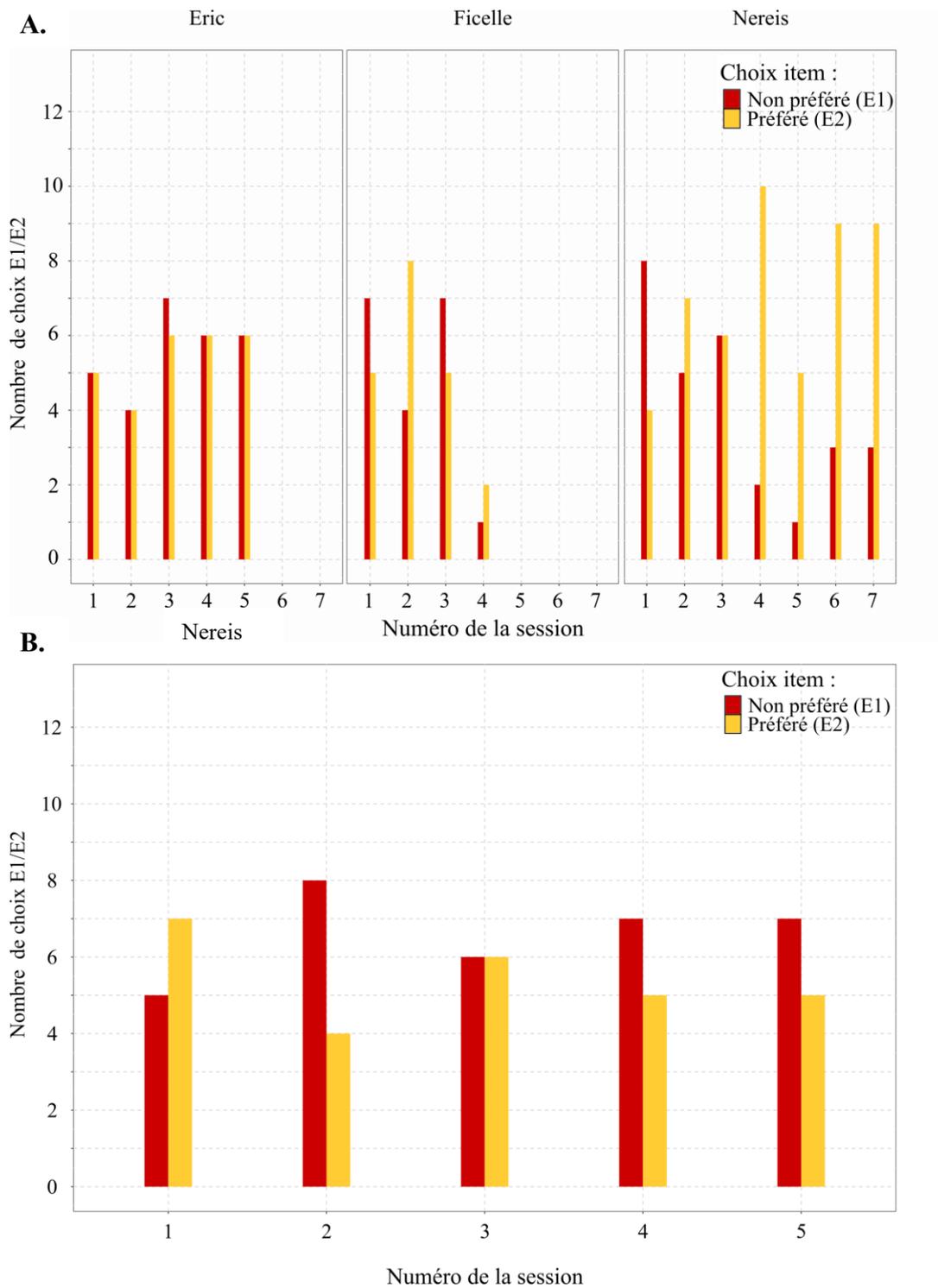


Figure 5.8 : Nombre d’essais par session dans lesquels les sujets ont choisi l’échantillon tiré par l’expérimentatrice E1 (item non préféré) ou E2 (item préféré) dans la phase d’apprentissage des préférences de l’expérience 3

A. Les trois graphiques représentent le nombre de choix pour E2 (en rouge) ou E1 (en jaune) en fonction du nombre de sessions de chaque individu (*Eric, Ficelle, Nereis*) dans l’étape 2 d’apprentissage des préférences avec tirage d’items non visibles dans une seule boîte. B. Ce graphique montre le nombre de choix par session de *Nereis* dans l’étape 3 d’apprentissage des préférences avec tirage d’items non visibles dans deux boîtes.

3. Discussion de l'expérience 3

L'apprentissage des préférences de tirage associées aux expérimentatrices a nécessité un minimum de cinq sessions, au bout desquelles un seul individu sur trois est parvenu à associer une expérimentatrice aux types d'items lors du tirage dans une seule et même boîte. De façon surprenante, cette association n'a pas été généralisée lorsque les expérimentatrices ne tiraient un item non plus de la même boîte, mais de boîtes différentes contenant les mêmes proportions d'items (50% d'item préféré). Le départ d'une des expérimentatrices nous a conduits à interrompre le protocole avant d'avoir réalisé les phases tests. Cependant, plus de cinq sessions à chaque étape (à l'étape 2 pour *Eric* et *Ficelle* et à l'étape 3 pour *Nereis*) semblent nécessaires à cet apprentissage. Nous avons donc réitéré ce même protocole en y apportant quelques améliorations dans une quatrième expérience.

Dans l'expérience 4, nous avons notamment essayé de minimiser une possible préférence arbitraire des individus pour une des deux expérimentatrices en utilisant de nouveaux items alimentaires, auxquels ils n'auraient pas pu associer la nouvelle ni l'ancienne expérimentatrice. De plus, nous avons simplifié la procédure générale de la tâche dont la longueur a pu influencer la vitesse d'apprentissage des individus et entraîner une baisse de leur motivation, comme en témoigne le fait que leurs biais de côté s'accroissaient au cours des différentes expériences menées (expériences 1 à 3).

Expérience 4 : Effet de l'apprentissage des préférences dans un protocole simplifié

1. Méthode de l'expérience 4

1.1. Sujets testés

Trois sujets du groupe M2 et deux individus supplémentaires du groupe MF1 (*Nema* et *Horus*) ont été inclus dans l'étude. Le groupe M2 vivait dans un abri extérieur enrichi (105,9 m³) avec accès à un enclos intérieur (32,2 m³). Le groupe M2 était composé de cinq mâles adultes.

1.2. Dispositif expérimental

Les deux boîtes rectangulaires en plastique transparent, mesurant chacune 20 cm x 9 cm x 13 cm, étaient présentées simultanément directement sur un plateau simple. Le plateau présentant deux plateformes rotatives (Figure 5.1) n'était plus utilisé pour des raisons de simplification du dispositif et de logistique matériel. Chaque boîte contenait un mélange d'aliments préférés et non préférés.

1.3. Procédure expérimentale

1.3.1. Items de nourriture

Dans cette expérience, nous avons cherché à utiliser des combinaisons d'items encore jamais testées. En effet, toutes les combinaisons d'items précédentes proposaient des raisins secs. Or, cette récompense étant également utilisée dans d'autres contextes, une potentielle association arbitraire entre cet item et les expérimentatrices impliquées dans cette étude aurait pu avoir lieu. Pour se défaire de ce potentiel biais interférant avec l'apprentissage désiré, nous avons testé plusieurs combinaisons d'items, à savoir (préférés/non préférés) : chips de banane/wasa de seigle, chips de banane/carotte, carotte/croquette, raisin frais/croquette. Durant les tests de préférence effectués, la taille des deux items était contrôlée autant que possible.

2.3.2. Test de préférence

Les aliments préférés et non préférés ont été déterminés par un test de préférence. Nous avons ensuite conduit une session de 12 essais de l'étape 1 d'apprentissage des préférences avec

tirage d'items visibles dans les deux boîtes (selon la procédure décrite ci-dessous en section 2.3.3.1). Une combinaison d'items était choisie pour la suite de l'expérience quand aucun des individus testés n'avait choisi et consommé l'item non préféré au cours de cette session. Les items choisis pour la suite étaient un raisin frais (item préféré) et une croquette (item non préféré). Les deux items ayant une forme différente, les quantités volumiques des deux types d'items au sein d'une boîte ont été contrôlées pour être identiques. Ces quantités ont été légèrement ajustées pour s'assurer que les deux boîtes contenaient le même nombre d'items de chaque type.

2.3.3. Tâche cognitive

La tâche se déroulait en deux phases : une phase d'apprentissage des préférences et une phase de test de la perspective visuelle. La phase de test de la perspective visuelle était identique à celle des expériences précédentes (elle n'est donc pas explicitée à nouveau) et comportait deux conditions : une condition test avec accès visuel des expérimentateurs et une condition test sans accès visuel des expérimentateurs. La phase d'apprentissage des préférences comportait cette fois-ci deux étapes : une étape de familiarisation avec tirage d'items visibles dans deux boîtes et une étape d'apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans deux boîtes (identique à l'étape 3, figure 5.7).

Dans toute cette tâche, une boîte était disposée en face de chaque expérimentatrice. Au début de chaque session, l'expérimentatrice de droite secouait puis montrait l'intérieur de la boîte en face d'elle au sujet. L'expérimentatrice de gauche réalisait la même opération avec la boîte située à gauche du sujet. Les deux expérimentatrices tournaient simultanément leur boîte respective à la main sur 360°.

Dans cette expérience, la procédure générale du protocole a été simplifiée pour réduire le temps de durée d'un essai. Les expérimentatrices piochaient cette fois réellement un item dans chaque boîte (en faisant attention de ne pas montrer explicitement quel item était pioché).

Entre chaque essai, l'expérimentatrice de droite plaçait un cache bloquant la vue des boîtes au sujet. Chaque expérimentatrice remettait l'item manquant dans sa boîte (depuis un contenant caché de la vue du sujet sous la table expérimentale) puis le cache était retiré.

2.3.3.1. Phase d'apprentissage des préférences

2.3.3.1.1. Etape 1 : familiarisation des préférences avec tirage d'items visibles dans deux boîtes

Le but était de familiariser les sujets avec les items associés à chaque expérimentatrice. À cette étape, les deux boîtes contenaient chacune les mêmes proportions d'items. Chaque expérimentatrice portait un masque chirurgical de couleur différente. De façon synchronisée, chaque expérimentatrice fouillait 2 s dans sa boîte avant de tirer un item caché de la vue du sujet et d'avancer simultanément leur poing à égale distance du sujet. Elles ouvraient alors simultanément les mains avant de laisser l'individu prendre la récompense de son choix. L'expérimentatrice E1 tirait toujours l'item non préféré et l'expérimentatrice E2 tirait toujours l'item préféré. Le rôle de E1 et E2 entre les deux expérimentatrices a été équilibré parmi les différents sujets et était le même que celui assigné dans l'expérience 3. Une seule session de 12 essais était réalisée.

2.3.3.1.2. Etape 2 : apprentissage des préférences avec tirage d'items non visibles dans deux boîtes

Au début de chaque session, quatre essais de l'étape précédente de familiarisation des préférences avec tirage d'items visibles dans deux boîtes étaient réalisés.

La procédure à cette étape 2 était ensuite la même que celle de l'étape précédente de familiarisation des préférences avec tirage d'items visibles dans deux boîtes, à l'exception que les items tirés n'étaient pas montrés à l'individu (identique également à l'étape 3, figure 5.7). Les deux expérimentatrices avançaient simultanément leur poing fermé à égale distance du sujet, puis l'individu faisait son choix en touchant l'un des poings. Il recevait la récompense associée et l'expérimentatrice non choisie retirait son poing. Une session de 12 essais était réalisée une à deux fois par jour selon la disponibilité des individus. Ils devaient choisir l'expérimentatrice E2 (associée à l'item préféré) dans 10 essais sur 12 au cours de deux sessions consécutives pour passer à la phase test des inférences statistiques.

2. Résultats de l'expérience 4

Les résultats de l'étape 2 d'apprentissage des préférences au cours d'un tirage d'items non visibles dans deux boîtes différentes montrent qu'au bout d'un maximum de huit sessions de 12 essais (plus ou moins 3 essais) atteint pour trois individus, aucun individu n'a associé un biais de sélection à une expérimentatrice (Figure 5.9). De nombreux biais de côté étaient présents malgré les efforts d'entraînement pour les diminuer. Comme pour l'expérience précédente, le départ d'une des expérimentatrices nous a conduits à interrompre le protocole au bout d'un maximum de huit sessions d'apprentissage. Étant donné qu'aucun individu n'a validé la phase d'apprentissage des préférences, aucun n'a donc réalisé la phase de test de la perspective visuelle.

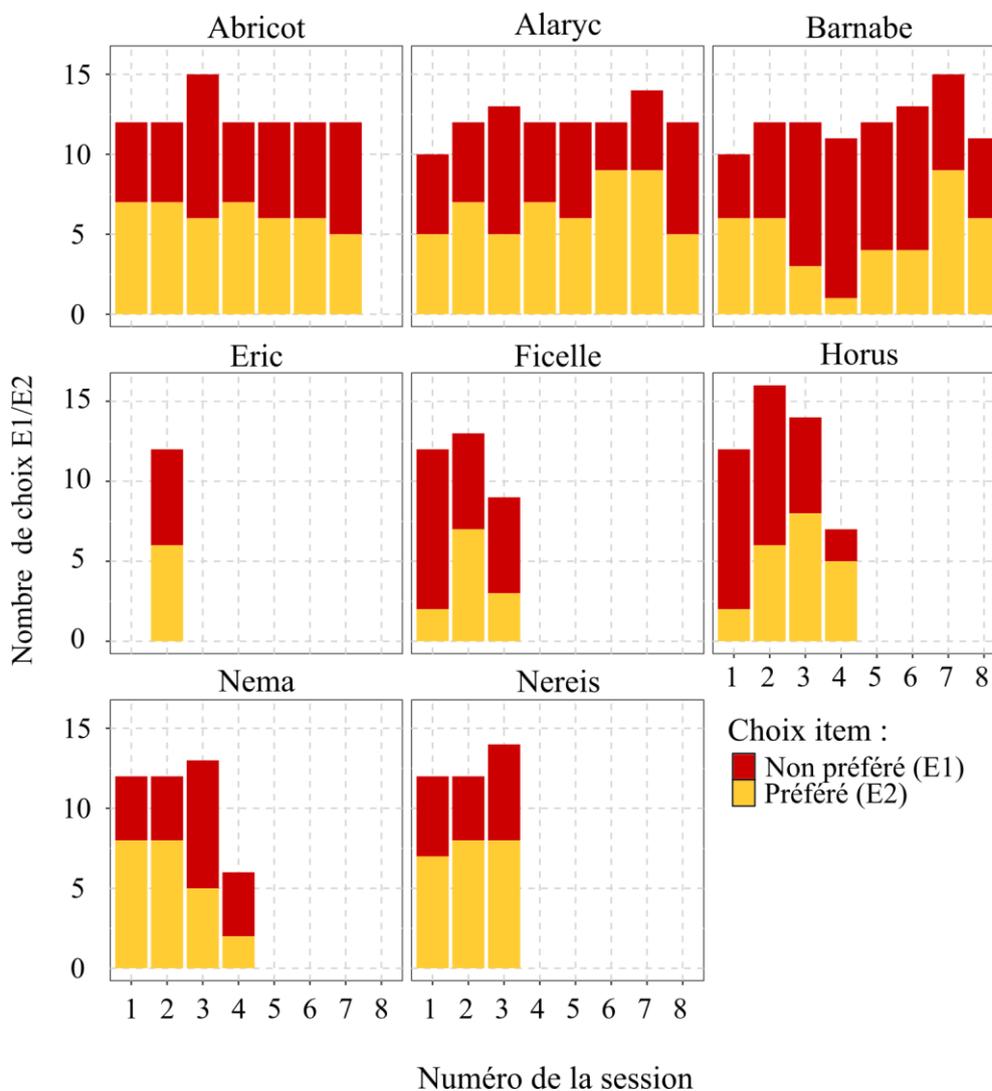


Figure 5.9 : Nombre d'essais par session dans lesquels les sujets ont choisi l'échantillon tiré par l'expérimentatrice E1 (item non préféré) ou E2 (item préféré) dans la phase d'apprentissage des préférences de l'expérience 4

3. Discussion de l'expérience 4

Ces résultats montrent qu'au bout d'un maximum d'environ 100 essais, les individus ne parviennent pas à associer un expérimentateur à un type d'item qu'il tire préférentiellement d'une population. Cinq de ces individus n'avaient pas participé aux expériences précédentes.

Ces résultats n'ont pas permis de conclure quant à la capacité des singes à associer un biais de tirage à un expérimentateur. Plus de sessions sont nécessaires pour réaliser cet apprentissage.

Discussion générale de l'étude de la capacité à prendre en compte la perspective visuelle et les préférences d'autrui lors de la formation d'inférences

Dans cette étude, nous avons cherché à évaluer la capacité des macaques de Tonkean à comprendre l'effet de la perspective visuelle d'autrui sur le caractère aléatoire ou biaisé d'un tirage pour inférer la nature d'un échantillon (expérience principale). Les résultats semblent montrer que les quatre individus testés ne parviennent pas à intégrer la préférence de tirage, la perspective visuelle des expérimentatrices et les proportions des populations pour inférer la nature d'un échantillon. En effet, les individus présentent soit une réponse aléatoire indiquant qu'ils ne semblent pas comprendre la tâche, soit une réponse biaisée en faveur de la population favorable et de l'identité des expérimentatrices (indépendamment de leur préférence de tirage). Une des hypothèses principales sous-jacente à ces résultats serait que les macaques n'ont pas associé les préférences de tirage à chaque expérimentatrice en raison du faible nombre de sessions de démonstration de ces préférences. Cependant, après avoir donné la possibilité aux individus d'attribuer des préférences de tirage aux expérimentatrices grâce à un plus grand nombre de sessions de démonstration, les résultats ne corroborent pas notre hypothèse (expérience 2 : effet de la durée d'exposition aux préférences). Les variations de réponse notées pourraient également s'expliquer par une préférence pour la boîte favorable et pour l'une des expérimentatrices, suggérant une fois encore que les individus ne semblent ni prendre en compte la préférence de tirage des expérimentatrices ni leur accès visuel lors de la formation d'inférences statistiques. Afin de s'assurer que les individus prennent en compte les préférences de tirage des expérimentatrices, même indépendamment d'une prise en compte de leur perspective visuelle, nous les avons entraînés à associer chaque expérimentatrice à leur préférence de tirage par conditionnement opérant (expériences 3 et 4 : effet de l'apprentissage des préférences). L'apprentissage s'est avéré long et peu flexible (absence de généralisation des préférences apprises en cas de changement de contexte expérimental) et n'a pas abouti dans le temps dévolu à cette expérience. Nos résultats n'ont donc pas permis de conclure quant à la capacité des macaques de Tonkean à intégrer la préférence de tirage et la perspective visuelle

d'expérimentateurs lors de la formation d'inférences du fait de difficultés potentielles des individus à associer un expérimentateur à un biais de sélection.

D'autres études ont pourtant montré que les singes étaient capables de choisir des expérimentateurs sur la base de leur propension à donner de la nourriture. Chez les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*), les individus parvenaient à choisir préférentiellement un expérimentateur parmi deux, en fonction de la probabilité que chacun d'eux leur donne une récompense (Placi et al., 2019). Dans une tâche d'évaluation sociale, des capucins bruns acceptaient plus de nourriture de la part d'un expérimentateur plus enclin à en donner qu'un autre, plus réticent (Anderson et al., 2013). Cependant, peu de données portent véritablement sur la capacité des singes à associer des congénères à leurs préférences alimentaires (Krupenye & Call, 2019; voir revue de la littérature sur l'attribution de préférences chez les animaux non humains au chapitre 4). Dans l'étude d'Eckert et ses collaborateurs (2018) montrant l'aptitude des chimpanzés à intégrer les biais de sélection et la perspective visuelle d'expérimentateurs lors de la formation d'inférences, deux sessions de 20 essais de démonstrations des préférences ont suffi pour qu'ils associent un expérimentateur à son biais de sélection (Eckert, Rakoczy, et al., 2018). Dans notre étude, l'observation de deux expérimentatrices piochant alternativement dans une population avant de donner l'item tiré aux individus ne contenait peut-être pas suffisamment d'informations pertinentes pour les macaques afin de leur permettre une compréhension des préférences des expérimentatrices ou, tout du moins, de leur biais de sélection. Investiguer d'autres types d'indices comportementaux susceptibles d'entraîner la compréhension des préférences d'autrui chez les singes permettraient notamment d'en savoir plus sur cette capacité. Chez les geais eurasiens, les mâles attribuent une préférence aux femelles en fonction du type d'aliment qu'ils les ont vus manger jusqu'à satiété (Ostojic, Cheke, et al., 2016). Les singes semblent également sensibles au fait de voir manger un congénère (Hattori et al., 2012). On pourrait ainsi imaginer une phase de démonstration des préférences, dans laquelle E1 et E2 mangeraient à tour de rôle leur item préféré, mais jetteraient leur item non préféré, mimant ainsi des comportements observés chez les macaques de Tonkean lors des expériences.

D'autres limites liées à l'histoire expérimentale des individus pourraient également expliquer nos résultats. Tous les individus ayant participé à cette étude ont également participé à l'étude du chapitre 3, dans laquelle nous avons testé et montré leurs capacités à faire des inférences statistiques de façon intuitive sur la nature d'un échantillon à partir des informations liées aux proportions. Ce protocole mettait en jeu le même dispositif des boîtes contenant un

mélange d'items préférés et non préférés en proportions différentes et de façon constante, une seule expérimentatrice tirait un item de chaque boîte, sans accès visuel à leur contenu. Le protocole présenté dans ce chapitre, en ajoutant au dispositif précédent le tirage d'une deuxième expérimentatrice, une variation de la probabilité de tirage et un changement d'accès visuel des expérimentatrices aux boîtes, présentait peut-être un contexte trop similaire au protocole précédent. Les individus n'ont donc pas changé de stratégie décisionnelle, car ils n'auraient pas compris que la tâche cognitive était différente. Le nombre d'informations à prendre en compte étant important, la tâche a pu paraître également trop exigeante cognitivement pour les individus. Plusieurs études montrent que les macaques semblent en effet posséder une moins grande flexibilité cognitive que des espèces de grands singes (Amici et al., 2008; MacLean et al., 2014). L'absence de flexibilité en réponse aux conditions d'accès visuel a pu notamment être renforcée chez certains individus, comme *Nereis* et *Eric* qui, lors de la précédente expérience testant leur capacité à faire des inférences statistiques (chapitre 3), ne se basaient pas sur des informations probabilistes pour former des inférences, mais sur des heuristiques liées aux quantités d'items préférés.

Ce manque de flexibilité a pu aussi être à l'origine d'une difficulté à inhiber la préférence arbitraire de la plupart des individus pour une des expérimentatrices. Une limite majeure de notre étude était en effet de ne pas avoir réussi à contrebalancer efficacement la préférence arbitraire des individus pour une des deux expérimentatrices. Afin de pallier cette limite, nous aurions pu essayer un protocole alternatif qui ne mettait pas en jeu une différence de préférence de tirage entre les expérimentatrices, mais impliquait seulement une variation de leur accès visuel au moment de la phase de démonstration. En effet, dans une condition contrôle de leur étude, Eckert et ses collaborateurs ont proposé une phase de démonstration dans laquelle les individus étaient récompensés de la même façon par les deux expérimentatrices, avec l'item préféré, mais où une expérimentatrice piochait aléatoirement dans la population favorable (sans accès visuel) et l'autre préférentiellement l'item préféré de la population défavorable (accès visuel ; Eckert, Rakoczy, et al., 2018). L'étude testant ces mêmes capacités chez les kéas (*Nestor notabilis*) a opté pour ce choix de protocole. Ils avaient cependant entraîné les individus au préalable à échanger un token contre de la nourriture avec les deux expérimentateurs de façon équitable, afin de s'assurer de l'absence de biais arbitraire dans le choix des expérimentateurs (Bastos & Taylor, 2020).

En conclusion, le faible nombre d'individus testés dans cette étude encourage à mener de plus amples recherches dans le domaine des capacités d'inférences statistiques et de leur

flexibilité en relation avec d'autres domaines de cognition sociale chez les singes. Du fait de l'importance des capacités d'inférences intuitives dans l'apprentissage et la prise de décision chez les humains dès le plus jeune âge (Denison & Xu, 2010; Emberson et al., 2019; Gweon et al., 2010; Sherman et al., 2020; Tenenbaum et al., 2011), de plus amples études sur les mécanismes et limites de ces capacités d'inférences chez les PNH permettraient de mieux comprendre si ces mécanismes ont été conservés au cours de l'évolution.

Chapitre 6 : Discussion générale

Discussion générale

L'objectif initial de ce travail de thèse était d'étudier la capacité à attribuer une fausse perception visuelle à autrui chez le macaque de Tonkean et le capucin brun, à l'aide d'une illusion de taille appliquée à des objets. Cette expérience nécessitait d'abord de caractériser la perception de la taille de ces objets et de tester la capacité des sujets à comprendre l'illusion, à savoir, à distinguer la taille réelle des objets de leur taille apparente. Nos résultats ont montré des difficultés d'apprentissage à distinguer deux tailles de cubes, nous poussant à arrêter ce protocole. Nous avons poursuivi notre étude de la prise de perspective visuelle d'autrui dans une nouvelle expérience nécessitant deux nouveaux prérequis : comprendre les préférences d'autrui et réaliser des inférences statistiques de façon intuitive. Nous avons ainsi tout d'abord investigué la capacité des macaques de Tonkean à faire des inférences statistiques de façon intuitive en proposant aux macaques un tirage aléatoire entre deux options différant par les quantités relatives et absolues de deux aliments, l'un très appétent et l'autre très peu attractif. Nos résultats ont montré que les macaques de Tonkean étaient parvenus à se baser sur des proportions pour faire des inférences statistiques de façon intuitive. Néanmoins, nos analyses ont aussi permis d'identifier l'existence de différentes stratégies décisionnelles et, selon le contexte expérimental, certains individus étaient plus sensibles aux indices de quantités qu'aux proportions. Nos résultats, en fournissant la première preuve solide que des capacités statistiques intuitives sont présentes chez les singes non anthropoïdes, nous ont permis de questionner la flexibilité des sujets à faire des inférences en prenant en compte à la fois la préférence et la perspective visuelle des expérimentateurs. Cette expérience a montré que les macaques ne semblaient pas parvenir à intégrer ces différents domaines cognitifs, bien que le faible nombre de sujets et que le doute quant à leur capacité à comprendre la préférence des expérimentateurs ne permettent pas d'apporter des conclusions définitives. La littérature manquante sur les capacités à attribuer des préférences à autrui chez les PNH nous a conduits à explorer davantage l'hypothèse d'une absence de compréhension des préférences des expérimentateurs expliquant nos résultats négatifs. Malgré la mise en place d'un protocole visant à leur apprendre à associer une préférence de tirage à un expérimentateur, les macaques

de Tonkean ne semblaient pas comprendre ces biais de sélection. L'ensemble de ces travaux ne permet donc pas de conclure quant à la capacité des macaques de Tonkean et des capucins bruns à attribuer une fausse perception à autrui (prise de perspective de niveau 2) ni quant à la capacité des macaques de Tonkean à prendre la perspective visuelle d'autrui (prise de perspective de niveau 1) lors de la formation d'inférences statistiques. Cependant, les résultats obtenus ont permis de caractériser certains aspects des représentations perceptives propres aux individus et d'ouvrir une réflexion méthodologique et théorique pour les futures études dans le domaine de la ToM des PNH.

Dans un premier temps, nous discuterons des facteurs méthodologiques ayant pu influencer nos résultats dans les différentes études menées.

Dans un deuxième temps, nous évoquerons les limites des protocoles que nous avons développés pour étudier la prise de perspective visuelle d'autrui chez les PNH et leurs implications pour de futures recherches dans ce domaine.

Dans un troisième temps, nous développerons en quoi les résultats obtenus concernant les capacités d'inférences statistiques chez les macaques de Tonkean peuvent jouer un rôle dans le domaine de l'élaboration de représentations et leur attribution à autrui.

Dans un quatrième temps, nous ouvrirons la discussion sur la place de l'étude des représentations personnelles des individus dans l'étude de la ToM, à partir du raisonnement méthodologique construit au cours de ces travaux de thèse.

1. Discussion des facteurs et implications méthodologiques

1.1. Motivation et coûts cognitifs

Au cours des différentes expériences menées, la motivation des individus à collaborer, que ce soit au cours de l'apprentissage d'une tâche ou dans le choix de stratégies décisionnelles optimales, a montré toute son importance sur les résultats récoltés. La motivation est un facteur intrinsèque aux individus qui peut potentiellement biaiser les résultats lors de la mesure de performances cognitives. La motivation à effectuer une tâche cognitive dépend à la fois d'une composante positive, le renforcement positif à effectuer l'action, et d'une composante négative, le coût (social, cognitif) que cela peut représenter.

Nous avons supposé dans le chapitre 2 que l'absence de validation des dernières phases d'entraînement au cours de l'apprentissage à discriminer des tailles de cubes, pouvait s'expliquer par une diminution générale de la motivation des individus. De plus, une différence

de motivation entre les individus pourrait également expliquer les multiples stratégies décisionnelles interindividuelles mises en évidence au chapitre 3 lors de la formation d'inférences statistiques intuitives. En effet, dans les expériences d'inférences statistiques où les individus devaient se baser sur différentes proportions d'aliments qu'ils préféraient et d'autres qu'ils n'aimaient pas (chapitre 3 et chapitre 5), la valeur subjective accordée par les individus à chaque type d'aliment pouvait varier au cours du temps et selon les individus.

Si l'effet de la motivation peut paraître trivial, son impact s'avère en pratique difficile à contrôler et à évaluer, conduisant à des variations inter-individuelles, mais aussi à des problèmes de répétabilité des résultats (Boogert et al., 2018; Cauchoux et al., 2018; Schubiger et al., 2020; Völter et al., 2018). Plusieurs études ont ainsi évalué l'effet de la valeur subjective de la récompense sur des variations de performance rencontrées lors de comparaisons entre espèces ou de la réplication de résultats à propos d'une même tâche cognitive. Ils ont montré que certaines capacités cognitives pouvaient en effet être révélées et améliorées suite à l'ajustement de la qualité de la récompense et que des variations de performances apparentes étaient en réalité dues à des différences de motivation (Gazes et al., 2018; Stolla & Keupp, 2024).

Lorsque le coût cognitif d'une tâche à effectuer augmente, la performance des individus peut être également impactée. Dans la tâche de discrimination de la taille des cubes (chapitre 2), même si les individus avaient montré une capacité à discriminer des tailles de cubes dont le ratio allait jusqu'à 0.8, le coût relatif à la difficulté plus élevée dans certaines combinaisons plutôt que d'autres a pu entraîner une baisse de motivation à discriminer des ratios de taille inférieurs à la fraction de Weber. Dans le cas des expériences cognitives souhaitant investiguer les capacités sociales de ToM chez les PNH, jugées complexes et coûteuses (Baron-Cohen, 1999; Flavell et al., 1981), le défi de contrôler correctement la motivation est encore plus grand. Le challenge des tâches testant la ToM est alors de réussir à développer un protocole incitant les singes à attribuer des états mentaux à autrui (dans l'hypothèse où ils en sont capables) et à pouvoir distinguer des résultats négatifs dus à une incapacité à exercer cette fonction cognitive de ceux dus à un manque de motivation à le faire. Dans la tâche cognitive testant les capacités des individus à former des inférences tout en attribuant une perception visuelle et une préférence de tirage aux expérimentateurs (chapitre 5), il était difficile d'évaluer si les faibles performances obtenues dépendaient d'un coût cognitif trop élevé de la tâche, de par les multiples indices contextuels qu'elle nécessitait de prendre en compte, ou s'ils dépendaient d'une réelle absence de capacité des individus à comprendre la perspective visuelle d'autrui dans ce contexte.

Le calcul bénéfice / coût, relatif à la fois à la motivation et aux capacités inhérentes de l'individu, réalisé par les singes face à une tâche cognitive peut fréquemment être révélé par l'utilisation de raccourcis cognitifs. Nos résultats à la tâche testant les inférences statistiques chez les macaques de Tonkean ont montré que certains individus optaient pour une stratégie décisionnelle suboptimale mais qui apparaissait moins coûteuse cognitivement : raisonner sur les quantités plutôt que les proportions d'items alimentaires. Dans toutes les tâches, les individus ont également présenté de nombreux biais de côté. Les biais de côté sont présents dans beaucoup d'études, même s'ils sont peu analysés et gérés (Placi et al., 2018; Tecwyn et al., 2017). Dans plusieurs études incluant un nombre important de sujets au départ, les individus présentant un biais de côté sont considérés comme n'ayant pas compris la tâche et sont donc exclus de l'étude (Placi et al., 2018; Schmelz et al., 2013; Tecwyn et al., 2017). Or ces biais peuvent aussi refléter un manque de motivation à se concentrer sur la tâche, les individus préférant répondre au hasard en faisant le moins d'efforts possibles et donc en choisissant toujours le même côté. Lorsqu'une solution simple à la tâche existe, dont le taux de rendement, bien que suboptimal, reste avantageux, les singes ont en effet tendance à l'adopter (Sosnowski & Brosnan, 2023; Watzek & Brosnan, 2018). Ainsi, à défaut de prévoir toutes les solutions comportementales alternatives à la tâche, l'enjeu est de motiver suffisamment les individus à utiliser la capacité pour laquelle ils sont testés.

Plusieurs solutions pour diminuer l'effet de la motivation existent et pourraient permettre l'amélioration des résultats dans certaines de nos études. En effet, la tâche cognitive pourrait être conçue de façon à diminuer la probabilité de succès par hasard (Schubiger et al., 2020). Tous les protocoles proposés au cours de cette thèse n'ont impliqué que des choix entre deux options. Les individus avaient ainsi 50% de chance de réussir au hasard et un risque équivalent de perdre. Or, plusieurs études ont montré que diminuer la probabilité d'échec et donc de succès par chance conduisait à une augmentation des performances (Schubiger et al., 2016, 2020). Le plus haut coût lié à l'échec peut motiver davantage les individus à répondre correctement à la tâche. Cependant, proposer un nombre plus important d'options peut s'avérer parfois compliqué à mettre en place et peut entraîner une demande cognitive plus élevée de la part des individus selon la tâche, comme de la mémoire de travail notamment.

Une solution plus commune est d'augmenter la valeur de la récompense, notamment quand il s'agit de nourriture. Dans l'expérience testant les capacités d'inférence statistique (chapitre 3), nous avons appliqué ce principe en donnant un raisin sec en plus d'une cacahuète aux individus démotivés, ce qui a eu l'effet escompté. Cependant, proposer une récompense

alimentaire de forte valeur peut entraîner des conséquences variables en fonction de la tâche et des sujets. Si l'utilisation de nourriture directement en tant que stimulus peut augmenter l'implication du sujet et être plus écologique (Prétôt et al., 2016), cela peut être délétère dans certains cas. En effet, certaines études ont montré un effet variable de l'augmentation de la valeur de la récompense en fonction des individus : certains y verraient une plus grande motivation et performeraient alors mieux quand la valeur de la récompense est haute, tandis que d'autres pourraient ressentir une pression face à l'enjeu décuplé (Sosnowski & Brosnan, 2023). L'exploration de la capacité d'attributions d'états mentaux à autrui requiert des capacités de contrôle inhibiteur particulièrement importantes (Kaminski et al., 2008; Krachun, Carpenter, et al., 2009; Stolla & Keupp, 2024). Nous avons donc décidé d'utiliser des cubes à la place de nourriture en tant que stimuli dans la tâche de discrimination apparence-réalité et de discrimination de la taille des cubes (chapitre 2). De plus, des recherches sur la discrimination de quantités ont mis en évidence que l'utilisation d'un token (un objet faisant office de stimulus, qui est échangé contre une récompense alimentaire) augmenterait les performances de discrimination chez les macaques (Schmitt & Fischer, 2011a), bien que ce ne soit pas le cas chez les capucins (Gazes et al., 2018). Cependant, dans notre étude, l'utilisation d'un token associée à un dispositif plus complexe (panneaux), introduit séquentiellement lors de la tâche de discrimination de taille semble avoir plutôt représenté un coût cognitif supplémentaire pour les individus, qui pourrait expliquer leurs faibles performances.

Enfin, étant donné que l'état motivationnel des individus est un paramètre variable, transitoire et individuel (Altschul et al., 2017; Schubiger et al., 2020), le meilleur moyen reste de pouvoir détecter et contrôler cet état motivationnel quels que soient le stimulus ou la récompense utilisés. Bien qu'il entraîne un certain biais d'échantillonnage, le test opportuniste qui consiste à inclure dans l'étude seulement les individus participant sur la base du volontariat permet, en plus de garantir l'éthique expérimentale, de ne tester que les individus ayant une motivation assez élevée (Schubiger et al., 2019). Cependant, dans nos études, nous avons fait face à des individus assez motivés pour venir dans le sas expérimental et ainsi obtenir de la nourriture, mais peut-être pas assez pour effectuer la tâche associée. Distinguer les deux cas de figures était alors important pour éviter de mesurer des contre-performances. En effet, nous avons pu mettre en place dans l'étude des inférences statistiques intuitives (chapitre 3), des essais de motivations permettant de vérifier la bonne exécution d'une tâche basique que l'on savait apprise précédemment. Mettre en place des tests permettant d'accéder à l'état motivationnel de l'individu et être capable de repérer les indices d'absence de motivation

apparaît ainsi crucial. Dans notre cas, le biais de côté était un indice assez fort d'absence de motivation. Ainsi, contrôler l'état de motivation des individus en réalisant systématiquement un test de motivation, demandant un effort équivalent à la tâche, mais ne comportant pas tous les indices liés au test, pourrait permettre de ne tester que les individus suffisamment motivés et pourrait donc diminuer le nombre de résultats faux négatifs par la suite.

1.2. Différences interindividuelles

Nos différents résultats ont mis en évidence des différences interindividuelles. Si elles peuvent s'expliquer d'une part par des variations de motivation entre les individus, elles peuvent aussi révéler des disparités dans les capacités cognitives entre individus d'une même espèce. De plus en plus de recherches en cognition s'intéressent aux différences intraspécifiques de performance cognitive, du fait non seulement de l'intérêt à dégager les facteurs entraînant ces différences de performance (personnalité, statut hormonal, motivation, facteurs démographiques, etc.), mais aussi de celui de comprendre les forces sélectives agissant sur la présence de telles capacités au cours de l'évolution (Boogert et al., 2018; Cauchoix et al., 2018; Schubiger et al., 2020; Thornton & Lukas, 2012).

Les résultats de nos différentes expériences ont mis en évidence des différences interindividuelles pouvant s'expliquer selon différentes hypothèses. Des facteurs démographiques pourraient influencer la performance cognitive directement ou indirectement en agissant sur la motivation (Almeling et al., 2016b; Ash et al., 2023). La faible diversité des facteurs démographiques due au faible nombre d'individus testés dans nos différentes expériences ne nous a pas permis de réaliser des analyses approfondies sur les potentiels corrélats liant des facteurs démographiques à ces différences individuelles. Mais nous avons pu observer empiriquement des variations de performances de différents individus au cours du temps, pouvant être en lien avec leur place hiérarchique dans le groupe. Par exemple, Olli n'avait pas réussi à apprendre et peu participé à l'étape 1 de détermination des capacités de discrimination de la taille des cubes et du ratio d'intérêt (chapitre 2). À ce moment, il était en effet le dominant du groupe MF1. Après son transfert dans le groupe M1, dans lequel il n'était plus dominant mais numéro 2, il a participé et réussi plusieurs des tâches proposées, notamment dans l'étape 2 d'apprentissage à sélectionner le cube le plus grand (chapitre 2) et dans la tâche testant les capacités d'inférences statistiques (chapitre 3). De la même façon, Patchouli avait appris rapidement et beaucoup participé aux tâches de discrimination de la taille des cubes (chapitre 2) alors qu'il n'était que numéro 2 du groupe MF1. Cependant, une fois devenu dominant de ce même groupe, il n'a pas pu être inclus dans les sujets de l'étude des inférences

statistiques, même après neuf sessions d'entraînement (chapitre 3). Dans d'autres tâches testant des domaines de la cognition physique chez les PNH, le rang social des individus ne semble pas affecter leur performance (Fichtel et al., 2020; Schmitt et al., 2012). Les dynamiques de groupe pourraient ainsi plus vraisemblablement impacter la motivation des individus. La prise de données à propos des interactions sociales de façon continue au cours du temps et leur mise en relation avec les données de différentes tâches cognitives menées pourrait permettre de tester cette hypothèse (Ballesta et al., 2021).

Les variations de performance cognitive entre les individus testés dans nos études pourraient également s'expliquer par des différences de capacité dans des fonctions cognitives dont dépendrait indirectement la résolution des tâches proposées. En effet, certains auteurs pensent qu'il existerait un facteur d'intelligence générale g qui corrélait avec la variation de performances entre individus, dans des fonctions cognitives concernant des domaines physiques et sociaux variés (J. M. Burkart et al., 2017). Nos résultats semblent mettre en évidence que la réussite de certains individus dans différents contextes expérimentaux pourrait être liée à des différences de capacité de généralisation. Le fait que seulement quelques individus aient réussi à généraliser la tâche de discrimination de la taille des cubes lorsque les cubes étaient fixés sur les panneaux (chapitre 2), suggère que l'absence de cette capacité chez les autres individus pourrait être responsable de leur faible performance. Les différentes stratégies décisionnelles utilisées à la tâche d'inférence statistique intuitive (chapitre 3) pourraient de la même façon, reposer sur des variations interindividuelles dans des fonctions cognitives autres que celles testées, comme les capacités de contrôle inhibiteur (Joly et al., 2017; Loyant et al., 2023). L'existence d'un facteur d'intelligence g pourrait donc expliquer que certains individus réussissent mieux que d'autres dans tous les domaines cognitifs confondus (J. M. Burkart et al., 2017; Poirier et al., 2020). Le peu d'études ayant entrepris d'investiguer ces corrélations sont parvenues à des conclusions divergentes quant à l'existence d'un tel paramètre d'intelligence. En réalité, peu de travaux comparent réellement les variations intra-individuelles sur plusieurs tâches cognitives différentes (Cauchoix et al., 2018; Schubiger et al., 2020). L'exploitation de certaines de nos données permettrait de regarder plus en détail comment la performance individuelle varie en fonction des tâches cognitives et si cette variation interindividuelle s'avère constante. Ainsi, une prochaine étape dans l'analyse des différences de stratégies individuelles mises en évidence dans la tâche de statistiques intuitives (chapitre 3) serait de comparer nos données à celles obtenues concernant d'autres fonctions cognitives, comme la mémoire ou les capacités de contrôle inhibiteur. On pourrait également comparer les

stratégies de prise de décision dans la tâche d'inférences statistiques à celles dans des tâches de prise de décision économique. Des données dans notre laboratoire concernant la prise de décision économique sont en effet collectées en continu grâce à des écrans disponibles en accès libre dans le parc des macaques de Tonkean (Fizet et al., 2017; Nioche et al., 2021). Il serait intéressant de comparer la perception des probabilités dans un contexte intuitif et plus écologique, car mettant en jeu directement des récompenses, avec un contexte virtuel ayant nécessité un apprentissage préalable des probabilités en jeu. Plusieurs études chez l'humain ont ainsi montré que le format de la tâche et la façon dont l'information probabiliste était véhiculée influençaient la prise de décision (Garcia et al., 2021b).

1.3. Limites et implications méthodologiques de nos protocoles testant la ToM

L'absence d'obtention de résultats dans les deux protocoles testant la capacité des singes à prendre la perspective visuelle d'autrui nous a amenés à réfléchir sur les limites des méthodologies mises en place.

La complexité à concevoir une tâche testant la ToM chez les PNH repose sur plusieurs éléments : cette tâche doit reproduire un contexte écologique de l'espèce, utiliser la récompense adéquate et éviter les facteurs de confusion (Boogert et al., 2018; Schubiger et al., 2020; Völter et al., 2018), notamment en permettant de distinguer les hypothèses alternatives réfutant la réelle attribution d'état mental (C. M. Heyes, 1998; R. Lurz, 2009), tout en ayant un coût de compréhension minimal et en réduisant la possibilité de raccourcis cognitifs (Krupenye et al., 2016; Watzek & Brosnan, 2018).

Lors de la construction de nos protocoles, nous avons essayé de répondre à un maximum de ces contraintes. Par exemple, l'établissement de différentes combinaisons associant les lentilles et les différentes tailles de cubes dans la tâche de discrimination apparence-réalité (chapitre 2) visait à éviter autant que possible que les individus ne se basent sur des règles d'apprentissage associatif simples comme « choisir la lentille qui perd le plus souvent » ou « lorsque je vois ce couple de lentilles, je choisis le cube de taille apparente la plus petite ». De même, dans l'étude de la prise de perspective visuelle dans un contexte d'inférences statistiques (chapitre 5), les expérimentatrices adoptaient différentes positions pour éviter que les singes n'associent un indice contextuel au changement de la probabilité de tirage. De plus, dans une volonté de contourner le problème de Povinelli, l'étude de la prise de perspective visuelle d'autrui à un haut niveau de demande cognitive (attribution de fausse perception à autrui et intégration de la prise de perspective visuelle d'autrui avec d'autres informations sur un agent

pour former des inférences statistiques) a nécessité une complexification conséquente des étapes de nos protocoles et des dispositifs mis en jeu.

Cependant, cette complexification des paradigmes s'est faite au détriment de la pertinence écologique de la tâche pour les espèces testées, ayant pu entraîner une demande cognitive trop importante pour comprendre la tâche et y répondre. Afin de mieux comprendre les résultats négatifs obtenus dans des tâches si complexes, il serait intéressant de pouvoir évaluer les différences interindividuelles dans des fonctions cognitives secondaires requises au cours de la tâche. Dans les tâches investiguant la ToM, mettre en place des batteries de tests pourrait permettre de mieux expliquer les résultats négatifs à ces tâches (Krupenye & Call, 2019). Cela permettrait également de mieux comprendre les différences de performances interindividuelles dans des tâches de ToM. En effet, très peu d'attention est donnée aux variations individuelles dans le domaine de la ToM, requérant pourtant plus de ressources cognitives que d'autres capacités.

En caractérisant d'abord les représentations perceptives des individus avant d'étudier leur capacité d'attribuer des représentations perceptives à autrui, nous avons pu mettre en évidence des variations interindividuelles dans les représentations perceptives propres des individus. En effet, les difficultés des individus à performer dans les tâches proposées nous ont conduits à nous interroger sur les indices environnementaux à partir desquels les individus élaborent leurs représentations perceptives et anticipent le comportement d'autrui. Comprendre la formation des représentations perceptives revient ainsi à comprendre les mécanismes inférentiels impliqués et les indices contextuels et comportementaux de l'environnement qui sont utilisés comme point de départ de ces inférences.

2. Implication des inférences statistiques intuitives dans l'élaboration de représentations

Nos résultats du chapitre 3 testant les capacités d'inférences statistiques ont révélé des variations individuelles dans les indices perceptifs utilisés lors de la formation d'inférences. Ils montrent qu'à partir des mêmes objets perçus, les individus d'une même espèce peuvent avoir plusieurs représentations perceptives différentes impliquant une prise de décision elle aussi différente. Les résultats du chapitre 5 testant la prise de perspective visuelle et la prise en compte des préférences d'autrui lors de la formation d'inférences semblent suggérer que les indices perceptifs conduisant à l'élaboration de représentations des préférences d'autrui seraient différents de ceux, par exemple, utilisés chez les chimpanzés (Eckert, Rakoczy, et al., 2018).

Les différences de représentations perceptives entre individus et espèces pourraient aussi suggérer des différences dans les mécanismes inférentiels conduisant à l'élaboration de ces représentations. Les résultats au chapitre 3 ont montré que les macaques de Tonkean semblaient être dotés de mécanismes inférentiels intuitifs, similaires à ceux des grands singes et des enfants. Chez les enfants, l'utilisation d'inférences statistiques s'avère être une capacité cognitive générale impliquée à la fois dans l'apprentissage précoce et la prise de décision (Emberson et al., 2019; Sherman et al., 2020; Tenenbaum et al., 2011). Les démonstrations d'un tel mécanisme inférentiel basé sur les statistiques a remis en question plusieurs théories sur l'origine de la formation des représentations (qui reposeraient notamment sur la présence du langage) et les mécanismes de leur développement au cours de l'ontogénie (Tenenbaum et al., 2011; Xu, 2011). Dans une perspective de cognition comparée, les représentations originelles et les mécanismes d'inférence permettant leur formation chez le bébé ont de fortes chances d'être des mécanismes conservés au cours de l'évolution, et donc d'être présents chez les PNH (Carey, 2009). Distinguer les limites de ces capacités d'inférence permettrait ainsi d'ouvrir des perspectives sur les limites dans l'élaboration de représentations qui concerneraient les états mentaux d'autrui chez le PNH. Chez les humains, l'ajustement des croyances reposerait sur des phénomènes d'induction correspondant à un modèle de probabilité bayésienne (Tenenbaum et al., 2006). Si la formation de représentations aussi complexes que des croyances dépend de mécanismes d'inférences statistiques, l'élaboration des représentations des états mentaux d'autrui lors du développement chez l'enfant, mais aussi chez les primates, pourrait reposer sur ces mêmes capacités.

Il serait ainsi pertinent de prendre en compte ces mécanismes inférentiels et les indices contextuels et comportementaux nécessaires à l'élaboration des représentations perceptives personnelles des sujets pour mieux comprendre les mécanismes d'attribution de représentations à autrui. Cela permettrait également de replacer au centre des études de la ToM le rôle que pourrait jouer les représentations personnelles. Par exemple, dans une étude hypothétique, au cours de laquelle on voudrait tester si les macaques de Tonkean étaient capables de comprendre la capacité des autres à faire une inférence statistique, il faudrait inclure dans nos analyses les différences de stratégies individuelles liées à la formation de ces inférences. À partir des deux populations visibles, *Nereis* se basait sur les quantités d'items préférés et n'utilisait que cet indice pour former des inférences. Ficelle, quant à elle, représentait les deux populations en termes de proportions pour inférer la nature de l'échantillon tiré. La question serait ainsi de pouvoir déceler si chacun de ces deux individus est capable de comprendre que les autres font

une inférence, en contexte social. La question serait de savoir s'ils attribuent alors à autrui des mécanismes inférentiels dérivant de leurs propres représentations perceptives, élaborées à partir des indices contextuels qu'ils prennent eux-mêmes en compte, ou s'ils peuvent concevoir qu'il existe d'autres représentations perceptives, différentes des leurs (Schmelz et al., 2011).

L'attribution de représentations perceptives à autrui peut ainsi être conditionnée par les représentations perceptives propres à chaque individu, déterminées selon les outils cognitifs spécifiques à chaque espèce, mais aussi leurs variations interindividuelles. Éclaircir les représentations perceptives propres à chacun permettrait de mieux mettre en évidence l'existence d'une capacité à attribuer de telles représentations à autrui chez ces individus. Ainsi, cela permettrait également de mieux comprendre le lien qu'il pourrait exister entre nos propres représentations et celles que l'on attribue à autrui.

3. Place de l'expérience personnelle dans l'attribution de représentations à autrui

Dans les chapitres 2 et 5, nous avons mis en place des protocoles impliquant des dispositifs nouveaux, qui visaient à étudier l'attribution de représentations perceptives à autrui. Ces nouveaux dispositifs (lentilles déformantes, boîtes contenant différentes proportions d'aliments) nous ont amenés à nous interroger sur la nature des représentations qu'ils pouvaient susciter chez le sujet dans un contexte non social. Il fallait en effet s'assurer que les individus comprennent qu'une représentation de l'objet conflictuelle avec la réalité était induite par le dispositif, avant de pouvoir tester s'ils étaient capables d'utiliser la fausse représentation d'un objet en contexte social. De plus, la revue de la littérature sur l'attribution de préférence chez les animaux (chapitre 4) a montré l'importance de l'influence des préférences personnelles lors de la compréhension de celles d'autrui. Ces différents éléments m'ont permis de nourrir une réflexion sur la place de l'expérience personnelle dans la compréhension des représentations des autres et d'ouvrir sur des perspectives pour orienter les futures études.

Plusieurs recherches ayant étudié l'attribution de représentations à autrui chez les PNH ont récemment accumulé les preuves de l'importance de l'expérience personnelle de l'individu. À travers ses propres expériences perceptives, chaque individu construit une représentation perceptive qui lui est propre et que l'on pourrait appeler de premier ordre, car elle est « attribuée » à lui-même. Dans leur étude testant la prise de perspective de niveau 2 (cf. chapitre 1), Karg et ses collaborateurs (2016) ont trouvé des résultats négatifs pouvant fortement être imputés à l'absence d'expérience préalable du sujet à l'angle de vue qu'aurait autrui (Karg et

al., 2016). Éprouver soi-même au préalable une certaine perspective visuelle pourrait ainsi conditionner la capacité à attribuer cette même perspective visuelle à autrui. D'autres études renforcent cette hypothèse en montrant des résultats positifs d'attribution de représentation à l'autre grâce à l'utilisation antérieure de la propre expérience du sujet. D'abord conçues avec le souhait de contourner le problème de Povinelli, ces méthodologies innovantes, en plaçant l'expérience personnelle au centre de leur protocole, ont mis en évidence le rôle qu'elle pourrait jouer dans l'attribution de représentations à autrui. L'expérience des lunettes et de réflexion dans le miroir (décrites en introduction générale, chapitre 1) montre que le sujet est capable d'utiliser sa propre expérience perceptive passée du dispositif pour inférer une perspective visuelle à autrui différente de la sienne (Karg et al., 2015b; R. Lurz et al., 2018). Des résultats similaires ont été constatés dans un paradigme testant l'attribution de fausses croyances par projection d'expérience visuelle de façon implicite, par mesure d'anticipation du regard (Kano et al., 2019). En l'absence d'a priori sur les représentations d'autrui, c'est-à-dire dans un contexte où aucun dispositif éprouvé au préalable par le sujet n'avait besoin d'être mis en jeu, les expériences de Schmelz et ses collaborateurs (2011, 2013) ont montré que les chimpanzés attribuent automatiquement leurs propres représentations perceptives à un congénère, alors qu'aucune lecture de comportement n'était possible (Schmelz et al., 2011, 2013 ; voir description au chapitre 4). Ainsi, les chimpanzés supposaient qu'un compétiteur adopterait la même préférence qu'eux-mêmes (Schmelz et al., 2013). De la même façon, ils anticipaient qu'un congénère ferait une inférence sur la localisation d'une récompense à partir des mêmes indices qu'ils auraient eux-mêmes choisis (Schmelz et al., 2011). Ces résultats chez les PNH suggèrent que l'expérience personnelle serait à la fois nécessaire à l'attribution d'états mentaux à autrui, mais aussi automatique et implicitement utilisée.

Des études développementales réalisées chez les enfants à différents âges semblent également montrer l'importance du lien entre l'expérience qu'ils ont acquise du monde et leur capacité à utiliser des indices environnementaux et comportementaux pour inférer une préférence ou une intention (distinction non possible selon les protocoles) et une perception à autrui (Y. Choi & Luo, 2023b; Meltzoff, 2007). Par exemple, des enfants de l'âge de 12 mois attribuent une préférence à autrui sur la base du pointage d'un objet, tandis que des enfants de neuf mois n'en sont pas capables, corrélant ainsi avec leur incapacité à pointer avant cet âge (O'Madagain et al., 2019; Woodward & Guajardo, 2002). Deux études menées par Meltzoff et Brooks (2002, 2008) illustrent un lien causal entre expérience personnelle et compréhension des perceptions d'autrui (Brooks & Meltzoff, 2002; Meltzoff & Brooks, 2008). Dans ce

paradigme, la compréhension de la perspective visuelle d'autrui était testée en mesurant le temps de regard des enfants vers la cible visée par un expérimentateur, ayant soit les yeux découverts et ouverts, soit les yeux bandés. Alors que les enfants naïfs de 14 et 18 mois comprenaient la différence de perception entre les deux expérimentateurs, les enfants naïfs de 12 mois, eux, n'y étaient pas sensibles (Brooks & Meltzoff, 2002). En reproduisant cette expérience après une phase d'entraînement où les enfants pouvaient faire l'expérience de l'effet du foulard sur leur propre perception, la réponse des enfants de 12 mois changeait et devenait équivalente à celle des plus âgés (Meltzoff & Brooks, 2008). Les enfants très jeunes ne parviennent donc pas à inférer des états mentaux sur la base d'indices qu'ils n'ont pas encore appris (pointage, attraper un objet, expérience des yeux bandés).

Ces différentes conclusions semblent rejoindre plusieurs hypothèses mécanistiques quant au développement et au fonctionnement de la ToM chez les enfants et les PNH ayant pour point commun le rôle joué par l'expérience personnelle (Goldman, 2006; Meltzoff, 2007). Meltzoff soutient en effet l'hypothèse de la théorie-théorie selon laquelle les enfants subiraient des changements conceptuels de leur modèle représentationnel de l'esprit des autres au cours de leur développement, expliquant pourquoi ils parviennent, à l'âge de 4 ans et non à celui de 3 ans, à attribuer une fausse croyance à autrui dans la tâche de Wimmer et Perner (Gopnik & Astington, 1988; Wimmer & Perner, 1983). Cependant, faisant office d'exception à ce courant de pensée, il propose que ce mécanisme d'ajustement de la ToM ait lieu dès le plus jeune âge et se déroule parallèlement à l'apprentissage à travers l'expérience personnelle (Meltzoff, 2007). Selon l'hypothèse du « Comme moi » (« *like-me hypothesis* »), la capacité à établir des correspondances entre ses propres actions et celles des autres en lien avec les mêmes contingences constituerait la base de la construction des représentations mentales attribuées à autrui, par projection de ses propres expériences. Un apprentissage et une exposition à certains indices contextuels permettraient au sujet de former des représentations perceptives de son environnement physique et social qui lui sont propres, dites de premier ordre. La formation de ces représentations serait donc fondamentale pour ensuite inférer celles des autres par comparaison des indices perceptuels relatifs à autrui.

Goldman se distingue des partisans de la théorie-théorie par plusieurs points, mais rejoint Meltzoff sur le rôle essentiel que jouerait l'expérience personnelle dans les capacités de ToM, en défendant la théorie de la simulation (Goldman, 2006). La théorie-théorie suppose que la ToM reposerait sur des capacités de méta-représentation, c'est-à-dire que l'attribution de représentation à autrui demanderait forcément une représentation mentale de la représentation

d'autrui, soit d'avoir une représentation de second ordre appliquée à autrui (Gopnik & Astington, 1988; R. W. Lurz et al., 2022; Penn & Povinelli, 2007). Dans la théorie de la simulation, au contraire, la compréhension des représentations d'autrui dépendrait des représentations de premier ordre du sujet. Le sujet simulerait la représentation d'autrui, donc se représenterait seulement le contenu de cette représentation (représentation de premier ordre) qu'il projeterait sur autrui, sans pour autant avoir une représentation de l'entité abstraite de représentation (Goldman, 2006; R. W. Lurz et al., 2022). Selon la vision de Goldman, il existerait un processus de simulation de haut niveau qui serait plus ou moins volontaire, qui serait conscient et impliquerait l'imagination et la visualisation d'images mentales. Il existerait aussi un processus de simulation de plus bas niveau qui lui serait automatique, plus ou moins implicite, qui ne nécessiterait pas un accès conscient et qui se rapprocherait plutôt des processus de reconnaissance et de catégorisation comme ceux impliqués dans l'empathie (Goldman, 2006). En laissant de côté les notions d'imagination et de conscience, ainsi que l'existence ou non d'une visualisation qui a plus trait au contenu des représentations, la théorie de la simulation de bas niveau pourrait expliquer plusieurs études d'attribution de fausses croyances et de perception visuelle à autrui chez les PNH.

Lurz et ses collaborateurs (2022) ont voulu spécifiquement tester l'hypothèse de Goldman en proposant un protocole permettant de mettre en évidence que l'attribution de représentations à autrui passait par une représentation de premier ordre du sujet (R. W. Lurz et al., 2022). Le but était de mesurer l'impact de l'observation d'un changement d'état mental chez autrui sur le comportement du sujet, et donc par extension sur ses propres représentations perceptives. Dans un paradigme de changement de position, un aliment était caché dans une position puis déplacé à une autre à la vue du sujet alors qu'un agent (expérimentateur) était présent (condition de vraie croyance) ou absent (condition de fausse croyance). Les résultats montrent que les chimpanzés cherchaient plus souvent l'item de nourriture à l'endroit où l'agent croyait faussement qu'il était présent plutôt qu'à l'endroit où il le savait réellement présent, et ce, plus souvent que dans la condition de vraie croyance. Ces résultats suggèrent que, même en sachant où se trouvait l'aliment, l'attribution d'un état mental à l'agent semble avoir affecté la propre croyance du sujet, comme s'ils avaient simulé eux-mêmes la croyance de l'agent dans une représentation mentale de premier ordre.

Faire l'hypothèse que l'attribution de représentations perceptives à autrui serait basée sur la théorie de la simulation de bas niveau, dans laquelle les propres représentations perceptives du sujet et l'expérience préalable jouent un rôle crucial chez le PNH, permettrait de

tester de façon plus approfondie les mécanismes sur lesquels reposeraient la ToM chez les PNH et leurs limites. Soutenir cette hypothèse présente donc un intérêt à la fois méthodologique et théorique.

Envisager la ToM chez les PNH sous l'angle de la théorie de la simulation permettrait également d'investiguer sur la base de quels mécanismes la ToM du PNH serait plus limitée par rapport à celle chez l'humain. En effet, si d'un côté l'expérience personnelle semble sinon nécessaire, au moins importante à la ToM, peut-être en constitue-t-elle aussi un des freins ? À quel point a-t-on besoin de se détacher de ses représentations personnelles pour réussir à appréhender des représentations chez les autres qui seraient très différentes des nôtres ? La théorie de la simulation pourrait permettre d'identifier les limites des capacités de ToM en la réduisant à un point de vue exclusivement égocentrique (Repacholi & Gopnik, 1997; Schmelz et al., 2013). Chez les enfants, le développement d'une compréhension explicite que les apparences diffèrent de la réalité, et donc que les autres peuvent avoir des représentations au contenu différent concernant un même objet perçu, apparaît assez tard (Flavell et al., 1983; Gopnik & Astington, 1988; Krachun & Lurz, 2016; Repacholi & Gopnik, 1997). Les PNH pourraient comprendre seulement les représentations des autres lorsqu'elles sont identiques aux leurs au moment présent, ou à celles dont ils ont fait l'expérience dans le passé. Les résultats dans les tâches de fausse croyance mettant en jeu un paradigme de changement de position d'objet pourraient ainsi s'expliquer par une simulation de l'enregistrement de la position de l'objet du point de vue de l'agent (Apperly & Butterfill, 2009; R. W. Lurz et al., 2022). Cette simulation pourrait se faire de façon implicite et empêcherait toute réponse explicite, car en conflit avec la représentation actuelle du sujet guidant son action (Hayashi et al., 2020; Kaminski et al., 2008; Krupenye et al., 2016; Marticorena et al., 2011). La question reste donc de savoir si les PNH sont capables d'avoir deux représentations différentes d'une même réalité, une leur appartenant, l'autre attribuée à autrui. Serait-il alors nécessaire d'avoir un accès conscient à ces représentations pour parvenir à en considérer plusieurs de natures différentes à la fois ? Cette question reste encore ouverte aujourd'hui en l'absence de preuves suffisamment convaincantes (Calmette & Meunier, 2024; Krachun et al., 2019).

Conclusion

L'objectif de ces travaux de thèse était d'étudier la capacité de deux espèces de singes à prendre la perspective visuelle d'autrui en proposant de nouvelles solutions méthodologiques pour distinguer l'hypothèse d'une attribution de représentation perceptive à autrui d'autres hypothèses de plus bas niveau cognitif. Notre démarche méthodologique exigeait d'abord d'étudier les représentations perceptives des individus dans un contexte expérimental donné, afin d'étudier ensuite leur capacité à attribuer des représentations perceptives à autrui dans ce même contexte. Nos résultats dans les différentes études menées n'ont pas permis de conclure quant à l'aptitude de ces deux espèces de singes à attribuer une perception visuelle à autrui. Les résultats suggèrent néanmoins un impact de la motivation, de facteurs individuels et du type de stimulus présenté sur la performance des singes dans les tâches investiguant leurs propres représentations perceptives.

L'étude de l'attribution de représentations perceptives à autrui chez les PNH trouve ses limites dans la complexification toujours plus importante de la méthodologie que nécessitent les questionnements soulevés dans le domaine de la ToM. Bien que des protocoles rigoureux semblent pouvoir résoudre le problème de Povinelli, les résultats de ma recherche doctorale mettent en lumière le défi méthodologique que représente leur mise en place chez les PNH. Les deux expériences principales proposées ouvrent la réflexion sur l'importance de la motivation des individus, le coût cognitif sous-jacent à l'utilisation de capacités cognitives de haut niveau, ainsi que sur la pertinence écologique des protocoles proposés dans cette thématique de recherche.

Plutôt que de se concentrer sur le casse-tête méthodologique que représente le problème de Povinelli, de futures études pourraient explorer de façon plus importante les mécanismes sous-jacents à l'attribution de représentations perceptives à autrui. Plusieurs travaux récents concernant la prise de perspective visuelle d'autrui, mais aussi relatifs à l'attribution de préférence à autrui, domaine encore peu exploré chez le PNH, suggèrent que la capacité d'un sujet à attribuer des représentations serait influencée par ses propres représentations. Une hypothèse développée chez les enfants préverbaux et envisageable chez les PNH serait que les capacités à attribuer des représentations à autrui reposeraient sur l'accumulation d'expériences vécues par le sujet, couplée à des mécanismes d'inférences statistiques intuitives. Considérer ces hypothèses permettrait d'aborder le domaine de la ToM chez les PNH sous un nouvel angle, à la fois sur le plan théorique et méthodologique, à l'image des objectifs de cette thèse. De

futures études pourraient se concentrer sur l'identification des différents indices perceptuels permettant d'attribuer ou non une représentation à autrui et sur le lien de ces indices avec l'expérience personnelle du sujet. L'étude de l'attribution de préférences à autrui chez les PNH, jusqu'alors négligée, présenterait un terrain propice pour investiguer ces problématiques.

La question de savoir si, oui ou non, les PNH possèdent des capacités à attribuer des représentations mentales à autrui anime et continue d'animer les débats entre chercheurs. Mais répondre à cette question est-il réellement pertinent pour mieux comprendre la cognition sociale des PNH ? L'exploration des nombreuses théories débattant du contenu des représentations perceptives et des capacités à lire l'esprit d'autrui chez les PNH montre qu'il s'agit davantage d'apporter une pluralité de réponses concernant le degré de complexité présent plutôt qu'une réponse exacte sur l'existence ou non de telles aptitudes.

Bibliographie

Abolins-Abols, M., & Hauber, M. E. (2020). Proximate predictors of variation in egg rejection behavior by hosts of avian brood parasites. *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D.C.: 1983). <https://doi.org/10.1037/com0000225>

Addessi, E., Beran, M. J., Bourgeois-Gironde, S., Brosnan, S. F., & Leca, J.-B. (2020). Are the roots of human economic systems shared with non-human primates? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *109*, 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.12.026>

Addessi, E., Crescimbene, L., & Visalberghi, E. (2008). Food and token quantity discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, *11*(2), 275-282. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0111-6>

Agrillo, C., Beran, M. J., & Parrish, A. E. (2019). Exploring the Jastrow Illusion in Humans (*Homo sapiens*), Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*), and Capuchin Monkeys (*Sapajus apella*). *Perception*, *48*(5), 367-385. <https://doi.org/10.1177/0301006619838181>

Agrillo, C., Dadda, M., Serena, G., & Bisazza, A. (2009). Use of Number by Fish. *PLOS ONE*, *4*(3), e4786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004786>

Agrillo, C., Miletto Petrazzini, M. E., & Bisazza, A. (2016). Chapter 7—Number Versus Continuous Quantities in Lower Vertebrates. In A. Henik (Éd.), *Continuous Issues in Numerical Cognition* (p. 149-174). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801637-4.00007-X>

Akre, K. L., Farris, H. E., Lea, A. M., Page, R. A., & Ryan, M. J. (2011). Signal perception in frogs and bats and the evolution of mating signals. *Science (New York, N.Y.)*, *333*(6043), 751-752. <https://doi.org/10.1126/science.1205623>

Akre, K. L., & Johnsen, S. (2014). Psychophysics and the evolution of behavior. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*(5), 291-300. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.03.007>

Almeling, L., Hammerschmidt, K., Sennhenn-Reulen, H., Freund, A. M., & Fischer, J. (2016a). Motivational Shifts in Aging Monkeys and the Origins of Social Selectivity. *Current Biology*, *26*(13), Article 13. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.066>

Almeling, L., Hammerschmidt, K., Sennhenn-Reulen, H., Freund, A. M., & Fischer, J. (2016b). Motivational Shifts in Aging Monkeys and the Origins of Social Selectivity. *Current Biology*, 26(13), 1744-1749. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.066>

Altschul, D. M., Wallace, E. K., Sonnweber, R., Tomonaga, M., & Weiss, A. (2017). Chimpanzee intellect : Personality, performance and motivation with touchscreen tasks. *Royal Society Open Science*, 4(5), 170169. <https://doi.org/10.1098/rsos.170169>

Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-Fusion Dynamics, Behavioral Flexibility, and Inhibitory Control in Primates. *Current Biology*, 18(18), 1415-1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.020>

Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2010). Monkeys and apes : Are their cognitive skills really so different? *American Journal of Physical Anthropology*, 143(2), 188-197. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21305>

Amici, F., Aureli, F., Visalberghi, E., & Call, J. (2009). Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow gaze around barriers : Evidence for perspective taking? *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 123(4), 368-374. <https://doi.org/10.1037/a0017079>

Amici, F., Call, J., & Aureli, F. (2009). Variation in withholding of information in three monkey species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1671), 3311. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0759>

Amici, F., Call, J., Watzek, J., Brosnan, S., & Aureli, F. (2018). Social inhibition and behavioural flexibility when the context changes : A comparison across six primate species. *Scientific Reports*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21496-6>

Amodio, P., Brea, J., Farrar, B. G., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2021). Testing two competing hypotheses for Eurasian jays' caching for the future. *Scientific Reports*, 11(1), 835. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80515-7>

Amodio, P., Farrar, B. G., Krupenye, C., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2021). Little evidence that Eurasian jays protect their caches by responding to cues about a conspecific's desire and visual perspective. *eLife*, 10, e69647. <https://doi.org/10.7554/eLife.69647>

Anderson, J. R., Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2013). Capuchin monkeys judge third-party reciprocity. *Cognition*, *127*(1), 140-146.

<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.12.007>

Apperly, I. A., & Butterfill, S. A. (2009). Do humans have two systems to track beliefs and belief-like states? *Psychological Review*, *116*(4), 953-970.

<https://doi.org/10.1037/a0016923>

Arnellos, A., & Moreno, A. (2021). Visual Perception and the Emergence of Minimal Representation. *Frontiers in Psychology*, *12*, 660807.

<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.660807>

Arre, A. M., Stumph, E., & Santos, L. R. (2021). Macaque species with varying social tolerance show no differences in understanding what other agents perceive. *Animal Cognition*, *24*(4), 877-888. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01485-5>

Ash, H., Goy, R. W., Spaulding, A., Colman, R. J., Corbett, C. J., & Ziegler, T. E. (2023). Cognitive development from infancy to young adulthood in common marmosets (*Callithrix jacchus*) : Effect of age, sex, and hormones on learning and affective state.

Developmental Psychobiology, *65*(7), e22430. <https://doi.org/10.1002/dev.22430>

ATILF - CNRS, & Université de Lorraine. (s. d.). *TLFI, Trésor de la Langue Française informatisé (1971-1994)*. Consulté 17 septembre 2024, à l'adresse

<https://www.cnrtl.fr/definition/perception>

Attisano, E., & Denison, S. (2020). Infants' reasoning about samples generated by intentional versus non-intentional agents. *Infancy: The Official Journal of the International Society on Infant Studies*, *25*(1), 110-124. <https://doi.org/10.1111/infa.12320>

Baillargeon, R., Scott, R. M., & Bian, L. (2016). Psychological Reasoning in Infancy. *Annual Review of Psychology*, *67*(Volume 67, 2016), 159-186.

<https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010213-115033>

Baillargeon, R., Scott, R. M., & He, Z. (2010). False-belief understanding in infants. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(3), 110-118. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.12.006>

Baker, C. L., Jara-Ettinger, J., Saxe, R., & Tenenbaum, J. B. (2017). Rational quantitative attribution of beliefs, desires and percepts in human mentalizing. *Nature Human Behaviour*, *1*(4), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41562-017-0064>

Ballesta, S., Sadoughi, B., Miss, F., Whitehouse, J., Aguenounon, G., & Meunier, H. (2021). Assessing the reliability of an automated method for measuring dominance hierarchy in non-human primates. *Primates; Journal of Primatology*, 62(4), 595-607. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00909-7>

Bandini, E., & Tennie, C. (2020). Exploring the role of individual learning in animal tool-use. *PeerJ*, 8, e9877. <https://doi.org/10.7717/peerj.9877>

Barnard, A. M., Hughes, K. D., Gerhardt, R. R., DiVincenti, L., Bovee, J. M., & Cantlon, J. F. (2013). Inherently Analog Quantity Representations in Olive Baboons (*Papio anubis*). *Frontiers in Psychology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00253>

Baron-Cohen, S. (1989). Are autistic children « behaviorists »? An examination of their mental-physical and appearance-reality distinctions. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 19(4), 579-600. <https://doi.org/10.1007/BF02212859>

Baron-Cohen, S. (1999). The evolution of a theory of mind. In *The descent of mind : Psychological perspectives on hominid evolution* (p. 261-277). Oxford University Press.

Baron-Cohen, S., Leslie, A. M., & Frith, U. (1985). Does the autistic child have a “theory of mind” ? *Cognition*, 21(1), 37-46. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(85\)90022-8](https://doi.org/10.1016/0010-0277(85)90022-8)

Bastos, A. P. M., & Taylor, A. H. (2020). Kea show three signatures of domain-general statistical inference. *Nature Communications*, 11(1), 828. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14695-1>

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Benson-Amram, S., Heinen, V. K., Dryer, S. L., & Holekamp, K. E. (2011). Numerical assessment and individual call discrimination by wild spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, 82(4), 743-752. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.07.004>

Beran, M. J. (2007a). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) succeed in a test of quantity conservation. *Animal Cognition*, 11(1), 109-116. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0094-3>

Beran, M. J. (2007b). Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) enumerate large and small sequentially presented sets of items using analog numerical representations. *Journal of*

Experimental Psychology. Animal Behavior Processes, 33(1), 42-54.

<https://doi.org/10.1037/0097-7403.33.1.42>

Beran, M. J. (2012). Quantity judgments of auditory and visual stimuli by chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, 38(1), 23-29. <https://doi.org/10.1037/a0024965>

Beran, M. J., Johnson-Pynn, J. S., & Ready, C. (2008). Quantity representation in children and rhesus monkeys : Linear versus logarithmic scales. *Journal of Experimental Child Psychology*, 100(3), 225-233. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2007.10.003>

Bertram, B. C. R. (1980). Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour*, 28(1), 278-286. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80030-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80030-3)

Bettle, R., & Rosati, A. G. (2019). Flexible gaze-following in rhesus monkeys. *Animal Cognition*, 22(5), 673-686. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01263-4>

Bettle, R., & Rosati, A. G. (2022). Sensitivity to line-of-sight in tolerant versus despotic macaques (Macaca sylvanus and Macaca mulatta). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 136(2), 93-104. <https://doi.org/10.1037/com0000309>

Bonanni, R., Natoli, E., Cafazzo, S., & Valsecchi, P. (2011). Free-ranging dogs assess the quantity of opponents in intergroup conflicts. *Animal Cognition*, 14(1), 103-115. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0348-3>

Boogert, N. J., Madden, J. R., Morand-Ferron, J., & Thornton, A. (2018). Measuring and understanding individual differences in cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 373(1756), 20170280. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0280>

Bovet, D., & Vauclair, J. (2001). Judgment of conceptual identity in monkeys. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8(3), 470-475. <https://doi.org/10.3758/BF03196181>

Braine, M. D. S., & Shanks, B. L. (1965). The development of conservation of size. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 4(3), 227-242. [https://doi.org/10.1016/S0022-5371\(65\)80025-1](https://doi.org/10.1016/S0022-5371(65)80025-1)

Braine, M. D., & Shanks, B. L. (1965). The conservation of a shape property and a proposal about the origin of the conservations. *Canadian Journal of Psychology*, 19(3), 197-207. <https://doi.org/10.1037/h0082903>

Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2007). Chimpanzees really know what others can see in a competitive situation. *Animal Cognition*, *10*(4), 439-448.

<https://doi.org/10.1007/s10071-007-0088-1>

Bray, J., Krupenye, C., & Hare, B. (2014). Ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) exploit information about what others can see but not what they can hear. *Animal Cognition*, *17*(3), 735-744. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0705-0>

Brockmann, H. J., & Barnard, C. J. (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour*, *27*, 487-514. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90185-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90185-4)

Brooks, R., & Meltzoff, A. N. (2002). The importance of eyes : How infants interpret adult looking behavior. *Developmental Psychology*, *38*(6), 958-966.

<https://doi.org/10.1037//0012-1649.38.6.958>

Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. (2004). Socially Learned Preferences for Differentially Rewarded Tokens in the Brown Capuchin Monkey (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, *118*(2), 133-139. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.133>

Brosnan, S. F., & Hopper, L. M. (2014). Psychological limits on animal innovation. *Animal Behaviour*, *92*, 325-332. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.026>

Brucks, D., & von Bayern, A. M. P. (2020). Parrots Voluntarily Help Each Other to Obtain Food Rewards. *Current Biology*, *30*(2), 292-297.e5.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.030>

Bryant, P., & Nunes, T. (2012). *Children's understanding of probability : A literature review (full report)*. A report to the Nuffield Foundation.

https://www.nuffieldfoundation.org/sites/default/files/files/NUFFIELD_FOUNDATION_CUoP_SUMMARY_REPORT.pdf

Bryer, M. A. H., Koopman, S. E., Cantlon, J. F., Piantadosi, S. T., MacLean, E. L., Baker, J. M., Beran, M. J., Jones, S. M., Jordan, K. E., Mahamane, S., Nieder, A., Perdue, B. M., Range, F., Stevens, J. R., Tomonaga, M., Ujfalussy, D. J., & Vonk, J. (2022). The evolution of quantitative sensitivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *377*(1844), 20200529.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0529>

Bullough, K., Kuijper, B., Caves, E. M., & Kelley, L. A. (2023). Weber's Law. *Current Biology*, 33(19), R992-R993. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.016>

Burge, T. (2003). Perception. *International Journal of Psychoanalysis*, 84(1), 157-167.

Burge, T. (2010). Origins of Perception. *Disputatio*, 4(29), 1-38.
<https://doi.org/10.2478/disp-2010-0009>

Burge, T. (2014). Perception : Where Mind Begins. *Philosophy*, 89(3), 385-403.
<https://doi.org/10.1017/S003181911400014X>

Burge, T. (2018). Do infants and nonhuman animals attribute mental states?
Psychological Review, 125(3), 409-434. <https://doi.org/10.1037/rev0000091>

Burkart, J., Kupferberg, A., Glasauer, S., & van Schaik, C. (2012). Even simple forms of social learning rely on intention attribution in marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 126(2), 129-138.
<https://doi.org/10.1037/a0026025>

Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate : Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19762-19766. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710310104>

Burkart, J. M., Schubiger, M. N., & van Schaik, C. P. (2017). The evolution of general intelligence. *The Behavioral and Brain Sciences*, 40, e195.
<https://doi.org/10.1017/S0140525X16000959>

Burkart, J. M., & van Schaik, C. P. (2020). Marmoset prosociality is intentional. *Animal Cognition*, 23(3), 581-594. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01363-6>

Burke, C. J., & Tobler, P. N. (2011). Coding of Reward Probability and Risk by Single Neurons in Animals. *Frontiers in Neuroscience*, 5, 121.
<https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00121>

Buttelmann, D., Buttelmann, F., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2017). Great apes distinguish true from false beliefs in an interactive helping task. *PLOS ONE*, 12(4), e0173793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173793>

Buttelmann, D., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Do great apes use emotional expressions to infer desires? *Developmental Science*, *12*(5), 688-698.

<https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2008.00802.x>

Butterfill, S. A., & Apperly, I. A. (2013). How to Construct a Minimal Theory of Mind. *Mind & Language*, *28*(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/mila.12036>

Byrne, R. W. (1990). *Tactical deception in primates : The 1990 database*. Goltze.

Byrne, R. W. (1995). Primate cognition : Comparing problems and skills. *American Journal of Primatology*, *37*(2), Article 2. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350370206>

Byrne, R. W., & Whiten, A. (1988). *Machiavellian intelligence : Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Clarendon Press/Oxford University Press.

Caicoya, A. L., Colell, M., & Amici, F. (2023). Giraffes make decisions based on statistical information. *Scientific Reports*, *13*(1), 5558. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32615-3>

Call, J. (2022). The “avoid the empty cup” hypothesis does not explain great apes’ (Gorilla gorilla, Pan paniscus, Pan troglodytes, Pongo abelii) responses in two three-cup one-item inference by exclusion tasks. *Journal of Comparative Psychology*, *136*, 172-188. <https://doi.org/10.1037/com0000321>

Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Cues that chimpanzees do and do not use to find hidden objects. *Animal Cognition*, *3*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1007/s100710050047>

Call, J., Hare, B. A., & Tomasello, M. (1998). Chimpanzee gaze following in an object-choice task. *Animal Cognition*, *1*(2), 89-99. <https://doi.org/10.1007/s100710050013>

Call, J., Hare, B., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2004). « Unwilling » versus « unable’ : Chimpanzees » understanding of human intentional action. *Developmental Science*, *7*(4), 488-498. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2004.00368.x>

Call, J., & Tomasello, M. (2008). Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(5), 187-192. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.02.010>

Calmette, T., & Meunier, H. (2024). Is self-awareness necessary to have a theory of mind? *Biological Reviews*, *99*(5), 1736-1771. <https://doi.org/10.1111/brv.13090>

Canteloup, C., Bovet, D., & Meunier, H. (2015a). Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) tailor their gestural and visual signals to fit the attentional states of a human partner? *Animal Cognition*, *18*(2), 451-461. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0814-4>

Canteloup, C., Bovet, D., & Meunier, H. (2015b). Intentional gestural communication and discrimination of human attentional states in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, *18*(4), 875-883. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0856-2>

Canteloup, C., Hoppitt, W., & van de Waal, E. (2020). Wild primates copy higher-ranked individuals in a social transmission experiment. *Nature Communications*, *11*(1), 459. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14209-8>

Canteloup, C., & Meunier, H. (2017). 'Unwilling' versus 'unable' : Tonkean macaques' understanding of human goal-directed actions. *PeerJ*, *5*. <https://doi.org/10.7717/peerj.3227>

Canteloup, C., Piraux, E., Poulin, N., & Meunier, H. (2016). Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) perceive what conspecifics do and do not see? *PeerJ*, *4*. <https://doi.org/10.7717/peerj.1693>

Canteloup, C., Poitrasson, I., Anderson, J. R., Poulin, N., & Meunier, H. (2017). Factors influencing deceptive behaviours in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Behaviour*, *154*(7-8), 765-784. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003443>

Cantlon, J. F., & Brannon, E. M. (2006). Shared system for ordering small and large numbers in monkeys and humans. *Psychological Science*, *17*(5), 401-406. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01719.x>

Cantlon, J. F., Platt, M. L., & Brannon, E. M. (2009). Beyond the number domain. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(2), 83-91. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.11.007>

Carey, S. (2009). *The origin of concepts*. Oxford University Press.

Carter, A. J., Marshall, H. H., Heinsohn, R., & Cowlshaw, G. (2013). Personality predicts decision making only when information is unreliable. *Animal Behaviour*, *86*(3), 633-639. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.009>

Cassidy, K. W., Cosetti, M., Jones, R., Kelton, E., Rafal, V. M., Richman, L., & Stanhaus, H. (2005). Preschool Children's Understanding of Conflicting Desires. *Journal of Cognition and Development, 6*(3), 427-454. https://doi.org/10.1207/s15327647jcd0603_6

Cauchoix, M., Chow, P. K. Y., van Horik, J. O., Atance, C. M., Barbeau, E. J., Barragan-Jason, G., Bize, P., Boussard, A., Buechel, S. D., Cabirol, A., Cauchard, L., Claidière, N., Dalesman, S., Devaud, J. M., Didic, M., Doligez, B., Fagot, J., Fichtel, C., Henke-von der Malsburg, J., ... Morand-Ferron, J. (2018). The repeatability of cognitive performance : A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 373*(1756), 20170281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0281>

Caves, E. M., & Kelley, L. A. (2023). Proportional processing of a visual mate choice signal in the green swordtail, *Xiphophorus hellerii*. *Ecology Letters, 26*(4), 575-585. <https://doi.org/10.1111/ele.14179>

Cheke, L. G., & Clayton, N. S. (2012). Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) overcome their current desires to anticipate two distinct future needs and plan for them appropriately. *Biology Letters, 8*(2), 171-175. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0909>

Chin-Drian, Y. (2020). *Perception (GP)—L'encyclopédie philosophique*. L'Encyclopédie philosophique. <https://encyclo-philo.fr/perception-gp>

Choi, Y., & Luo, Y. (2023a). Understanding preferences in infancy. *WIREs Cognitive Science, 14*(4), e1643. <https://doi.org/10.1002/wcs.1643>

Choi, Y., & Luo, Y. (2023b). Understanding preferences in infancy. *WIREs Cognitive Science, 14*(4), e1643. <https://doi.org/10.1002/wcs.1643>

Choi, Y.-J., Mou, Y., & Luo, Y. (2018). How do 3-month-old infants attribute preferences to a human agent? *Journal of Experimental Child Psychology, 172*, 96-106. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2018.03.004>

Churchland, P. M. (1989). On the Nature of Theories : A Neurocomputational Perspective. *Minnesota Studies in the Philosophy of Science, 14*, 59-101.

Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature, 395*(6699), 272-274. <https://doi.org/10.1038/26216>

Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1999). Motivational control of caching behaviour in the scrub jay, *Aphelocoma coerulescens*. *Animal Behaviour*, *57*(2), 435-444.

<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0989>

Correia, S. P. C., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2007). Western scrub-jays anticipate future needs independently of their current motivational state. *Current Biology: CB*, *17*(10), 856-861. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.063>

Critchley, H. D., & Rolls, E. T. (1996). Hunger and satiety modify the responses of olfactory and visual neurons in the primate orbitofrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, *75*(4), 1673-1686. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.75.4.1673>

Cronin, K. A., Schroeder, K. K. E., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings. Biological Sciences*, *277*(1701), 3845-3851. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0879>

Crosby, R. (2020). *A comparative investigation of the attribution of desires and preferences*. <https://www.repository.cam.ac.uk/handle/1810/305302>

Dally, J. M., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2005). Cache protection strategies by western scrub-jays, *Aphelocoma californica* : Implications for social cognition. *Animal Behaviour*, *70*(6), 1251-1263. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.02.009>

Dally, J. M., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science (New York, N.Y.)*, *312*(5780), 1662-1665. <https://doi.org/10.1126/science.1126539>

Darwin, C., Bonner, J. T., & May, R. M. (1981). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (REV-Revised). Princeton University Press.

<https://www.jstor.org/stable/j.ctt19zbz6c>

De Petrillo, F., & Rosati, A. G. (2019a). Ecological rationality : Convergent decision-making in apes and capuchins. *Behavioural Processes*, *164*, 201-213.

<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.05.010>

De Petrillo, F., & Rosati, A. G. (2019b). Rhesus macaques use probabilities to predict future events. *Evolution and Human Behavior*, *40*(5), 436-446.

<https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2019.05.006>

De Petrillo, F., & Rosati, A. G. (2021a). Decision Making in Animals : Rational Choices and Adaptive Strategies*. In A. B. Kaufman, J. Call, & J. C. Kaufman (Éds.), *The Cambridge Handbook of Animal Cognition* (1^{re} éd., p. 770-791). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108564113.043>

De Petrillo, F., & Rosati, A. G. (2021b). Variation in primate decision-making under uncertainty and the roots of human economic behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1819), 20190671. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0671>

Deák, G. O. (2006). Do children really confuse appearance and reality? *Trends in Cognitive Sciences*, 10(12), 546-550. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.09.012>

Deák, G. O., Ray, S. D., & Brenneman, K. (2003). Children's perseverative appearance-reality errors are related to emerging language skills. *Child Development*, 74(3), 944-964. <https://doi.org/10.1111/1467-8624.00578>

Dehaene, S. (2003). The neural basis of the Weber–Fechner law : A logarithmic mental number line. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(4), 145-147. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(03\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00055-X)

DeJesus, J. M., Gerdin, E., Sullivan, K. R., & Kinzler, K. D. (2019). Children judge others based on their food choices. *Journal of Experimental Child Psychology*, 179, 143-161. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2018.10.009>

Denison, S., Trikutam, P., & Xu, F. (2014). Probability versus representativeness in infancy : Can infants use naïve physics to adjust population base rates in probabilistic inference? *Developmental Psychology*, 50(8), 2009-2019. <https://doi.org/10.1037/a0037158>

Denison, S., & Xu, F. (2010). Twelve- to 14-month-old infants can predict single-event probability with large set sizes. *Developmental Science*, 13(5), 798-803. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2009.00943.x>

Denison, S., & Xu, F. (2014). The origins of probabilistic inference in human infants. *Cognition*, 130(3), 335-347. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.12.001>

Dennett, D. C. (1978). Beliefs about beliefs [P&W, SR&B]. *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 568-570. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00076664>

Dennett, D. C. (1981). True Believers : The Intentional Strategy and Why It Works. In A. F. Heath (Éd.), *Scientific explanation : Papers based on Herbert Spencer lectures given in the University of Oxford* (p. 150-167). Clarendon Press. <https://philarchive.org/rec/DENTB>

Devaine, M., San-Galli, A., Trapanese, C., Bardino, G., Hano, C., Saint Jalme, M., Bouret, S., Masi, S., & Daunizeau, J. (2017). Reading wild minds : A computational assay of Theory of Mind sophistication across seven primate species. *PLoS Computational Biology*, *13*(11), e1005833. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005833>

de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2006). Simple and complex reciprocity in primates. In P. M. Kappeler & C. P. van Schaik (Éds.), *Cooperation in Primates and Humans : Mechanisms and Evolution* (p. 85-105). Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-28277-7_5

de Waal, F. B. M., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(36), 13685-13689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807060105>

Dixit, T., Caves, E. M., Spottiswoode, C. N., & Horrocks, N. P. C. (2021). Why and how to apply Weber's Law to coevolution and mimicry. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, *75*(8), 1906-1919. <https://doi.org/10.1111/evo.14290>

Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2014). Capuchins' (Cebus apella) sensitivity to others' goal-directed actions in a helping context. *Animal Cognition*, *17*(3), 689-700. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0700-5>

Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2016). A decade of theory of mind research on cayo santiago : Insights into rhesus macaque social cognition. *American Journal of Primatology*, *78*(1), 106-116. <https://doi.org/10.1002/ajp.22362>

Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2017). Do rhesus macaques, *Macaca mulatta*, understand what others know when gaze following? *Animal Behaviour*, *134*, 193-199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.10.016>

Dretske, F. (1991). *Explaining Behavior : Reasons in a World of Causes* (Reprint edition). Bradford Books.

Drucker, C. B., Rossa, M. A., & Brannon, E. M. (2016). Comparison of discrete ratios by rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, *19*(1), 75-89.

<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0914-9>

Dubois, F. (2023). Skill trade-offs promote persistent individual differences and specialized tactics. *Ecology and Evolution*, *13*(10), e10578.

<https://doi.org/10.1002/ece3.10578>

Dubois, F., Morand-Ferron, J., & Giraldeau, L.-A. (2010). Learning in a game context : Strategy choice by some keeps learning from evolving in others. *Proceedings. Biological Sciences*, *277*(1700), 3609-3616. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0857>

Duque, J. F., Leichner, W., Ahmann, H., & Stevens, J. R. (2018). Mesotocin influences pinyon jay prosociality. *Biology Letters*, *14*(4), 20180105.

<https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0105>

Duque, J. F., & Stevens, J. R. (2016). Voluntary food sharing in pinyon jays : The role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, *122*, 135-144.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.09.020>

Ebert, S. (2020). Theory of mind, language, and reading : Developmental relations from early childhood to early adolescence. *Journal of Experimental Child Psychology*, *191*, 104739. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2019.104739>

Eckert, J., Call, J., Hermes, J., Herrmann, E., & Rakoczy, H. (2018). Intuitive statistical inferences in chimpanzees and humans follow Weber's law. *Cognition*, *180*, 99-107.

<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.07.004>

Eckert, J., Rakoczy, H., & Call, J. (2017). Are great apes able to reason from multi-item samples to populations of food items? *American Journal of Primatology*, *79*(10).

<https://doi.org/10.1002/ajp.22693>

Eckert, J., Rakoczy, H., Call, J., Herrmann, E., & Hanus, D. (2018). Chimpanzees Consider Humans' Psychological States when Drawing Statistical Inferences. *Current Biology*, *28*(12), 1959-1963.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.077>

Eckert, J., Rakoczy, H., Duguid, S., Herrmann, E., & Call, J. (2021). The Ape Lottery : Chimpanzees Fail To Consider Spatial Information When Drawing Statistical Inferences.

Animal Behavior and Cognition, *8*(3), 305-324. <https://doi.org/10.26451/abc.08.03.01.2021>

Éditions Le Robert (s. d.). Inférence. Dans *Dico en Ligne Le Robert*. Consulté le 2 octobre 2024 sur <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/inference>

Emberson, L. L., Misyak, J. B., Schwade, J. A., Christiansen, M. H., & Goldstein, M. H. (2019). Comparing statistical learning across perceptual modalities in infancy : An investigation of underlying learning mechanism(s). *Developmental science*, 22(6), e12847. <https://doi.org/10.1111/desc.12847>

Emery, N. J., Dally, J. M., & Clayton, N. S. (2004). Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) use cognitive strategies to protect their caches from thieving conspecifics. *Animal Cognition*, 7(1), 37-43. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0178-7>

Emmerton, J. (2001). Pigeons' discrimination of color proportion in computer-generated visual displays. *Animal Learning & Behavior*, 29(1), 21-35. <https://doi.org/10.3758/BF03192813>

Evans, T. A., Beran, M. J., Harris, E. H., & Rice, D. F. (2009). Quantity judgments of sequentially presented food items by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 12(1), 97-105. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0174-z>

Fagot, J., Wasserman, E., & Young, M. (2004). Catégorisation d'objets visuels et concepts relationnels chez l'animal. In J. Vauclair & M. Kreutzer (Éds.), *L'éthologie cognitive* (p. 117-136). Éditions de la Maison des sciences de l'homme. <https://doi.org/10.4000/books.editionsmssh.7103>

Fawcett, C. A., & Markson, L. (2010). Children reason about shared preferences. *Developmental Psychology*, 46(2), 299-309. <https://doi.org/10.1037/a0018539>

Fawcett, C., & Liszkowski, U. (2012). Infants Anticipate Others' Social Preferences. *Infant and Child Development*, 21(3), 239-249. <https://doi.org/10.1002/icd.739>

Fechner, G. T. (1965). ELEMENTS OF PSYCHOPHYSICS Sections VII and XVI. In J. Richard & E. G. Boring (Éds.), *A Source Book in the History of Psychology* (1e éd., p. 66-75). Harvard University Press. <http://psiwebsubr.org/Fechner.pdf>

Feinfield, K. A., Lee, P. P., Flavell, E. R., Green, F. L., & Flavell, J. H. (1999). Young Children's Understanding of Intention. *Cognitive Development*, 14(3), 463-486. [https://doi.org/10.1016/S0885-2014\(99\)00015-5](https://doi.org/10.1016/S0885-2014(99)00015-5)

Ferrari-Toniolo, S., Bujold, P. M., & Schultz, W. (2019). Probability Distortion Depends on Choice Sequence in Rhesus Monkeys. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 39(15), 2915-2929. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1454-18.2018>

Fichtel, C., Dinter, K., & Kappeler, P. M. (2020). The lemur baseline : How lemurs compare to monkeys and apes in the Primate Cognition Test Battery. *PeerJ*, 8, e10025. <https://doi.org/10.7717/peerj.10025>

Fiorillo, C. D., Tobler, P. N., & Schultz, W. (2003). Discrete Coding of Reward Probability and Uncertainty by Dopamine Neurons. *Science*, 299(5614), 1898-1902. <https://doi.org/10.1126/science.1077349>

Fitch, W. T. (2020). Animal cognition and the evolution of human language : Why we cannot focus solely on communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1789), 20190046. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0046>

Fizet, J., Rimele, A., Pebayle, T., Cassel, J.-C., Kelche, C., & Meunier, H. (2017). An autonomous, automated and mobile device to concurrently assess several cognitive functions in group-living non-human primates. *Neurobiology of Learning and Memory*, 145, 45-58. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.07.013>

Flavell, J. H., Everett, B. A., Croft, K., & Flavell, E. R. (1981). Young children's knowledge about visual perception : Further evidence for the Level 1–Level 2 distinction. *Developmental Psychology*, 17(1), Article 1. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.17.1.99>

Flavell, J. H., Flavell, E. R., & Green, F. L. (1983). Development of the appearance—Reality distinction. *Cognitive Psychology*, 15(1), 95-120. [https://doi.org/10.1016/0010-0285\(83\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0010-0285(83)90005-1)

Flavell, J. H., Green, F. L., & Flavell, E. R. (1986). Development of knowledge about the appearance-reality distinction. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 51(1), i-v, 1-87.

Flavell, J. H., Shipstead, S. G., & Croft, K. (1978). Young children's knowledge about visual perception : Hiding objects from others. *Child Development*, 49(4), Article 4.

Flombaum, J. I., & Santos, L. R. (2005). Rhesus Monkeys Attribute Perceptions to Others. *Current Biology*, 15(5), Article 5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.12.076>

- Fodor, J. A. (1978). Propositional Attitudes. *The Monist*, 61(4), 501-524.
<https://doi.org/10.5840/monist197861444>
- Fodor, J. A. (1989). *Psychosemantics : The Problem of Meaning in the Philosophy of Mind* (First Edition). Bradford Books.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (3^e éd.). SAGE.
- Friederici, A. D., Chomsky, N., Berwick, R. C., Moro, A., & Bolhuis, J. J. (2017). Language, mind and brain. *Nature Human Behaviour*, 1(10), 713-722.
<https://doi.org/10.1038/s41562-017-0184-4>
- Gallistel, C. R. (1993). *Organization of Learning*. Bradford Books.
- Galván, I., & Sanz, J. J. (2011). Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1088-1095.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arr094>
- Garcia, B., Cerrotti, F., & Palminteri, S. (2021a). The description–experience gap : A challenge for the neuroeconomics of decision-making under uncertainty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1819), 20190665.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0665>
- Garcia, B., Cerrotti, F., & Palminteri, S. (2021b). The description-experience gap : A challenge for the neuroeconomics of decision-making under uncertainty. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 376(1819), 20190665. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0665>
- Gatto, E., & Carlesso, D. (2019). Spontaneous quantity discrimination in crickets. *Ethology*, 125(9), 613-619. <https://doi.org/10.1111/eth.12912>
- Gazes, R. P., Billas, A. R., & Schmitt, V. (2018). Impact of stimulus format and reward value on quantity discrimination in capuchin and squirrel monkeys. *Learning & Behavior*, 46(1), 89-100. <https://doi.org/10.3758/s13420-017-0295-9>
- Goldman, A. I. (2006). *Simulating minds : The philosophy, psychology, and neuroscience of mindreading*. Oxford University Press. <http://site.ebrary.com/id/10283626>

Gopnik, A., & Astington, J. W. (1988). Children's understanding of representational change and its relation to the understanding of false belief and the appearance-reality distinction. *Child Development*, 59(1), 26-37. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.1988.tb03192.x>

Gray, C., & Russell, P. (1998). Theory of Mind in Nonhuman Primates : A Question of Language? *Behavioral and Brain Sciences*, 21(1), 121-121. <https://doi.org/10.1017/s0140525x98300709>

Grodzinski, U., & Clayton, N. (2010). Problems faced by food-caching corvids and the evolution of cognitive solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0210>

Grueneisen, S., Duguid, S., Saur, H., & Tomasello, M. (2017). Children, chimpanzees, and bonobos adjust the visibility of their actions for cooperators and competitors. *Scientific Reports*, 7(1), 8504. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08435-7>

Gweon, H., Tenenbaum, J. B., & Schulz, L. E. (2010). Infants consider both the sample and the sampling process in inductive generalization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), 9066-9071. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003095107>

Hanggi, E. B. (2003). Discrimination learning based on relative size concepts in horses (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 83(3), 201-213. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(03\)00136-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(03)00136-9)

Hanus, D., & Call, J. (2007). Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*) : The effect of presenting whole sets versus item-by-item. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 121(3), 241-249. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.3.241>

Hare, B., Addessi, E., Call, J., Tomasello, M., & Visalberghi, E. (2003). Do capuchin monkeys, *Cebus apella*, know what conspecifics do and do not see? *Animal Behaviour*, 65(1), 131-142. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2017>

Hare, B., Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59(4), Article 4. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1377>

Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*, *61*(1), 139-151. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1518>

Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition*, *101*(3), 495-514. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.011>

Hattori, Y., Leimgruber, K., Fujita, K., & De Waal, F. B. M. (2012). Food-related tolerance in capuchin monkeys (*Cebus apella*) varies with knowledge of the partner's previous food-consumption. *Behaviour*, *149*(2), 171-185. <https://doi.org/10.1163/156853912X634124>

Hayashi, T., Akikawa, R., Kawasaki, K., Egawa, J., Minamimoto, T., Kobayashi, K., Kato, S., Hori, Y., Nagai, Y., Iijima, A., Someya, T., & Hasegawa, I. (2020). Macaques Exhibit Implicit Gaze Bias Anticipating Others' False-Belief-Driven Actions via Medial Prefrontal Cortex. *Cell Reports*, *30*(13), Article 13. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.03.013>

Heilbronner, S. R., & Hayden, B. Y. (2016). The description-experience gap in risky choice in nonhuman primates. *Psychonomic Bulletin & Review*, *23*(2), 593-600. <https://doi.org/10.3758/s13423-015-0924-2>

Hernik, M., & Southgate, V. (2012). Nine-months-old infants do not need to know what the agent prefers in order to reason about its goals : On the role of preference and persistence in infants' goal-attribution. *Developmental Science*, *15*(5), 714-722. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2012.01151.x>

Heyes, C. (2014). False belief in infancy : A fresh look. *Developmental Science*, *17*(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/desc.12148>

Heyes, C. (2017). Apes Submentalise. *Trends in Cognitive Sciences*, *21*(1), 1-2. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.11.006>

Heyes, C. (2018a). *Cognitive gadgets : The cultural evolution of thinking*. Harvard University Press. <https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=lbpTDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PT5&dq=info:D6gK9pgY3nYJ:scholar.google.com&ots=6fRTAS4w-x&sig=xidYmWEmtNwtWNyueVwG7nhaif0>

Heyes, C. (2018b). Empathy is not in our genes. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *95*, 499-507. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.11.001>

Heyes, C. M. (1998). Theory of mind in nonhuman primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 21(1), Article 1. <https://doi.org/10.1017/S0140525X98000703>

Hiernaux, Q. (2020). Du comportement végétal à l'intelligence des plantes ? In *Du comportement végétal à l'intelligence des plantes ?* (p. 7-10). Éditions Quæ. <https://books.openedition.org/quæ/40806>

Hirel, M., Thiriau, C., Roho, I., & Meunier, H. (2020). Are monkeys able to discriminate appearance from reality? *Cognition*, 196, 104123. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.104123>

Honig, W. K., & Stewart, K. E. (1989). Discrimination of relative numerosity by pigeons. *Animal Learning & Behavior*, 17(2), 134-146. <https://doi.org/10.3758/BF03207628>

Horn, L., Bugnyar, T., Griesser, M., Hengl, M., Izawa, E.-I., Oortwijn, T., Rössler, C., Scheer, C., Schiestl, M., Suyama, M., Taylor, A. H., Vanhooland, L.-C., von Bayern, A. M., Zürcher, Y., & Massen, J. J. (2020). Sex-specific effects of cooperative breeding and colonial nesting on prosociality in corvids. *eLife*, 9, e58139. <https://doi.org/10.7554/eLife.58139>

Horschler, D. J., Berke, M., Santos, L., & Jara-Ettinger, J. (2022). Multiple representational theories explain non-human primate perspective-taking : Evidence from computational modeling. *Proceedings of the Annual Meeting of the Cognitive Science Society*, 44(44). <https://escholarship.org/uc/item/4rp6q2bz>

Horschler, D. J., MacLean, E. L., & Santos, L. R. (2020a). Advancing Gaze-Based Research on Primate Theory of Mind. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(10), 778-779. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.07.008>

Horschler, D. J., MacLean, E. L., & Santos, L. R. (2020b). Do Non-Human Primates Really Represent Others' Beliefs? *Trends in Cognitive Sciences*, 24(8), 594-605. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.05.009>

Huebner, F., & Fichtel, C. (2015). Innovation and behavioral flexibility in wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*). *Animal Cognition*, 18(3), Article 3. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0844-6>

Jacob, P. (2020). What Do False-Belief Tests Show? *Review of Philosophy and Psychology*, 11(1), 1-20. <https://doi.org/10.1007/s13164-019-00442-z>

Jacob, P., & Jeannerod, M. (1999). Quand voir, c'est faire. *Revue Internationale de Philosophie*, 53(209), 293.

Jacob, P., & Scott-Phillips, T. (2021). Is mindreading a gadget? *Synthese*, 199(1-2), 1-27. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02620-4>

Jeannerod, M., & Jacob, P. (2005). Visual cognition : A new look at the two-visual systems model. *Neuropsychologia*, 43(2), 301-312. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.11.016>

Johnston, M., Brecht, K. F., & Nieder, A. (2023). Crows flexibly apply statistical inferences based on previous experience. *Current Biology*, 33(15), 3238-3243.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.06.023>

Joly, M., Micheletta, J., De Marco, A., Langermans, J. A., Sterck, E. H. M., & Waller, B. M. (2017). Comparing physical and social cognitive skills in macaque species with different degrees of social tolerance. *Proceedings. Biological Sciences*, 284(1862), 20162738. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2738>

Jordan, K. E., & Brannon, E. M. (2006). Weber's Law influences numerical representations in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, 9(3), 159-172. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0017-8>

Kahneman, D., & Tversky, A. (1979). Prospect Theory : An Analysis of Decision under Risk. *Econometrica*, 47(2), 263-291. <https://doi.org/10.2307/1914185>

Kamil, A. C. (2013). Eurasian jays predict the food preferences of their mates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 3719-3720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300515110>

Kamil, A. C., Krebs, J. R., & Pulliam, H. R. (1987). *Foraging behavior*. Plenum Press.

Kaminski, J., Call, J., & Tomasello, M. (2008). Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition*, 109(2), 224-234. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2008.08.010>

Kaminski, J., Stengelin, R., Girndt, A., Haun, D., & Liebal, K. (2024). Understanding others' preferences : A comparison across primate species and human societies. *PLOS ONE*, 19(1), e0295221. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0295221>

Kano, F., & Call, J. (2014). Great apes generate goal-based action predictions : An eye-tracking study. *Psychological Science*, 25(9), 1691-1698.

<https://doi.org/10.1177/0956797614536402>

Kano, F., Call, J., & Krupenye, C. (2020). Primates Pass Dynamically Social Anticipatory-Looking False-Belief Tests. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(10), 777-778.

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.07.003>

Kano, F., Krupenye, C., Hirata, S., Tomonaga, M., & Call, J. (2019). Great apes use self-experience to anticipate an agent's action in a false-belief test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(42), Article 42. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910095116>

Kano, F., Moore, R., Krupenye, C., Hirata, S., Tomonaga, M., & Call, J. (2018). Human ostensive signals do not enhance gaze following in chimpanzees, but do enhance object-oriented attention. *Animal Cognition*, 21(5), 715-728. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1205-z>

Kapsalis, E., & Berman, C. M. (1996). *Models of Affiliative Relationships Among Free-Ranging Rhesus Monkeys (Macaca Mulatta)*. <https://doi.org/10.1163/156853996X00387>

Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2014). All great ape species (Gorilla gorilla, Pan paniscus, Pan troglodytes, Pongo abelii) and two-and-a-half-year-old children (Homo sapiens) discriminate appearance from reality. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 128(4), 431-439. <https://doi.org/10.1037/a0037385>

Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2015a). Chimpanzees strategically manipulate what others can see. *Animal Cognition*, 18(5), 1069-1076.

<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0875-z>

Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2015b). The goggles experiment : Can chimpanzees use self-experience to infer what a competitor can see? *Animal Behaviour*, 105, 211-221. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.028>

Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2016). Differing views : Can chimpanzees do Level 2 perspective-taking? *Animal Cognition*, 19(3), Article 3.

<https://doi.org/10.1007/s10071-016-0956-7>

Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2012). Evolution of learned strategy choice in a frequency-dependent game. *Proceedings. Biological Sciences*, 279(1731), 1176-1184. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1734>

Kelley, L. A., & Endler, J. A. (2012). Illusions Promote Mating Success in Great Bowerbirds. *Science*, 335(6066), 335-338. <https://doi.org/10.1126/science.1212443>

Kelley, L. A., & Kelley, J. L. (2014). Animal visual illusion and confusion : The importance of a perceptual perspective. *Behavioral Ecology*, 25(3), 450-463. <https://doi.org/10.1093/beheco/art118>

Kinzler, K. D., & Spelke, E. S. (2007). Core systems in human cognition. In *Progress in Brain Research* (Vol. 164, p. 257-264). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)64014-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)64014-X)

Kinzler, K. D., & Spelke, E. S. (2011). Do infants show social preferences for people differing in race? *Cognition*, 119(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2010.10.019>

Krachun, C., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Can chimpanzees (Pan troglodytes) discriminate appearance from reality? *Cognition*, 112(3), 435-450. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.06.012>

Krachun, C., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2009). A competitive nonverbal false belief task for children and apes. *Developmental Science*, 12(4), Article 4. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2008.00793.x>

Krachun, C., Lurz, R., Mahovetz, L. M., & Hopkins, W. D. (2019). Mirror self-recognition and its relationship to social cognition in chimpanzees. *Animal Cognition*, 22(6), 1171-1183. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01309-7>

Krachun, C., Lurz, R., Russell, J. L., & Hopkins, W. D. (2016). Smoke and mirrors : Testing the scope of chimpanzees' appearance–reality understanding. *Cognition*, 150, 53-67. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2016.01.012>

Krachun, C., & Lurz, R. W. (2016). I know you see it wrong ! Children use others' false perceptions to predict their behaviors. *Journal of Experimental Child Psychology*, 150, 380-395. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2016.06.010>

Kreutzer, M., & Vauclair, J. (2004). La cognition animale au carrefour de l'éthologie et de la psychologie. In *L'éthologie cognitive* (p. 1-19). Éditions de la Maison des sciences de l'homme. <https://doi.org/10.4000/books.editionsmsmh.7087>

Krupenye, C. (2021). The Evolution of Mentalizing in Humans and Other Primates. In M. Gilead & K. N. Ochsner (Éds.), *The Neural Basis of Mentalizing* (p. 107-129). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51890-5_6

Krupenye, C., & Call, J. (2019). Theory of mind in animals : Current and future directions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 10(6), Article 6. <https://doi.org/10.1002/wcs.1503>

Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, 354(6308), Article 6308. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8110>

Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. (2017). A test of the submentalizing hypothesis : Apes' performance in a false belief task inanimate control. *Communicative & Integrative Biology*, 10(4), e1343771. <https://doi.org/10.1080/19420889.2017.1343771>

Kupferberg, A., Glasauer, S., & Burkart, J. M. (2013). Do robots have goals? How agent cues influence action understanding in non-human primates. *Behavioural Brain Research*, 246, 47-54. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.01.047>

Kushnir, T., Xu, F., & Wellman, H. (2008). *Preschoolers use sampling information to infer the preferences of others.*

Kushnir, T., Xu, F., & Wellman, H. M. (2010). Young children use statistical sampling to infer the preferences of others. *Psychological science*, 21(8), 1134-1140. <https://doi.org/10.1177/0956797610376652>

Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package : Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82, 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>

Kwek, B. Z. W., Zhou, W., Yu, L., Ding, G., & Li, D. (2023). Female preference for males with lower pattern contrast follows Weber's law of proportional processing in jumping spiders. *Functional Ecology*, 37(9), 2434-2446. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14400>

Lacombe, P., Brocard, S., Zuberbühler, K., & Dahl, C. D. (2022). Rationality and cognitive bias in captive gorillas' and orang-utans' economic decision-making. *PLoS One*, *17*(12), e0278150. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0278150>

Laland, K. N., & Reader, S. M. (1999). Foraging innovation in the guppy. *Animal Behaviour*, *57*(2), 331-340. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0967>

Le Bot, J.-M. (2016). Renouveler le regard sur les mondes animaux. De Jakob von Uexküll à Jean Gagnepain. *Tétralogiques*, *21*, 195-218.

Lebarbier, É., & Mary-Huard, T. (2006). Une introduction au critère BIC : Fondements théoriques et interprétation. *Journal de la Société Française de Statistique*, *147*(1), 39-58. <https://doi.org/hal-02654870f>

Legg, E. W., & Clayton, N. S. (2014). Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) conceal caches from onlookers. *Animal Cognition*, *17*(5), 1223-1226. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0743-2>

Legg, E. W., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2015). Food sharing and social cognition. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Cognitive Science*, *6*(2), 119-129. <https://doi.org/10.1002/wcs.1329>

Legg, E. W., Ostojić, L., & Clayton, N. S. (2016). Caching at a distance : A cache protection strategy in Eurasian jays. *Animal Cognition*, *19*(4), 753-758. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0972-7>

Leibovich, T., Katzin, N., Harel, M., & Henik, A. (2017). From “sense of number” to “sense of magnitude” : The role of continuous magnitudes in numerical cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, *40*, e164. <https://doi.org/10.1017/S0140525X16000960>

Lewis, L. S., & Krupenye, C. (2022). Theory of Mind in Nonhuman Primates. In B. L. Schwartz & M. J. Beran (Éds.), *Primate Cognitive Studies* (1^{re} éd., p. 439-482). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108955836.018>

Liberman, Z., Woodward, A. L., Sullivan, K. R., & Kinzler, K. D. (2016). Early emerging system for reasoning about the social nature of food. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(34), 9480-9485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1605456113>

Lipton, J. S., & Spelke, E. S. (2003). Origins of number sense. Large-number discrimination in human infants. *Psychological Science*, *14*(5), 396-401.
<https://doi.org/10.1111/1467-9280.01453>

Loyant, L., Waller, B. M., Micheletta, J., Meunier, H., Ballesta, S., & Joly, M. (2023). Tolerant macaque species are less impulsive and reactive. *Animal Cognition*, *26*(5), 1453-1466. <https://doi.org/10.1007/s10071-023-01789-8>

Lucon-Xiccato, T., Gatto, E., & Bisazza, A. (2018). Quantity discrimination by treefrogs. *Animal Behaviour*, *139*, 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.005>

Lucon-Xiccato, T., Miletto Petrazzini, M. E., Agrillo, C., & Bisazza, A. (2015). Guppies discriminate between two quantities of food items but prioritize item size over total amount. *Animal Behaviour*, *107*, 183-191. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.019>

Luo, Y., & Baillargeon, R. (2007). Do 12.5-month-old infants consider what objects others can see when interpreting their actions? *Cognition*, *105*(3), Article 3.
<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2006.10.007>

Lurz, R. (2009). If chimpanzees are mindreaders, could behavioral science tell? Toward a solution of the logical problem. *Philosophical Psychology*, *22*(3), 305-328.
<https://doi.org/10.1080/09515080902970673>

Lurz, R., Kanet, S., & Krachun, C. (2014). *Animal Mindreading : A Defense of Optimistic Agnosticism*. <https://doi.org/10.1111/MILA.12058>

Lurz, R., & Krachun, C. (2019). Experience-Projection Methods in Theory-of-Mind Research : Their Limits and Strengths. *Current Directions in Psychological Science*, *28*, 096372141985015. <https://doi.org/10.1177/0963721419850156>

Lurz, R., Krachun, C., Mahovetz, L., Wilson, M. J. G., & Hopkins, W. (2018). Chimpanzees gesture to humans in mirrors : Using reflection to dissociate seeing from line of gaze. *Animal Behaviour*, *135*, 239-249. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.014>

Lurz, R. W. (2011a). Belief Attribution in Animals : On How to Move Forward Conceptually and Empirically. *Review of Philosophy and Psychology*, *2*(1), 19-59.
<https://doi.org/10.1007/s13164-010-0042-z>

Lurz, R. W. (2011b). *Mindreading Animals : The Debate over What Animals Know about Other Minds*. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262016056.001.0001>

Lurz, R. W., & Krachun, C. (2011). How Could We Know Whether Nonhuman Primates Understand Others' Internal Goals and Intentions? Solving Povinelli's Problem. *Review of Philosophy and Psychology*, 2(3), 449-481. <https://doi.org/10.1007/s13164-011-0068-x>

Lurz, R. W., Krachun, C., Marenco, M. C., & Hopkins, W. D. (2022). Do Chimpanzees Predict Others' Behavior by Simulating Their Beliefs? *Animal Behavior and Cognition*, 9(2), 153-175. <https://doi.org/10.26451/abc.09.02.01.2022>

Ma, L., & Xu, F. (2011a). Young children's use of statistical sampling evidence to infer the subjectivity of preferences. *Cognition*, 120(3), 403-411. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.02.003>

Ma, L., & Xu, F. (2011b). Young children's use of statistical sampling evidence to infer the subjectivity of preferences. *Cognition*, 120(3), 403-411. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.02.003>

MacLean, E. L., Hare, B., Nunn, C. L., Addessi, E., Amici, F., Anderson, R. C., Aureli, F., Baker, J. M., Bania, A. E., Barnard, A. M., Boogert, N. J., Brannon, E. M., Bray, E. E., Bray, J., Brent, L. J. N., Burkart, J. M., Call, J., Cantlon, J. F., Cheke, L. G., ... Zhao, Y. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(20), E2140-E2148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323533111>

Manrique, H. M., Völter, C. J., & Call, J. (2013). Repeated innovation in great apes. *Animal Behaviour*, 85(1), 195-202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.026>

ManyPrimates, Aguenounon, G., Allritz, M., Altschul, D., Ballesta, S., Beaud, A., Bohn, M., Bornbusch, S., Brandão, A., Brooks, J., Bugnyar, T., Burkart, J., Bustamante, L., Call, J., Canteloup, C., Cao, C., Caspar, K., Da Silva, D., De Sousa, A., ... Zablocki-Thomas, P. (2020). The Evolution of Primate Short-Term Memory. *Animal Behavior and Cognition*, 9(4), 428-516. <https://doi.org/10.26451/abc.09.04.06.2022>

Martcorena, D. C. W., Ruiz, A. M., Mukerji, C., Goddu, A., & Santos, L. R. (2011). Monkeys represent others' knowledge but not their beliefs. *Developmental science*, 14(6), Article 6. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2011.01085.x>

Martin, A., & Santos, L. R. (2014). The origins of belief representation : Monkeys fail to automatically represent others' beliefs. *Cognition*, 130(3), Article 3. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.11.016>

Martin, A., & Santos, L. R. (2016). What Cognitive Representations Support Primate Theory of Mind? *Trends in Cognitive Sciences*, 20(5), 375-382.

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.03.005>

Martins, E. P., & Hansen, T. F. (1997). Phylogenies and the Comparative Method : A General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *The American Naturalist*, 149(4), Article 4. <https://doi.org/10.1086/286013>

Matsuno, T., & Fujita, K. (2009). A comparative psychophysical approach to visual perception in primates. *Primates*, 50(2), 121-130. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0128-8>

McComb, K., Packer, C., & Pusey, A. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*, 47(2), 379-387. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1052>

Melis, A. P., Call, J., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) conceal visual and auditory information from others. *Journal of Comparative Psychology*, 120(2), 154-162. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.120.2.154>

Meltzoff, A. N. (2007). 'Like me' : A foundation for social cognition. *Developmental science*, 10(1), 126-134. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00574.x>

Meltzoff, A. N., & Brooks, R. (2008). Self-Experience as a Mechanism for Learning About Others : A Training Study in Social Cognition. *Developmental psychology*, 44(5), 1257-1265. <https://doi.org/10.1037/a0012888>

Menzel, C. R. (1991). Cognitive aspects of foraging in Japanese monkeys. *Animal Behaviour*, 41(3), 397-402. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80840-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80840-1)

Meunier, H. (2017). Do monkeys have a theory of mind? How to answer the question? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 82, 110-123. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.11.007>

Micheletta, J., & Waller, B. M. (2012). Friendship affects gaze following in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Animal Behaviour*, 83(2), 459-467. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.018>

Miletto Petrazzini, M. E., Bertolucci, C., & Foà, A. (2018). Quantity Discrimination in Trained Lizards (*Podarcis sicula*). *Frontiers in Psychology*, 9, 274. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00274>

Moll, H., & Meltzoff, A. N. (2011). How does it look? Level 2 perspective-taking at 36 months of age. *Child Development*, 82(2), Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2010.01571.x>

Moll, H., Meltzoff, A. N., Merzsch, K., & Tomasello, M. (2013). Taking versus confronting visual perspectives in preschool children. *Developmental Psychology*, 49(4), 646-654. <https://doi.org/10.1037/a0028633>

Moll, H., & Tomasello, M. (2006). Level I perspective-taking at 24 months of age. *British Journal of Developmental Psychology*, 24(3), Article 3. <https://doi.org/10.1348/026151005X55370>

Morand-Ferron, J., Cole, E. F., & Quinn, J. L. (2016). Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild : A review of practical and conceptual challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 91(2), 367-389. <https://doi.org/10.1111/brv.12174>

Morgan, C. L. (1894). *An introduction to comparative psychology* (p. xiv, 382). Walter Scott Publishing Co. <https://doi.org/10.1037/11344-000>

Mou, Y., Province, J. M., & Luo, Y. (2014). Can infants make transitive inferences? *Cognitive Psychology*, 68, 98-112. <https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2013.11.003>

Murayama, T. (2012). Relative Size Discrimination and Perception of the Ebbinghaus Illusion in a Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 38(4), 333-342. <https://doi.org/10.1578/AM.38.4.2012.333>

Nakamura, N., Watanabe, S., & Fujita, K. (2008). Pigeons perceive the Ebbinghaus-Titchener circles as an assimilation illusion. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 34(3), 375-387. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.34.3.375>

Nieder, A. (2018). Evolution of cognitive and neural solutions enabling numerosity judgements : Lessons from primates and corvids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1740), 20160514. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0514>

Nieder, A., & Miller, E. K. (2003). Coding of cognitive magnitude : Compressed scaling of numerical information in the primate prefrontal cortex. *Neuron*, 37(1), 149-157. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)01144-3](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)01144-3)

Nioche, A., Rougier, N. P., Deffains, M., Bourgeois-Gironde, S., Ballesta, S., & Borraud, T. (2021). The adaptive value of probability distortion and risk-seeking in macaques' decision-making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1819), 20190668. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0668>

O'Madagain, C., Kachel, G., & Strickland, B. (2019). The origin of pointing : Evidence for the touch hypothesis. *Science Advances*, 5(7), eaav2558. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav2558>

Onishi, K. H., & Baillargeon, R. (2005). Do 15-month-old infants understand false beliefs? *Science (New York, N.Y.)*, 308(5719), Article 5719. <https://doi.org/10.1126/science.1107621>

Ostojić, L., Cheke, L. G., Shaw, R. C., Legg, E. W., & Clayton, N. S. (2016). Desire-state attribution : Benefits of a novel paradigm using the food-sharing behavior of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Communicative & Integrative Biology*, 9(2), e1134065. <https://doi.org/10.1080/19420889.2015.1134065>

Ostojić, L., Crosby, R., Brecht, K., Legg, E., Clayton, N., & Mendl, M. (2020). *Male Eurasian jays flexibly alter their food sharing in line with partners' choices*. <https://osf.io/n9red/>

Ostojić, L., Legg, E. W., Brecht, K. F., Lange, F., Deininger, C., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2017). Current desires of conspecific observers affect cache-protection strategies in California scrub-jays and Eurasian jays. *Current Biology: CB*, 27(2), R51-R53. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.020>

Ostojić, L., Legg, E. W., Dits, A., Williams, N., Brecht, K. F., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2016). Experimenter expectancy bias does not explain Eurasian jays' (*Garrulus glandarius*) performance in a desire-state attribution task. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 130(4), 407-410. <https://doi.org/10.1037/com0000043>

Ostojić, L., Legg, E. W., Shaw, R. C., Cheke, L. G., Mendl, M., & Clayton, N. S. (2014). Can male Eurasian jays disengage from their own current desire to feed the female what she wants? *Biology Letters*, 10(3), 20140042. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0042>

Ostojić, L., Shaw, R. C., Cheke, L. G., & Clayton, N. S. (2013). Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 4123-4128. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209926110>

Overduin-de Vries, A. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2014). Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) understand what conspecifics can see in a competitive situation. *Animal Cognition*, *17*(1), 77-84. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0639-6>

Panteleeva, S., Reznikova, Z., & Vygonyailova, O. (2013). Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice : First « count, » then hunt. *Frontiers in Psychology*, *4*, 53. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00053>

Parron, C., & Fagot, J. (2007). Comparison of grouping abilities in humans (*Homo sapiens*) and baboons (*Papio papio*) with the Ebbinghaus illusion. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, *121*(4), 405-411. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.4.405>

Pastor-Bernier, A., Stasiak, A., & Schultz, W. (2021). Reward-specific satiety affects subjective value signals in orbitofrontal cortex during multicomponent economic choice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(30), e2022650118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2022650118>

Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a ‘theory of mind’. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1480), 731. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.2023>

Petit, O., Desportes, C., & Thierry, B. (1992). Differential Probability of “Coproduction” in Two Species of Macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology*, *90*(2), 107-120. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00825.x>

Phillips, W., Barnes, J. L., Mahajan, N., Yamaguchi, M., & Santos, L. R. (2009). « Unwilling » versus « unable’ : Capuchin monkeys » (*Cebus apella*) understanding of human intentional action. *Developmental Science*, *12*(6), 938-945. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2009.00840.x>

Piantadosi, S. T., & Cantlon, J. F. (2017). True Numerical Cognition in the Wild. *Psychological Science*, *28*(4), 462-469. <https://doi.org/10.1177/0956797616686862>

Pica, P., Lemer, C., Izard, V., & Dehaene, S. (2004). Exact and Approximate Arithmetic in an Amazonian Indigene Group. *Science*, *306*(5695), 499-503. <https://doi.org/10.1126/science.1102085>

Pitt, D. (2000). *Mental Representation*. https://plato.stanford.edu/entries/mental-representation/?trk=public_post_comment-text#Representational

Placi, S., Eckert, J., Rakoczy, H., & Fischer, J. (2018). Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) can use simple heuristics but fail at drawing statistical inferences from populations to samples. *Royal Society Open Science*, 5(9), 181025. <https://doi.org/10.1098/rsos.181025>

Placi, S., Padberg, M., Rakoczy, H., & Fischer, J. (2019). Long-tailed macaques extract statistical information from repeated types of events to make rational decisions under uncertainty. *Scientific Reports*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48543-0>

Poirier, M.-A., Kozlovsky, D. Y., Morand-Ferron, J., & Careau, V. (2020). How general is cognitive ability in non-human animals? A meta-analytical and multi-level reanalysis approach. *Proceedings. Biological Sciences*, 287(1940), 20201853. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1853>

Povinelli, D. J., & Eddy, T. J. (1996). Chimpanzees : Joint Visual Attention. *Psychological Science*, 7(3), 129-135. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1996.tb00345.x>

Povinelli, D. J., Nelson, K. E., & Boysen, S. T. (1990). Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 104(3), 203-210. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.104.3.203>

Povinelli, D. J., Rulf, A. B., & Bierschwale, D. T. (1994). Absence of knowledge attribution and self-recognition in young chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 108(1), 74-80. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.108.1.74>

Povinelli, D. J., & Vonk, J. (2004). We don't need a microscope to explore the chimpanzee's mind. *Mind & Language*, 19(1), 1-28. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0017.2004.00244.x>

Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), Article 4. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00076512>

Prétôt, L., Bshary, R., & Brosnan, S. F. (2016). Factors influencing the different performance of fish and primates on a dichotomous choice task. *Animal Behaviour*, 119, 189-199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.06.023>

Prétôt, L., Weiss, D. J., & Brosnan, S. F. (2018). Do nonhuman primates ascribe goals to the choices of conspecifics? *Animal Behavior and Cognition*, 5(1), 41-54.

<https://doi.org/10.26451/abc.05.01.04.2018>

Pritchard, A. J., Carter, A. J., & Palombit, R. A. (2023). Individual differences in coping styles and associations with social structure in wild baboons (*Papio anubis*). *Animal Behaviour*, 198, 59-72. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.01.011>

Proctor, D., Williamson, R. A., Latzman, R. D., de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2014). Gambling primates : Reactions to a modified Iowa Gambling Task in humans, chimpanzees and capuchin monkeys. *Animal cognition*, 17(4), 983-995.

<https://doi.org/10.1007/s10071-014-0730-7>

Queyras, A., Scolavino, M., Puopolo, M., & Vitale, A. (2001). *Social Influence on Induced Food Preference in Common Marmosets (Callithrix jacchus)*.

<https://doi.org/10.1159/000052733>

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002, mars 21). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Higher Education from Cambridge University Press; Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511806384>

Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, 445(7130), 919-921.

<https://doi.org/10.1038/nature05575>

Rakoczy, H., Clüver, A., Saucke, L., Stoffregen, N., Gräbener, A., Migura, J., & Call, J. (2014). Apes are intuitive statisticians. *Cognition*, 131(1), 60-68.

<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.12.011>

Rakoczy, H., Warneken, F., & Tomasello, M. (2007). “This way!”, “No ! That way!”—3-year olds know that two people can have mutually incompatible desires. *Cognitive Development*, 22(1), 47-68. <https://doi.org/10.1016/j.cogdev.2006.08.002>

Ramus, F. (2020). *Introduction : « Qu’est-ce que les sciences cognitives ? »* [Communication orale présentée à la conférence]. 19ème édition du Forum des Sciences Cognitives, En ligne.

Rathke, E.-M., & Fischer, J. (2020). Differential ageing trajectories in motivation, inhibitory control and cognitive flexibility in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*).

Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 375(1811), 20190617. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0617>

Reader, S. M., & Laland, K. N. (2003). Animal Innovation : An Introduction. In S. M. Reader & K. N. Laland (Éds.), *Animal Innovation* (p. 3-36). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198526223.003.0001>

Reaney, L. T. (2009). Female preference for male phenotypic traits in a fiddler crab : Do females use absolute or comparative evaluation? *Animal Behaviour*, 77(1), 139-143. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.019>

Repacholi, B. M., & Gopnik, A. (1997). Early reasoning about desires : Evidence from 14- and 18-month-olds. *Developmental Psychology*, 33(1), 12-21. <https://doi.org/10.1037//0012-1649.33.1.12>

Rivière, J., Kurt, A., & Meunier, H. (2019). Choice under risk of gain in tufted capuchin monkeys (*Sapajus apella*) : A comparison with young children (*Homo sapiens*) and mangabey monkeys (*Cercocebus torquatus torquatus*). *Journal of Neuroscience, Psychology, and Economics*, 12(3-4), 159-168. <https://doi.org/10.1037/npe0000109>

Roberts, W. A., MacDonald, H., & Lo, K. H. (2018). Pigeons play the percentages : Computation of probability in a bird. *Animal Cognition*, 21(4), 575-581. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1192-0>

Rochat, M. J., Serra, E., Fadiga, L., & Gallese, V. (2008). The evolution of social cognition : Goal familiarity shapes monkeys' action understanding. *Current Biology: CB*, 18(3), 227-232. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.12.021>

Roitblat, H. L. (1987). (p. xiv, 377). W H Freeman/Times Books/ Henry Holt & Co.

Rolls, E. T., Murzi, E., Yaxley, S., Thorpe, S. J., & Simpson, S. J. (1986). Sensory-specific satiety : Food-specific reduction in responsiveness of ventral forebrain neurons after feeding in the monkey. *Brain Research*, 368(1), 79-86. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(86\)91044-9](https://doi.org/10.1016/0006-8993(86)91044-9)

Romain, A., Broihanne, M.-H., De Marco, A., Ngoubangoye, B., Call, J., Rebut, N., & Dufour, V. (2021). Non-human primates use combined rules when deciding under ambiguity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 376(1819), 20190672. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0672>

Rosa Salva, O., Rugani, R., Cavazzana, A., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2013). Perception of the Ebbinghaus illusion in four-day-old domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Cognition*, *16*(6), 895-906. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0622-2>

Rosati, A. G. (2017a). Decision making under uncertainty : Preferences, biases, and choice. In *APA handbook of comparative psychology : Perception, learning, and cognition, Vol. 2* (p. 329-357). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000012-016>

Rosati, A. G. (2017b). Foraging Cognition : Reviving the Ecological Intelligence Hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, *21*(9), 691-702. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.05.011>

Rugani, R., McCrink, K., de Hevia, M.-D., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2016). Ratio abstraction over discrete magnitudes by newly hatched domestic chicks (*Gallus gallus*). *Scientific Reports*, *6*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/srep30114>

Rugani, R., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2014). From small to large : Numerical discrimination by young domestic chicks (*Gallus gallus*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, *128*(2), 163-171. <https://doi.org/10.1037/a0034513>

Rugani, R., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2015). The use of proportion by young domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Cognition*, *18*(3), 605-616. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0829-x>

Russell, B. (2009). *The Philosophy of Logical Atomism* (1st edition). Routledge.

Samain, D. (2021). Le béhaviorisme sémiotique de Jakob von Uexküll. *Histoire Épistémologie Langage*, *43-2*, Article 43-2. <https://doi.org/10.4000/hel.1209>

Sánchez-Amaro, A., Maurits, L., & Haun, D. B. M. (2024). Chimpanzees engage in competitive altruism in a triadic ultimatum game. *Scientific Reports*, *14*(1), 3393. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-53973-6>

Sánchez-Amaro, A., Tan, J., Kaufhold, S. P., & Rossano, F. (2020). Gibbons exploit information about what a competitor can see. *Animal Cognition*, *23*(2), 289-299. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01333-7>

Sandel, A. A., MacLean, E. L., & Hare, B. (2011). Evidence from four lemur species that ringtailed lemur social cognition converges with that of haplorhine primates. *Animal Behaviour*, *81*(5), 925-931. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.01.020>

Sapp, F., Lee, K., & Muir, D. (2000). Three-year-olds' difficulty with the appearance--reality distinction : Is it real or is it apparent? *Developmental Psychology*, *36*(5), 547-560. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.36.5.547>

Scherer, K. R. (2005). What are emotions? And how can they be measured? *Social Science Information*, *44*(4), 695-729. <https://doi.org/10.1177/0539018405058216>

Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees know that others make inferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(7), 3077-3079. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000469108>

Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2013). Chimpanzees predict that a competitor's preference will match their own. *Biology Letters*, *9*(1), 20120829. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0829>

Schmelz, M., Grueneisen, S., Kabalak, A., Jost, J., & Tomasello, M. (2017). Chimpanzees return favors at a personal cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(28), 7462-7467. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700351114>

Schmid, B., Karg, K., Perner, J., & Tomasello, M. (2017). Great apes are sensitive to prior reliability of an informant in a gaze following task. *PLOS ONE*, *12*(11), e0187451. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187451>

Schmitt, V., & Fischer, J. (2011a). Representational format determines numerical competence in monkeys. *Nature Communications*, *2*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms1262>

Schmitt, V., & Fischer, J. (2011b). Representational format determines numerical competence in monkeys. *Nature Communications*, *2*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms1262>

Schmitt, V., Kröger, I., Zinner, D., Call, J., & Fischer, J. (2013). Monkeys perform as well as apes and humans in a size discrimination task. *Animal Cognition*, *16*(5), 829-838. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0616-0>

Schmitt, V., Pankau, B., & Fischer, J. (2012). Old world monkeys compare to apes in the primate cognition test battery. *PloS One*, 7(4), e32024.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032024>

Schubiger, M. N., Fichtel, C., & Burkart, J. M. (2020). Validity of Cognitive Tests for Non-human Animals : Pitfalls and Prospects. *Frontiers in Psychology*, 11, 1835.

<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01835>

Schubiger, M. N., Kissling, A., & Burkart, J. M. (2016). How task format affects cognitive performance : A memory test with two species of New World monkeys. *Animal Behaviour*, 121, 33-39. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.08.005>

Schubiger, M. N., Kissling, A., & Burkart, J. M. (2019). Does opportunistic testing bias cognitive performance in primates? Learning from drop-outs. *PloS One*, 14(3), e0213727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213727>

Schulze, C., & Hertwig, R. (2021). A description–experience gap in statistical intuitions : Of smart babies, risk-savvy chimps, intuitive statisticians, and stupid grown-ups. *Cognition*, 210, 104580. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104580>

Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012). Recipients Affect Prosocial and Altruistic Choices in Jackdaws, *Corvus monedula*. *PLOS ONE*, 7(4), e34922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034922>

Scott, R. M., & Baillargeon, R. (2014). How fresh a look? A reply to Heyes. *Developmental Science*, 17(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/desc.12173>

Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65(4), 671-698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)

Shaw, R. C., & Clayton, N. S. (2013). Careful cachers and prying pilferers : Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) limit auditory information available to competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1752), 20122238. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2238>

Shaw, R. C., MacKinlay, R. D., Clayton, N. S., & Burns, K. C. (2017). Male New Zealand robins (*Petroica longipes*) cater to their mate's desire when sharing food in the wild. *Scientific Reports*, 7(1), 896. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00879-1>

Sherman, B. E., Graves, K. N., & Turk-Browne, N. B. (2020). The prevalence and importance of statistical learning in human cognition and behavior. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 32, 15-20. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.01.015>

Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. (2^e éd.). Oxford University Press.

Shorland, G., Genty, E., Guéry, J.-P., & Zuberbühler, K. (2019a). Social learning of arbitrary food preferences in bonobos. *Behavioural Processes*, 167, 103912. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103912>

Shorland, G., Genty, E., Guéry, J.-P., & Zuberbühler, K. (2019b). Social learning of arbitrary food preferences in bonobos. *Behavioural Processes*, 167, 103912. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103912>

Shorland, G., Genty, E., Neumann, C., & Zuberbühler, K. (2022). Bonobos assign meaning to food calls based on caller food preferences. *PLOS ONE*, 17(6), e0267574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0267574>

Sodian, B., Thoermer, C., & Metz, U. (2007). Now I see it but you don't : 14-month-olds can represent another person's visual perspective. *Developmental Science*, 10(2), Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00580.x>

Song, H., Baillargeon, R., & Fisher, C. (2005). Can infants attribute to an agent a disposition to perform a particular action? *Cognition*, 98(2), B45-B55. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.04.004>

Sosnowski, M. J., & Brosnan, S. F. (2023). Under pressure : The interaction between high-stakes contexts and individual differences in decision-making in humans and non-human species. *Animal Cognition*, 26(4), 1103-1117. <https://doi.org/10.1007/s10071-023-01768-z>

Southgate, V., Senju, A., & Csibra, G. (2007). Action Anticipation Through Attribution of False Belief by 2-Year-Olds. *Psychological science*, 18, 587-592. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.01944.x>

Spaepen, E., & Spelke, E. (2007). Will any doll do? 12-month-olds' reasoning about goal objects. *Cognitive Psychology*, 54(2), 133-154. <https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2006.06.001>

Spelke, E. S., & Kinzler, K. D. (2007). Core knowledge. *Developmental Science*, *10*(1), 89-96. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00569.x>

Stauffer, W. R., Lak, A., Bossaerts, P., & Schultz, W. (2015). Economic Choices Reveal Probability Distortion in Macaque Monkeys. *The Journal of Neuroscience*, *35*(7), 3146-3154. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3653-14.2015>

Stemmler, T., Nikolay, P., Nüttgens, A., Skorupa, J., Orłowski, J., & Wagner, H. (2018). Size discrimination in barn owls as compared to humans. *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *204*(3), 305-318. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1241-1>

Stephens, D. W. (2008). Decision ecology : Foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *8*(4), 475-484. <https://doi.org/10.3758/CABN.8.4.475>

Stevens, J. R., & Gilby, I. C. (2004). A conceptual framework for nonkin food sharing : Timing and currency of benefits. *Animal Behaviour*, *67*(4), 603-614. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.04.012>

Stolla, J. J., & Keupp, S. (2024). The effect of reward value on the performance of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a delay-of-gratification exchange task. *Primate Biology*, *11*(2), 19-29. <https://doi.org/10.5194/pb-11-19-2024>

Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward : An experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal Cognition*, *13*(2), 249-261. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0262-8>

Tecwyn, E. C., Denison, S., Messer, E. J. E., & Buchsbaum, D. (2017). Intuitive probabilistic inference in capuchin monkeys. *Animal Cognition*, *20*(2), 243-256. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1043-9>

Téglás, E., Girotto, V., Gonzalez, M., & Bonatti, L. L. (2007). Intuitions of probabilities shape expectations about the future at 12 months and beyond. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(48), 19156-19159. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700271104>

Téglás, E., Vul, E., Girotto, V., Gonzalez, M., Tenenbaum, J. B., & Bonatti, L. L. (2011). Pure Reasoning in 12-Month-Old Infants as Probabilistic Inference. *Science*, 332(6033), 1054-1059. <https://doi.org/10.1126/science.1196404>

Tenenbaum, J. B., Griffiths, T. L., & Kemp, C. (2006). Theory-based Bayesian models of inductive learning and reasoning. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 309-318. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.05.009>

Tenenbaum, J. B., Kemp, C., Griffiths, T. L., & Goodman, N. D. (2011). How to grow a mind : Statistics, structure, and abstraction. *Science (New York, N.Y.)*, 331(6022), 1279-1285. <https://doi.org/10.1126/science.1192788>

Thierry, B. (2022). Where do we stand with the covariation framework in primate societies? *American Journal of Biological Anthropology*, 178(S74), 5-25. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24441>

Thierry, B., Bynum, E. L., Baker, S., Kinnaird, M., Matsumura, S., Muroyama, Y., O'Brien, T., Petit, O., & Watanabe, K. (2000). The social repertoire of Sulawesi macaques. *Primate Research*, 16, 203-226.

Thom, J. M., & Clayton, N. S. (2013). Re-caching by Western Scrub-Jays (*Aphelocoma californica*) Cannot Be Attributed to Stress. *PLoS ONE*, 8(1), e52936. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052936>

Thornton, A., & Lukas, D. (2012). Individual variation in cognitive performance : Developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2773-2783. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0214>

Tomonaga, M. (2008). Relative numerosity discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) : Evidence for approximate numerical representations. *Animal Cognition*, 11(1), 43-57. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0089-0>

Tujague, M. P., & Janson, C. H. (2017). Wild capuchin monkeys anticipate the amount of ripe fruit in natural trees. *Animal Cognition*, 20(5), 841-853. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1105-7>

Uexküll, J. von. (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Julius Springer.

Vallentin, D., & Nieder, A. (2008). Behavioral and prefrontal representation of spatial proportions in the monkey. *Current Biology: CB*, *18*(18), 1420-1425.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.042>

Van Der Vaart, E., Verbrugge, R., & Hemelrijk, C. K. (2012). Corvid Re-Caching without 'Theory of Mind' : A Model. *PLoS ONE*, *7*(3), e32904.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032904>

van de Waal, E., Borgeaud, C., & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science (New York, N.Y.)*, *340*(6131), Article 6131. <https://doi.org/10.1126/science.1232769>

van Leeuwen, E. J. C., DeTroy, S. E., Kaufhold, S. P., Dubois, C., Schütte, S., Call, J., & Haun, D. B. M. (2021). Chimpanzees behave prosocially in a group-specific manner. *Science Advances*, *7*(9), eabc7982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc7982>

Vauclair, J. (1987). *Représentation et intentionnalité dans la cognition animale* (p. 59-87). <https://doi.org/10.3917/puf.depsy.1987.01.0059>

Vauclair, J., & Kreutzer, M. (2004). L'éthologie cognitive. In *L'éthologie cognitive*. Éditions de la Maison des sciences de l'homme.
<https://books.openedition.org/editionsmsmh/7081>

Verspeek, J., van Leeuwen, E. J. C., Laméris, D. W., Staes, N., & Stevens, J. M. G. (2022). Adult bonobos show no prosociality in both prosocial choice task and group service paradigm. *PeerJ*, *10*, e12849. <https://doi.org/10.7717/peerj.12849>

Vick, S.-J., & Anderson, J. R. (2003). Use of human visual attention cues by olive baboons (*Papio anubis*) in a competitive task. *Journal of Comparative Psychology*, *117*(2), 209-216. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.117.2.209>

Völter, C. J., Tinklenberg, B., Call, J., & Seed, A. M. (2018). Comparative psychometrics : Establishing what differs is central to understanding what evolves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *373*(1756), 20170283. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0283>

Vonk, J., & Povinelli, D. (2006). Similarity and Difference in the Conceptual Systems of Primates : The Unobservability Hypothesis. In E. A. Wasserman & T. R. Zentall (Éds.),

Comparative cognition : Experimental explorations of animal intelligence (p. 363-387).
Oxford University Press. <http://catdir.loc.gov/catdir/enhancements/fy0638/2005051558-t.html>

Wall, S. B. V. (1990). *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press.
<https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/F/bo3774401.html>

Watson, J. S., Umansky, R., Marcy, S., & Repacholi, B. (1996). Intention and preference in a 3-year-old girl with Rett syndrome. *Journal of Applied Developmental Psychology, 17*(1), 69-84. [https://doi.org/10.1016/S0193-3973\(96\)90006-4](https://doi.org/10.1016/S0193-3973(96)90006-4)

Watzek, J., & Brosnan, S. F. (2018). (Ir)rational choices of humans, rhesus macaques, and capuchin monkeys in dynamic stochastic environments. *Cognition, 178*, 109-117. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.05.019>

Weber, E. H. (1978). *The sense of touch*. Academic Press for Experimental Psychology Society.

Whitehouse, J., & Meunier, H. (2020). An understanding of third-party friendships in a tolerant macaque. *Scientific Reports, 10*, 9777. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66407-w>

Wickham, H. (2009). *Ggplot2 : Elegant graphics for data analysis*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>

Wilson, M. L., Britton, N. F., & Franks, N. R. (2002). Chimpanzees and the mathematics of battle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 269*(1496), 1107-1112. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1926>

Wimmer, H., & Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs : Representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition, 13*(1), Article 1. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(83\)90004-5](https://doi.org/10.1016/0010-0277(83)90004-5)

Wood, J. N., Glynn, D. D., Phillips, B. C., & Hauser, M. D. (2007). The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates. *Science (New York, N.Y.), 317*(5843), 1402-1405. <https://doi.org/10.1126/science.1144663>

Woodward, A. L. (1998). Infants selectively encode the goal object of an actor's reach. *Cognition, 69*(1), 1-34. [https://doi.org/10.1016/S0010-0277\(98\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0010-0277(98)00058-4)

Woodward, A. L. (1999). Infants' ability to distinguish between purposeful and non-purposeful behaviors. *Infant Behavior & Development*, 22(2), 145-160.

[https://doi.org/10.1016/S0163-6383\(99\)00007-7](https://doi.org/10.1016/S0163-6383(99)00007-7)

Woodward, A. L., & Guajardo, J. J. (2002). Infants' understanding of the point gesture as an object-directed action. *Cognitive Development*, 17(1), 1061-1084.

[https://doi.org/10.1016/S0885-2014\(02\)00074-6](https://doi.org/10.1016/S0885-2014(02)00074-6)

Xu, F. (2011). Rational constructivism, statistical inference, and core cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 34(3), 151-152. <https://doi.org/10.1017/S0140525X10002724>

Xu, F., & Denison, S. (2009). Statistical inference and sensitivity to sampling in 11-month-old infants. *Cognition*, 112(1), 97-104. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.04.006>

Xu, F., & Garcia, V. (2008). Intuitive statistics by 8-month-old infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(13), 5012-5015.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0704450105>

Xu, F., & Spelke, E. S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, 74(1), B1-B11. [https://doi.org/10.1016/s0010-0277\(99\)00066-9](https://doi.org/10.1016/s0010-0277(99)00066-9)

Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(9), 3588-3592.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1108517109>

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080. <https://doi.org/10.1038/nature05852>

Zeiträg, C., Jensen, T. R., & Osvath, M. (2022). Gaze following : A socio-cognitive skill rooted in deep time. *Frontiers in Psychology*, 13.

<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2022.950935>

Résumé

Face aux variations de l'environnement, les animaux intègrent des informations via différents systèmes perceptifs, les conduisant à établir des représentations du monde. Ce projet de thèse vise à proposer de nouvelles solutions méthodologiques pour mieux comprendre ces représentations perceptives et leur attribution à autrui chez deux espèces de primates non humains : le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*) et le capucin brun (*Sapajus apella*). Une première partie étudie leur capacité à attribuer une fausse perception visuelle à autrui, à l'aide d'illusions optiques. Une seconde partie porte sur leur capacité à prendre en compte la perspective visuelle et les préférences d'autrui, lors de la formation d'inférences. Les résultats montrent que ces représentations perceptives varient selon les individus et les stimuli présentés, sans conclure sur leur capacité à attribuer une perception visuelle à autrui. Ce projet souligne le défi méthodologique de l'étude de la compréhension des représentations d'autrui chez les primates non humains.

Primates non humain, théorie de l'esprit, discrimination de taille, inférences statistiques

Résumé en anglais

Faced with environmental variations, animals integrate information through different perceptual systems, leading them to form representations of the world. This thesis project aims to propose new methodological solutions to better understand these perceptual representations and their attribution to others in two species of non-human primates: the Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*) and the brown capuchin (*Sapajus apella*). The first part examines their ability to attribute a false visual perception to others using optical illusions. The second part focuses on their capacity to consider others' visual perspective and preferences when making inferences. The results show that these perceptual representations vary depending on the individuals and the stimuli presented, without providing conclusive evidence of their ability to attribute visual perception to others. This project highlights the methodological challenge of studying the understanding of others' representations in non-human primates.

Non-human primates, Theory of mind, size discrimination, statistical inferences