N° d'ordre NNT : 2018LYSE2007

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Opérée au sein de

L'UNIVERSITÉ LUMIÈRE LYON 2

École Doctorale : ED 476 Neurosciences et Cognition

Discipline : Psychologie cognitive

Soutenue publiquement le 29 janvier 2018, par :

Samara DANEL

Cognition physique chez l'oiseau : générale ou adaptée ?

Devant le jury composé de :

François PELLGRINO, Directeur de recherche, C.N.R.S., Président

Angela BARTOLO, Professeure des universités, Université Lille III, Rapporteure

Francesco BONADONNA, Directeur de recherche, C.N.R.S., Rapporteur

François OSIURAK, Professeur des universités, Université Lumière Lyon 2, Directeur de thèse

Contrat de diffusion

Ce document est diffusé sous le contrat *Creative Commons* « Paternité – pas d'utilisation commerciale – pas de modification » : vous êtes libre de le reproduire, de le distribuer et de le communiquer au public à condition d'en mentionner le nom de l'auteur et de ne pas le modifier, le transformer, l'adapter ni l'utiliser à des fins commerciales.

Université Lumière Lyon II
Laboratoire d'Etude des Mécanismes Cognitifs (EMC), EA 3082
Institut Max Planck d'Ornithologie
Ecole Doctorale Neurosciences et Cognition

THESE

Présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur de l'Université de Lyon
Discipline : Psychologie cognitive (aviaire)

COGNITION PHYSIQUE CHEZ L'OISEAU : DOMAINE GENERAL OU ADAPTE ?

Par Samara DANEL
Soutenue publiquement le 29 janvier 2018

Composition du jury :

Angela BARTOLO	Professeure des universités, université Lille III	Rapporteur
Francesco BONADONNA	Directeur de recherche, CNRS	Rapporteur
François OSIURAK	Professeur des universités, université Lyon II	Directeur
François PELLEGRINO	Directeur de recherche, CNRS	Examinateur

à mes parents,

à mes oiseaux,



« Savons-nous bien si c'est réellement en vue de l'avenir que certains oiseaux font des provisions ? Savons-nous pourquoi telles espèces émigrent lorsque le pays qu'elles abandonnent leur offre encore une nourriture abondante ? Expliquons-nous mieux les modifications de formes, de structure qu'ils apportent dans la construction de leur nid ? [...] Des observations ultérieures pourront nous éclairer sur ces mystères apparents, et, en les niant, au moins en tant que mystères, nous invitons à de nouvelles recherches. Il est fort commode, mais en même temps indigne de l'intelligence humaine, de suppléer à un défaut de connaissance par l'idée de surnaturel; car, en admettant celui-ci, nous perdons la nature de vue ».

A. E. Brehm (1829-1884) Les oiseaux (du livre de mon grand-père, ornithologue amateur passionné, Claude Danel).

REMERCIEMENTS

J’aimerais tout d’abord remercier mon directeur de thèse, François Osiurak, pour sa gentillesse et son soutien. Merci pour ta disponibilité et pour nos discussions si enrichissantes en cognition animale. Tu as toujours respecté mon indépendance et tu m’as fait confiance. Je n’aurais jamais pu réaliser ma thèse dans de meilleures conditions, que sous ta direction.

I am grateful to Auguste von Bayern, for fulfilling my dream to study New Caledonian crows. I have acquired many skills in your lab, such as designing an experiment properly and caring for birds. I also learned under the supervision of my dearest friend Magdalena, how to use many tools in the lab's workshop in order to build apparatuses. Thank you for having been attentive to my remarks, and for the autonomy you gave me.

Je n’aurais jamais pu finir ma thèse sans toi, Seb. Tu m’as aidé, protégé et soutenu quand j’en avais tant besoin, et je ne l’oublierai jamais.

Je remercie mes parents et ma sœur jumelle pour me soutenir dans ma passion depuis toutes ces années. Une pensée pour ma grand-mère, qui a toujours cru en moi. Autodidacte, cultivée et indépendante, tu as affronté la guerre avec la force et la volonté de Psyché cherchant Eros. Cette « niaque », tu me l’as transmise de manière épigénétique quand, abhorrant l’école, je me suis soudainement mise à travailler en première STG. Mon bac technologique en poche et faisant fi des médisances, je suis rentrée à l’université pour faire de ma passion mon métier. J’ai adoré y apprendre en toute liberté et j’ai réussi à dompter ma peur de ne pas être à la hauteur, en appliquant ce que tu m’as toujours répété : « Quand on veut, on peut ! »

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE **13**

PARTIE THEORIQUE **17**

CHAPITRE I. L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ L'OISEAU **19**

QU'EST-CE QU'UN OUTIL ? 20

(1) L'emploi externe de l'outil 20

(2) L'intentionnalité 20

(3) Manipuler l'outil 21

(4) Orienter l'outil 23

LES FONCTIONS BIOLOGIQUES 23

Se reproduire 24

Se préserver 26

S'attribuer du confort ou l'améliorer 27

Se nourrir 28

Le cas particulier du corbeau calédonien 36

Résumé Article 1 38

CHAPITRE II. L'HYPOTHESE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE : GENERALE OU ADAPTEE ? **45**

HISTOIRE ET EVOLUTION 45

Un cerveau sans cortex 45

Naissance de l'hypothèse de l'intelligence sociale 46

La *qualité* des liens sociaux chez l'oiseau 49

ETUDIER L'ASPECT GENERAL VERSUS SPECIFIQUE DE LA COGNITION 53

CHAPITRE III. ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE **57**

ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE : L'UTILISATION D'OUTILS 58

Sur la définition de l'outil 58

Le nid : un comportement inné ? 60

L'outil ou le bec ? 65

ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE : LE TEST DE LA FICELLE 66

PARTIE EXPERIMENTALE **69**

CHAPITRE IV – DOMAINE SOCIAL I **71**

MODELE BIOLOGIQUE N°1 : LE PELICAN BLANC (*PELECANUS ONOCROTALUS*) 73

- ARTICLE 2 (PART I) EXPLORING COGNITIVE EVOLUTION WITH A COOPERATIVE HUNTER: THE GREAT WHITE PELICAN (*PELECANUS ONOCROTALUS*) 77

Abstract 78

Introduction 79

Methods 82

Results 84

MODELE BIOLOGIQUE N°2 : L'EUPLECTE VORABE (*EUPLECTES AFER AFER*) 87

- ARTICLE 3 YELLOW-CROWNED BISHOPS (*EUPLECTES AFER AFER*) ACQUIRE A NOVEL FORAGING BEHAVIOUR BY SOCIAL LEARNING 90

Abstract 91

Introduction 92

Methods 93

Results 96

Discussion 97

CHAPITRE V – DOMAINE PHYSIQUE II **101**

- ARTICLE 2 (PART II) EXPLORING COGNITIVE EVOLUTION WITH A COOPERATIVE HUNTER: THE GREAT WHITE PELICAN (*PELECANUS ONOCROTALUS*) 103

Methods 104

Results 108

Discussion 111

ARTICLE 4 - TOOLS FOR NESTS BUT NOT FOR FOOD: AN INVESTIGATION OF PROBLEM SOLVING IN WEAVERBIRDS (*PLOCEIDAE*) 116

Abstract 117

Introduction 118

Methods 120

Results 125

Discussion 127

MODELE BIOLOGIQUE N°3 : LE CALAO TERRESTRE (*BUCORVUS*) 132

- ARTICLE 5 - GROUND-HORNBILLS (*BUCORVUS*) SHOW MEANS-END UNDERSTANDING IN A HORIZONTAL TWO-STRING DISCRIMINATION TASK 135

Abstract 136

Introduction 137

Methods 138

Results 141

Discussion 143

MODELE BIOLOGIQUE N°4 : LES TOUCANS (*RAMPHASTIDAE*) 145

- ARTICLE 6 - INVESTIGATING SPONTANEOUS STRING-PULLING BEHAVIOUR IN TOUCANS 148

Abstract 149

Introduction 150

Methods 151

Results 154

Discussion 155

CHAPITRE VI. DISCUSSION GENERALE 159

SYNTHESE DES RESULTATS 160

LE DECLIN DE L'HYPOTHESE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE GENERALE 161

L'INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT 162

DES CONDITIONS SPECIFIQUES POUR SOUTENIR L'HYPOTHESE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE ADAPTEE ? 165

UNE THEORIE UNIFIEE DE L'EVOLUTION COGNITIVE : LE MODELE 168

PERSPECTIVES DE CONSERVATION 172

REFERENCES 175

ANNEXES 213

ANNEXE 1 215

ANNEXE 2 243

INTRODUCTION GENERALE

L'origine de l'intelligence a de tout temps intrigué et passionné les hommes. Depuis la parution de *L'origine des espèces,* en 1859, et la mise en désuétude progressive de l'échelle naturelle prônée par la plupart des scientifiques de l'époque, les études sur les animaux n'ont eu de cesse d'affluer. D'abord focalisées sur des espèces proches sur le plan phylogénétique, comme l'orang-outang *Pongo pygmaeus* ou le chimpanzé *Pan troglodytes*, ces recherches visaient à en savoir davantage sur l'Homme et son unicité.

Nous avons par exemple longtemps pensé être les seuls à utiliser des outils (Chappell, 2006). Aujourd'hui, cependant, cette faculté est recensée chez des êtres des plus singuliers, tels que la pieuvre veinée *Amphioctopus marginatus*, qui utilise et transporte la coque d'une noix de coco pour s'y réfugier (Finn, Tregenza et Norman, 2009), le crocodile des marais *Crocodylus palustris*, qui se sert de bâtons comme de leurres pour attirer les oiseaux d'eau (Dinets, Brueggen et Brueggen, 2013), ou encore, le crabe boxeur *Lybia edmondsoni*, qui agite des anémones pour se défendre des prédateurs (Karplus, Fiedler et Ramcharan, 1998). Chose inconcevable par le passé, le profane a maintenant pour habitude d'accueillir avec surprise et admiration ces découvertes.

Chez les oiseaux, contrairement à la plupart des groupes taxonomiques incluant notamment les trois précédemment cités, de nombreux cas d'utilisation d'outils ont été observés (Roelofs, 2010). L'ancêtre commun des oiseaux et des mammifères vivant il y a environ 300 millions d'années, cette capacité se serait développée indépendamment au cours de l'évolution (Emery et Clayton, 2004, 2005). Cette convergence évolutive aurait alors permis à des espèces très différentes de résoudre des problèmes socio-écologiques similaires. Dans ce cadre, étudier des espèces éloignées sur le plan phylogénétique mais possédant des traits comparables nous permet d'en savoir plus sur les facteurs responsables de l'évolution de la cognition[1], et de la nôtre en particulier (Emery et Clayton, 2004). En effet, une question qui ne fait toujours pas consensus porte sur l'aspect *général* ou *adapté* de la cognition.

Selon l'hypothèse de l'intelligence générale, les espèces les plus « intelligentes » peuvent réaliser toutes sortes d'opérations cognitives complexes et ce, de manière uniforme

[1]Par cognition, on entend « l'ensemble des mécanismes par lesquels les animaux acquièrent, traitent, stockent et agissent sur les informations de l'environnement, ce qui implique la mobilisation de processus cognitifs spécifiques tels que l'apprentissage, la perception, la mémoire, ou encore la prise de décision » (Shettleworth, 2001).

(Whiten et Byrne, 1997). Par exemple, un animal possédant une bonne mémoire est également capable d'apprendre plus rapidement, de planifier sur le long terme dans le temps, etc. A l'inverse, l'hypothèse de l'intelligence adaptée suppose que les animaux faisant face à des pressions écologiques particulières développent des capacités cognitives supérieures, mais spécifiques, d'un domaine donné (Barkow, Cosmides et Tooby, 1995).

Afin d'étudier la pertinence des prédictions de ces deux hypothèses, il est intéressant de les intégrer dans le cadre de l'hypothèse de l'intelligence sociale. Cette dernière suppose que le fait de vivre dans un groupe social complexe constitue le principal facteur responsable de l'évolution de la cognition (Humphrey, 1976; Jolly, 1966). L'idée principale est que les congénères, qui sont en compétition directe pour la nourriture et la reproduction, doivent coopérer pour assurer leur ascension dans la hiérarchie (Zuberbühler et Byrne, 2006). Ainsi, la nécessité de gérer des relations sociales complexes, comme par exemple le fait de créer des réseaux d'alliance afin d'évincer la femelle ou le mâle alpha, ou encore de se prémunir d'un conflit en trouvant des alliés, a pu représenter une pression de sélection clef sur les descendants des individus les plus aptes à se reproduire. Mais en quoi l'hypothèse de l'intelligence sociale nous permet-elle de mieux comprendre l'aspect (1) général ou (2) adapté de la cognition ?

(1) Car certaines règles cognitives, utilisées pour interagir de manière complexe avec le monde social (p. ex., le raisonnement causal, Emery et Clayton, 2004), auraient pu se généraliser à d'autres domaines. Le corbeau freux *Corvus frugilegus*, par exemple, qui est capable d'interagir de manière complexe avec ses congénères (domaine social), utilise et fabrique également des outils en laboratoire (domaine physique, Bird et Emery, 2009a, 2009b). Le principe est que, tel un *continuum*, les animaux qui possèdent des capacités sophistiquées en cognition sociale[2] sont également capables d'utiliser des outils.

(2) D'autres travaux soutiennent plutôt que ces règles relèvent de l'évolution de mécanismes cognitifs spécifiques du domaine social. Prenons comme exemple une espèce considérée comme sociale : le geai du Mexique *Aphelocoma ultramarina*. Bien que cet oiseau surpasse certaines espèces solitaires en cognition sociale, il n'est pas plus performant que ces dernières dans d'autres tâches cognitives (Bednekoff et Balda, 1996). De nombreuses études se sont focalisées sur l'évaluation des capacités cognitives chez les corvidés (p. ex., la pie *Pica pica*, le grand corbeau *Corvus corax*, le geai buissonnier *Aphelocoma californica*, cf.

[2]La cognition sociale correspond à l'ensemble des connaissances que l'on possède sur le monde social qui nous entoure, incluant notamment la capacité d'apprendre de ses congénères, de les reconnaître, ou encore de les manipuler (Adolphs, 2001).

revue de Taylor, 2014) et les psittacidés (p. ex., le gris du Gabon *Psittacus erithacus*, cf. revue de Pepperberg, 2006). Néanmoins, d'autres familles aviaires restent à ce jour non étudiées, laissant ce débat en suspens.

L'objectif général de ce travail de recherche est de contribuer à une meilleure compréhension des facteurs responsables de l'évolution de la cognition chez l'oiseau, grâce à l'étude de quatre modèles biologiques dans le domaine social d'une part (chapitre IV), et dans le domaine physique d'autre part (chapitre V). L'objectif premier vise à comparer deux espèces qui diffèrent sur le plan social, à savoir le pélican blanc *Pelecanus onocrotalus* et l'euplecte vorabé *Euplectes afer afer* (cf. Tableau 1). Le pélican blanc, monogame et fortement grégaire (Hoyo, Elliott, Sargatal et Cabot, 1992), est l'un des rares oiseaux à pratiquer la chasse en groupe synchronisée (Anderson, 1991; Din et Eltringham, 1974a). A l'inverse, l'euplecte est polygyne (c.-à-d., un mâle se reproduit avec plusieurs femelles, Craig, 1980), et sa grégarité ne semble lui profiter qu'en vertu des avantages primaires qui lui sont associés (p. ex., l'effet de dilution[3]).

Deux types de tests ont été donnés aux sujets : une tâche d'apprentissage social (domaine social), afin de s'assurer de la faculté des sujets à reproduire le comportement d'un congénère, et une tâche d'utilisation d'outils (domaine physique), évaluant leur capacité à se servir d'un objet pour obtenir une récompense alimentaire[4]. Selon les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale générale, le pélican devrait être capable d'imiter ses congénères, mais également d'utiliser des outils. Néanmoins, suivant les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale adaptée, le pélican devrait seulement réussir la tâche d'apprentissage social. L'euplecte, quant à lui, ne devrait pas pouvoir résoudre ces deux tâches.

A défaut de pouvoir étudier l'apprentissage social et l'utilisation d'outils chez d'autres espèces sociales, les calaos terrestres *Bucorvus* et les toucans *Ramphastidae* (cf. Tableau 1), le second objectif de cette recherche consiste à administrer un paradigme permettant d'apprécier le domaine physique : le test de la ficelle[4]. La tâche implique de tirer sur une ficelle afin d'obtenir une récompense alimentaire accrochée à son extrémité. Selon les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale générale, les calaos terrestres et les toucans devraient être capables de résoudre ce test, et inversement selon l'hypothèse de l'intelligence sociale adaptée. Avant de nous consacrer à l'étude des modèles biologiques dans la partie

[3]Les proies peuvent avoir avantage à se regrouper avec l'effet de diminuer, par simple effet de dilution, la chance pour chaque individu de se faire capturer (Danchin, Giraldeau et Cézilly, 2005).

[4]Se référer à l'Annexe 2 pour une présentation des tests expérimentaux sélectionnés, permettant d'étudier les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale dans le domaine physique et social.

expérimentale, nous nous attacherons à définir l'utilisation d'outils et à décrire ses fonctions biologiques chez différentes espèces aviaires. Dans un second temps, nous nous intéresserons à l'histoire de l'hypothèse de l'intelligence sociale, et à son évolution chez l'oiseau.

Tableau 1. Modèles biologiques et prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale générale et adaptée.

	Espèce	Système social	Nid	Prédictions HIS G	Prédictions HIS A
	*Pelecanus onocrotalus*	Chasse en groupe Monogamie		UO + AS	AS
	*Euplectes afer afer*	Grégaire Polygyne		/	/
	*Ramphastos*	Monogamie		TF	/
	*Bucorvus*	Elevage coopératif Monogamie		TF	/

Note. Hypothèse de l'Intelligence Sociale Générale = HIS G; Adaptée = HIS A. Utilisation d'Outils = UO; Test de la Ficelle = TF; Apprentissage Social = AS.

Enfin, l'écologie de l'espèce, trop souvent sous estimée, sera également abordée. En effet, il est probable que ce facteur puisse prédire la capacité des sujets à résoudre les tâches physiques utilisées. Dans le cas de l'utilisation d'outils, par exemple, l'intérêt sera porté sur un comportement fort ressemblant : la construction du nid. Contrairement aux pélicans blancs, aux calaos terrestres et aux toucans, le nid des euplectes fait partie des plus complexes du monde aviaire. Ces derniers *utilisant* et *fabriquant* des outils dans le but de construire leur nid, on pourrait alors prédire qu'ils soient également capables d'utiliser des outils dans un autre contexte, comme lors du fourragement. Cette approche écologique est complémentaire, et permet de mieux comprendre un comportement donné en s'intéressant à l'espèce dans sa *globalité.*

PARTIE THEORIQUE

CHAPITRE I.

L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ L'OISEAU

« Nous sommes en 1928… Dans la forêt humide de la Grande Terre, l'île principale de l'archipel néo-calédonien. Ici, un grand nombre des formations végétales n'a pas changé depuis plusieurs millions d'années, et rappelle les temps où les dinosaures prospéraient. C'est dans ce décor antédiluvien que Marc Le Goupils (1860-1942), homme politique français et fervent adorateur de la nature, avait pour habitude de venir se ressourcer. Il aimait écouter le jappement alterné des impassibles kagous huppés *Rhynochetos jubatus*, ces oiseaux particuliers qui écartent les ailes et hérissent leurs crêtes afin de se courtiser. Il appréciait également le grave et doux roucoulement du notou *Ducula goliath*, le plus gros pigeon arboricole au monde, et s'amusait à déceler les somnolentes roussettes rousses *Pteropus ornatus*, qui se balançaient au gré du vent dans la canopée. Mais ce jour là, Le Goupils n'allait pas vaquer à ses habituelles activités. Car, parmi les oiseaux peuplant la forêt calédonienne, il en est un qu'il faut d'abord apprendre à observer… Alors qu'il avait trouvé un candélabre *Cerberiopsis candelabra*, cet arbre ramifié qui a la particularité de donner une seule fois des fruits avant de mourir, son attention fut attirée par le comportement étrange d'un oiseau noir ébène, ressemblant fortement à notre corneille noire européenne *Corvus corone*. Ce volatile s'attardait sur le tronc d'un arbre de Bancoulier *Aleurites moluccana*, et réalisait avec sa tête d'étranges mouvements d'avant en arrière. Intrigué par ce « drôle d'oiseau », et désireux d'en savoir plus à son sujet, Le Gouplis s'approcha discrètement. Soudain, médusé, il se rendit compte que la bête tenait dans son bec un outil pour sonder l'intérieur d'une des cavités du tronc, dont il finit par déloger une larve de coléoptère qui s'y était réfugiée ! Marc Le Goupils fut le premier Français à observer l'utilisation d'outils par ce curieux corvidé, connu aujourd'hui sous le nom de corbeau calédonien *Corvus moneduloides*. On ne peut qu'imaginer sa stupéfaction, lorsqu'il observa qu'une telle capacité était également présente chez un oiseau… ».

Samara Danel, Des oiseaux bricolos, L'Oiseau Magazine, n°126, 40-50.

Il est certain que toute personne, à la place de Le Goupils, aurait reconnu qu'elle se trouvait face à un oiseau utilisant un outil. A première vue facilement reconnaissable, la tâche n'en est cependant pas si aisée, surtout lorsque l'on sait aujourd'hui que plus de trente familles aviaires utilisent des outils en milieu sauvage et en captivité.
Il semble ainsi important de se mettre d'accord sur une définition scientifique adéquate de l'utilisation d'outils, et de justifier les critères nécessaires à son attribution. C'est ce à quoi nous nous intéresserons dans la première partie de ce chapitre. Dans la deuxième partie, nous décrirons les principales fonctions biologiques de ce comportement chez l'oiseau.

QU'EST-CE QU'UN OUTIL ?

Dans cette étude, nous nous accorderons sur le fait que l'utilisation d'outils correspond à « **l'emploi externe (1)** d'un objet environnemental non attaché ou attaché mais manipulable, **afin d'altérer (2)** plus efficacement la forme, la position ou la condition d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même, quand l'utilisateur **tient et manipule directement l'outil (3)** avant ou durant son utilisation, et est responsable de **son orientation propre et efficiente (4)** » (Shumaker, Walkup et Beck, 2011).

(1) L'emploi externe de l'outil

Il est à noter qu'un outil ne peut pas faire partie du corps de l'utilisateur. Nous pouvons par exemple citer le comportement de défense du goéland *Larus*, qui défèque sur les intrus pénétrant au sein de la colonie (Roelofs, 2010). Un outil ne peut pas non plus être employé de manière interne, comme lorsqu'un grand corbeau avale du gravier pour faciliter la digestion des céréales (Soler, Soler et Martinez, 1993), ou qu'un grand singe ingère des plantes médicinales lors d'une indisposition gastro-intestinale (Huffman, 1997).

(2) L'intentionnalité

Le fait d'avoir un comportement dirigé vers un but fait partie inhérente de la définition d'un objet comme outil. Par exemple, un pigeon ramier *Columba palumbus* poursuivi par un chasseur et qui, se réfugiant dans un arbre, casse, sous l'impulsion du choc, des branches qui tombent alors sur l'harceleur, n'est pas un utilisateur d'outils puisque l'action est accidentelle. A l'inverse, le grand corbeau qui se saisit de pierres et les fait tomber à plusieurs reprises sur les scientifiques se rapprochant trop près de son nid, utilise les pierres comme des outils

(Janes, 1976). Ainsi, un objet ne peut être considéré comme un outil que s'il est utilisé *intentionnellement* pour atteindre un but (Proffitt *et al.*, 2016).

Nous devons toutefois veiller à rester prudents, car l'intention n'implique pas obligatoirement la mobilisation de processus cognitifs complexes (p. ex., la « conscience »). Enfin, l'intentionnalité est le seul critère qui distingue l'utilisation d'outils de la simple manipulation d'objet ou du jeu, où il arrive qu'un objet puisse accessoirement être altéré.

(3) Manipuler l'outil

Qu'un outil se doive d'être utilisé de manière externe et intentionnelle semble tout à fait intuitif du point de vue de l'observateur. Néanmoins, l'exercice se complique lorsque l'on doit prendre en compte un second critère, lui aussi nécessaire pour qu'un objet donné soit considéré comme un outil : sa manipulation. Par exemple, le corbeau calédonien lançant une noix de Bancoul *Aleurites moluccana* sur un rocher utilise ce dernier non pas comme un outil, mais plutôt comme un proto-outil (Rutz *et al.*, 2010). Selon Parker et Gibson (1977), l'utilisation d'un proto-outil, qui n'est pas moins complexe sur le plan cognitif que l'utilisation d'outils, se définit comme l'altération d'un objet détaché de l'environnement (c.-à-d., la noix) qui est par la suite utilisé sur ou contre un substrat fixe non manipulé (c.-à-d., le rocher : le proto-outil, Parker et Gibson, 1977, Figure 1).



Figure 1. Utilisation d'un proto-outil par la pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*. Cette espèce empale ses proies sur les épines des branches afin de se constituer un « garde-manger ». Ici, l'oiseau n'utilise pas un outil, car l'épine n'est pas manipulée dans son entièreté © D. Yakubovitch.

Chez l'oiseau, de nombreuses espèces se servent de proto-outils (a) avant ou (b) durant leur utilisation proprement dite. (a) Le jardinier satiné *Ptilonorhynchus violaceus*, par

exemple, se sert de son berceau nuptial comme d'un proto-outil pour attirer une partenaire sexuelle potentielle (Shumaker *et al.*, 2011). (b) La grive musicienne *Turdus philomelos*, quant à elle, jette des escargots sur une pierre afin de les briser (Henty, 1986).

A l'inverse, un outil est *tenu et manipulé* (a) avant ou (b) durant son utilisation. (a) La loutre de mer *Enhydra lutris* par exemple, qui tient son enclume (une pierre plate) sur le ventre en la manipulant de telle sorte qu'elle puisse par la suite y casser la coque du mollusque qu'elle vient de pêcher, se sert de l'enclume comme d'un outil (Fujii, Ralls et Tinker, 2014). Un congénère peut également être considéré comme un outil. Par exemple, un chimpanzé montant sur les épaules d'un de ses compagnons afin d'atteindre une banane suspendue dans la volière n'utilisera pas ce dernier comme un outil s'il est assis juste au-dessous de la nourriture. Par contre, si le chimpanzé va chercher son congénère en le poussant ou en le tirant (c'est-à-dire, en le *manipulant*) dans une position propre sous la récompense, alors il utilise son compagnon comme un outil. (b) Egalement, le vautour percnoptère *Neophron percnopterus* manipule et jette son outil sur l'œuf, et non pas le contraire, répondant ainsi aux critères de l'utilisation d'outils (van Lawick-Goodall et van Lawick-Goodall, 1966, Figure 2).



Figure 2. Un vautour percnoptère utilise une pierre pour casser la coquille d'un œuf d'autruche *Struthio camelus* © CBH.

Ainsi, la manipulation est une condition *sine qua non* de l'utilisation « véritable » d'outils. Si les substrats sur lesquels sont jetées les proies ou encore le berceau nuptial des jardiniers étaient considérés comme des outils, alors ce comportement deviendrait rapidement insaisissable. En

effet, tout objet de l'environnement pourrait être considéré comme un outil : le sol sur lequel on marche, le mur sur lequel on grimpe, etc. Cette distinction est certes subtile, mais fondamentale pour une meilleure compréhension du comportement (Shumaker *et al.*, 2011).

(4) Orienter l'outil

Un oiseau tirant sur une ficelle pour obtenir de la nourriture accrochée à son extrémité ou un rat pressant sur un levier représentent des actions, certes qui impliquent la manipulation d'un objet, mais qui ne rentrent pas dans le cadre de l'utilisation d'outils (Jacobs et Osvath, 2015). Dans le test de la ficelle par exemple, certaines espèces reconnaissent la relation causale qui existe entre la ficelle et la nourriture néanmoins, pour que le comportement soit considéré comme de l'utilisation d'outils, l'animal doit *produire* - et pas seulement reconnaître – la connexion entre l'outil et la récompense (Beck, 1967; Heinrich et Bugnyar, 2005; Schuck-Paim, Borsari et Ottoni, 2009).

La définition de l'utilisation d'outils est opérationnelle, libre de toute considération cognitive et d'inférences mentales non observables. Par conséquent, la majorité des espèces animales étudiées n'utilise pas *véritablement* d'outils, et seulement quelques espèces en font l'usage quotidiennement. Cependant, dû à notre effort d'observation et à la facilité avec laquelle il est possible d'entrevoir les oiseaux dans leur environnement, les articles faisant référence à l'utilisation d'outils sont nombreux et remplissent différentes fonctions biologiques, ce que nous décrirons dans la prochaine section.

LES FONCTIONS BIOLOGIQUES

Il existe une myriade de formes d'utilisation d'outils dans le règne animal. Pour faciliter leur compréhension, il est plus aisé de les classer au sein de catégories fonctionnelles. Ainsi, certains auteurs établissent une fonction donnée suivant son aspect physique (p. ex., étendre l'atteinte de l'utilisateur, amplifier la force mécanique, etc.) en caractérisant notamment différents modes moteurs (p. ex., insérer, essuyer, etc.).

Cependant, cette méthode est uniquement pertinente lorsque l'on cherche à recenser les types d'utilisation d'outils chez l'ensemble des espèces animales dont les traits morphologiques, comportementaux et d'histoire de vie, diffèrent considérablement (Shumaker *et al.,* 2011). Comme nous nous sommes exclusivement intéressés à l'étude du règne aviaire, notre catégorisation fonctionnelle ne peut faire l'objet d'un biais taxonomique. C'est pourquoi nous avons préféré décrire les comportements d'utilisation d'outils suivant

leur aspect, non pas physique, mais plutôt biologique (p. ex., la reproduction, le fourragement, etc.).

Se reproduire

Chez un grand nombre d'oiseaux, les mâles (et dans très peu de cas les femelles) présentent de la nourriture, du matériel de nid ou des objets, afin d'inciter un congénère potentiel à coopérer ou à s'apparier durant la parade nuptiale, la construction du nid, ou encore l'incubation (Lack, 1940; Moreno, Soler, Møller et Linden, 1994).

Durant la saison de reproduction, des oiseaux jardiniers appartenant aux genres *Sriculus, Ptilonorhynchus* et *Chlamydera*, présentent des objets à une femelle afin de l'attirer : on dit qu'elle est *appâtée* (Shumaker *et al.*, 2011). Les jardiniers construisent non pas un nid, mais un berceau nuptial, servant exclusivement à attirer les femelles durant la saison de reproduction (Borgia, Kaatz et Condit, 1987). Ce dernier n'a pas d'égal dans le monde animal. L'*avenue* (c.-à-d., le berceau) du jardinier satiné, par exemple, est formée de deux murs verticaux composés de bâtons et s'ouvrant sur une aire de « spectacle », où le mâle dispose ses décorations (Figure 3).



Figure 3. Le berceau nuptial du jardinier satiné et un représentant mâle de l'espèce. La variété des objets utilisés, qu'ils soient d'origine naturelle ou humaine (ici, des pailles et des bouchons en plastique bleus), témoigne d'une certaine flexibilité comportementale © BMJ.

Cet oiseau sélectionne préférentiellement des objets de couleur bleue (les objets de couleur rouge étant les moins appréciés), qu'il agence de manière spécifique autour de son berceau et qu'il jette en l'air ou sur la femelle lors de la parade nuptiale. Il est d'ailleurs le seul animal connu pour tuer dans un but non alimentaire, en chassant des insectes aux couleurs irisées qu'il accumule devant son berceau (p. ex., les ailes de *Cicadidae*, Borgia, 1985).

Chez cette espèce, certains mâles fabriquent un outil pour peindre leur berceau nuptial, en agrégeant des fragments d'écorce de bois afin de former un « paquet » ovoïde (env. 6-10 mm de longueur, 4 mm d'épaisseur, Frith, Frith et Barnes, 2004; Marshall, 1954). Ce dernier est par la suite imbibé d'une solution liquide qui s'obtient par mastication (p. ex., pulpe de fruit, herbe, boue, charbon de bois, Marshall, 1954), et est gardé dans le berceau pour sa réutilisation. La fonction exacte de cet outil ne fit pas tout de suite l'unanimité. Au départ, les chercheurs supposaient qu'il était utilisé comme une « brosse » pour appliquer le mélange sur la construction (Chaffer, 1930). Aujourd'hui cependant, il est plus vraisemblable que sa capacité d'absorption permette une meilleure rétention de la solution, surtout lorsque l'oiseau positionne sa tête de manière oblique (Chaffer, 1930; Gannon, 1930). En effet, cet outil fonctionnerait plutôt comme un bouchon, en bloquant l'ouverture du bec afin que la solution se répande harmonieusement de chaque côté du berceau (Chisholm, 1971; van Lawick-Goodall, 1970). En cela, le bouchon fait office de méta-outil, car il améliore l'*efficacité* de la peinture du berceau (Taylor, Hunt, Holzhaider et Gray, 2007).

La peinture est elle aussi considérée comme un outil qui, utilisée simultanément avec le paquet d'écorces, font office d'outils composites, c'est-à-dire d'outils utilisés différemment pour atteindre un même résultat, et où le premier outil n'est pas utilisé pour fabriquer le second (Carvalho, Biro, McGrew et Matsuzawa, 2009). Par ailleurs, Frith et Frith (2004) ont noté que la présence de peinture fraîche sur le berceau pourrait renseigner la femelle sur son entretien quotidien, mais également sur la qualité de son propriétaire. Le berceau lui-même, cependant, n'est pas considéré comme un outil mais plutôt comme un proto-outil ou une construction (Shumaker *et al.*, 2011).

Les jardiniers ne sont pas les seuls à utiliser des outils pour attirer les femelles. Avant la ponte, le rolle violet *Eurystomus glaucurus* dispose des objets variés (p. ex., coquilles, pierres, fragments de plastique ou de verre, papier d'aluminium) à l'intérieur de son nid (Nakamura et Tabata, 1988). Lorsque, expérimentalement, des objets lui sont fournis, l'oiseau s'en empare et les dispose dans son nid, le pic d'enlèvement correspondant généralement au pic des copulations (bien qu'il arrive parfois que les objets soient avalés par les oisillons). A l'instar

du rolle violet, le guêpier arc-en-ciel *Merops ornatus* creuse des nids-terriers dans le sable (parfois en s'aidant d'un bâton comme d'un second outil, Chisholm, 1971) qu'il décore avec des objets manufacturés par l'Homme. Enfin, afin d'attirer une femelle, le cacatoès à bec noir *Probosciger aterrimus* fabrique un instrument en bois pour frapper un tronc d'arbre dont il se sert comme caisse de résonnance (Gray *et al.*, 2001).

Se préserver

Certains oiseaux utilisent des outils dans le but de se camoufler. Lorsqu'il se sent menacé, le bec-en-ciseaux noir *Rynchops niger* creuse un trou pour se cacher en répartissant du sable sur son dos (Hays et Donaldson, 1970). La sittelle à poitrine blanche *Sitta carolinensis*, quant à elle, présente un comportement particulier appelé « le balayage du bec » (Kilham, 1968, 1971). Cet oiseau tient des insectes écrasés dans son bec avec lesquels il essuie l'intérieur et l'extérieur de son nid. Ces insectes (p. ex., le scarabée *Meloe angusticollis*) sécrètent un fluide huileux et odorant lorsqu'ils sont manipulés (Pravosudov et Grubb, 1993). Kilham (1968, 1971) affirma que cette senteur pourrait ainsi servir à dissuader les prédateurs potentiels de pénétrer dans le nid (p. ex., les écureuils *Sciuridae*).

Chez les rapaces et les corvidés, les outils sont souvent utilisés pour se défendre par l'intermédiaire de comportements agonistiques. Des espèces telles que le balbuzard pêcheur *Pandion haliaetus*, la buse rouilleuse *Buteo regalis* ou encore le grand corbeau, jettent des pierres sur les humains ou les congénères s'approchant trop près de leur nid (Blair, 1981; Janes, 1976; Roche, 1996). Ce comportement est flexible, car il n'implique pas l'utilisation spécifique d'un seul type d'outils (p. ex., des pierres, mais aussi d'autres matériaux comme des bâtons).

D'autres espèces, plus distantes sur le plan phylogénétique, utilisent également des outils pour se prémunir des prédateurs. On peut citer le cas du cacatoès à huppe jaune *Cacatua galerita*, qui lance des branches sur les milans des chauves-souris *Macheiramphus alcinus* (Finch, 1982), ou encore le talégalle de Latham *Alectura lathami* qui, avec une grande précision, jette à l'aide de ses pattes du sable, des pierres ou des débris, sur les prédateurs à sa poursuite (p. ex. le varan bigarré *Varanus varius*, Dow, 1980).

Pour certains chercheurs, ce comportement de défense peut parfois donner lieu à un *déplacement*, en exprimant la « haine » ou la « frustration ». Par exemple, en vue de faire partir une mouette atricille *Leucophaeus atricilla* qui incubait ses œufs, une corneille de rivage *Corvus ossifragus* lança à son encontre les tiges de plantes marécageuses (Montevecchi, 1978).

Les oiseaux peuvent aussi lancer des objets sur leurs congénères pour attirer leur attention ou « jouer ». Ici encore, ce comportement est assez répandu chez les corvidés. En milieu sauvage, des chercheurs ont par exemple observé une corneille d'Amérique *Corvus brachyrhynchos* lancer des pétales de fleurs sur son partenaire sexuel qui se trouvait sur une branche inférieure (Caffrey, 2000).

Afin d'amplifier la force mécanique de l'utilisateur, l'outil peut aussi être manipulé pour agir tel une « arme » par son détenteur. A ce jour, le seul cas documenté décrit l'interaction agonistique entre un geai de Steller *Cyanocitta stelleri* et une corneille d'Amérique sur une plateforme de nourrissage. Balda *et al.* (2007) ont en effet observé un geai se servir d'un bâton contre une corneille avec laquelle il était en compétition pour de la nourriture. Après avoir essayé, et ce à plusieurs reprises, de chasser la corneille de la plateforme, le geai détacha un bâton d'un buisson et s'élança vers la corneille en pointant vers elle l'extrémité de l'outil. Le geai réussit alors à pousser la corneille avec le bâton, mais cette dernière se jeta sur le geai qui lâcha l'outil. La corneille ramassa alors le bâton et s'avança brusquement vers le geai qui s'envola, suivit par la corneille qui continua à le pourchasser avec l'outil.

S'attribuer du confort ou l'améliorer

Chez l'oiseau, le toilettage est une activité nécessaire, voir indispensable, qui requiert généralement qu'il y alloue un temps conséquent. Lorsque les attributs morphologiques d'une espèce ne lui permettent pas de remplir cette fonction de manière appropriée, il arrive qu'elle puisse utiliser un ou plusieurs objets pour atteindre une zone de son corps difficile d'accès. En captivité, cette utilisation s'observe le plus souvent chez les cacatoès et les perroquets, bien qu'un usage trop fréquent puisse parfois indiquer un comportement stéréotypé (Roelofs, 2010). Le cacatoès corella *Cacatua sanguinea* utilise à cet effet toutes sortes d'objets allongés tels que des bâtons, des fils de fer, des plumes ou des cuillères pour se gratter (Boswall, 1983; Smith, 1970, 1971). On peut également recenser ce comportement chez d'autres familles aviaires comme les corvidés ou les phalacrocoracidés. Chez ces derniers, un cormoran à aigrettes *Phalacrocorax auritus* fut une fois observé en train d'appliquer l'extrémité d'une plume sur sa glande uropygienne, afin d'enduire ses ailes du liquide sébacé (Meyerriecks, 1972).

Un autre comportement, plus rarement recensé, concerne l'utilisation du feu pour se toiletter. Burton (1959) observa par exemple un corbeau freux qui avait pour habitude de se poser près des flammes pour appliquer de la braise sur ses plumes (rappelant le mythe du Phoenix qui renaît de ses cendres). D'autres corbeaux freux et des geais des chênes *Garrulus*

glandarius furent aussi observés en train de se servir d'allumettes en feu pour se toiletter (en s'emparant des petits bâtonnets déjà allumés par leur maître et en y passant l'extrémité sur leurs plumes).

Il arrive également que les oiseaux utilisent des outils pour s'essuyer. Après avoir nourri ses petits, une femelle hibou strié *Pseudoscops clamator* essuya les résidus de nourriture qu'elle avait sur le corps avec des herbes sèches (Goodman et Fisk, 1973). On peut aussi citer le cas d'un léiothrix jaune *Leiothrix luthea*, qui se servait de feuilles vertes (Boswall, 1978), ou encore celui d'une grue du Canada *Grus canadensis* qui utilisait fréquemment « une serviette » après s'être baignée (Bartlett et Bartlett, 1973).

Enfin, les oiseaux utilisent des « pesticides naturels », en se posant volontairement sur une fourmilière afin d'exciter les fourmis qui vont se faufiler dans leur plumage et attaquer tous les parasites dont ils sont couverts. Ce comportement, qualifié par le terme anglais *anting*, est pratiqué par plus de 200 espèces aviaires (Bentley-Condit et Smith, 2010; Burton, 1959; Chisholm, 1959; Craig, 1999; Lozano, 1998; McAtee, 1938; Potter, 1970; Rajchard, 2008; Weldon, 2004).

La définition de ce phénomène, son occurrence et sa fonction, ont été largement discutées par les chercheurs (Osborn, 1998). Le véritable *anting* implique l'utilisation spécifique des fourmis comme « outils », alors que le *anting* avec substituts peut comporter toutes sortes d'éléments naturels et/ou artificiels (p. ex., des scarabées, des chenilles, des oignons, des mégots de cigarettes, des boules de naphtaline, Simmons, 1966). Ces deux types de *anting* répondent aux critères de la définition de Shumaker *et al.,* (2011), et sont donc considérés comme de l'utilisation d'outils.

Une autre distinction est faite entre le *anting* actif, dans lequel l'oiseau ramasse des fourmis pour les mettre sur son plumage, et le *anting* passif, qui implique plutôt qu'il se pose près d'une fourmilière (Potter, 1970; Simmons, 1966; Weldon, 2004; Whitaker, 1957). Dans ce cas de figure, cependant, seul le *anting* actif est considéré comme de l'utilisation d'outils.

Se nourrir

Amplifier la force mécanique

De nombreuses espèces aviaires utilisent des outils dans ce cadre, la plus connue étant sans conteste le vautour percnoptère. Sur le sol, et généralement à un mètre environ d'un œuf d'autruche, ce vautour choisit une pierre, qu'il tient dans son bec le cou tendu en position

dorsiflexe afin de l'élever de manière maximale, et la jette sur l'œuf (van Lawick-Goodall, 1970). Ce dernier se brise généralement suite à la répétition de quatre à douze coups sur des périodes de deux à huit minutes, avec une précision estimée à 50% (Shumaker *et al.*, 2011). Pour certains chercheurs, ce comportement n'est pas universel, car des individus ne jettent pas de pierres sur les œufs lorsque l'opportunité leur est donnée (Mayaud, 1983). D'autres ont également supposé que l'apprentissage social était important dans l'acquisition de l'utilisation d'outils (Thouless, Fanshawe et Bertram, 1989; Veselovsky, 1970), bien que des sujets naïfs soient capables de jeter spontanément des pierres sur des œufs (Thouless *et al.*, 1989). Selon certains auteurs, ce comportement dérive probablement de l'utilisation d'un proto-outil (c.-à-d., de petits œufs jetés sur le sol, l'action étant similaire), car le vautour percnoptère sélectionne le poids et la forme de ses pierres (p. ex. rondes et d'environ 46 g; Thouless *et al.*, 1989).

Ce comportement est aussi présent chez des espèces moins connues comme le courlis d'Alaska *Numenius tahitiensis*, qui jette des morceaux de corail sur les œufs d'albatros *Diomedeidae* (Marks et Hall, 1992), ou encore le corbicrave leucoptère *Corcorax melanorhamphos*, qui jette des bivalves unionidés *Velesunio ambiguus* sur d'autres moules pour les casser (Hobbs, 1971).

Chez les rapaces, le milan à plastron *Hamirostra melanosternon* jette toutes sortes d'objets solides (p. ex., une pierre) en vol mais également à terre afin de briser les œufs d'oiseaux nichant à même le sol, tels l'émeu *Dromaius novaehollandiae,* la grue brolga *Antigone rubicunda,* ou encore l'outarde d'Australie *Ardeotis australis* (Moriarty, 1972). Dans une expérience de Aumann (1990), un individu captif jeta des pierres sur des œufs de poules domestiques. Dans les deux derniers essais, les œufs furent remplacés par un poulet mort. Là encore, le milan jeta des pierres sur le cadavre avant de le consommer. Le sujet était sélectif, car il préférait utiliser des pierres de 40 grammes.

Un autre rapace, le milan noir *Milvus migrans*, présente un comportement des plus singuliers. Bien qu'il n'existe pas encore de rapport scientifique complet, des chercheurs ont rapporté les témoignages d'indigènes australiens décrivant comment certains individus utilisaient des bâtons enflammés après les avoir ramassé sur des zones ravagées par des feux de garrigues : ces oiseaux emportaient les bâtons et les faisaient tomber sur l'herbe sèche afin de se nourrir des proies qui fuyaient (Lockwood, 1963).

Contrôler les liquides

En milieu sauvage, la cigogne blanche *Ciconia ciconia* se sert d'une mousse végétale humide qu'elle essore à l'aide de son bec pour abreuver ses petits (Lefebvre, Nikolakakis et Boire, 2002). Ce comportement répond aux critères de la définition de l'utilisation d'outils de Shumaker *et al.* (2011). Néanmoins, il ne doit pas être confondu avec celui du ganga cata *Pterocles alchata*, qui utilise, non pas un outil, mais une adaptation morphologique unique à la vie désertique pour abreuver ses poussins non encore aptes au vol. Chez cette espèce, le mâle imbibe les plumes de sa poitrine dans un cours d'eau qui, grâce à l'extension spécifique des barbules, permettent de retenir 25 à 40 ml d'eau (Cade et Maclean, 1967; MacLean, 1983).

En captivité, un geai bleu *Cyanocitta cristata* fit tomber des morceaux de nourriture et des déchets dans son abreuvoir quand le niveau d'eau était trop bas (Judd, 1975). Reid (1982), également, observa à plusieurs occasions un corbeau freux insérer un bouchon dans la canalisation d'eau située sur le sol de sa volière, créant ainsi une petite mare lui permettant de boire et de se baigner. Quand six bouchons lui furent donnés, le sujet se montra sélectif en utilisant préférentiellement les bouchons les plus proches de la canalisation.

Les liquides permettent aussi d'obtenir de la nourriture grâce au principe d'adhésion. Le geai bleu par exemple, trempe des morceaux de papier dans de l'eau afin d'essuyer et de récupérer les restes alimentaires de sa mangeoire, qui *adhérent* au papier (Jones et Kamil, 1973). La mésange nonette *Poecile palustris* utilise à cet effet des « autocollants » en papier (Clayton et Jollife, 1996).

Plus de trente espèces aviaires ont été observées tremper leur nourriture dans de l'eau avant de l'ingérer. Ce comportement aurait par exemple pour fonction de lubrifier la cavité buccale afin de faciliter l'avalement des proies (Morand-Ferron, Veillette et Lefebvre, 2006), ou de rendre les aliments plus « agréables » à la consommation (observation chez des quiscales merles *Quiscalus lugubris*, Morand-Ferron, Lefebvre, Reader, Sol et Elvin, 2004).

Néanmoins, les morceaux de nourriture sont considérés comme des outils lorsqu'ils sont manipulés pour *absorber* un liquide (la nourriture sèche agissant comme une sorte « d'éponge », Morand-Ferron *et al.*, 2004). C'est par exemple le cas d'un ictéridé, le quiscale de Brewer *Euphagus cyanocephalus,* qui trempe les sauterelles dans de l'eau avant de les apporter à ses petits (Koening, 1985). De manière similaire, le mâle pic des saguaros *Melanerpes uropygialis* se munit d'un morceau d'écorce, qu'il plonge dans le miel avant de le transporter au nid (Antevs, 1948).

Les psittacidés (Pepperberg et Shive, 2001; Smith, 1971), les cacatuidés et les corvidés (Shumaker *et al.*, 2011), utilisent aussi des objets pour transporter des liquides. Chez les derniers par exemple, une corneille d'Amérique captive utilisait un de ses jouets, une coupelle en plastique, pour arroser sa nourriture (Shumaker *et al.*, 2011). Une partie du régime alimentaire de l'oiseau consistait en une sorte de mixture sèche, qui était volontairement humidifiée pour la rendre plus « agréable » à la consommation. Lorsque les assistants du laboratoire oubliaient ce procédé, la corneille plongeait alors spontanément sa coupelle en plastique dans l'eau, la portait jusqu'à sa gamelle de nourriture se trouvant à plusieurs mètres de distance, et y vidait son contenu. Si, dans les essais suivants, la coupelle se renversait lors du transport, l'oiseau retournait à l'abreuvoir pour la remplir de nouveau plutôt que de continuer le comportement initié.

Etendre l'atteinte de l'utilisateur

L'utilisation d'un outil comme appât

A un moment donné dans l'espace et dans le temps, les affordances locomotrices de l'environnement d'un animal ainsi que ses structures morphologiques de préhension (leur forme et leur longueur), l'empêche d'atteindre un stimulus particulier. En ayant la capacité de se mouvoir et d'interagir avec leur milieu, certaines espèces utilisent des outils pour *étendre l'atteinte* entre elles et un objet donné. Ce mode d'utilisation est le plus communément employé chez les oiseaux.

La pêche à l'appât est un des cas les plus célèbres, et consiste en l'utilisation d'un leurre pour attirer une proie (Davis et Zickefoose, 1998). Cette technique de pêche s'avère être très utile pour son utilisateur, lorsque l'objet motivationnel (la proie) est animé et autrement réticent à approcher. Elle peut être *passive*, lorsque l'oiseau guette une proie près d'un appât qui a été placé sur la surface de l'eau par un autre agent (p. ex., un humain ayant jeté un morceau de pain), ou *active*, lorsque l'appât est *manipulé* par son utilisateur (Davis et Zickefoose, 1998). Seule la pêche à l'appât dans sa forme active rentre dans le cadre de la définition de l'utilisation d'outils (Shumaker *et al.,* 2011). Ses représentants les plus connus sont sans conteste le héron vert *Butorides virescens* et le héron strié *Butorides striata* (Lovell, 1958, Figure 4).



Figure 4. L'utilisation d'un appât (un morceau de pain) par un héron vert. L'oiseau est accroupi et immobile pour ne pas être visible par ses proies © Irina Gershman.

Les chercheurs notent cependant que ces deux espèces diffèrent quant au choix des appâts sélectionnés. En effet, le héron strié utiliserait une plus grande variété de leurres (p. ex., des feuilles, des insectes, des fleurs, des bâtons, des plumes etc., Foxall et Drury, 1987; Preston, Moseley et Moseley, 1986; Robinson, 1994; Walsh, Grunewald et Grunewald, 1985; Wood, 1986) que son cousin (Higuchi, 1986, 1988a). Généralement, ces hérons rassemblent du pain et le portent à l'endroit d'utilisation, tout en supplantant les autres oiseaux qui essayent de manger ou de dérober l'appât. Lorsque le poisson remonte à la surface mais que le héron n'a pas pu l'attraper, le morceau de pain est discrètement replacé à l'endroit où la proie est apparue (il en est de même lorsque le pain est emporté par le courant). Si un poisson beaucoup trop gros pour être attrapé est attiré à la surface, le héron enlève aussitôt l'appât pour qu'il ne soit pas mangé. Ce comportement de pêche est bien établi dans le répertoire comportemental de ces deux espèces, et son utilisation est classifiée d'*habituelle* (Norris, 1975; Sisson, 1974). En outre, il pourrait être acquis culturellement et nécessiter un apprentissage social, car les membres d'une même espèce ne présentent pas tous ce comportement (Higuchi, 1988b). Les juvéniles, par exemple, réussissent rarement à attraper des proies avec cette technique, soit parce qu'ils ne s'accroupissent pas après avoir posé l'appât (étant ainsi visibles par leurs proies), soit parce qu'ils utilisent des appâts bien trop grands.

Mais les hérons ne sont pas les seuls à se servir d'appâts pour se nourrir : ce comportement peut également s'observer en France chez le goéland brun *Larus fuscus* (Sinclair, 1984), le goéland argenté *Larus argentatus* (Henry et Aznar, 2006), le bihoreau gris *Nycticorax nycticorax* (McCullough et Beasley, 1996; Riehl, 2001), le crabier chevelu *Ardeola ralloides* (Prytherch, 1980), le milan noir *Milvus migrans* (Roberts, 1982), mais aussi chez des espèces plus atypiques comme le caurale soleil *Eurypyga helias* (Boswall, 1977), le martin-pêcheur pie *Ceryle rudis* (Boswall, 1983), ou encore, le héron goliath *Ardea goliath* (Hunter, Calhoun et Wilcove, 2004). Certains chercheurs s'accordent sur le fait que la pratique d'une transaction alimentaire (c.-à-d., d'un « troc ») lors de l'interaction entre un animal et un expérimentateur humain représente aussi une forme d'utilisation d'outils, car l'animal *appâte* l'humain avec un objet particulier pour procéder à l'échange (Wascher et Bugnyar, 2013).

Une autre forme d'utilisation d'outils fut décrite chez la chevêche des terriers *Athene cunicularia*, qui dispose des morceaux de fumier à l'intérieur et autour de son terrier (Levey, Duncan et Levins, 2004). Certains chercheurs ont d'abord supposé que le fumier avait pour fonction de signaler aux congénères que la chambre était déjà occupée (Smith et Conway, 2007) ou de *camoufler* le terrier (la senteur dégagée permettant de masquer l'odeur du nid par les nombreux prédateurs terrestres qui détruisent les couvées). Pour tester cette dernière hypothèse, des chercheurs creusèrent 50 terriers et déposèrent dans chacun d'entre eux 5 œufs de caille *Coturnix coturnix*. Ils ajoutèrent ensuite du fumier dans 25 des 50 terriers. Tous les nids, excepté un, furent découverts et détruits par les prédateurs. L'hypothèse du camouflage olfactif fut ainsi abandonnée.

Une deuxième hypothèse supposait que les chevêches attiraient les coléoptères en les *appâtant* avec du fumier (Levey *et al.*, 2004; Smith et Conway, 2007). En effet, la chevêche est une espèce diurne, et représente le principal prédateur des coléoptères coprophages qu'on appelle les bousiers. A l'instar de la chevêche, le plus grand spécimen commun des bousiers *Phanaeus igneus* est également diurne, et représente 65% du régime alimentaire de l'oiseau. Pour tester cette hypothèse, les chercheurs enlevèrent le fumier, les boules de régurgitations, ainsi que les restes de cadavres de bousiers qui se trouvaient à l'entrée des terriers, chez deux populations de chevêches. La moitié reçut du fumier (groupe test), l'autre non (groupe contrôle). Ils découvrirent alors que lorsque le fumier était présent dans les terriers, les chevêches consommaient dix fois plus de bousiers. Ce comportement est très ressemblant à celui de la pêche à l'appât des hérons vert et strié, car les chevêches se tiennent immobiles en guettant l'approche d'une proie. Néanmoins, chez les hérons, aucune expérience n'a encore

été menée pour savoir si le succès de fourragement diffère avec ou sans l'utilisation d'un appât. L'importance écologique et évolutive de l'utilisation d'outils (ses bénéfices) reste difficile à évaluer, notamment car ce comportement est rare en milieu sauvage et souvent présent chez une poignée d'individus. Cependant, cette expérience tend à montrer que l'utilisation d'outils peut contribuer à augmenter la valeur adaptative chez la chevêche des terriers (ou *fitness* : la contribution qu'un individu apporte au patrimoine génétique de la génération suivante, Zuberbühler et Byrne, 2006).

L'utilisation d'un outil pour extraire de la nourriture

Ce comportement est recensé chez bon nombre d'espèces, des plus connues dans nos contrées françaises (p. ex., l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, Niemeyer et Kingery, 2003; la mésange bleue *Cyanistes caeruleus*, Boswall, 1977; la mésange charbonnière *Parus major*, Duyck et Duyck, 1984), aux plus improbables (p. ex., l'huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, Boswall, 1978; l'araçari à bec clair *Pteroglossus erythropygius,* Skutch, 1996; le marabout d'Afrique *Leptoptilos crumenifer,* Marshall, 1982; la perruche à tête d'or *Cyanoramphus auriceps,* Funk, 2002).

La sittelle à tête brune *Sitta pusilla*, par exemple, utilise des écailles de bois pour retirer l'écorce fermement attachée des arbres sous laquelle sont réfugiés de petits invertébrés (Morse, 1968, Figure 5).



Figure 5. Illustration d'une sittelle à tête brune qui utilise un outil faisant office de levier pour soulever des morceaux d'écorces et y trouver les insectes dissimulés © Carole Pourcher.

L'utilisation d'outils chez cette espèce est plus fréquente lorsque les graines de pins *Pinus*, leur nourriture commune, ne sont pas abondantes. Ces oiseaux utilisent et transportent leurs outils d'arbres en arbres sur les pins dont l'écorce est la plus voyante. Dans certaines aires de la Louisiane, ce comportement est largement répandu (possiblement *coutumier*, Morse, 1968).

A l'instar de nombreux corvidés, plusieurs espèces de sittelles cachent leur nourriture en la couvrant de morceaux d'écorces (Kilham, 1974; Petit et Petit, 1989; Pranty, 1995). Ici encore, il est important de faire la distinction entre le fait de cacher de la nourriture (non-utilisation d'outils), et le fait de poser des objets sur les caches pour les dissimuler (utilisation d'outils; Savage, 1995).

Néanmoins, l'utilisation d'outils chez la sittelle, et la plupart des espèces constituant la classe *aves*, implique généralement un seul et unique outil pour un but bien établi (l'extraction de nourriture), ce qui, pour certains auteurs, n'est pas susceptible de refléter une cognition particulièrement complexe (Wimpenny, Weir et Kacelnik, 2011).

Cependant, le pinson-pic des Galápagos (ou encore appelé géospize pique-bois, *Camarhyncus pallidus,* Figure 6) utilise une variété d'outils et ce, de manière flexible (p. ex., en utilisant les pattes de sauterelles dans les cavités), non seulement pour fourrager mais aussi pour toucher ou attaquer ses congénères (Merlen et Davis-Merlen, 2000; Millikan et Bowman, 1967).



Figure 6. Le pinson-pic des Galápagos utilisant un outil © Dusan Brinkhuizen.

Cet oiseau utilise une brindille, une épine de cactus ou encore une pétiole, qu'il tient dans le sens de la longueur en sondant les trous ou les fissures d'arbres morts (Bowman, 1961; Hundley, 1963; Lack, 1947, 1953). Dès qu'un pinson aperçoit un insecte, il le transperce de son outil pour le tirer de sa cavité. L'oiseau lâche ensuite l'objet, ou le tient sous sa patte, mange sa proie, et repart tout en transportant son outil vers de nouveaux sites de fourragement (Bowman, 1961; Hundley, 1963).

Chez cette espèce, l'utilisation d'outils se justifie par son régime alimentaire (presque exclusivement insectivore), car la moitié des insectes est attrapée en utilisant des outils durant la saison sèche (Tebbich, Taborsky, Fessl et Dvorak, 2002). De plus, le bec de ce pinson n'est pas spécialisé, ce qui suggère que l'utilisation d'outils est une adaptation comportementale pour fourrager.

Le cas particulier du corbeau calédonien

Le corbeau calédonien est une espèce endémique, c'est-à-dire qu'on ne le trouve aujourd'hui plus que sur deux îles de la Nouvelle-Calédonie, Grande Terre et Maré. On suppose que son ancêtre commun, probablement originaire du sud-est de l'Asie ou de l'Australasie, colonisa la Nouvelle-Calédonie il y a plusieurs millions d'années. Bien qu'on ne puisse rejeter la possibilité que ces corbeaux fussent utilisateurs d'outils avant leur arrivée, certains chercheurs supposent que cette capacité évolua *in situ* sur l'archipel (Rutz et St Clair, 2012, Figure 7).



Figure 7. Illustration d'un corbeau calédonien [1] utilisant un bâton-crochet afin de déloger un ver de bancoulier *Cerambycidae* dans l'orifice d'un tronc d'arbre, [2] et retirant ensuite son outil pour se saisir de sa proie (usuellement, cependant, la proie « mord » l'extrémité du bâton que l'oiseau retire aussitôt) © Carole Pourcher.

La présence d'une nourriture riche et hors de portée, le manque de compétition pour les ressources (pics, grands singes), ainsi qu'un faible taux de prédation, auraient pu agir sur la sélection d'un comportement orienté vers les outils. Certains traits anti-prédateurs, la vigilance par exemple, n'étant pas sollicités, une meilleure dépense de temps et d'énergie aurait pu être allouée à l'exploration des objets de l'environnement.

En outre, un faible taux de mortalité aurait pu conduire au développement de traits d'histoire de vie particuliers, tels qu'un soin biparental et une durée de vie prolongée, une maturité sexuelle tardive, et un long développement des juvéniles, qui ne deviennent généralement indépendants qu'à la fin de leur première année, et parfois plus encore. Le fait que les juvéniles aient toute l'attention et la protection des adultes durant leur développement leur permet de se concentrer sur l'apprentissage de techniques complexes de fourragement (p. ex., l'outil-crochet *Pandanus*), qui impliquent généralement que l'oiseau ait atteint sa première année pour pouvoir en faire l'usage efficacement (Rutz et St Clair, 2012).

Ce corbeau utilise et fabrique *quotidiennement* une variété d'outils dans la nature (pétioles, tiges, brindilles, stolons, feuilles de *Pandanus* etc.) pour différentes fonctions (fourrager, obtenir des informations sur les objets), et possède probablement la technique de manufacture la plus complexe décrite dans le monde aviaire (manufacture d'outils à partir des feuilles de *Pandanus*, Hunt, 1996), ce qui en fait un modèle biologique pertinent pour étudier l'évolution de l'utilisation d'outils chez l'Homme (cf. résumé de l'Article 1).

- RESUME ARTICLE 1 -

ESTIMATION DES BENEFICES ASSOCIES AUX OUTILS CHEZ L'ADULTE HUMAIN, L'ENFANT DE 3 A 5 ANS ET LE CORBEAU CALEDONIEN

Samara Danel · François Osiurak · Auguste von Bayern

Accepté dans *Scientific Report*[5]

Contexte

Comment imaginer un monde sans outils ? Dès notre plus jeune âge et dans toutes les sociétés, occidentales industrialisées ou tribus indigènes, nous sommes entourés d'outils d'une incroyable variété. Ces dernières décennies, des études en psychologie expérimentale ont montré que les outils affectent implicitement la manière avec laquelle nous percevons notre environnement (Witt et Proffitt, 2008). Ces expériences se basent sur le fait avéré que la perception spatiale humaine est influencée par l'effort locomoteur (Bhalla et Proffitt, 1999; Proffitt, Stefanucci, Banton et Epstein, 2003), et rapportent un pattern similaire dans le contexte de l'utilisation d'outils. Par exemple, les adultes humains perçoivent une cible éloignée plus proche lorsqu'ils essayent de l'atteindre avec un outil, plutôt qu'avec la main. Récemment, Osiurak, Morgado, Vallet, Drot et Palluel-Germain (2014) ont découvert que les adultes avaient tendance à surestimer les bénéfices associés aux outils. En effet, les sujets préféraient utiliser un outil plutôt que leurs mains pour résoudre une tâche, même si la première option n'était pas la plus efficace. Ces résultats suggèrent que les adultes ne se comportent pas toujours de manière économique lorsqu'ils utilisent des outils. Ce penchant, cependant, disparaît lorsque la différence en terme de coût est « saillante », c'est-à-dire lorsqu'utiliser l'outil (ou la main) prend beaucoup plus de temps et implique un effort plus important qu'utiliser la main (ou l'outil) (Osiurak *et al*., 2014).

[5]L'article complet est disponible en Annexe 1.

Objectif de l'étude

Ce travail de recherche, réalisé dans le cadre d'un stage de recherche en Master 2 sous la direction de François Osiurak et de Auguste von Bayern, avait pour objectif d'étudier si l'adulte humain (n = 15), l'enfant de 3 à 5 ans (n = 50) et une espèce qui utilise et fabrique des outils quotidiennement dans la nature : le corbeau calédonien (n = 8), utilisent des outils suivant leur nécessité. C'est la première fois qu'une expérience s'attache à évaluer l'estimation des bénéfices/coûts associés aux outils chez l'animal, l'adulte et le jeune enfant, ce qui pourvoit à l'originalité de cette étude comparative.

Tâche

La tâche impliquait de choisir entre utiliser une partie du corps (c.-à-d., le bec: corbeau; la main: l'Homme) ou un outil pour obtenir une récompense à l'intérieur d'une boîte. Tous les sujets furent testés dans deux conditions (Figure 1).

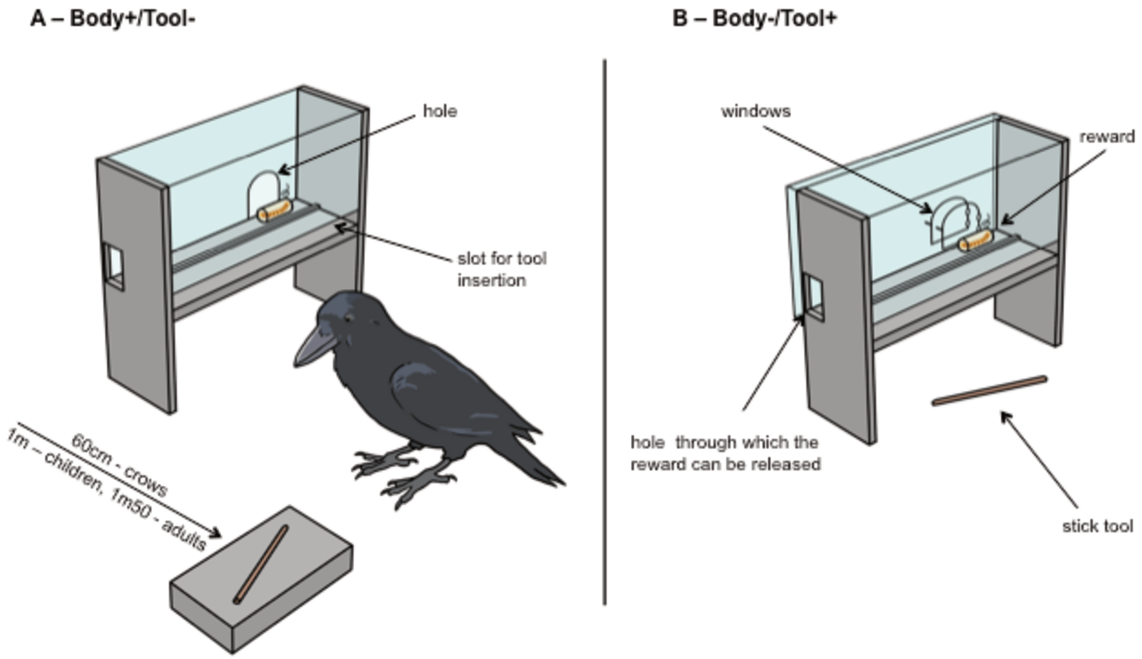

Figure 1. Représentation schématique des boîtes expérimentales utilisées dans les deux conditions chez le corbeau calédonien, les adultes et les enfants humains de 3 à 5 ans.
(A) Condition Body+/Tool- condition, où utiliser la main/le bec était plus rapide qu'utiliser l'outil. Les sujets devaient choisir entre saisir directement la récompense avec leur main/bec par l'intermédiaire du trou de la boîte, ou aller chercher un outil (c.-à-d., un bâton) dans le but d'obtenir la récompense en la faisant glisser le long du rail. Le bâton était présenté sur une plateforme en bois, et placé à une certaine distance de la boîte (corbeau: 60 cm, enfants: 1m, adultes: 1m 50).
(B) Condition Body-/Tool+, où utiliser l'outil était plus rapide qu'utiliser la main/le bec. Les sujets pouvaient ouvrir deux fenêtres successivement avec la main/ le bec, ou utiliser directement le bâton situé devant la boîte.

Dans la condition Body+/Tool-, utiliser le bec/la main était plus efficace qu'utiliser l'outil, et inversement dans la condition Body-/Tool+. Dans ce contexte, décider de manière économique (en termes de temps et d'effort) résulte en l'utilisation de l'outil dans la condition Body-/Tool+, et de la main/du bec dans la condition Body+/Tool-.

Résultats

Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que la capacité à employer des outils de manière économique se développe tardivement chez l'Homme. Seuls les adultes et les enfants de 5 ans utilisèrent significativement plus l'outil dans la condition Body-/Tool+, et inversement dans la condition Body+/Tool- (Figure 2). Au niveau du groupe, les corbeaux ne se sont pas comportés de manière économique, car ils n'ont montré aucune préférence pour l'une ou l'autre option.

En revanche, au niveau individuel, certains sujets ont préféré utiliser le bec (« beak users »), et d'autres, l'outil (« tool users »), dans les deux conditions (probabilités binomiales reportées dans la Figure 2), ce qui ne fut pas le cas chez les enfants de moins de 3 et 4 ans.

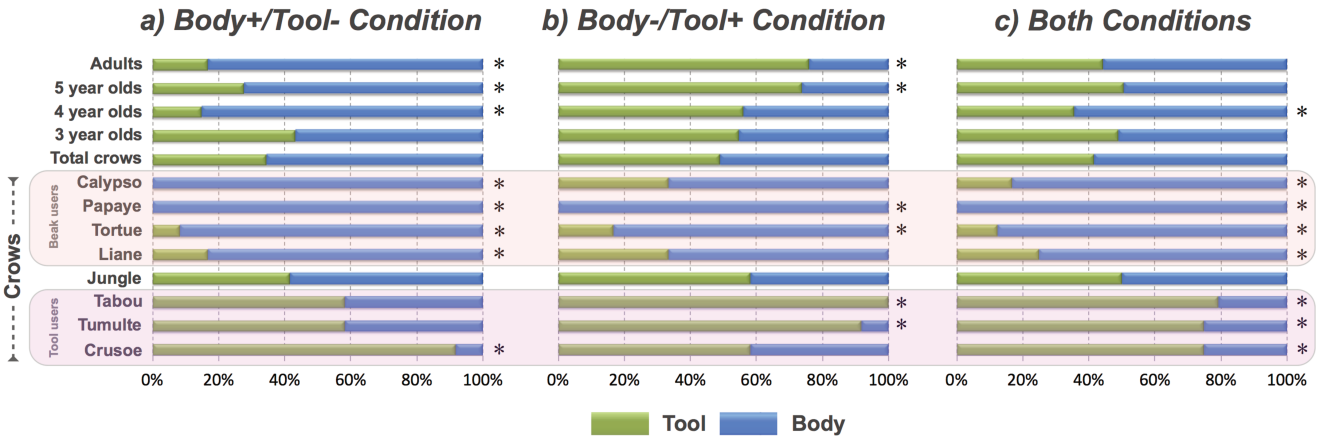

Figure 2. Distribution des choix pour l'outil versus la main/le bec chez les enfants pour les trois différents groupes d'âge, les adultes humains et les corbeaux, suivant les dix premiers essais de la phase test. La performance de chaque groupe est représentée pour la condition Body+/Tool-, la condition Body-/Tool+ et les deux conditions, respectivement. Pour les corbeaux, des préférences individuelles pour l'outil et le bec dans chaque condition sont reportées. Des tests de Wilcoxon et des tests binomiaux furent utilisés pour évaluer la préférence au niveau du groupe et au niveau individuel. Les astérisques (*) indiquent la significativité ($p < .05$).

Conclusion

La capacité à décider de manière économique pourrait être adaptative chez l'Homme, et nous devons la considérer suivant sa fonction, et non pas son absence, pour chaque espèce. Par exemple, si l'on considère les caractéristiques comportementales du corbeau calédonien, pourquoi devrait-il choisir de manière économique dans son environnement ? Cet oiseau isolé du monde a très peu de prédateurs et passe un temps et une énergie considérables à fourrager dans son environnement. L'incapacité à percevoir les coûts et les bénéfices associés aux outils chez le corbeau ne devrait ainsi pas être perçue comme un échec sur le plan écologique, nécessitant de poursuivre les recherches.

La manufacture d'outil peut se définir comme « toute modification structurale d'un objet ou d'un outil existant, afin que l'objet serve, ou serve plus efficacement, comme outil » (Shumaker *et al.,* 2011). Chez le corbeau calédonien, les outils possèdent trois caractéristiques non partagées par les autres animaux : un haut degré de standardisation, des outils de formes spécifiques distincts et l'utilisation de crochets, suggérant l'appréciation de la fonctionnalité des objets (voir aussi Osiurak et Danel, 2018). Chez l'Homme, ces caractéristiques apparurent pour la première fois dans les cultures de pierres taillées datant de la fin du Paléolithique. Certains auteurs ont alors supposé que cette espèce avait acquis une technique considérable dans l'utilisation et la manufacture d'outils (Hunt, 1996).

Les corbeaux calédoniens produisent deux types de crochets : les bâtons-crochets, et les crochets issus des feuilles d'un arbre endémique de Nouvelle-Calédonie : le *Pandanus* (famille des *Pandanaceae*), qui atteignent dans leur complexité le niveau de manufacture le plus élevé. Les bâtons-crochets impliquent le détachement des branches latérales de tiges ou de brindilles trouvées dans l'environnement, ainsi que leur courbure, afin d'obtenir un objet fonctionnel (Rutz et St Clair, 2012; Shumaker *et al*., 2011).

Les crochets-*Pandanus* sont choisis par les corbeaux car le bord des feuilles de ces arbres sont ornés d'épines très solides faisant office de barbillons, et sont utilisés pour attraper des larves dans les cavités des troncs d'arbres. Sur l'île principale de l'archipel, Grande Terre, les corbeaux pratiquent une première incision sur une feuille, puis tirent sur la lamelle en s'éloignant du tronc de l'arbre.

Une deuxième incision est par la suite effectuée sur le centre de la feuille pour élargir la lamelle, puis une troisième plus profonde encore. Ces oiseaux obtiennent ainsi un outil fonctionnel tridimensionnel à plusieurs niveaux (Figure 8).

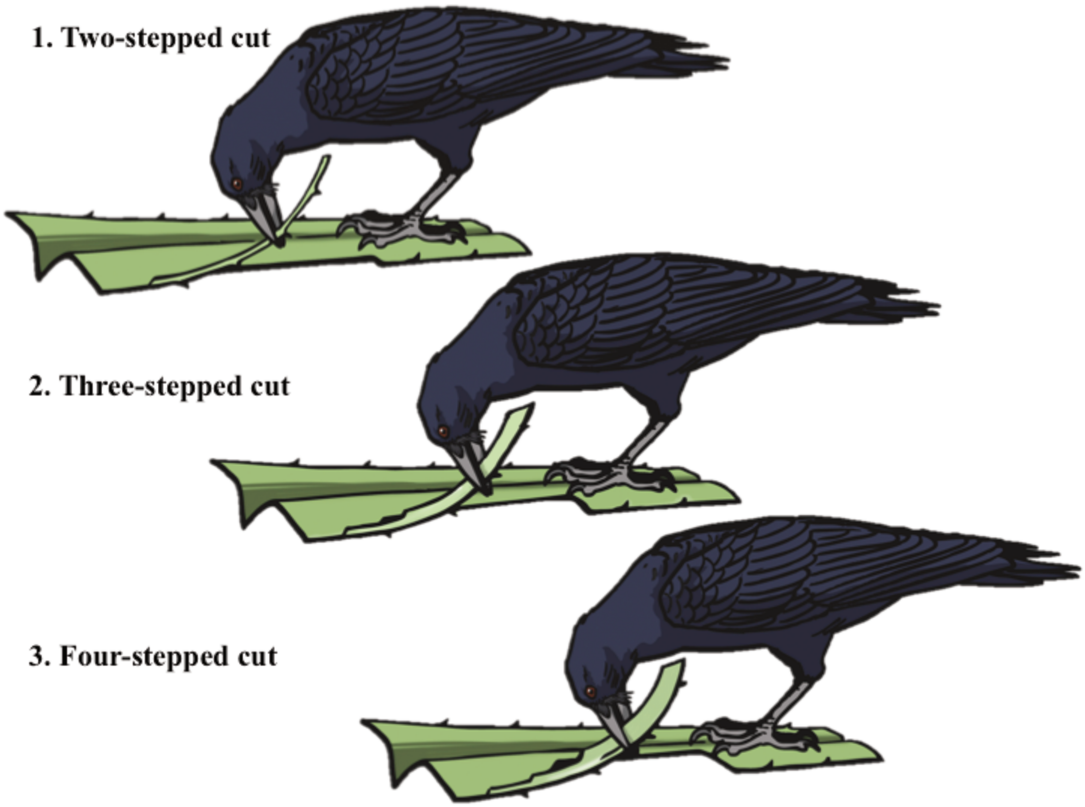

Figure 8. Un corbeau calédonien fabriquant un outil à partir d'une feuille de *Pandanus,* suivant un nombre différent d'étapes de construction (2, 3 et 4, respectivement de haut en bas) © Carole Pourcher.

A ce jour, cinq modes de manufacture d'outils ont été recensés par Shumaker *et al.*, (2011). Le premier correspond au fait de détacher l'objet, le second au fait de le soustraire, le troisième au fait de l'ajouter, le quatrième au fait de le remodeler, et, enfin, le cinquième au fait de le combiner. Tous ces modes sont recensés chez le corbeau calédonien.

Bien que l'approche paléontologique nous renseigne grandement sur la progression et la variation géographique des différentes formes d'outils utilisées par l'Homme, les corbeaux calédoniens utilisent des outils issus de matériaux biologiques qui se dégradent très facilement et qui, par conséquent, ne laissent aucune trace au fil du temps, ce qui ne permet pas de statuer quant à la complexification cumulative des outils utilisés. Néanmoins, les chercheurs s'accordent sur le fait que c'est à partir d'un outil ancestral et relativement basique (ne requérant aucune modification ou construction), que se développèrent les formes de plus en

plus complexes que l'on peut observer aujourd'hui (Rutz et St Clair, 2012). En outre, ce qui est assez particulier à l'espèce, c'est que la majorité des corbeaux d'une population donnée fabriquent des outils, et qu'il existe des différences entre les populations. Ces dernières ne pouvant s'expliquer par la présence de variations écologiques particulières, il est probable que la fabrication d'outils chez cette espèce ait fait l'objet d'une évolution technologique cumulative (Hunt et Gray, 2003; Logan, Breen, Taylor, Gray et Hoppitt, 2016).

Pour conclure, en 1993, Jouffroy déclara que le « concept *d'outil* est inséparablement associé à celui de la main ». Selon lui, seuls les primates, et plus précisément les grands singes, utilisent des outils. L'oiseau, pourtant, n'a pas de mains, et nous venons de voir que de nombreuses espèces sont capables d'utiliser et de fabriquer des outils dans la nature. Chez certaines, cette capacité semble fixée génétiquement alors que, chez d'autres, elle s'acquiert avec l'expérience et se complexifie avec le temps[6].

Les oiseaux représentent ainsi des modèles biologiques pertinents pour étudier l'utilisation d'outils mais, au delà, la cognition en générale. En effet, la faculté des pies bavardes à se reconnaître dans le miroir (Prior, Schwarz et Güntürkün, 2008), la compréhension vocale et auditive du concept de classe du gris du Gabon (Pepperberg, 1983), le voyage mental dans le temps du geai buissonnier (Clayton, Dally et Emery, 2007), ou encore la manufacture d'outils du ara hyacinthe *Anodorhynchus hyacinthinus* (Schneider, Serbena et Guedes, 2002), sont autant de comportements que certains scientifiques soupçonnent aujourd'hui n'être plus l'apanage des humains (Kirsch, Güntürkün et Rose, 2008). Nous devons toutefois veiller à rester prudents et nous fier systématiquement au principe épistémologique d'économie dans l'explication, en excluant toute dérive anthropomorphique (Davies, 2010).

L'objectif du prochain chapitre n'est pas de présenter de façon détaillée les capacités cognitives observées chez les oiseaux dans les différents domaines de la cognition, ni de les discuter, mais plutôt de rechercher ce qui a pu faire qu'au cours de l'évolution, ils développent ces capacités. Ainsi, dans un premier temps, nous retracerons l'histoire de l'hypothèse de l'intelligence sociale, puis, grâce aux apports théoriques de cette hypothèse

[6]Les oiseaux utilisent cependant rarement plusieurs pour résoudre une seule et même tâche, et ils ne coopèrent pas non plus pour en utiliser ou en fabriquer. De plus, à ce jour, il n'existe aucune expérience décrivant un oiseau utiliser des outils de manière symbolique. Le seul rapport que nous ayons en notre possession est l'apparent comportement de « deuil » relaté par Bekoff (2009), qui observa plusieurs pies d'Amérique *Pica hudsonia* poser de l'herbe sur le cadavre d'un congénère, se tenant un moment immobiles près du corps, avant de s'envoler.

suivant son aspect général et adapté, nous présenterons les études aviaires ayant exploré son implication dans l'évolution de la cognition.

CHAPITRE II.

L'HYPOTHESE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE : GENERALE OU ADAPTEE ?

HISTOIRE ET EVOLUTION

Un cerveau sans cortex

C'est en 1996 que Peter Marler suggéra pour la première fois que les oiseaux présentent, dans leurs interactions avec leurs congénères, des traits similaires à ceux observés chez les primates non humains. Cependant, les oiseaux n'ont pas de néocortex : la zone cérébrale associée aux capacités cognitives complexes comme la mémoire, le raisonnement, ou encore la planification (Emery, 2004; Emery et Clayton, 2005; Kirsch *et al.*, 2008). C'est pourquoi, durant longtemps, les scientifiques ont pensé qu'ils ne disposaient pas de la « machinerie neurale » nécessaire à l'élaboration d'une cognition complexe. En effet, ils croyaient que le striatum, une zone cérébrale impliquée principalement dans les comportements instinctifs[7], représentait la majeure partie du cerveau des oiseaux, ce qui eut un lourd impact dans la compréhension de leur cognition.

Néanmoins, les recherches de ces dernières décennies sur la connectivité neurale, les lésions et l'expression des gènes, ont provoqué la révision totale de notre manière d'aborder le cerveau des oiseaux et la dénomination de ses parties. En 2005, l'accumulation des données amena les neuroscientifiques de l'*Avian Brain Nomenclature Consortium* à proposer une nouvelle nomenclature du cerveau aviaire. Nous savons maintenant que le télencéphale des oiseaux ne dérive non plus du striatum, mais du pallium, et que cette zone antérieure liée aux ganglions de la base est reconnue comme analogue à celle du néocortex des mammifères. Cependant, plutôt que d'avoir une superposition de couches corticales comme ces derniers, chez les oiseaux, le pallium contient de nombreux noyaux de matière grise (Jarvis *et al*., 2005) (Figure 9). Depuis peu, nous savons également que le cerveau aviaire, bien que petit,

[7] « L'instinct est la faculté innée d'accomplir, sans apprentissage préalable et en toute perfection, certains actes spécifiques sous certaines conditions du milieu extérieur et de l'état physiologique de l'individu » (Grassé, 1956).

contient un très grand nombre de neurones majoritairement localisés dans le cerveau antérieur (Olkowicz *et al.*, 2016). Plus précisément, les perroquets et les corvidés posséderaient un nombre de neurones similaire, voir supérieur, à celui des singes dont le cerveau est pourtant bien plus grand. Pour chaque unité de masse et comparativement au cerveau mammalien, le cerveau aviaire serait ainsi muni d'un « pouvoir cognitif » plus performant.

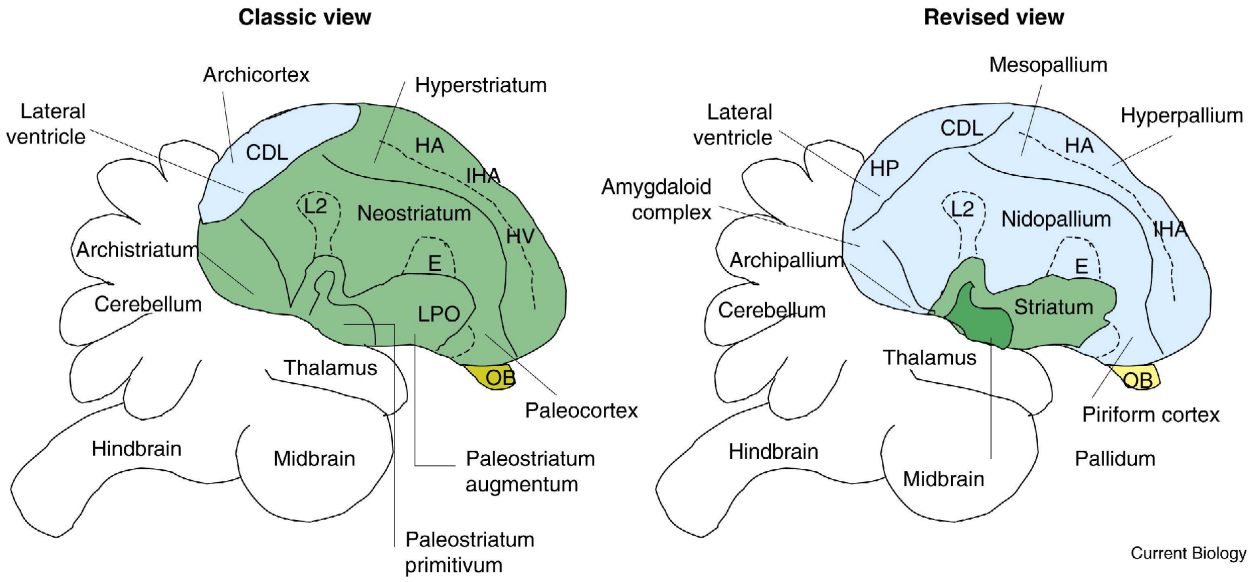

Figure 9. Vues classique et corrigée du cerveau aviaire.

Dessin de gauche: à l'origine, la plus grande étendue du télencéphale fut nommée striée (zone verte), et la plus petite, pallium (zone bleue). Dessin de droite : la majorité du télencéphale est aujourd'hui renommée pallium (zone bleue), et la partie mineure, striatum (zone verte). *Globus pallidus* (zone verte foncée); OB, bulbe olfactif (zone jaune); LPO, lobe paraolfactif; CDL, aire *corticoidea dorsolateralis*; E, *ectostriatum* (classique) ou *entopallium* (corrigée); HA, *hyperstriatum accessorium* (classique) ou *hyperpallium apicale* (corrigée); HP, complexe hippocampique; IHA, noyau interstitiel de l'*hyperpallium intercalatum*; L2, zone L2 (Emery et Clayon, 2005, adapté de l'*Avian Brain Nomenclature Consortium*, Jarvis *et al.*, 2005).

Naissance de l'hypothèse de l'intelligence sociale

En 1970, un neurobiologiste connu sous le nom de Harry Jerison, fit la distinction entre les parties cérébrales nécessaires à la réalisation des besoins primaires du corps (p. ex., se nourrir, dormir, etc.), et les parties restantes, impliquées dans des tâches cognitives plus complexes. Ces dernières ont augmenté au cours du temps chez les oiseaux et les mammifères (Dunbar et Shultz, 2007). Cette évolution cérébrale, anormalement grande chez les primates, resta durant longtemps une énigme. En effet, pourquoi avoir développé un cerveau supérieur à la taille minimum requise pour rester en vie ?

C'est en 1960, dans le parc national de Gombe en Tanzanie, que Jane Goodall observa pour la première fois des chimpanzés utiliser des outils pour attraper des termites (Goodall et van Lawick, 1963). Dans tous les habitats naturels dans lesquels on les observe aujourd'hui, les grands singes *Pongidae* sont en compétition directe pour la nourriture avec les singes de l'Ancien Monde *Cercopithecidae* (Temerin et Cant, 1983). Alors que ces derniers sont capables de digérer des fruits bien avant leur maturité, les grands singes ne disposent pas d'une telle adaptation. Comment expliquer alors que la lignée des grands singes ne se soit pas encore éteinte ? On suppose que pour survivre, ils ont dû manipuler et utiliser des outils dans la nature, leur permettant ainsi l'accès exclusif à de la nourriture hors de portée de leurs compétiteurs (Byrne, 1997). Ce serait donc les facteurs écologiques, et en particulier le besoin d'extraire de la nourriture à l'aide d'outils, qui aurait conduit à l'agrandissement du cerveau et des capacités cognitives.

Néanmoins, en 1976, dans son article fondateur *The social function of intellect*, Nicholas Humphrey supposa que les problèmes auxquels font face les primates dans leur vie quotidienne ne sont pas suffisants pour expliquer les différences en termes de capacités cognitives observées en laboratoire[8]. Selon lui, la pression de sélection clef responsable de l'évolution de la cognition est explicitement sociale.

C'est en observant les singes rhésus *Cebus appela* captifs du sous-département du comportement animal de Madingley, que Humphrey se rendit compte que ces animaux, qui vivaient en groupes sociaux, pouvaient résoudre des problèmes complexes alors qu'ils n'avaient pas à échapper à des prédateurs, ni à chercher leur nourriture. Il présuma alors que le fait de vivre au sein d'un groupe social large mobilise davantage de capacités cognitives. L'idée principale est que l'environnement social est imprédictible et change constamment. Ainsi, les congénères arrivant le mieux à coopérer et à entrer en compétition au sein de leur groupe social engendreraient une plus grande progéniture, et ces capacités seraient héréditaires. Cette hypothèse, selon laquelle les individus vivant au sein de sociétés devant gérer des relations multiples et complexes, ont une cognition supérieure, est connue sous le nom de l'hypothèse de l'intelligence sociale.

Cette dernière fut ensuite reprise par Byrne et Whiten, à la fin des années 1980, qui proposèrent l'hypothèse de l'intelligence machiavélique (Byrne et Whiten, 1998; Whiten et Byrne, 1997). Bien que ces auteurs aient mis l'emphase sur la complexité de l'environnement social dans lequel les primates évoluaient, le terme machiavélique fut largement interprété

[8]Le concept d'intelligence sociale fut néanmoins pour la première fois formulé en 1953 par Chance et Mead, et plus explicitement treize ans plus tard par Jolly (Emery, Clayton et Frith, 2007a).

comme impliquant la tromperie, la manipulation et la connivence – des traits que la majorité scientifique était réticente à attribuer à une espèce autre que *l'Homo sapiens* (Dunbar et Shultz, 2007).

L'hypothèse du cerveau social fut ensuite développée par Dunbar en 1992, et reste à ce jour la moins contestée. Elle constitue une variante de l'hypothèse de l'intelligence sociale, et se focalise sur la relation entre la taille du cerveau et l'organisation sociale. Bien que la mesure de la taille du cerveau fut longtemps critiquée, de nombreuses aires cérébrales contrôlant les fonctions sensorielles primaires et motrices n'étant pas associées à la cognition proprement dite, chez les mammifères, de nombreuses études soutiennent que le néocortex (l'aire qui s'est étendue au cours de l'évolution, Finlay et Darlington, 1995) est davantage associé à des processus cognitifs complexes comme, dans notre cas, l'intelligence sociale (Emery, 2004).

Plus précisément, la taille du néocortex corrèle avec de nombreux facteurs sociaux comme la taille du groupe social (Dunbar, 1992), la fréquence d'apprentissage social (Reader et Laland, 2002), la taille de la clique de toilettage (Kudo et Dunbar, 2001), ou encore la fréquence des tactiques de manipulation (Byrne et Corp, 2004). De plus, cette corrélation s'observe davantage lorsque les individus vivent dans un environnement social semi-permanent, où les groupes sont stables sur le long terme, les relations changeant cependant avec le temps (p. ex., lorsqu'un jeune mâle, arrivé à maturité sexuelle, quitte son groupe natal). A l'inverse, il n'existe aucun lien entre la taille du cerveau et celle du groupe social chez de nombreux vertébrés non primates solitaires ou vivant dans des agrégations instables. Suivant la logique que le nombre des relations est limité par le nombre d'individus présents dans le groupe, il existe naturellement une corrélation positive entre la taille du groupe et la taille du cerveau chez les primates (Dunbar, 1992, 1998).

Pour maintenir la cohésion du groupe, les individus doivent répondre à leur propre besoin, tout en coordonnant leur comportement avec les autres (Dunbar et Shultz, 2007). Ils sont également tenus de désamorcer les conflits directs et indirects générés en fourrageant dans le même espace, ce qui, chez les primates anthropoïdes, est en partie reflété par le maintien de liens sociaux intenses (souvent par l'intermédiaire du toilettage social, Kudo et Dunbar, 2001). Ainsi, la mémoire et la flexibilité comportementale sont des attributs essentiels, car ils permettent de distinguer les individus entre eux et de suivre les réseaux d'alliances et la place de chaque individu dans le groupe (Dunbar et Shultz, 2007). La conséquence de ce genre de pression est que les espèces qui développent de grands cerveaux possèdent une plus grande valeur adaptative.

La *qualité* des liens sociaux chez l'oiseau

Comme on a pu le voir précédemment, l'évolution de la cognition suivant les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale a pu être particulièrement favorable chez les primates. En effet, ces derniers vivent pour la plupart au sein de sociétés caractérisées par des réseaux sociaux basés sur les apparentés, ce qui a pu déclencher une course aux armements en cognition sociale.

Cependant, certains oiseaux vivent également dans des groupes sociaux, et le degré de socialité varie d'espèces en espèces et parfois même de population en population. Chez les corvidés par exemple, les corbeaux freux sont peut-être les plus sociaux (Clayton et Emery, 2007). Ils peuvent se regrouper à plus de 40.000 individus en hiver, et leur société de fission-fusion est semblable à celle observée chez les chimpanzés, les dauphins, ou encore les singes-araignées (Emery, 2004). Les freux forment des colonies durant la saison de reproduction et, une fois que les juvéniles sont devenus indépendants, les paires se dispersent pour fourrager, migrent ou rejoignent d'autres groupes de congénères (Emery, 2004). A l'instar des primates, certains corvidés se reconnaissent (p. ex. sexe, âge, statut hiérarchique, Clayton et Emery, 2007), possèdent des connaissances sur les relations existant entre les différents individus (en utilisant notamment des règles abstraites comme l'inférence transitive : si A > B et B > C, alors A > C, Paz-y-Mino, Bond, Kamil et Balda, 2004), peuvent à cet effet former des relations avec des tierces parties pour évoluer dans le groupe (Seed, Clayton et Emery, 2007) et, plus particulièrement lors du comportement naturel de cache, manipulent et développent des connaissances sur l'état mental (p. ex. les « croyances » et les « intentions ») de leurs congénères, leur permettant ainsi de préserver leur cache (p. ex., Bugnyar et Kotrschal, 2002).

Néanmoins, il existe un contraste marqué entre les primates anthropoïdes et les oiseaux. En effet, la taille du néocortex et la taille du groupe social corrèlent uniquement chez les premiers. Cette relation quantitative est extrêmement robuste, et apparaît quelle que soit l'analyse (p. ex., avec ou sans correction phylogénétique, en utilisant des volumes bruts, etc.) ou les données cérébrales utilisées (p. ex., imagerie par résonance magnétique dérivée ou histologique, Dunbar et Shultz, 2007). Par contre, il n'existe aucune corrélation entre la taille du cerveau aviaire et la taille du groupe (Beauchamp et Fernandez-Juricic, 2004; suivant la taille cérébrale et la taille du groupe coopératif chez les corvidés : Iwaniuk et Arnold, 2004; entre la taille cérébrale et la structure sociale : Emery, 2004), et l'un des plus gros cerveaux du monde aviaire a été trouvé chez la chouette *Strigidae* (index de Portmann : 14.37, Portmann, 1947), qui est pourtant une espèce solitaire… Ainsi, malgré le fait que de

nombreux auteurs aient utilisé la taille du groupe comme une mesure de la cognition, ce seul critère ne semble pas pertinent chez les oiseaux. A l'origine, l'hypothèse de l'intelligence sociale fut conçue selon une approche très primatocentrée (Emery, 2004; Emery, Seed, von Bayern et Clayton, 2007b; Dunbar et Shultz, 2007). Par conséquent, n'est-ce pas plutôt la manière de la formuler qui freine notre compréhension sur l'évolution de la cognition chez d'autres espèces ?

La plupart des singes et des grands singes forment des groupes stables, alors que 90% des oiseaux sont monogames et constituent uniquement des groupes larges en dehors de la saison de reproduction (Lack, 1968). La monogamie peut se définir comme la formation, durant la saison de reproduction, d'un lien entre un mâle et une femelle (Emery *et al.*, 2007b, Figure 10).



Figure 10. Rituel dansant de la grue du Japon *Grus japonensis*. Une fois que le lien est établi, nombreux sont les couples restant ensemble toute la vie © Andre-Anita.

Chez l'oiseau, elle peut prendre différentes formes. Les passereaux, par exemple, sont souvent monogames mais choisissent un nouveau partenaire sexuel à chaque saison de reproduction. Ces derniers sont souvent peu exclusifs et par conséquent classifiés de *socialement monogames*, car ils restent avec leur partenaire tout au long de la saison de reproduction tout en s'adonnant parfois à des copulations hors-couples. D'autres espèces, quant à elles, s'apparient pour la vie et restent fidèles, on dit alors qu'elles sont *génétiquement monogames* (c.-à-d., pas de copulations hors couple, p. ex., c'est le cas de l'urubu noir

Coragyps atratus, Decker, Parker, Minchella et Rabenold, 1993; Henderson, Hart et Burke, 2000).

Dans cette dernière catégorie, on peut trouver des oiseaux se côtoyant tout au long de l'année (p. ex., le choucas des tours *Corvus monedula*, Cramp, Perrins et Brooks, 1994; Henderson *et al.*, 2000), ainsi que des espèces retournant au même site de nidification tous les deux ans, mais voyageant séparément en dehors de la saison de reproduction (p. ex., l'albatros hurleur *Diomedea exulans*, Perrins, 2003).

Bien que les interactions sociales à l'intérieur d'une couple semblent simples en surface, la cognition pourrait jouer un rôle important dans le développement et le maintien des relations : c'est l'intelligence relationnelle (Emery *et al.*, 2007b). Suivant un grand nombre d'observations comportementales, les corbeaux freux forment ce qu'on appelle des alliances : les partenaires se toilettent mutuellement (Figure 11), se partagent et s'offrent de la nourriture, la cachent ensemble, ou encore se soutiennent lors d'interactions agonistiques avec des congénères (Emery *et al.*, 2007b). Lorsqu'un couple de freux se fait attaquer par un couple dominant, les corbeaux attaqués iront alors se venger sur les individus les plus proches du couple dominant (ex. le frère, la mère), mais qui leur sont inférieurs sur le plan hiérarchique (Clayton et Emery, 2007). Tout cela mobilise certaines capacités cognitives, comme le fait d'être capable de reconnaître ses congénères, de leur attribuer un statut social, ou encore de connaître les liens qu'ils partagent entre eux.



Figure 11. Vautours à capuchon *Necrosyrtes monachus* (également appelés vautours charognards) se toilettant mutuellement © Don Mammoser.

Il existe aussi des comportements de consolation entre les partenaires après une forte agression, indépendants de la victoire ou de la défaite du combattant (Clayton et Emery,

2007). D'autres corvidés, comme le choucas des tours (De Kort, Emery et Clayton, 2006) et le corbeau calédonien (observation personnelle), offrent et partagent également leur nourriture avec leur partenaire pour entretenir les liens. Ainsi, l'hypothèse de l'intelligence sociale fut redéfinie en basant ses prédictions non pas sur la quantité, mais sur la *qualité,* des rapports sociaux (Dunbar et Shultz, 2007). La complexité des relations sociales et le système d'appariement seraient donc un facteur plus important pour prédire la taille cérébrale des oiseaux que la taille du groupe (Bennett et Owens, 2002). En outre, les oiseaux monogames et/ou formant de petits groupes familiaux ont tendance à avoir des cerveaux relativement plus grands que les espèces grégaires ou solitaires (Emery *et al.*, 2007b).

Les geais des pinèdes par exemple, élèvent leurs petits en communauté et vivent en bandes permanentes de l'ordre de 50 à 500 individus (Balda et Bateman, 1971; Marzluff et Balda, 1989), mais il est plus probable que ce soit avec la famille immédiate qu'ils interagissent majoritairement, permettant ainsi la formation de rapports sociaux de haute qualité (Fraser et Bugnyar, 2010). A l'instar de la corneille de Guam *Corvus Kubaryi* (espèce endémique qui n'existe aujourd'hui plus que sur l'île de Rota, dans l'archipel des Mariannes, Morton, Plentovich et Sharp, 1999) et de la corneille d'Amérique (Caffrey, 1992), ces geais permettent à leurs juvéniles de rester dans la zone de fourragement parental pendant des périodes prolongées après l'envol. Egalement, le système social du corbeau calédonien est celui qui s'apparente le plus à celui de nos sociétés occidentales humaines (Holzhaider *et al.*, 2011). Aucun primate ne dispose de ce type de structure sociale qui se compose d'un couple monogame, vivant avec sa progéniture et l'élevant pendant plusieurs années. Chez ces corbeaux, l'unité sociale de base est donc la « famille » (Hunt, 2000; Kenward, Rutz, Weir, Chappell et Kacelnik, 2004). La taille de leur réseau social étant beaucoup plus petite que celle de nombreux autres corvidés, certains chercheurs ont alors considéré que cette espèce n'était pas « hautement sociale » (Holzhaider *et al.*, 2011).

Cependant, si nous analysons de plus près les caractéristiques de la vie sociale de ces corbeaux, nous observons que les partenaires sexuels restent ensemble tout au long de l'année et probablement toute la vie, accompagnés de très près par leurs juvéniles durant la première année jusqu'à la prochaine saison de reproduction, et parfois plus longtemps (Holzhaider *et al.*, 2011). À la fin de leur première année, les corbeaux calédoniens n'ont pas atteint le niveau de compétence des adultes dans l'utilisation d'outils, mais sont suffisamment indépendants pour se nourrir seuls (Holzhaider, Hunt, Gray, 2010a). Le fait que les parents continuent de les nourrir au cours de la seconde année permettrait aux jeunes d'améliorer et de perfectionner des techniques complexes de fourragement (les outils-crochets *Pandanus*), en observant leurs

parents et en utilisant leurs outils délaissés (Bluff, Troscianko, Weir, Kacelnik et Rutz, 2010; Heinsohn, 1991; Holzhaider, Hunt et Gray, 2010b).

Ces découvertes suggèrent que les demandes cognitives au sein du couple ou dans de petits groupes cohésifs ont pu déclencher l'évolution de larges cerveaux chez les vertébrés. Cela pourrait expliquer pourquoi la socialité des primates semble si différente de celle observée chez la plupart des autres oiseaux et mammifères : elle est basée sur des relations d'un genre qu'on ne retrouve qu'au sein du couple chez d'autres taxons. On peut alors suggérer qu'à un certain point dans leur histoire évolutive, les primates anthropoïdes utilisèrent les capacités cognitives mobilisées à l'intérieur de la paire de reproduction, pour créer des relations avec des individus qui ne sont pas des partenaires sexuels (Dunbar et Shultz, 2007).

ÉTUDIER L'ASPECT GÉNÉRAL VERSUS ADAPTÉ DE LA COGNITION

Pour tester si la complexité sociale a permis de développer des capacités cognitives plus générales, une étude fut réalisée sur des geais des pinèdes *Gymnorhinus cyanocephalus* (sociaux) et des geais buissonniers (peu sociaux, Bond, Kamil et Balda, 2003). L'expérience portait sur deux tâches cognitives impliquant la capacité de trouver et d'évaluer des relations sociales. Les geais des pinèdes apprirent à trouver des relations multiples dyadiques plus rapidement et avec une meilleure précision que les geais buissonniers, et développèrent un mécanisme d'inférence transitive plus efficace et plus précis[9]. Mais y a-t-il pour autant une démonstration claire du lien entre la complexité sociale et la cognition chez l'oiseau ?

En 2009, des chercheurs découvrirent que le corbeau freux était capable d'utiliser et de fabriquer des outils en laboratoire, alors qu'il n'est pas connu pour le faire dans la nature (Bird et Emery, 2009a). Il est ainsi surprenant que cette espèce sociale possède des connaissances sur les propriétés physiques des outils, rivalisant celles recensées chez le chimpanzé et le corbeau calédonien. Ces résultats vont en faveur de l'hypothèse de l'intelligence générale, qui suppose que des processus impliqués dans le traitement de certains modules cognitifs (dans le cadre de l'hypothèse de l'intelligence sociale : la gestion des problèmes sociaux) seraient par la suite devenus accessibles à des problèmes plus généraux (Emery et Clayton, 2004; Whiten et Byrne, 1997). Récemment, une étude a relancé la

[9]Une étude plus ancienne a néanmoins montré l'inverse. En effet, lorsque des geais des pinèdes et des cassenoix d'Amérique (peu sociaux, voir ci-après) furent testés sur une tâche d'apprentissage social et une tâche d'apprentissage asocial, les geais apprirent plus rapidement que les cassenoix, mais uniquement dans la tâche sociale (Templeton, Kamil et Balda, 1999).

polémique en montrant que la buse de Harris *Parabuteo unicinctus*, une espèce qui chasse de manière coopérative en petits groupes familiaux, était capable de résoudre le test de la ficelle (Colbert-White, McCord, Sharpe et Fragaszy, 2013; voir aussi Krasheninnikova, Bräger et Wanker, 2013). Néanmoins, certaines capacités, supposées dépendre du domaine général chez des espèces, semblent pourtant spécifiques chez d'autres.

A la fin du XXème siècle, les chercheurs commencèrent à s'intéresser aux processus cognitifs impliqués dans le comportement naturel de cache des corvidés (Balda, Bunch, Kamil, Sherry et Tomback, 1987; Balda et Kamil, 1989, 1992; Kamil et Balda, 1985, 1990, Figure 12). Ces derniers sont généralement connus pour leur mémoire spatiale sophistiquée.



Figure 12. Le pic glandivore *Melanerpes formicivorus* creuse des trous dans les arbres afin d'y insérer des glands, créant par la même un nouveau pattern de texture dans son environnement. On peut voir, sur la figure, la quantité importante de glands stockés sur un même arbre © Jean-Edouard Rozey.

Le plus connu est sans nul doute le cassenoix d'Amérique *Nucifraga columbiana*, qui peut cacher durant une seule saison plus de 33.000 graines dans des milliers de sites différents, et en retrouver de nombreuses malgré un paysage changeant, comme lorsqu'il est recouvert de neige en hiver (Balda, Kamil et Bednekoff, 1996; Vander Wall 1982). Après avoir observé un congénère cacher de la nourriture, les cassenoix d'Amérique retrouvèrent moins efficacement

les caches que les geais du Mexique, vivant au sein de groupes sociaux structurés mais n'étant pas des cacheurs spécialisés (Bednekoff et Balda, 1996). Néanmoins, lorsque les deux espèces eurent à retrouver leurs propres caches (celles qu'ils avaient eux-mêmes cachés), les cassenoix ne furent pas moins performants que les geais. Ainsi, si l'on se fit à l'hypothèse de l'intelligence adaptée (Tooby et Cosmides, 1992), il est plausible que les geais du Mexique aient développé des capacités cognitives complexes face aux pressions que leur impose leur environnement social, plutôt que des facultés plus générales.

L'hypothèse de l'intelligence adaptée peut également s'appliquer à des domaines cognitifs autres que l'environnement social. En effet, le cassenoix d'Amérique possède une mémoire spatiale bien supérieure à celle des autres corvidés (Balda et Kamil, 1992), bien qu'il ne les surpasse pas pour autant dans d'autres tâches. Sa supériorité est *spécifique* du domaine spatial, et a évolué pour lui permettre de survivre dans des conditions difficiles. Le cassenoix habite les forêts de conifères s'élevant entre 2200 et 3200 mètres d'altitude et où les conditions sont rudes (p. ex., températures basses, neige importante). Pour survivre en hiver, il dépend des 80/100% des graines qu'il a caché durant l'automne (Balda *et al.*, 1996).

Chez les paridés, il en va de même pour la mésange à tête noire *Poecile atricapilla* et la mésange nonnette *Parus palustris*. En laboratoire, ces espèces préfèrent utiliser des indices spatiaux pour retrouver leurs caches, bien que l'utilisation d'indices non spatiaux (p. ex., la couleur) soit tout aussi pertinente (Brodbeck, 1994; Clayton et Krebs, 1994, respectivement).

Pour conclure, l'amélioration des techniques et le développement des connaissances nous ont permis de reconsidérer la vision quelque peu archaïque que nous nous faisions du cerveau aviaire, en contradiction avec l'observation grandissante, chez certaines espèces, de comportements relativement complexes. L'analyse de ces derniers a d'ailleurs montré que l'absence d'effet de la taille du groupe sur la taille cérébrale se justifie par la nécessité de gérer des relations sociales *qualitatives* chez l'oiseau (au sein d'un groupe familial, non familial, ou d'une paire). Cette reconsidération implique d'élargir les expériences sur d'autres espèces aviaires faisant également face à des demandes spécifiques dans leur environnement, représentant des modèles biologiques pertinents pour étudier si la cognition relève du domaine général ou adpaté. Cependant, la complexité sociale ne serait peut-être pas le seul facteur permettant d'expliquer et de comprendre l'évolution de la cognition. D'autres agents ont pu intervenir dans l'élaboration de certains comportements chez l'animal et l'Homme, ce à quoi nous nous intéresserons dans le prochain chapitre.

CHAPITRE III.

ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE

La croyance selon laquelle utiliser un outil est synonyme d' « intelligence » est extrêmement répandue dans les médias et les croyances populaires. Le 14 septembre 2016, un article de la BBC News portait le titre suivant : « *Tool-using crow: rare bird joins clever animal elite* ». L'oiseau en question, la corneille d'Hawaï *Corvus hawaiiensis*, est capable d'utiliser des outils pour obtenir de la nourriture dans les cavités. Cette espèce, éteinte en milieu sauvage, attira l'attention des chercheurs car elle partage de fortes similarités avec un autre corvidé : le corbeau calédonien (c.-à-d., un bec droit, rare dans le genre *Corvus*, et une topographie inhabituelle du champ visuel; Troscianko, Von Bayern, Chappell, Rutz et Martin, 2012).

Cependant, utiliser un outil ne reflète pas nécessairement une cognition complexe (Beck, 1980). Des comportements similaires peuvent être génétiquement déterminés, ou reposer sur des mécanismes simples d'apprentissage associatif (Bluff, Weir, Rutz, Wimpenny et Kacelnik, 2007; Kenward, Weir, Rutz et Kacelnik, 2005; Povinelli, 2000; Tebbich *et al.*, 2001). Shumaker *et al*. (2011) ont depuis montré que certains animaux, et pas seulement les plus « intelligents », utilisent et fabriquent des outils dans la nature et en captivité.

Aujourd'hui, une façon plus « écologique » de comprendre la cognition sous-jacente à l'utilisation d'outils, est d'observer l'espèce dans son *ensemble* (Hansell et Ruxton, 2008). C'est ce à quoi nous nous intéresserons dans la première partie de ce dernier chapitre. Par exemple, est-ce que l'animal possède déjà des comportements dans la nature qui laissent présumer une telle capacité ? Cette question est importante, car elle met en exergue un comportement longtemps laissé de côté par les scientifiques : la construction du nid (Guillette et Healy, 2015). Ce dernier s'observe chez de nombreux oiseaux, et leur étude ouvre actuellement de nouvelles perspectives de recherche. L'utilisation d'outils quant à elle, bien que répandue sur le plan taxonomique, reste relativement rare (Hunt, Gray et Taylor, 2013). Pour expliquer ce phénomène, des chercheurs ont récemment supposé que ce comportement est peu fréquent non pas parce qu'il mobilise des capacités cognitives supérieures, mais plutôt parce qu'il n'est pas *utile* pour l'espèce (Hansell et Ruxton, 2008). Dans la deuxième partie de ce chapitre, nous nous attacherons à décrire les principaux facteurs écologiques pouvant également influencer la performance des sujets à résoudre le test de la ficelle.

ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE : L'UTILISATION D'OUTILS

Sur la définition de l'outil

Comme nous l'avons vu lors du premier chapitre, l'utilisation d'outils est une catégorie comportementale distincte. Néanmoins, les critères employés pour la définir ne font pas l'unanimité. En effet, de nombreux comportements, exclus par Shumaker *et al.* (2011), sont pourtant considérés comme de l'utilisation d'outils par certains chercheurs : ce sont les cas « limites ». Ces derniers concernent les constructions animales dites « architecturales », comme les nids, les terriers, les pièges, ou encore les toiles d'araignées. Une construction est fonctionnelle (élevage des jeunes, thermorégulation, défense et stockage de la nourriture), et consiste en l'association physique de deux ou plusieurs outils et/ou objets (Shumaker *et al.*, 2011). De très nombreux vertébrés et invertébrés en réalisent, en se servant parfois d'une variété surprenante de matériaux naturels et non-naturels, fabriqués et modifiés de telle manière que les constructions surpassent en nombre tous les cas d'utilisation d'outils répertoriés. En outre, les matériaux sont souvent transportés sur de très longues distances, et on observe fréquemment une coopération entre les partenaires de reproduction.

Bien que, selon Shumaker *et al.*, (2011), une construction puisse être considérée comme le produit cumulé de milliers de cas d'utilisation et de manufacture d'outils (les composants étant détachés, soustraits, ajoutés, combinés ou remodifiés), la construction finale n'est pas un outil *per se*, car elle n'est pas tenue ou manipulée dans son entièreté.

Pourtant, certaines araignées *Dinopsis*, tiennent et jettent leur toile (Yeargan, 1988). L'araignée Bolas *Matosphora* par exemple, possède une technique de chasse semblable à celle des « gauchos » au Mexique, qui attrapent le bétail à l'aide de lassos (les bolas). Cette espèce tisse un fil de soie entre deux branches, puis se place au milieu du fil et en tisse un autre sur lequel elle se suspend. Une fois en place, elle sécrète un petit fil de soie dont l'extrémité, une sorte de « goutte », est très collante. C'est ce fil qu'elle maintiendra dans ses pattes avant et qui lui sert de bolas. L'araignée libère ensuite des phéromones proches de celles émises par ses proies, des papillons de nuit femelles, pour attirer les mâles. Lorsqu'un mâle se présente, elle fait tournoyer son lasso et le lance sur l'insecte qui, dès qu'il est touché, reste collé à la goutte. Ici, Shumaker *et al.* (2011) ne considèrent pas la toile d'araignée comme un outil, car elle est attachée au substrat. Néanmoins, l'araignée à face d'ogre *Dinopsis longipes* fabrique une petite toile qu'elle tient dans ses pattes, avant de la faire tomber sur ses proies. Selon la définition de Shumaker *et al.* 2011, cette araignée devrait être

considérée comme une utilisatrice (et une fabricatrice) d'outils. Cependant, cette espèce construit d'abord sa toile de la manière classique (attachée au substrat), puis la détache de ses points de fixation. Il semble ainsi difficile de justifier logiquement pourquoi une araignée devient une utilisatrice/fabricatrice d'outils simplement parce qu'elle détache et tient sa toile, après l'avoir construite…

La distinction entre un outil et une construction suivant ce critère devient ainsi de moins en moins aisée. L'utilisation d'outils ne semble pas si différente des autres comportements de construction suivant ses attributs fonctionnels, cognitifs, ontogénétiques, écologiques et évolutifs. Hansell et Ruxton (2008) affirment d'ailleurs que l'utilisation d'outils devrait être considérée comme une forme de comportement de construction, et non pas le contraire. En effet, isoler l'utilisation d'outils des autres comportements de construction et s'y intéresser essentiellement du point de vu évolutif peut mener à d'importants biais. Par exemple, nous servir de modèles animaux pour déterminer le contexte dans lequel s'est développé ce comportement chez les premiers hominidés et quelles étaient leurs capacités cognitives nous amène à négliger l'écologie de l'animal, et donc son environnement.

Le castor du Canada *Castor canadensis* est un constructeur très compétent (ayant le statut, dans la littérature, d'animal « ingénieur »). En une vingtaine de jours, il construit son abri, qui peut peser jusqu'à 3 tonnes et s'étendre sur 1.5 kilomètre. Bien que ce comportement soit complexe, les chercheurs ont surtout mis l'emphase sur sa capacité à fabriquer un outil, en créant une marche dans le but de couper du bois plus haut sur un tronc (Barnes, 2005). Dernièrement, des gorilles *Gorilla gorilla* furent pour la première fois observés en train d'utiliser des outils pour fourrager (Breuer, Ndoundou-Hockemba et Fishlock, 2005). Les chercheurs se sont alors intéressés aux facteurs potentiellement responsables de ce comportement en le liant à l'histoire évolutive humaine, sans faire référence à un comportement encore plus prévalent chez cette espèce : la construction du nid. Ainsi, pourquoi devrions-nous accorder plus d'intérêt à l'utilisation/fabrication d'outils chez ces espèces alors que l'on sait *déjà* qu'elles fabriquent des constructions complexes quotidiennement dans la nature ? Car il n'existe aucune raison objective pour que les processus cognitifs impliqués dans l'utilisation d'outils soient plus complexes que ceux impliqués dans la construction du nid, qui n'est pas entièrement inné comme on l'a souvent pensé, mais qui nécessite parfois de l'apprentissage et une certaine flexibilité.

Le nid : un comportement inné ?

Chez les oiseaux, la structure des nids est d'une incroyable variété. Le petit gravelot *Charadrius dubius*, par exemple, couve directement ses œufs sur le sol caillouteux du bord des rivières. D'autres espèces, comme la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* ou l'araçari vert *Pteroglossus viridis*, investissent les cavités d'arbres disponibles dans leur environnement, comme les nids de pics délaissés. Les calaos présentent à ce sujet un comportement des plus singuliers. Le mâle emmure sa femelle vivante dans un trou d'arbre grâce à de la boue et à des excréments qu'il va amasser jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une fine fente par l'intermédiaire de laquelle il nourrira sa femelle et ses petits (Figure 13).



Figure 13. Calao brun *Anorrhinus tickelli* au nid © Lovely bird.

D'autres espèces, comme la colombine turvert *Chalcophaps indica*, construisent des nids assez primaires, en disposant grossièrement un amas de brindilles sur lequel elles couveront leurs œufs. Il y a également des espèces qui creusent des terriers, comme le martin pêcheur d'Europe *Alcedo atthis*, ou les manchots de Humboldt *Spheniscus humboldti*, moins familiers (Figure 14). Les mégapodes de Freycinet *Megapodius freycinet*, quant à eux, enterrent leurs œufs qui seront naturellement incubés, grâce à la chaleur volcanique dégagée. Mais les nids les plus complexes observés dans le monde aviaire sont sans nul doute ceux des tisserins et des oiseaux jardiniers.



Figure 14. Manchot de Humboldt devant son terrier © Yevgenia Gorbulski.

Les tisserins, comme leur nom l'indique, construisent des nids dont la technique ressemble à celle utilisée lors de la création de textiles grâce à nos métiers à tisser. Pour construire son nid, le tisserin gendarme *Ploceus cucullatus* utilise de l'herbe fraîche (matériel flexible) qu'il peut facilement plier et tisser au bout d'une branche d'arbre afin, qu'en séchant, elle y soit fermement attachée (Figure 15).



Figure 15. Nids de tisserins gendarmes. On peut voir les différents niveaux de construction (p. ex. la phase « cerceau »). Avec le temps, le nid sèche et perd sa couleur verte © David Steele.

Le séchage est le principe même par lequel l'ensemble du nid est stabilisé. L'oiseau attache ensuite davantage de brindilles pour former un cerceau sur lequel il va se percher afin de tisser d'abord la chambre globulaire, puis une entrée sous la forme d'un tunnel vertical. Pour consolider le nid, les mâles utilisent différents types de nœuds variant en complexité et semblables aux nœuds marins utilisés sur les voiliers (p. ex., spirale, nœud pendant, nœud entier, tissage simple, alternance des lacets, etc.). La structure des nids est complexe (Figure 16), et varie entre chaque espèce mais également chez une même espèce, car l'oiseau doit s'adapter à la topographie du site de nidification et à la géométrie de l'agencement des branches, des facteurs non prédictibles dans l'environnement et qui nécessitent une certaine flexibilité. Les tisserins doivent aussi prendre un ensemble de décisions concernant le choix du lieu de nidification, les matériaux à utiliser (taille, forme, malléabilité, etc.), et le comportement de construction lui-même. Cela demande non seulement d'être capable de planifier son comportement dans le temps, mais aussi de s'adapter à son environnement et de posséder une certaine dextérité.

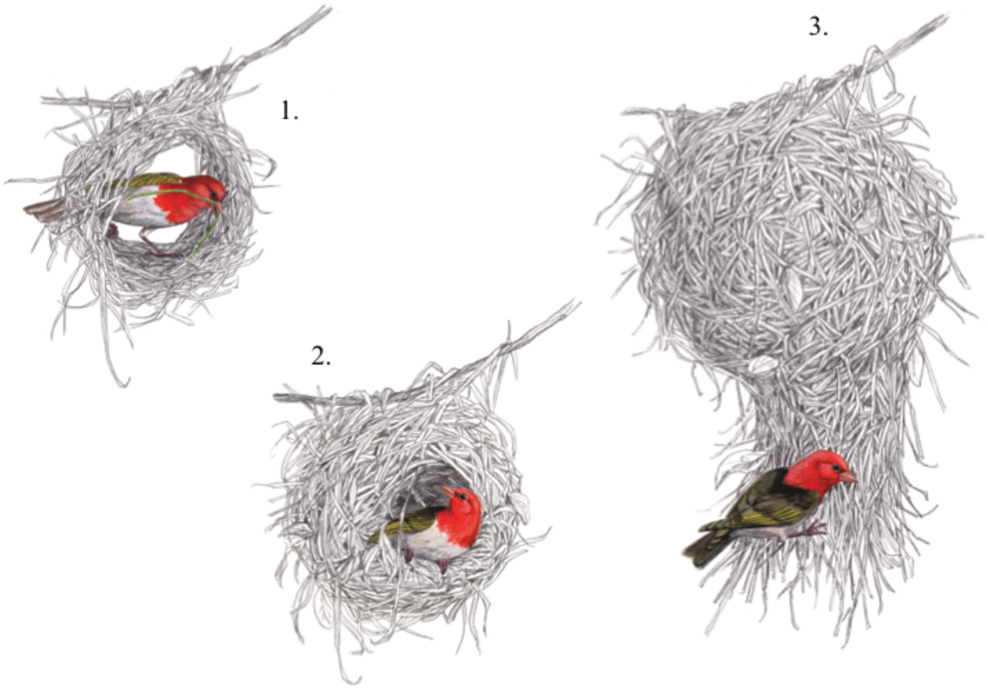

Figure 16. Nid du tisserin écarlate *Anaplectes rubriceps*. Le mâle commence par enlever les feuilles d'une brindille d'herbe, puis la retire de son substrat afin d'obtenir une lanière longue et flexible. Cette dernière est ensuite tissée au bout d'une branche à laquelle l'oiseau attache davantage de brindilles [1] pour former une chambre globulaire [2] et une entrée accessible par le bas [3]. Cette architecture est complexe, certains de ses composants sont appris, et cette apprentissage se perfectionne au fil des années © Carole Pourcher.

Une expérience a d'ailleurs montré que les tisserins gendarmes perfectionnaient leurs techniques de construction au fil des années. L'apprentissage semble ainsi représenter le processus cognitif majeur dans la réalisation d'un comportement que nous pensions, jusqu'à récemment, entièrement fixé génétiquement.

Dernièrement, une étude sur les mandarins *Taeniopygia guttata* a mis en évidence le rôle de l'apprentissage *social* dans la construction du nid. De jeunes mâles mandarins, qui n'avaient encore jamais construit de nids, pouvaient observer un congénère familier ou non-familier construire un nid avec un matériel dont ils n'aimaient pas la couleur. Quand on donna la possibilité aux jeunes mâles, qui avaient observé un congénère familier, de construire leurs propres nids, ils préférèrent utiliser la couleur du mâle familier. Par contre, ce ne fut pas le cas des jeunes mâles ayant observé un congénère non familier. Les relations sociales influencent ainsi la manière avec laquelle l'expertise dans la construction du nid est transmise chez cette espèce.

Chez les jardiniers, le mâle jardinier maculé qui décore son berceau avec un grand nombre de baies *Solanum* attire davantage les femelles. Des chercheurs ont augmenté artificiellement le nombre de baies chez les berceaux de plusieurs mâles, et ont observé que ces derniers les enlevaient. Pourquoi, si cela attire les femelles, les mâles n'exposent pas plus de baies? Les berceaux exhibant naturellement un grand nombre de baies appartiennent aux mâles dominants. Les mâles dominés vont donc rapidement enlever l'excès de baies pour limiter toute confrontation. Ils ont donc une *connaissance* du statut social de leurs voisins, et modulent leurs comportements en fonction.

Généralement, les oiseaux jardiniers accumulent des décorations autour de leurs berceaux. Le jardinier à nuque rose *Chlamydera nuchalis* crée également une illusion visuelle dans sa structure, connue sous le nom de perspective forcée. Ce procédé est couramment utilisé au cinéma, et vise à modifier la taille d'un personnage à l'écran. A l'instar du jardinier satiné, le berceau de cette espèce consiste en une avenue avec deux cours de chaque côté. Les cours sont recouvertes d'objets ternes tels des cailloux, semblables au *gesso* en peinture, et sur lesquelles le mâle exhibe ses décorations colorées. Ces cailloux sont arrangés en un gradient, des plus petits (à l'entrée de l'avenue) aux plus grands. La taille des objets ternes augmente ainsi progressivement au fur et à mesure que l'on s'éloigne du berceau. La femelle, qui observe le mâle à un point fixe au centre du berceau (Figure 17), aura alors l'impression que tous les cailloux sont de la même taille. Le mâle paradant sur cet agencement particulier va alors paraître beaucoup plus grand qu'il ne l'est en réalité, et, plus cette illusion est de qualité, plus il sera choisit par la femelle.



Figure 17. Mâle jardinier maculé (de dos sur l'image) devant son berceau et paradant face à une femelle © Chris Watson.

Certains mâles manient mieux cette illusion que d'autres, et cette différence perdure dans le temps. Les juvéniles passent du temps aux berceaux des mâles matures pour les espionner, et c'est là qu'ils pourraient potentiellement apprendre cette technique. Les jeunes jardiniers ne pouvant construire un berceau complet qu'à partir de 4/7 ans, ils se regroupent et établissent des berceaux temporaires, où ils apprennent à construire et à parader, certains prenant la place des femelles pour s'entraîner.

Chez d'autres espèces, comme la rémiz penduline *Remiz pendulinus*, les mâles élaborent des nids pendants pour attirer les femelles. Ces dernières vont choisir les nids les plus gros, gages de qualité. Les femelles fabriquent tout de même la partie intérieure du nid. Parfois, c'est la femelle qui s'occupe entièrement de la construction du nid mais aussi de l'élevage des petits. La femelle cassique cul-rouge *Cacicus haemorrhous*, par exemple, peut mettre plus de 18 jours pour construire un nid pendant à la forme d'une grosse bourse allongée (pouvant faire jusqu'à 65 cm de longueur). Chez la mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*, le travail est partagé, le mâle et la femelle construisant le nid ensemble. Certains chercheurs supposent que cette coopération requiert des capacités cognitives, car les partenaires doivent

se répartir les tâches de manière équitable et s'organiser dans le temps (p. ex., quand se nourrir).

L'outil ou le bec ?

Comme nous venons de le voir, la construction du nid, au même titre que l'utilisation d'outils, est susceptible de mobiliser des capacités cognitives. Néanmoins, pourquoi de nombreuses espèces aviaires fabriquent-elles des nids dans la nature, alors que très peu d'entre elles utilisent des outils ?

Pour certaines chercheurs, l'utilisation d'outils est rare car le contexte écologique dans lequel ce comportement est avantageux est inexistant : c'est l'hypothèse du manque d'utilité (Hansell et Ruxton, 2008). Est-ce que des espèces comme l'anhinga *Anhinga anhinga*, qui utilise son bec pour harponner ses proies, ou encore le porte épée *Ensifera ensifera*, qui se sert de son bec allongé pour se nourrir du nectar dans la profondeur des fleurs, ont vraiment besoin d'utiliser des outils dans la nature, puisque leur bec est déjà adapté pour fourrager (Figure 18) ?



Figure 18. Spécialisations morphologiques du colibri porte-épée [gauche], le seul oiseau connu pour posséder un bec deux fois plus long que son corps, et de l'anhinga [droite]. En utilisant un outil, ces oiseaux devraient le tenir dans leur bec, « sacrifiant » l'utilisation de leur organe spécifiquement adapté pour fourrager © De Ondrej Prosicky.

En Ouganda, les chimpanzés s'adonnent à la pêche aux termites 4/5 mois sur l'ensemble de l'année (et 15% de leur temps journalier). Dans certaines régions, ce comportement est très peu fréquent (< 1% du fourragement sur l'année, de Wrangham dans Hansell et Ruxton, 2008). L'utilisation d'outils semble ainsi importante seulement durant certaines périodes de

l'année. Ceci contraste notablement avec la construction du nid chez cette espèce, réalisée tous les jours par l'ensemble des membres du groupe.

Dans l'étude de Pruetz et Bertolani (2007), les chimpanzés qui fabriquaient une lance pour chasser étaient principalement des femelles et leurs juvéniles. Les auteurs ont alors supposé que ces dernières fabriquaient des outils lorsque l'accès à la nourriture était rendu difficile par les autres membres du groupe. Les même auteurs ont d'ailleurs mentionné une étude similaire dans laquelle un groupe de dauphins *Tursiops truncatus* utilisait des éponges pour protéger leur rostre en fourrageant dans les fonds marins. Dans cet habitat, les mâles empêcheraient aux femelles l'accès à des sites de fourragement qui ne requièrent pas l'utilisation d'outils (Smolker, Richards, Connor, Mann et Berggren, 1997).

Nous avons pu voir lors du premier chapitre que le pinson-pic des Galápagos utilisait des outils lorsque les conditions environnementales n'étaient pas favorables (saison sèche, Tebbich *et al*., 2002). L'utilisation et la fabrication d'outils chez le corbeau calédonien pourraient également lui permettre l'accès à une nourriture de haute qualité nutritive, ce qu'il serait intéressant d'étudier en faisant varier les conditions environnementales.

ECOLOGIE ET COGNITION PHYSIQUE : LE TEST DE LA FICELLE

Bien que réussir le test de la ficelle ne soit pas uniquement déterminé génétiquement, certaines espèces sont parfois amenées à réaliser des comportements très similaires dans leur milieu naturel. Chez l'oiseau, l'utilisation de la patte pour s'alimenter en stabilisant une proie sur un substrat particulier, le sol ou une branche par exemple, s'avère particulièrement utile pour résoudre la tâche. Cette adaptation motrice permet au sujet de maintenir la ficelle avec sa patte sur le perchoir, tout en se penchant de nouveau pour atteindre la récompense. Pour se nourrir de chenilles, certains oiseaux appartenant à la famille des paridés les tirent d'abord par leurs fils (Brooks-King & Hurrell, 1958 ; Dickinson, 1969). De nombreux oiseaux tirent et/ou marchent sur des brindilles en vue d'attraper des insectes ou des baies (Altevogt, 1953; Obozova *et al.*, 2013; Seibt et Wickler, 2006; Thorpe, 1963), et les geais des chênes *Garrulus glandarius* apprennent à tirer sur les jeunes plants de l'arbre pour atteindre le gland enfoui (Bossema, 1979). Un comportement similaire au tirage de la ficelle est le fait de tirer sur des chatons d'arbres, où l'oiseau se penche pour atteindre un chaton dans son bec, puis place sa patte sur la tige flexible afin de se nourrir (Newton, 1967; Thienemann, 1933; van Lawick-Goodall, 1970). Bien que similaire, le tirage des chatons est moins complexe : lors du test, l'oiseau doit attraper la ficelle, créer une boucle, placer sa patte sur la boucle, et répéter cette

séquence plusieurs fois avant d'obtenir la nourriture (et pas seulement l'attraper directement). La même analyse s'applique à d'autres cas où la nourriture est atteinte en tirant sur une ou des parties d'un objet, comme par exemple lorsque les corbeaux se nourrissent des entrailles d'un cadavre ou lorsque les urubus tirent sur les tendons.

D'autres adaptations peuvent également influer. Les prosimiens, par exemple, réussissent davantage à résoudre les patterns de base s'ils ont tendance à manipuler des objets, à être joueurs, et s'ils ne se nourrissent pas exclusivement d'insectes. En outre, la possession de certains traits comportementaux, comme la persévérance ou la patience, et certains types de fourragement (p. ex., le fourragement par extraction), peuvent également être avantageux (Millikan et Bowman, 1967). Néanmoins, dans une étude comparée chez différentes espèces de perroquets, la complexité sociale prédisait davantage la réussite du sujet que son régime alimentaire ou son mode de fourragement (Krasheninnikova *et al.*, 2013). Il est ainsi important de s'intéresser à l'écologie de l'espèce pour prédire quelle configuration du test de la ficelle, mais également quels patterns au sein d'une même configuration, elle sera plus à même de réussir.

PARTIE EXPERIMENTALE

CHAPITRE IV.

DOMAINE SOCIAL I

MODELE BIOLOGIQUE N°1 :

LE PELICAN BLANC *PELECANUS ONOCROTALUS*



© Aaron Amat

« Août 1847. Sous la chaleur étouffante du soleil d'Egypte, Alfred Brehm (1829-1884), célèbre explorateur et zoologiste allemand, cherchait à fuir avec empressement le Caire et son agitation. Venu se réfugier près des bords du Nil, il embarquait à bord d'une felouque, ce petit bateau à voile emblématique, afin de profiter de l'air ambiant. Allongé dans la coque et emporté par les vents, son esprit s'apaisait et il commença à faire la liste de toutes les espèces qu'il avait eu le bonheur de croiser sur cette terre noire d'Orient; l'intrépide héron garde-bœufs *Bubulcus ibis*, le magnifique ibis falcinelle *Plegadis falcinellus*, l'archaïque bec en sabot *Balaeniceps rex*… Quand soudain, la felouque heurta un rocher caché par les eaux et précipita violemment le bateau et son pauvre matelot sur le rivage. Peu de temps après, encore étourdi par le choc, Brehm se réveilla. Se redressant avec peine, il regarda par-dessus la coque et recula tout à coup avec frayeur : le Nil était devenu blanc. Il ferma les yeux un instant, se demandant si durant son évanouissement la chaleur n'avait pas fait défaut à son entendement. Lorsqu'il les rouvrit, il s'aperçut que le Nil était recouvert d'étranges oiseaux blancs. Ces créatures, regroupées par milliers sur les eaux calmes du fleuve, étaient des pélicans blancs ».

Samara Danel, Cortex Mag.

A l'instar de nombreux oiseaux d'eau, le pélican blanc est une espèce grégaire (Din et Eltringham, 1974a; Elliott, 1992; Newton et Symens, 1996). Durant la saison de reproduction, il forme de grandes colonies (Berry, Stark et van Vuuren, 1971), au sein desquelles il vit à proximité de ses congénères (p. ex., un nid par m^2 au Rann de Kutch, Inde). Ces oiseaux sont attirés par les endroits fréquentés par d'autres pélicans (Anderson, 1991), les couples d'une même colonie débutant la ponte de manière synchronisée ou en imitant leurs voisins (Elliott, 1992). Cette attraction sociale apparaît dès le plus jeune âge, probablement lorsque les petits sont laissés par leurs parents dans des crèches (de 10 à 100 individus) 20 à 25 jours après leur naissance (Berry *et al.*, 1971; Brown et Urban, 1969; Elliott, 1992), afin que ces derniers puissent partir pêcher. C'est d'ailleurs à ce moment que l'on peut observer un comportement des plus rares chez les oiseaux : la chasse en groupe (Anderson, 1991; Din et Eltringham, 1974a; Din et Eltringham, 1974b; Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996; Rand, 1954; Wirtz et Kacher, 1983; Wirtz, 1986).

Lorsque 8 à 12 pélicans se retrouvent au milieu d'une grande étendu d'eau, ils forment un cercle qu'ils réduisent peu à peu en ouvrant leurs ailes toutes les 15/20 secondes, afin de concentrer le poisson pris au piège au centre de la formation (Figure 25).



Figure 25. Regroupement suivant la formation du « fer à cheval » © Paranomio.com.

Cette tactique sociale permet au groupe d'obtenir du poisson suivant un taux de 20% (Din et Eltringham, 1974a; Elliott, 1992; Wirtz, 1986, mais voir Saino, Fasola et Waiyakp, 1995). La pêche est synchronisée, car les pélicans veillent toujours à plonger leur bec dans l'eau simultanément (Elliott, 1992; Wirtz, 1986). De plus, la technique de chasse varie en fonction

de la configuration du lieu de pêche. Près des côtes par exemple, les pélicans vont non plus former un cercle, mais un demi-cercle, afin de diriger le poisson vers l'eau trouble du rivage (Din et Eltringham, 1974a; Elliott, 1992). Ce comportement est très important pour l'espèce, en effet les pélicans blancs sont considérés comme des piscivores exclusifs, et possèdent un apparatus de fourragement des plus spécifiques du monde aviaire (Elliott, 1992).

En dehors de la saison de reproduction, les pélicans se reposent en groupe la journée et établissent des « dortoirs » communs la nuit (Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996). Ces oiseaux se déplacent en groupes organisés de 30 congénères ou plus. Les individus adoptent couramment la formation en V (Berry *et al.*, 1971; Elliott, 1992, Figure 26), sensée fournir des avantages aérodynamiques (p. ex., revue de Speakman et Banks, 1998), mais qui, chez certaines espèces, semble également jouer un rôle social (Andersson et Wallender, 2004).



Figure 26. Vol en V du pélican blanc. Cette formation permet aux membres du groupe d'économiser 11 à 14% d'énergie lorsqu'ils volent dans le sillage (vortex) d'un autre oiseau (Weimerskirch, Martin, Clerquin, Alexandre et Jiraskova, 2001 © Tony Mills).

Dans la nature, nous ne savons pas réellement si les partenaires sexuels restent ensemble toute l'année, ou s'ils se retrouvent à chaque saison de reproduction (Elliott, 1992). Néanmoins, une fois le couple formé en captivité, les pélicans blancs restent ensembles plusieurs années et probablement toute la vie (observation personnelle). Bien que les partenaires sexuels ne se toilettent pas mutuellement et ne s'offrent/partagent pas leur nourriture, les mâles protègent activement les femelles lors d'interactions agonistiques avec des congénères. Il existe également une forte proximité entre les partenaires sexuels, et le lien du couple est renforcé

par des vocalisations simultanées et répétées (sortes de « grognements », cette espèce ne possédant pas les muscles de la syrinx permettant de produire le chant). Le couple se partage l'incubation des œufs et le nourrissage des petits après l'éclosion. Enfin, cette espèce possède des traits d'histoire de vie généralement associés à une cognition complexe, tels qu'une maturité sexuelle tardive (3 à 4 ans), une grande longévité (30 ans dans la nature, 54 ans en captivité), et un cerveau relativement grand par rapport à la taille du corps (le « 7ème groupe » de Lefebvre *et al.*, 2004). Les jeunes deviennent autonomes tardivement (env. 85 jours, Hatzilacou, 1996), et continuent d'être nourris par leurs parents, leur permettant ainsi d'apprendre des techniques complexes de fourragement (la chasse en groupe nécessitant un certain degré d'expérience, Burger, 1980).

- ARTICLE 2 -

PART I

EXPLORING COGNITIVE EVOLUTION WITH A COOPERATIVE HUNTER: THE GREAT WHITE PELICAN (*PELECANUS ONOCROTALUS*)

Samara Danel · Genyffer Troina · Valérie Dufour · Auguste M. P. von Bayern* · François Osiurak*

Submitted for publication

*These two authors contributed equally to this work and share the last-authorship.

Abstract

The adapted intelligence hypothesis posits that cognitive abilities evolved non-uniformly in animals facing specific demanding environments. To test this assumption, we investigated the capacity of a cooperative hunter, the great white pelican (*Pelecanus onocrotalus*), to solve a task in the social and the physical domains. In the first experiment, the social learning task, birds from the test group watched a trained conspecific using its beak to open an opaque box containing a food reward, whereas the control group could not see the demonstrator. Individuals from both groups were subsequently allowed access to the box. Subjects of the test group performed significantly better than that of the control group. In the second experiment, subjects were required to drop tools into an apparatus to gain access to a food reward. The tool use task 1 tested the capacity of pelicans to show spontaneous tool use behaviour, while the tool use task 2 aimed to test the birds' performance before and after providing them with different kinds of information about the task's solution. Subjects were not able to use tools in this experiment. At first sight, these results provide support for the adapted intelligence hypothesis, by suggesting that social learning is an adaptive specialization in pelicans. However, although appealing, this assumption seems incorrect. At this point, we cannot dismiss the possibility that great white pelicans are endowed with domain-general cognition. Further investigations are required to critically address this question, some of these are proposed.

Introduction

Over evolutionary time, the primate brain has enlarged substantially in comparison to the other vertebrates (Jerison, 1973). Initially, this growth was thought to be ecologically relevant (e.g., related to various degrees of foraging complexity, Clutton-Brock & Harvey, 1980; Gibson, 1986; Parker & Gibson, 1977). However, this assumption was rapidly dismissed since mammal species facing the same ecological challenges were found to diverge in brain size (Dunbar, 1998). Further, the above-mentioned enlargement regarded all primate species, irrespective of their diet or feeding habits (Dunbar, 1998). The question of which selection pressures favoured enhanced primate cognitive skills is fundamental (Rosati, 2017), and still remains an on-going debate in science (Lotem et al., 2017).

One of the most-supported hypotheses posits that living in complex social groups has strongly channelled the evolution of cognitive skills in some species, i.e. the so-called 'social intelligence hypothesis' (Humphrey, 1976; Jolly, 1966). Large brains were seen as an adaptation to complex social group living, which has benefits (defence against predators, foraging opportunities), as well as disadvantages (competition for food or reproduction). Most primates live in long-term societies within which they must cooperate to maintain the group cohesion, while serving their own interests (Zuberbühler & Byrne, 2006). To do so, they need to recognize their conspecifics individually and have knowledge about others' attributes like age, sex, social rank or kinship (Bergman et al., 2003, Cheney & Seyfarth, 1999; Dasser, 1988). It was shown that increasing fitness rests on the ability to keep track of such third-party relationships (Silk et al., 2003). Behavioural flexibility also permits coalition-formation (de Waal, 1984; Silk et al., 2004; Widdig et al., 2000; Zabel et al., 1992), post-conflict affiliation (e.g., reconciliation) (Kutsukake & Castles, 2004), or the use of tactics ranging from manipulation to deception (Byrne & Whiten, 1992; 1997), which lower the costs of group living.

At first, the social intelligence hypothesis was developed with regard to primates (Kamil, 2004). However, other distantly related animal groups also show complexity in their social lives (Clayton et al., 2007). In birds, this is particularly the case of the corvid family (crows, jays, magpies, ravens). Rooks (*Corvus frugilegus*) and pinyon jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*) live in fission-fusion societies similar to those of chimpanzees, dolphins and spider monkeys (Clayton & Emery, 2007). As in primates, various corvids can understand third-party relationships, form third-party affiliations, make transitive inferences about the social status of their conspecifics, and (mostly in the context of their natural food-caching and

pilfering behaviour) use tactical deception (Clayton et al., 2007; Clayton & Emery, 2007; Seed et al., 2006).

The 'adapted intelligence hypothesis' postulates that these capacities are domain-specific adaptations (Tooby & Cosmides, 1992). According to this view, still widely held in cognitive science and evolutionary psychology (Lotem et al., 2017), the mind is construed as a set of specialized brain modules, which evolved in animals facing specific and recurrent problems in their environment (Duchaine et al., 2001). Importantly, these dedicated cognitive adaptations are inflexible and thus cannot be generalized to problems for which they did not evolve (e.g., Fernandes et al., 2014; Shettleworth, 2012a, 2012b).

In birds, this perspective originates from the studies on food-caching behaviour and memory that started in the 1980's, showing that this latter ability was related to the species' relative dependency on cached food (Balda et al., 1987, Balda & Kamil, 1989; 1992; Kamil & Balda, 1985; 1990). In corvids, the best-known example is probably the Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*) (Vander Wall, 1982). This bird depends crucially on successful food storing and retrieving to survive and display superior memory skills compared to corvid species less dependent on recovering cache food (Balda & Kamil, 1992). Another example includes the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*), a non specialized food-caching corvid that lives in highly structured social groups (Bednekoff & Balda, 1996). This species' observational spatial memory is more accurate than the solitary Clark's nutcrackers's one. Evidence for the adaptive specialization of social learning has also been shown in social pinyon jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*), which share many ecological similarities with Clark's nutcrackers (Templeton et al., 1999). According to the adapted intelligence hypothesis, social animals would then have developed specific cognitive adaptations to deal with their challenging social world, rather than better general cognitive capacities. This view i.e., that birds have developed dedicated cognitive adaptations, was subsequently empirically held by neuroecological studies (Sherry, 2006) and still continues to be supported (Brodin, 2010; Pravosudov & Roth, 2013). Therefore, species that face specific requirements in their environment can represent helpful models for the evolution of cognition, and testing whether capacities are truly specialized adaptations.

In this context, the great white pelican (*Pelecanus onocrotalus*) represents a relevant biological model to test this hypothesis. This large bird is primarily piscivorous (Bowker & Downs, 2008; Megaze & Bekele, 2013), and possesses one of the most distinctive advanced feeding apparatus among birds (Elliott, 1992). Like many waterbirds, pelicans are highly gregarious (Din & Eltringham, 1974a; Elliott, 1992; Newton & Symens, 1996). Outside the

breeding season, they rest in flocks during the day and gather in communal roosts at night (Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996).

During the breeding season, they form large colonies (Guillet & Furness, 1985) and seem to copy one another by laying synchronously and usually directly on the ground (Berry et al., 1971; Elliott, 1992). They also create protected crèches (of 10 to 100 individuals) (Berry et al., 1971; Brown et Urban, 1969; Elliott, 1992; Evans, 1984) where juveniles stay in close proximity, which may have influenced the strong peer-attraction we observe at maturity (Anderson, 1991; Clayton & Emery, 2007). This may allow adults to engage in a rare behaviour among birds: cooperative fishing (Anderson, 1991; Bowker & Downs, 2008; Din et Eltringham, 1974a; Din et Eltringham, 1974b; Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996; Megaze & Bekele, 2013; Rand, 1954; Wirtz et Kacher, 1983; Wirtz, 1986).

In the middle of water, pelicans form a circle that they gradually reduce by beating their wings on the surface steadily to drive fish in the centre of the formation. When fish are sufficiently congregated, they finally scoop them up by plunging their beak simultaneously in the water (Elliott, 1992; Wirtz, 1986). This synchronised fishing technique permits each individual from the group to get fish at a 20% strike rate (Din & Eltringham, 1974a; Elliott, 1992; Wirtz, 1986, but see Saino et al., 1995), and varies according to the configuration of the foraging site. When pelicans are near the coast, they then form a semicircle and progressively get closer to the shore to drive fish towards the murky water (Din & Eltringham, 1974a; Elliott, 1992). Pelicans have a prolonged immature period (Hatzilacou, 1996) during which they continue to be fed, allowing them to learn this complex foraging skill (which requires a certain degree of experience, Burger, 1980).

This preliminary study aimed to explore the cognitive performance of a cooperative hunting avian species in both the social (experiment I) and the physical (experiment II) domains. The pelicans' sociality and foraging behaviour led us to assume that they should be able to show social learning i.e., learning influenced by observation of, or interaction with, another animal or its products (Heyes, 1994). To test it, subjects had to learn a new foraging behaviour by observing a conspecific retrieving a reward from a box. However, considering the apparent absence of specific cognitive pressures in the pelicans' ecological environment (the species is unknown to use tools in the wild, nests on the ground, possesses an extremely adapted feeding apparatus and a specific feeding diet), they should not be able to show flexible behaviour in the physical domain, namely in a problem solving task involving tools. These ecologically relevant social and physical cognitive abilities have been used in several comparative experiments studying the evolution of cognition in animals and humans (e.g.,

Fernandes et al., 2014; Herrmann et al., 2007; Reader et al., 2011; Reader & Laland, 2002). To date, species from only a few avian orders have received substantial attention, thus providing an incomplete picture of the thousands of birds existing worldwide (Barrowclough et al., 2016). Due to their conspicuousness, great white pelicans are among the most famous birds in the world but they have never been tested in cognitive studies generally. However, the adapted intelligence hypothesis rests on general evolutionary principles and therefore should be applied to other species facing specific cognitive challenges in their environments.

Methods

Experiment I: Social learning task

Subjects

Twelve adult pelicans were tested at a bird park in Villars-les-Dombes, France. Five were males (Cra, Cro, Hyd, Jac, Jee), and 7 were females (Asa, Bal, Coo, Her, Jan, Jani, Jyw). All subjects belonged to the free-flight bird show and were brought down to 85-90% of their *ad libitum* weight during the high season of the zoo (from March to November), which was also the experimental period. All birds were maintained within an outdoor enclosure of 2 compartments (first compartment: 17.97 x 5.88 x 2.26 m, including an indoor room: 2.34 x 2.34 x 2.26 m, second compartment: 24.74 x 17.91 x 2.26 m). Tests took place in the first compartment each early morning from 8 a.m. to 1 p.m. Two birds (Jan and Jani) were randomly chosen to be the demonstrators. The tests began when these 2 birds could routinely open the box in less than 25 sec. The remaining 10 subjects were assigned to 2 different groups: a control group (Bal, Cra, Cro, Her and Hyd) and a test group (Asa, Coo, Jac, Jee and Jyw). The social rank of each subject (dominant, subordinate, neutral) was balanced between both groups. These subjects had not been tested in cognitive tasks previously.

Apparatus

We chose to use a conceptually similar apparatus to the one used in many previous studies exploring social learning in birds (e.g., Aplin, Sheldon, & Morand-Ferron, 2013; Biondi et al., 2010; Bouchard, Goodyer, & Lefebvre, 2007; Fritz & Kotrschal, 1999; Giraldeau & Lefebvre, 1987; Lefebvre, 1986). The apparatus consisted of an opaque wooden box (25 x 25 x 33 cm) stabilized in the centre of a platform (54.3 x 36 x 1.1 cm), and fixed with 4 wooden sticks (25 x 1.1 x 2 cm) (Fig. 1). The reward, a fresh common roach (*Rutilus rutilus*) that was always placed in the middle of the box (12.5 cm from each side), could be obtained by sliding the lid

either towards or away from the user's body. The sliding lid was maintained by 6 angle brackets (3 x 2.7 x 1.5 cm), 3 were fixed and slightly raised on both left and right sides of the box's top.

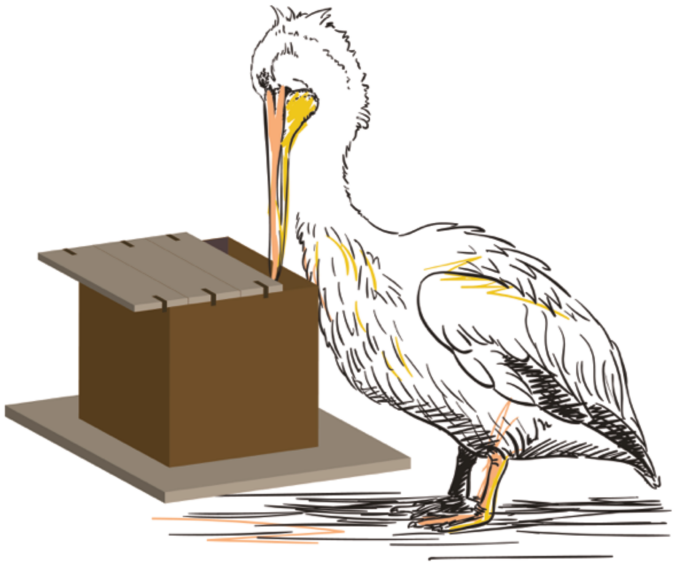

Fig. 1. Schematic representation of the apparatus used during the social learning task.
The reward was located inside the opaque wooden box. In order to get the reward, subjects had to slide the top lid either towards or away from their own body. In the test group, the subjects (the observers) could see a demonstrator opening the box, whereas subjects in the control group could not see any demonstrator.

Procedure

Test group - Fifteen trials (2 trials per day max. were authorized by the bird park) were conducted for each individual. If a subject succeeded, 7 additional trials were administrated to assess whether the subject continued to be successful. Before each trial, the observer was transferred into a room with opaque walls, except for a removable grid wall in the front, from which it could witness the social demonstration. The apparatus was then presented to the demonstrator in front of the grid wall of the room, which rapidly pushed the lid and inserted its beak into the box. After the demonstrator had fed, the apparatus was placed in the centre of the first compartment for a 15 min trial.

Control group - The same procedure as the test group was followed, except that the 5 subjects were naïve i.e. they had not seen the demonstrator opening the box before being tested.

Control procedure to measure individual neophobia - we used a neophobia task (Greenberg, 1983) to control for the possibility that interindividual differences in interacting with the set up could not be explained by individual differences in neophobia. In this task, we randomly alternated the presentation of a novel object (test trial) and no object (control trial) next to a food container. We conducted the tests over 5 consecutive days (usually 2 trials per day, 2 h apart). Six trials were administrated, 3 trials with a novel object and 3 trials with no object. The day before a trial, we randomly determined if the test trial or the control trial would be presented first. Before each test trial, the subject was isolated in a room, allowing the experimenter to place the novel object 12 cm away from a feeding dish located in the centre of the aviary. The novel objects consisted of 3 children's toys: (1) a purple plastic hoop, (2) a yellow duck figurine and (3) a black basketball. These objects had never been presented to pelicans before and the order of their presentation was determined randomly.

Data analysis

All tests were video recorded and continuous second-by-second coding of the videotapes was performed. Statistical analyses were performed using R version 3.2.3 (R Core Team 2015).

Social learning task - In all videotapes we collected the trial number of the first success, the latency time in seconds, and the number of successes that followed the first success.

Control procedure to measure individual neophobia - the latency (in sec) to feed in both control and test trials was recorded. An indicator reflecting the degree of neophobia was calculated based on the additional time the pelicans required to take food in the test condition compared to the control condition (the mean latency to take the food in test trials minus the mean latency to get the food in control trials).

Results

Experiment I: Social learning task

Social learning task - All subjects from the test group succeeded in opening the box and 4 subjects reproduced the behaviour during the 7 subsequent trials (Asa, Coo, Jee, Jyw; Table 1). In the control group, only 1 individual succeeded in opening the box during its last fifteenth trial (Bal), and this subject reproduced the behaviour in 3 of the 7 subsequent trials (Table 1). A significant difference was found between the performance of the test group and the control group (Mann-Whitney U Test: U=0, z=2.51, p=.008).

Table 1. Individual performances of subjects from both the test and the control groups during the social learning task. The trial number of the first success, the time to open the box during the first success, and the number of correct trials that followed the first success are reported, respectively.

Group	1st success (Trial number)	1st success (Time in seconds)	Following successes (After the 1st success)
Test			
Asa	3	34	10
Jac	8	54	3
Jee	1	25	14
Jyw	1	96	14
Coo	1	48	12
Control			
Bal	15	134	3
Her	0	0	0
Cra	0	0	0
Cro	0	0	0
Hyd	0	0	0

Control procedure to measure individual neophobia - Most subjects irrespective of the group never approached the novel object within the 15 min of the trial duration. The most successful individuals did not seem the least neophobic; one subject from the test group (Jee) took the reward in the yellow duck figurine's condition, 2 subjects from the test group (Coo, Jee) and 1 subject from the control group (Hyd) took the reward in the purple plastic hoop's condition, and 1 subject in both groups (Jyw = test group; Cro = control group) took the reward in the black basketball's condition. By contrast, all subjects approached the food container in the control trials. Statistical analysis of differences between the latency time for approaching the novel objects or the food container showed no difference between individuals and between control and test groups (Kruskal-Wallis test, $p>0.05$ in both cases).

MODELE BIOLOGIQUE N°2 :

L'EUPLECTE VORABE *EUPLECTES AFER AFER*



© Shutterstock

« Les tisserins, comme leur nom l'indique, construisent des nids qui n'ont rien à envier à nos métiers à tisser. Lorsque les premiers naturalistes investiguèrent l'intérieur des nids, ils y trouvèrent des petites boules de terre glaise. La légende locale veut que ces oiseaux y insèrent des lucioles, pour éclairer leur nid la nuit. Ces nids sont très solides et, selon une croyance malaise, celui qui pourrait ouvrir un nid sans le rompre y trouverait une boule d'or. Les nids des oiseaux ont souvent influencé les croyances et les mythes. Par exemple, en Chine, manger des nids de martinets en soupe permettrait de conserver une jeunesse éternelle… ».

Samara Danel, Des oiseaux bricolos, L'Oiseau Magazine, n°126, 40-50.

L'euplecte vorabé est un oiseau grégaire (Craig et Bonan, 2017). Néanmoins, bien que cette espèce niche au sein de petites colonies (Winterbottom, 1971), le mâle est très territorial durant la saison de reproduction (Craig, 1980). Dès qu'une femelle entre sur son territoire, le mâle s'élance dans sa direction en battant des ailes plus lentement que la normale et en ébouriffant les plumes de sa tête, prenant ainsi l'allure d'un gros bourdon (« bumble-flight », Craig, 1974; Lynes, 1924). Cette espèce est polygyne (Pryke et Andersson, 2008), les mâles s'accouplant avec plusieurs femelles pour lesquelles il construit plusieurs nids (Craig, 1980; Craig et Bonan, 2017). Ces derniers font partis des plus complexes du monde aviaire (Hansell, 2000, Figure 27).



Figure 27. Ebauche d'un nid d'euplecte vorabé © Nico.

Ils se situent généralement à 1 m au dessus du sol dans les zones humides (p. ex., les marécages). Bien que les femelles n'interviennent aucunement dans la construction du nid, elles le « peaufinent » en aggrégeant et en alignant sur son fond intérieur de fines herbes. Afin de s'assurer que le nid reste attaché au substrat et que les composants le constituant ne se désagrègent pas, les euplectes utilisent une technique de construction particulière : le tissage (Howman et Begg, 1995). Ils vont en effet sélectionner de l'herbe fraîche qu'ils vont tisser sur un ou plusieurs roseaux verticaux leur servant d'armature principale. Un similaire peut s'observer lors du tissage de nos textiles humains, qui consiste à alterner de manière régulière des fils de *chaîne* (« les fils », dans le sens de la longueur du tissu) et des fils de *trame* (« les

duites », dans le sens de la largeur du tissu). Néanmoins, chez l'euplecte, les tiges d'herbe sont des éléments de l'environnement qui ne possèdent pas la propriété de s'entrecroiser naturellement. De plus, afin de solidifier la structure, les euplectes doivent créer une variété de nœuds et de boucles. Par conséquent, de part la nature du matériel utilisé, le tissage semble plus compliqué à réaliser pour l'oiseau que les autres techniques recensées.

Durant la saison de reproduction, l'euplecte fréquente des groupes d'espèces mixtes. C'est notamment à cette période qu'il perd son plumage nuptial et acquiert un plumage d'éclipse, qui ne permet plus de le distinguer des femelles (Craig, 1980).

Contrairement au pélican blanc, les euplectes ne sont pas connus pour se partager les tâches lors de l'incubation ou du nourrissage des jeunes après l'éclosion (Craig, 1980, mais voir en captivité : Siroki, 1974). Ces tâches sont réalisées par la femelle exclusivement. Les traits d'histoire de vie diffèrent également entre les deux espèces, le tisserin pouvant vivre jusqu'à 3 ans seulement en milieu sauvage (jusqu'à 15 ans en captivité) et les petits devenant indépendants très rapidement (env. 13 jours).

- ARTICLE 3 -

YELLOW-CROWNED BISHOPS (*EUPLECTES AFER AFER*) ACQUIRE A NOVEL FORAGING BEHAVIOUR BY SOCIAL LEARNING

Samara Danel · Magdalena van Buuren · Auguste M. P. von Bayern · François Osiurak

Submitted for publication

Abstract

Foraging in conspecific or mixed flocks has been assumed to promote social learning in birds. In this study, we evaluated whether a weaver species that commonly forms multi-species foraging associations during the non-breeding season, the yellow-crowned bishop *Euplectes afer afer*, was able to learn socially from a conspecific. The task involved using the beak to open a box containing a food reward. In the test group, subjects could observe a demonstrator opening the box before being tested. Birds from the control group, however, did not receive a social demonstration. Five out of six individuals from the test group succeeded to open the box but all six subjects of the control group failed to solve the task. This differential performance could not be explained by individual differences in neophobia. Foraging in conspecific or mixed-species flocks might represent one of the conditions under which social learning has evolved.

Introduction

Social learning has been studied for more than a century in animals, and is defined as 'the learning about other agents or the inanimate world that is influenced by observation of, or interaction with, another individual or its products' (Heyes, 1994). Numerous biologically important decisions of animals are influenced by the behaviour of their conspecifics (Galef & Laland, 2005). This seems to apply to birds in particular, where this phenomenon is common and occurs in various contexts ranging from predator recognition (e.g., Griffin, 2004), song (e.g., Eriksen, Slagsvold, & Lampe, 2011), mate choice (e.g. Swaddle et al., 2005), migration (e.g., Boere & Stroud, 2006), habitat selection (e.g., Slagsvold & Wiebe, 2007), nest building (e.g., Guillette, Scott, & Healy, 2016), or foraging (e.g., Slagsvold & Wiebe, 2011).

Social learning in a foraging context has received the greatest attention (Griffin, 2004). Research from these last three decades has evidenced social learning in many bird species regarding where, how, when, and what to forage (Slagsvold & Wiebe, 2011).

One hypothesis assumes that social learning is most likely to occur when animals forage in conspecific or mixed flocks (Slagsvold & Wiebe, 2011). These aggregations may allow naïve individuals to improve their foraging efficiency and to extend their diet by learning new foraging behaviours transmitted both vertically (from parents to offspring), and horizontally (from the previous generation via a nonparent model to younger individuals; Garland et al., 2011). Therefore, non-aggressive foraging interactions requiring tolerance and proximity might allow inexperienced individuals to learn from the behaviours of knowledgeable ones, a phenomenon known as *social dynamics* (Coussi-Korbel & Fragaszy, 1995).

In this context, the yellow-crowned bishop (*Euplectes afer afer*) is a good model to provide further data necessary for testing this hypothesis, i.e. for examining whether group foraging actually favours social learning. During the breeding season, this polygynous species (one male is mated simultaneously with several females) breeds in small colonies in which the males become quite territorials (Craig, 1980). However, outside the breeding season, bishops join more inquisitive and exploitative bird species in mixed-foraging flocks, where all birds feed close to one another (Craig & Bonan, 2017). Because all species forage in different ways, such proximity might improve the foraging success of young and inexperienced birds allowing them to learn about capturing new prey.

The purpose of the present study was to investigate whether yellow-crowned bishops, as social foragers in mixed flocks, were able to show social learning in the specific context of

foraging. To this end, we assessed the capacity of 12 subjects to retrieve the lid of an opaque box in order to gain access to a food reward, after having observed a conspecific demonstrating the behaviour (test group), or without a social demonstration (control group). Considering the species' foraging ecology, we predict that only subjects from the test group should be able to solve the task.

Methods

Subjects

Fourteen parents-raised yellow-crowned bishops (*Euplectes afer afer*) participated in this study. In order to remove sex-effects, we used only male bishops for our experiment (Noble, Byrne & Whiting, 2014). All had a minimum age of 3 years and belonged to a professional bird breeder in l'Isle d'Abeau, France. For future pairing, all bishops were momentarily housed alone in cages (metallic cages for 2 subjects, Hyp and Tha: 34 cm x 38 cm x 44 cm; wooden cages for the remaining 12 individuals: 39,5 cm x 42,5 cm x 43 cm) from June to July 2017, and were maintained under a 12:12h dark-light cycle. Throughout the day, the subjects had *ad libitum* access to fresh water and food, which consisted of an exotic seed mix (Versele Laga Prestige Tropical finches®). Twelve subjects were randomly assigned to 2 experimental groups: a control group (n = 6; Coé, Hel, Jap, Lél, Mén and Oph) and a test group (n = 6; Asc, Ast, Cri, Cro, Océ and Pro). Tests began each morning before feeding (ca. 10 a.m.). Prior to the current study, these yellow-crowned bishops had only been tested in a physical cognition task (submitted work) that did not interfere with this work.

Apparatus

The apparatus consisted of the miniaturized replication of an opaque wooden box used in a social learning study on great white pelicans (*Pelecanus onocrotalus*; submitted work, Figure 1), and similar to many previous studies on social learning in birds (e.g., Aplin, Sheldon, & Morand-Ferron; Biondi et al., 2010; Bouchard, Goodyer, & Lefebvre, 2007; Fritz & Kotrschal, 1999; Giraldeau & Lefebvre, 1987; Lefebvre, 1986). This box (5.5 cm x 5.5 cm x 2.9 cm) was fixed in the centre of a square cork platform (10 cm x 10 cm x 2 mm). The box's lid (5.4 cm x 5.4 cm x 2 mm) was held in place by 4 flat angle brackets (2.4 cm x 6 mm x 2 mm), and 2 of which were glued and slightly raised on both sides of the box. In order to get the reward, the subjects had to push the removable lid with their beak.



Figure 1. Schematic representation of the apparatus in the social learning task.

Procedure

Test group **-** Two randomly chosen demonstrators (Hyp and Tha) were trained to open the box by trial-and-error learning. Initially, the lid was entirely removed from the box. Once the birds had learned to take the food reward out of the open box, the lid covered the box increasingly (depending on the subject's individual learning ability) until it was entirely closed. In order to proceed to the test phase, subjects had to remove the lid with their beak routinely, i.e. 16 times in a row within less than 25 sec. The box could be opened in several ways, and each of the demonstrators used different techniques randomly in every trial of the training phase. During the test phase, each test trial followed an observation trial directly. In the latter, the demonstrator's cage was placed in front of the observer's cage so that both cages faced each other (Figure 2). Next, the experimenter placed the baited box on a slightly elevated platform inside the demonstrator's cage, and immediately triggered the camera for a 5 min observation trial. As soon as the demonstrator had fed from the box, its cage was removed from the observer's view and the newly baited apparatus was placed in the centre of the observer's cage and the test trial began. Usually, two tests per day were conducted for each bird, which were at least 1 hour apart. In total 8 test trials of 15 min were carried out per subject. If a subject succeeded to open the box, 7 additional test trials were administrated to assess the reproducibility of the behaviour.

Control group - The procedure was the same as in the test group, except that the subjects did not have an observation trial before each test trial.

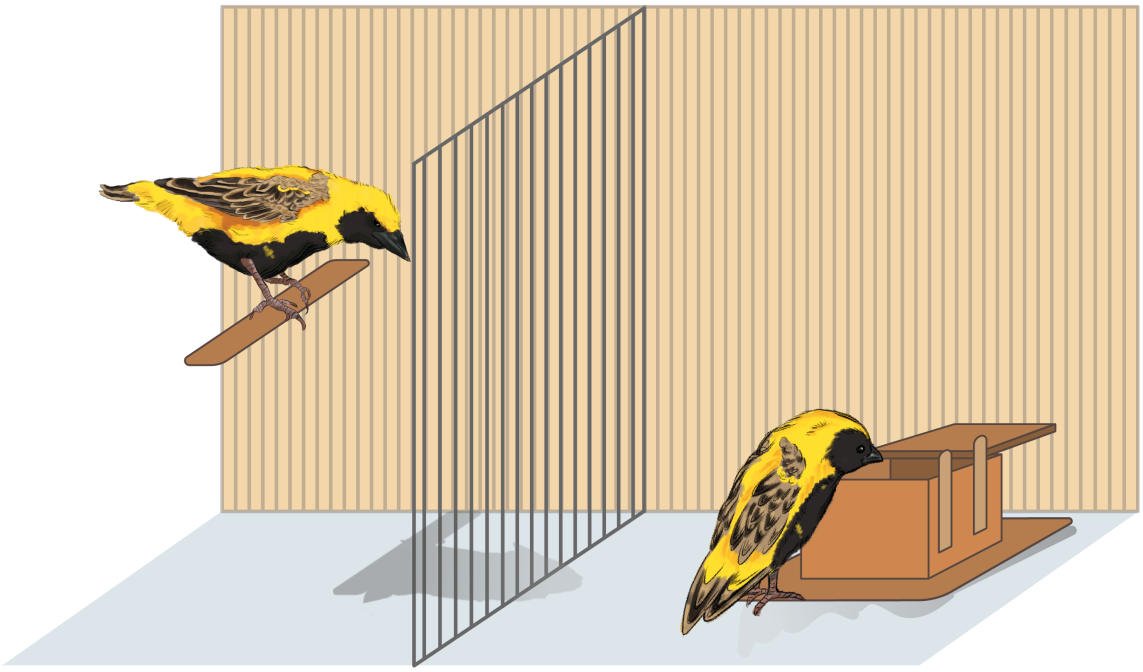

Figure 2. Experimental set-up of a typical observation trial. An observer (bird on the left) is observing a demonstrator (bird on the right) opening the opaque box.

Control procedure to measure individual neophobia - After the social learning task, we assessed whether the results obtained were influenced by the subject's level of neophobia, a potential confounding factor i.e. (developed by Greenberg, 1983). For this purpose, a novel object (test condition) or no object (control condition) were presented alternatingly next to the birds' usual food container. The novel objects consisted in 3 children' toys: (1) a yellow owl figurine (3.5 cm x 1.5 cm x 1 cm), (2) a purple plastic hoop (6 cm in diameter), and (3) an aluminium ball (2 cm in diameter). These objects had never been presented to the yellow-crowned bishops previously and the order of their presentation varied randomly between individuals. The day before a trial, we randomly determined if the novel object or the control trial would be presented first ensuring that the order was counterbalanced across all trials. Before each trial, the experimenter placed the novel object and the food container next to each other (test condition), or only the food container (control condition) in the centre of the cage, for a period of 16 min max. Six trials were conducted (3 test trials with a novel object, i.e. one with each of the novel objects described above, and 3 control trials with no novel object present next to the food bowl) over 3 consecutive days (2 trials per day, 1h apart). Control trials were administrated exactly like novel object trials, but without a novel object being presented.

Data analysis

All tests were video recorded and statistical analyses were performed using R version 3.2.3 (R Core Team 2015).

Social learning task: we scored the trial number of the first success, the latency (in sec) until the first success, the number of successes that followed the first success, and the technique used to open the box by the observer and the demonstrator. The probabilities of success were compared with a chi2 test (R command: chisq.test ()). The association between the observer and the demonstrator regarding the open-box techniques was calculated with a Cramér's V test (R command: cramersV()).

Control procedure to measure individual neophobia: the latency (in sec) to feed in both control and test trials was recorded. An indicator reflecting the degree of neophobia was calculated as based on the additional time the yellow-crowned bishops required to take food in the test condition compared to the control condition (the mean latency to take the food in test trials minus the mean latency to get the food in control trials; non-parametric test used: exact Wilcoxon rank sum test).

Results

Social learning task - None of the birds in the control group succeeded in opening the box. Five of the 6 subjects from the test group succeeded in opening the box after watching a social demonstration and these subjects were also able to reproduce the behaviour in most of the trials that followed their first success (Table 1). The probability of success for the test group and the control group was 64% and 0%, respectively (X^2-squared = 19.82, df = 1, p = 8.497e-06). Each successful subject used different open-box techniques that didn't match the techniques used by the demonstrators (V = 0.35; X^2 = 22.68, df = 25, p = 0.59).

Table 1. Individual performances of subjects from the test group during the social learning task. The technique employed to open the box, the trial number of the first success, the latency time to open the box during the first success, and the number of successful trials that followed the first success are reported, respectively.

Test group	Technique	1st success (trial)	Latency (in sec)	Replica
Asclépios	Push	3	55	7/7
Astréos	0	0	0	0
Crios	Lift	4	142	7/7
Cronos	Pull	3	44	5/7
Océanos	Push	1	70	5/7
Prométhée	Push	1	49	7/7

Control procedure to measure individual neophobia - In the trials in which novel objects were presented, all 12 subjects approached and fed from the food container when they were confronted with the little yellow duck figurine, 11 with the purple plastic hoop, and 9 with the aluminium ball. All subjects from both experimental groups always fed on the food container when no novel object was present (control). There was no difference in the neophobia indicator between the test group and the control group (exact Wilcoxon rank sum test: $W = 20.5$, $p = 0.73$).

Discussion

Our results show that yellow-crowned bishops, a socially foraging species, indeed benefitted from observing a skilled conspecific, by learning a novel foraging behaviour readily. This aligns well with the preliminary findings on other socially foraging bird species, particularly those forming mixed flocks, where individuals are confronted with various food items and foraging techniques (Buskirk, 1976; Hino, 1998; Krebs, 1973; Lefebvre et al., 1997; Ogasawara, 1970). In such mixed-species aggregations, social learning would be selected for when foraging for food individually is difficult, dangerous or time-consuming (Webster & Laland, 2008).

Yellow-crowned bishops have ample opportunity to learn from conspecifics or heterospecifics in the wild. During the breeding season, they form small colonies where both parents provide care for their offspring throughout several weeks (nestling period ca. 13 days; Craig & Bonan, 2017), although the female commonly contributes more to the feeding of the young. Outside the breeding season, bishops aggregate in feeding flocks of varying size often

containing birds of several different species. Further, during winter, these birds roost communally by forming multi-species associations, which could act as foraging *information centres* (Ward & Zahavi, 1973). Yellow-crowned bishops also appear to be good at adapting to novel environments, possibly helped by social learning from other species. Several novel self-sustaining populations have formed from escaped individuals in the United States and the West Indies (Craig & Bonan, 2017).

The social learning task reported here was a generic one that did not permit to distinguish among the various forms of social learning (for a review, see Hoppitt & Laland, 2008). However, a few observations may be informative about the possible underlying mechanisms. During test trials, subjects did not imitate the actions of the demonstrators directly but completed new ones. This precludes true imitation and rather suggests stimulus enhancement as a possible underlying social learning mechanism (for a review, see Galef & Laland, 2005). In socially foraging birds, learning enhancement may be more frequently observed than 'higher-level' processes such as imitation or emulation, as the former is actually sufficient to transmit novel foraging behaviours efficiently within a population (Slagsvold & Wiebe, 2011). Nevertheless, these observations are not sufficient to draw a proper conclusion and this needs to be addressed in a follow-up study.

The results presented here indicate that yellow-crowned bishops represent a relevant biological candidate for exploring the ecological circumstances favouring social learning in the context of foraging. We hope that further work will shed light on the kind of social learning mechanisms involved in this species, by conducting controlled conspecific and heterospecific experiments both in the laboratory and in the field. Moreover, increased efforts are needed to test the social learning ability of many additional species that vary in their foraging behaviour (social foragers vs. multi-species social foragers vs. asocial foragers) systematically, so as to produce more comparative data.

Acknowledgments

This work was supported by grants from the *Agence Nationale de la Recherche (ANR)* (Project "Cognition and tool-use economy", ECOTOOL, ANR-14-CE30-0015-01; F. Osiurak), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of the University of Lyon, within the program *Investissements d'Avenir* (ANR-11-IDEX-0007; F. Osiurak) operated by the ANR. Samara Danel is very grateful to Sébastien

Marcle for helping in the experiments and general support, and to Loup Martineau for drawing Figure 1.

CHAPITRE V – DOMAINE PHYSIQUE II

- ARTICLE 2 -

PART II

EXPLORING COGNITIVE EVOLUTION WITH A COOPERATIVE HUNTER: THE GREAT WHITE PELICAN (*PELECANUS ONOCROTALUS*)

Samara Danel · Genyffer Troina · Valérie Dufour · Auguste M. P. von Bayern* · François Osiurak*

Submitted for publication

*These two authors contributed equally to this work and share the last-authorship.

Methods

Experiment II: tool use tasks 1 & 2

Subjects

The same pelicans served as subjects.

Apparatus

Tool use task 1 - The apparatus consisted of an inclined rectangular box with a transparent top and was open at both ends (Fig. 2).

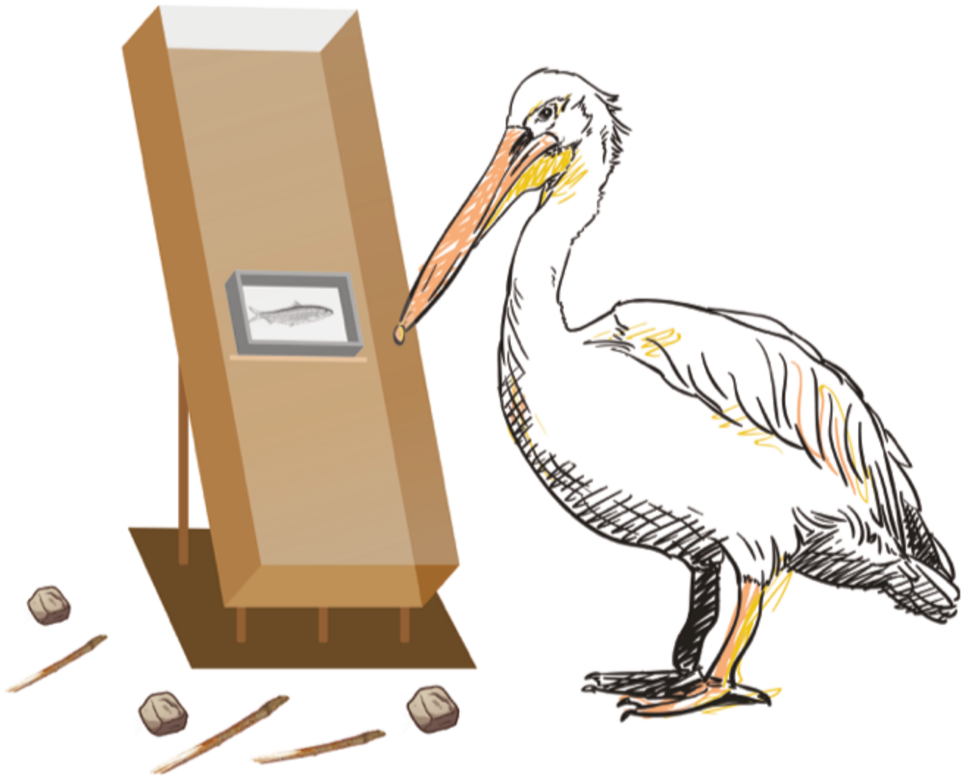

Fig. 2. Schematic representation of the apparatus used during the tool use task 1.
The reward, a fresh fish located inside a tissue box, was maintained horizontally inside the apparatus. To get the reward, the subject had to pick up a tool on the ground, and to drop it into the upper end of the apparatus.

The reward was presented in the centre of the apparatus inside an empty cardboard tissue box (24 x 12.5 x 7.5 cm), which was held in position by a wooden protrusion. In the pre test phase (see description below), the apparatus was so short (40 x 38 x 12.5 cm) that the pelican could reach into the upper end directly with its beak and push out the tissue box. In the test phase, the apparatus was longer (85.7 x 38 x 12.5 cm) so that the tissue box containing the reward was out of reach. In order to retrieve the reward, the subject now had to pick up one of the tools provided on the ground (20 sticks: from 17.7 to 51 cm in length, 20 stones up to 11 cm large, all of which were heavy enough to collapse the tissue box: ca. 50 g min) and to drop it into the box's upper end.

Tool use task 2 - The apparatus was a slightly-modified replica of the one used by von Bayern et al. (2009) with New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*) (the latter is the reproduction of the apparatus used by Bird & Emery, 2009b), and consisted of a long transparent square-formed tube (95 x 12 x 15 cm) fixed on the centre of a platform (1.5 x 59 x 40 cm) (Fig. 3a and Fig. 3c). The reward was presented in the centre of a collapsible platform held up by magnets 15 cm above the ground. The pelicans could not access the reward by putting their beaks into the tube from above or below. Consequently, the subjects had to pick up a tool from the ground (20 sticks: from 17.7 to 51 cm long, 20 stones up to 9.5 cm large) and drop it into the mouth of the tube in order to collapse the platform and get the reward. In the experience phase, 2 apparatuses were created (Fig. 3b1 and Fig. 3b2) for the 2 experimental groups (see procedures below). For the stone-nudging group, the same apparatus was used, although a rimmed square platform was mounted around the mouth of the tube (45.5 x 42.5 x 2.7 cm), upon which a stone was placed (5 cm in diameter) (Fig. 3b1). To reach the reward, the subject had to push the stone with its beak ('nudging') into the centre so it would ultimately fall into the tube. For the platform-pushing group, the transparent square-formed tube was considerably shortened (20 x 12 x 15 cm, Fig. 3b2). Here, the subjects had to learn about the mechanism of the collapsing platform, by pushing it down directly with the beak.

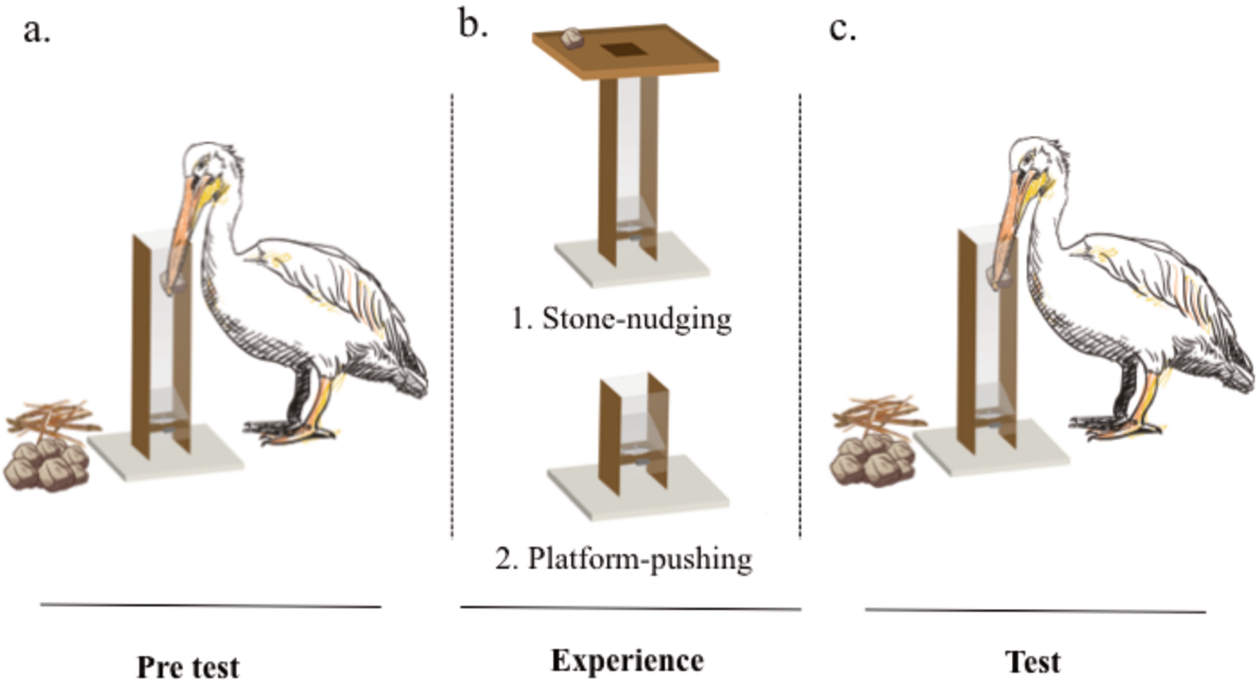

Fig. 3. Schematic representation of the apparatus used during the tool use task 2.
a. Subjects were first confronted in a pre test phase in order to see if the use of tools was a part of the specie's behavioural repertoire (Fig. 3a). The reward, a fresh fish located on a magnetised collapsing platform within the apparatus was maintained horizontally. To get the reward, the subject had to pick up a tool on the ground and to drop it into the top hole of the apparatus.
b. After having checked that subjects did not use tools during the pre test phase, subjects were divided into 2 groups and moved to the experience phase. The stone-nudging group was trained to nudge a stone into the apparatus from a rimmed square plate with a central hole, which was mounted around the tube's top (Fig. 3b1). Subjects in the platform-pushing group were trained to reach the reward into a shortened tube by pushing the platform with their beak (Fig. 3b2).
c. The test phase followed the experience phase. The same procedure as the pre test phase was applied (Fig. 3c).

The recording equipment consisted of a camera (Samsung camera HMX-F90) and a tripod, which were removed from the aviary after each trial.

Procedure

Tool use task 1 - pre test phase: Subjects were first trained to take the tissue box from the short apparatus (40 x 38 x 12.5 cm). Once they had obtained 8 consecutive rewards, they were considered qualified to proceed to the test phase.

Tool use task 1 - test phase: Fifteen 12 min trials were administrated (usually 2 trials per day). On each test day, the experimenter entered the aviary and closed the door separating the first compartment from the second compartment in order to set up the experiment. To prevent any visual contact between the first compartment (the test bird) and the second compartment (the rest of the group), the grid wall in between the 2 compartments was covered with an opaque fabric. After having triggered the camera and baited the tissue box in the apparatus, the experimenter allowed the subject to enter the first compartment. Thus, the order in which subjects participated changed randomly from day to day.

Tool use task 2 - habituation phase: Prior to the experiment, subjects were familiarized with the recording equipment and the unrewarded apparatus during two 30 min sessions.

Tool use task 2 - pre test phase: Subjects were subsequently confronted with the apparatus during 8 trials of 20 min each. This was carried out in order to establish if the tool-using behaviour was already a part of the pelican's behavioural repertoire.

Tool use task 2 - experience phase: After the pre test phase, the subjects were randomly assigned to 2 experimental groups. In the platform-pushing group, 6 subjects (Asa, Bal, Coo, Hyd, Jan, Jee) were trained to retrieve the reward by pushing the platform through the shortened tube with the beak. The training process was as follows: initially, the fishtail was reachable under the tube's aperture, so while trying to pull the reward the subjects caused the platform to collapse unintentionally. Progressively the fishtail was moved out of reach and subjects were gradually shaped to push the platform with the beak. This phase was considered completed only when the subjects had retrieved the reward 16 times in a row (by collapsing the platform with the beak). The other 6 individuals in the stone-nudging group (Cra, Cro, Her, Jac, Jan, Jyw) were trained to nudge a stone into the apparatus from a rimmed square plate with a central hole, which was mounted around the tube's mouth. At the beginning of the training process, one stone was placed right on the edge of the tube. Thus, when the pelican interacted with the apparatus the stone fell down into the tube accidentally. When the association between the stone falling and the reward's release was learned, the stone was progressively moved to the plate's edge. Once again, the subjects met criterion when they

obtained the reward (using the stone which was located at the border of the plate) 16 times in a row.

Tool use task 2 - test phase: After each group had met criterion in the training phase, subjects moved to the actual test phase. Here, the procedure was the same as the one of the pre test phase of the tool use task 2.

Data analysis

All tests were video recorded. For both tool use tasks, continuous second-by-second coding of the videotapes was performed. This followed a specific coding scheme including 8 types of behaviours divided into 3 main behavioural categories: exploratory (i.e., 1 = interaction with the apparatus, 2 = touch a tool), effective (i.e., 3 = being within the field of camera; 4 = pick up a tool; 5 = insert a tool), and ineffective behaviours (i.e., 6 = not being within the field of camera; 7 = perch on the apparatus; 8 = insert beak in the apparatus). Based on this coding scheme, the number of behaviours exhibited by each bird was counted by assigning a score of 1 when this behaviour lasted at least 1 second. In the tool use task 1, the total time spent in the three main behavioural categories was analysed relative to trial number with Spearman correlation tests to check for a learning effect along trials. Differences in behaviour between individuals were also studied with Kruskal-Wallis tests. To test for time evolution of the subject's behaviour in the tool use task 2, a linear model was fitted with time out of the camera field as the dependent variable and individual, experiment type, pre-test/test and trial number as explanatory variables. No interactions were included.

Results

Experiment II: Tool use tasks 1 & 2

In these tool use tasks, no subject succeeded in using a tool.

Tool use task 1 - Overall, 61.7% of the actions performed by the subjects were in the ineffective behaviour category. Relatively few effective and exploratory behaviour actions towards the apparatus have been performed (i.e. 38% and 0.3%, respectively) (Fig. 4). In this phase, the effective actions of subjects were limited to approaching the apparatus. The exploratory actions involved interaction with the apparatus towards the location of the food, whereas few actions consisted of touching a tool on the ground. Analysis of pelicans' behaviour showed only non significant tendencies for a learning effect, with an increasing percentage of exploratory behaviour along the fifteen trials, and a corresponding decrease of

inefficient behaviour (Spearman correlation test, all p-values>0.05). Comparisons of percentage of inefficient behavioural time between individuals showed significant differences (Kruskal-Wallis test, $p<2.2\ 10^{-16}$). Comparison of the inefficient behavioural time between the control and the test groups showed a significant difference, with individuals from the test group being less inefficient than individuals from the control group (Kruskal Wallis test, $p<10^{-4}$).

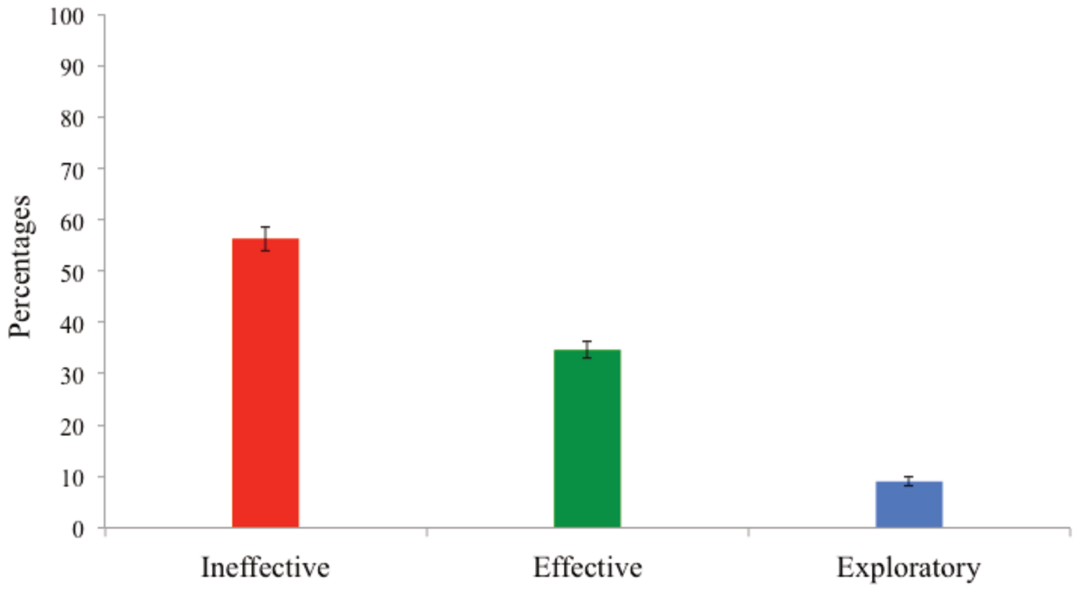

Fig. 4. Percentage of the 3 categories of behaviours reported during the tool use task 1. The bars represent the standard error.

Tool use task 2 - pre test phase: Subjects from both groups performed more ineffective behaviours than effective or exploratory behaviours (i.e. 74.2% for the stone-nudging group, and 83.8% for the platform-pushing group) (Fig. 5).

Tool use task 2 - experience phase: Although all subjects in the platform-pushing group have rapidly learned to use their beak in order to push the platform and release the reward, only 1 subject in the stone-nudging group has successfully learned to move the tool into the mouth of the tube from the plate (Jac). Despite of intense training, this group could not be successfully shaped to move stones into the aperture reliably. Rather than trying to move the stones towards the hole, most subjects tended to throw the stone on the ground when the experimenter replaced them on the plate. Consequently, only the platform-pushing group was allowed to proceed to the test phase.

Tool use task 2 - test phase: The majority of the subjects from the platform-pushing group continued to perform mainly ineffective actions (i.e. 78.6%) (Fig. 5). Their behaviours included touching the apparatus' backside (where the reward was located), inserting their beak into the tube, or attempting to perch on the apparatus.

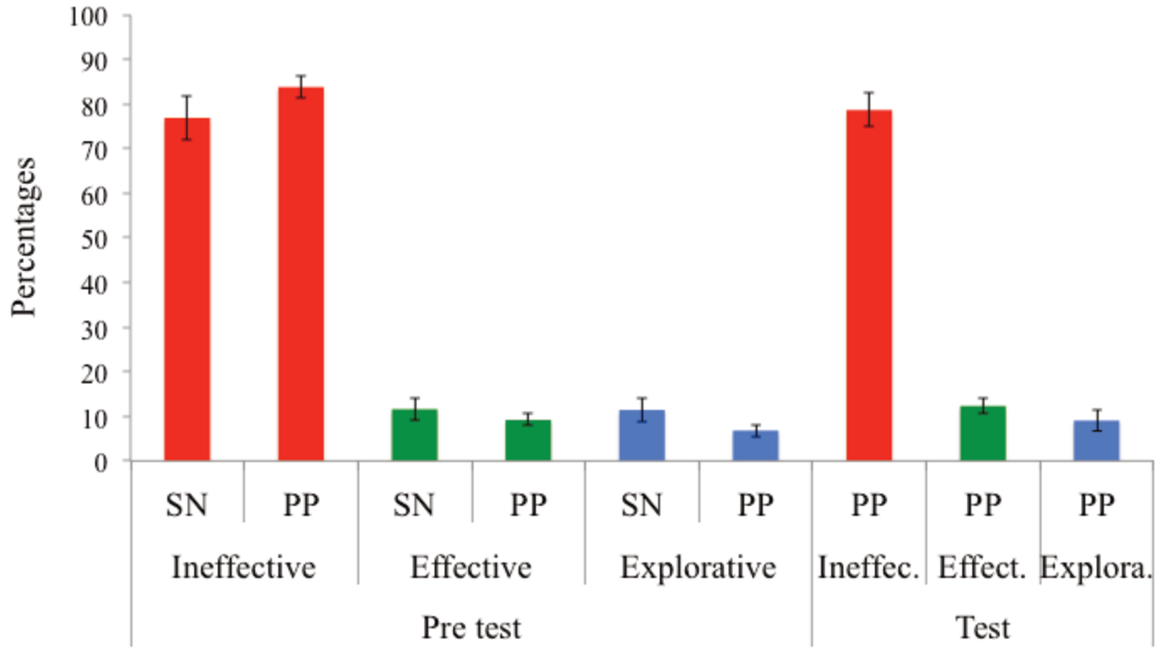

Fig. 5. Percentage of the 3 categories of behaviours reported during the tool use task 2 (i.e. ineffective, effective, and explorative) for the stone-nudging group (SN) and the platform-pushing group (PP), during the pre test phase and the test phase. The bars represent the standard error.

As mostly ineffective actions were performed, we investigated if there was any demotivation effect. The majority of ineffective actions being out of the field of the camera, we searched for a variation of this time along trials and between individuals, jointly in pre test and test for both experiments, by fitting this time out of the field of camera with a linear model. There are individual differences in this experiment ($p<2.10^{-16}$) and, for all individuals, a significant increase of the time spent out of the field of camera along trials, at the rate of 25 sec per trial.

Discussion

Overall, our results have shown that great white pelicans were capable of learning a new foraging behaviour from their conspecifics, thus being able to exploit their environment by different, innovative means. Nevertheless, this behavioural flexibility seemed to occur only within the social realm since subjects performed poorly in the physical domain. Most pelicans were unable to use tools in both tool use tasks, even with partial exposure to the solution. At first glance, our findings suggest that tool use may not result from domain-general cognition in this cooperatively hunting species.

Pelicans possess a highly specialized beak (Meyers & Myers, 2005), which is functionally very similar to our human fishing net. The elongated upper mandible is endowed with a sharp hook at the end, thereby allowing the bird to grasp slippery fish or defend itself. Attached to the lower mandible, the extensible jugular pouch fulfils different functions e.g., to catch a great amount of fish (Wirtz, 1986), to stock rain water, or to ventilate the body during heat (Elliott, 1992). This beak is also sensitive as it can detect the presence of fish in dark waters, for example during night fishing (Elliott, 1992). Finally, this feeding apparatus follows an evolutionary stasis and has not evolved during more than 30 million years, probably as a result of highly efficient adaptation to fishing (Louchart et al., 2011). In this light, one might question the *necessity* of tool use in pelicans. These birds seem so well adapted to their fishing grounds, that an ability to use tools would not provide any advantage to them.

Following this line of reasoning, 'the lack of utility hypothesis' states that tools are seldom very useful compared to the species' anatomical adaptations (Hansell & Ruxton, 2008). The anhinga (*Anhinga anhinga*) for example, is an American bird species that occurs in southern swamps where it engages in a particular type of fishing, by using its pointed bill as a harpoon to spear prey (Sazima & D'Angelo, 2016). The harpoon is to the anhinga what the net is to the pelican: adaptations to the birds' requirements of catching fish. Therefore, by using a tool the pelican would sacrifice the use of its already well-adapted foraging apparatus. Considering the - still largely underestimated - species' ecological background is important to improve our understanding of birds' cognition (Hansell & Ruxton, 2008). However, this approach is relevant only after simpler mechanisms or non-cognitive causes have been ruled out. Pelicans have failed the tool use tasks, but do we have to argue that this capacity is absent?

A more parsimonious, cautious way to interpret our results is to look for potential methodological biases so as to ensure that the reported experiments *truly* reflected the subjects' failure to understand the task (Seed et al., 2012). Designing an experimental device

that allows proper assessment of a cognitive ability in a non-human animal is a well-known issue in animal cognition (Allen, 1998; Gieling et al., 2011). In our study, the main constraint was to find a suited apparatus investigating whether pelicans have the capacity to use tools, despite their highly adapted beak morphology. To this end, we have chosen to build two devices that required a very limited range of tool-handling behaviours (i.e., touch, pick up, drop), with a restricted need to orientate the tools towards the apparatuses' relatively large apertures.

However, a problem we cannot dismiss is that failure in the experiment II is the result of the species' lack of motivation to participate in the tasks (Burkart et al., 2017). Considering the extremely adapted feeding apparatus of our model species, we have decided to adopt an apparatus similar to the one used with non-tool using rooks (Bird & Emery, 2009b), a member of the corvid family, which also possesses morphological constraints (a curved culmen, Matsui et al., 2016). Nevertheless, rooks are ground foragers (Kasprzykowski, 2003) while pelicans are more adapted for aquatic life (Megaze & Bekele, 2013), and we omitted to consider their quite distinct foraging habitats when building the tool-use tasks. Although these latter have been appropriate to corvids, they might have represented a poor motivation to pelicans, which are clumsier on the ground (Berry et al., 1971). The fact that most of the actions performed by pelicans were in the ineffective behaviour category and that relatively few effective and exploratory actions towards the apparatus have been performed support this hypothesis. Subjects could have approached the apparatus purely accidentally or by some olfactory influence. This latter suggestion, however, seems unlikely. The relative size of the brain center used to process information on odours might indicate that pelicans possess a rather poor sense of smell (Padodara & Jacob, 2014).

This study highlights the necessity of taking into consideration the species' behavioural features when studying animal behaviour. Non-cognitive causes, rather than the absence of tool-use ability, may have prevented the subjects to solve the tasks. It is noteworthy that despite an unnatural apparatus, one subject (Jac) learned to use a tool quite efficiently in the experience phase of the tool use task 2, which led us to assume that pelicans may be able to use tools. We aim to address this question in a follow-up study that would most mimic the foraging habitat of great white pelicans (by evaluating whether they are able to use the water as a tool and to comprehend its causal properties).

A second fundamental methodological issue refers to the need to use an extensive battery of ecologically diverse tasks in both the social and the physical domains (Burkart et al., 2017). This would allow us to clearly assess the importance of domain-specific specializations and

domain-general cognitive processes in pelicans. According to the 'general intelligence hypothesis', cognitive capacities would be part of a domain-general cognition (Byrne & Whiten, 1997), and should thus not be restricted to a specific domain. General cognition has been regarded as a specifically human attribute. By contrast, the 'adapted intelligence hypothesis' views the mind as a collection of dedicated cognitive adaptations (Tooby & Cosmides, 2002; Duchaine et al., 2001). It is now assumed that both domain-specific and domain-general components may co-exist (Burkart et al., 2017). Further, increasingly studies seem to report the presence of general cognition in non-human animals (by applying factor-analytical approaches, in rodents, e.g. see review by Bouchard, 2014); in monkeys, e.g. Banerjee et al., 2009; in dogs, e.g. Arden & Adams, 2016; in birds, e.g. Shaw et al., 2015). At this time, we cannot empirically estimate whether and to what extent general cognition exists in pelicans. However, we can predict the potential importance of domain-general capacities in this species by considering the conditions favouring their evolution.

Two domain-general cognitive processes, behavioural flexibility (Burkart et al., 2017; Gottfredson, 1997) and innovation, are expected to emerge in large-brained animals facing unpredictable environments (Burkart et al., 2017). Evidence for this hypothesis is now available in different lineages (e.g., Lefebvre et al., 1997; Reader et al., 2011).

Pelicans possess a large relative brain size (the Lefebvre's 'seventh group', Lefebvre et al., 2004) associated with slow life history including late sexual and physical maturity, long incubation period, and longevity (Ricklefs, 2004). These traits are thought to promote the evolution of larger brains, and possibly general intelligence. Although pelicans feed primarily on fish, they are opportunistic feeders and scavengers. They are known to frequent intensive fishery and aquaculture sites (King et al., 2010; Treena et al., 2011) as well as pig and chicken farms (de Ponte Machado & Hofmeyr, 2004). Interestingly, as a consequence of food scarcity, pelicans have exhibited a modified cooperative hunting technique in order to exploit a novel food source. Cooperative hunting of seabird chicks by pelicans was observed on Dassen Island (targeting Cape Cormorants *Phalacrocorax capensis* and Kelp Gulls *Larus dominicanus*, de Ponte Machado, 2007), on Malgas Island (attacking gannet chicks, Pichegru et al., 2007), and at the Western Cape in South Africa (predating on several seabird species' chicks, such as the crowned cormorants *Phalacrocorax coronatus,* Mwema et al., 2010). Although this behaviour is uncommon for pelicans, it proves that this species is able to widen its diet, i.e. *to innovate* (Lefebvre et al., 1997), by finding new foraging opportunities when the traditional food resources become scarce (Estes et al., 1998).

This can be linked to our main result, that pelicans acquired new knowledge from interactions with their social environment. The social learning test reported here was a generic one that did not aim to distinguish between different learning mechanisms. Learning enhancement might be a possible mechanism (see van Schaik et al., 2017 for a listing of functional social-learning categories), which may be more frequently observed in birds (Slagsvold & Wiebe, 2011). However, because most subjects from the social group directed mainly their touching behaviours towards the box's lid, we should also acknowledge the possibility that emulation or imitation learning may be involved.

According to the broad version of the 'cultural intelligence hypothesis' (Tomasello, 1999; van Schaik & Burkart, 2011; van Schaik et al., 2012), which aims at a better understanding of the evolution of human cognition, social learning is considered a core aspect of the unique social-cultural cognitive capacities of humans because it is a prerequisite for learning important cultural practices (Reader & Laland, 2001; Dunbar & Schultz, 2007; van Schaik et al., 2011). Accordingly, species that rely more on social learning should be more likely to evolve domain-general cognitive adaptations. Pelicans have many opportunities for social learning in the wild, which seems to appear mostly for feeding purposes (e.g., Burger et al., 1980) but also in other non-foraging contexts (e.g., reproduction, Elliott et al., 1992). Furthermore, they engage in rare (and sometimes innovative) forms of cooperative hunting, and social learning has been assumed to support complex collaborative activities in post-*erectus* humans, which has further lead to the development of social-cultural cognition (Tomasello et al., 2005). So far, this hypothesis has primarily compared humans and non-human primates (Herrmann et al., 2007). However, pelicans seem to share similar evolutionary pressures and may represent interesting biological models to explore the premises of the evolution of social-cultural cognition.

To conclude, pelicans seemed to have evolved social-learning skills for living and interacting with their conspecifics, and future social learning studies are required to ascertain the precise type of social learning that was involved in this species (Galef & Laland, 2005). Furthermore, we hope that this preliminary study encourages further investigations to explore the evolution of cognition in pelicans and in other taxa that are distantly related to the human lineage. This work has also conservation implications. Since anthropogenic activities (e.g., drainage of wetlands, Bowker & Downs, 2008; competition with man for fish, Megaze & Bekele, 2013) greatly threaten pelicans, understanding the behaviour of these vulnerable birds is crucial to protect them. Conservation of this species may be aided by taping into its social learning ability, in order to make informed decisions and interventions (Sutherland, 2006).

Acknowledgements

This work was supported by grants from the *Agence Nationale de la Recherche (ANR)* (Project "Cognition and tool-use economy", ECOTOOL, ANR-14-CE30-0015-01; F. Osiurak), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of the University of Lyon, within the program *Investissements d'Avenir* (ANR-11-IDEX-0007; F. Osiurak) operated by the ANR. We thank the *Parc des Oiseaux* for allowing us to do this study. Samara Danel is very grateful to Sébastien Marcle for helping in the experiments and general support, and to Florence Beley for drawing help.

- ARTICLE 4 -

TOOLS FOR NESTS BUT NOT FOR FOOD: AN INVESTIGATION OF PROBLEM SOLVING IN WEAVERBIRDS (*PLOCEIDAE*)

Samara Danel · Auguste M. P. von Bayern · François Osiurak

Submitted for publication

Abstract

Few bird species use tools in the wild. This has led to the conjecture that tool use is 'special' and that it requires complex cognitive capacities. Many species build nests of a variety of structures and complexity and furthermore many tool use components can be found during the nest-building process. This might suggest that species that build complex nests may be capable of using relatively simple tools in another context. Here, we investigated the capacity of a weaverbird species, the yellow-crowned bishop (*Euplectes afer afer*), to use a tool for retrieving an out-of-reach reward during three tool-use tasks involving different nest/non-nest materials (Experiment 1). Subjects were then confronted with two problem-solving tasks that required using the beak to get access to a food reward (Experiment 2). No subject was able to use a tool in our experiment. However, 11 out of 12 subjects succeeded to use their beak in the first problem-solving task, and 9 in the second problem-solving task. These results suggest that the ability to manipulate objects is specific to nest building and may not support more general cognitive operations in other contexts.

Introduction

The belief that tool use reflects complex cognition has long been enshrined in comparative psychology (Bird and Emery, 2009; Emery and Clayton, 2004; Brosnan, 2009; van Schaik et al., 1999). However, tool use and complex cognition need to be dissociated, as the former often arises from quite simple mechanisms (e.g. genetic influences, Tebbich et al., 2001; Kenward et al., 2005). To examine the complexity of the processes underlying tool use, one has to study *how* the tool is employed (Byrne, 1997). For instance, do subjects show behavioural flexibility by selecting the appropriate tool to solve the task (e.g. length and diameter, Chappell and Kacelnik, 2002, 2004)? Is tool use serving a very specific function, or is it observed in other contexts (e.g. Wimpenny, 2011)? Do subjects comprehend the functional properties of the task (e.g. von Bayern et al., 2009), or those of the tools they are using (e.g. Weir et al., 2002)?

Whereas tool use has received attention by various disciplines, nest building has long been neglected (Healy et al., 2008). The reason for this may be the putative role tool use has played in human brain evolution (Byrne, 2004; Gibson et al., 1994; Keller and Keller, 1996; Vaesen, 2012), whereas nest building is a behaviour predominantly observed in birds and commonly assumed to be mainly under genetic control (Raby and Clayton, 2009; Seed and Byrne, 2010).

Similarly to tool use, nest building does not necessarily imply complex cognitive processes (Hansell and Ruxton, 2008). However, as Alfred Russel Wallace rightly noticed more than a century ago, this behaviour does not rely solely on instinct (Healy et al., 2008; Healy, Morgan and Bailey, 2015). This notion is supported by recent circumstantial evidence of decision-making in different bird species, ranging from choosing (i) *where* to build (given the environment's unpredictability, e.g. the topography of the nest site; Hansell, 2000), by finding a suitable place to incubate eggs or rear nestlings (Gauthier and Thomas, 1993; Reed et al., 2014); (ii) *what* to build, by selecting and sometimes manufacturing nest materials with appropriate properties (Muth and Healy, 2014); and (iii) *how* to build, by experiencing and learning how to improve the construction behaviour over time (Borgia et al., 1985; Maxwell, 2004; Walsh et al., 2010). Nest-building behaviour might therefore provide an opportunity to study cognition (e.g. planning ability, memory, behavioural flexibility, Healy et al., 2008; Hansell and Ruxton, 2008) from a new angle ecologically relevant for many species, and further understand its evolution (Guillette and Healy, 2015).

Nest building also involves manipulative components that resemble tool use in many ways (Shumaker et al., 2011). For instance, great tits (*Parus major*) manipulate and transport a

wide range of different materials (e.g. twigs, grass, plant fibres, animal hair, feathers) to build their nest in cavities (Gosler et al., 2017). Holding a tool in order to access an out-of-reach prey does not seem to be more difficult to perform than using various materials to build a nest, and, indeed, Duyck and Duyck (1984) reported the case of a great tit using a pine needle as a tool to probe for preys in wood crevices. Similar transfer of nest building ability to foraging contexts may have occurred in some other notable builders that also use tools in the wild (e.g., beavers *Castor Canadensis*, Barnes, 2005; chimpanzees *Pan troglodytes*, Pruetz and Bertolani, 2007). One may therefore hypothesise that notable nest builders may be capable of using simple tools when required in order to extend their physical capability (e.g. sticks for reaching or rocks for pounding, Johnson-Frey, 2004), especially when their construction behaviours involve flexibility and complex manipulative skills.

Weaverbirds (*Ploceidae*) stand out among birds for the intricacy of their nests, and they may therefore provide an excellent opportunity for testing this hypothesis (Hansell, 2010). In ploceids, males construct the majority of the nest while the females line the inner part of the nest (Craig et al., 2017). Although nest structure varies considerably between species, all constructions involve a particularly difficult technique of assembling materials i.e., weaving (Howman and Begg, 1995). In the few species tested to date, e.g. Southern masked weavers (*Ploceus velatus*) and village weavers (*Ploceus cucullatus*), the weaving skill of individuals gradually develops with increasing experience (Walsh et al., 2011). Furthermore, two ontogenic studies on nest building, where a deprivation method experimentally varied the availability of green grass in captivity, found that nest building skills of naïve young male village weavers were affected, thus learning and practice were implicated to play an important role (Collias and Collias, 1964; 1973).

When starting their nests, some weaverbirds are able to select the appropriate green leaf strips, by tearing and pulling them from the substrate (e.g. Village weaver, Collias and Collias, 1964). Males subsequently create a spiral wrapping around the branch, sometimes by using both their feet and their beak (e.g. the male red-billed weaver *Quelea quelea*, Chapin, 1954; Friedmann, 1922). To solidly secure this latter attachment, weavers use loops, knots or hitches of various kinds (e.g. half hitch, loop tuck, slip knot, overhand knot; Collias and Collias, 1964), which may require skill learning (Hansell, 2010). When weaving, birds intertwine nest materials by e.g. passing/pushing the grass inside the developing nest, grasping its end, and pulling it through into the centre of the gradually forming nest structure (Hansell and Ruxton, 2008; Hansell, 2010).

The aim of this study was to examine problem solving in a tool/non-tool related context in

a weaverbird species building particularly complex nests, the yellow-crowned bishop (*Euplectes afer afer*). This African weaverbird lives in open grassy valleys generally at low altitudes where it forms mixed flocks and exhibits a polygynous mating system (Craig, 1980). During the breeding season, however, males become territorial and build their nests in very wet areas (e.g., swamps or seasonally flooded habitats; Craig et al., 2017), which consist of woven oval ball structures with a side entrance near the top. Given the particularly complex nest structure of this species it is a good candidate for testing the hypothesis introduced above, i.e. for examining whether it would be able to employ nest-building like materials as tools in a foraging context. During nest building (sometimes repeatedly in the same breeding season, e.g. the Southern masked weaver, Walsh et al., 2011) they already engage in various actions that may also be relevant when handling a tool, including tearing, grasping, carrying, inserting, pulling or pushing. One might therefore expect the weaverbirds to exhibit sufficient motor as well as cognitive flexibility to use simple tools, requiring the grasping and the inserting of a commonly used nest material in order to get a food reward.

For that purpose, twelve male yellow-crowned bishops were exposed to two experiments. In Experiment 1, three tool-use tasks were presented that required the subjects to use a tool to retrieve an out-of-reach food reward from an apparatus. In contrast, Experiment 2 only required subjects to use their beak to get access to a food reward, either by pushing or lifting a short straw (problem-solving task 1), or by pulling or pushing the opaque lid of a container (problem-solving task 2).

Methods

2.1. Experiment 1: tool-use tasks

This experiment tested whether the subjects could use a tool to retrieve an out-of-reach food reward from an apparatus. Three tasks, that shared the same functional properties but had no visual features in common, were carried out, in order to assess whether the subjects relied on functional rather than perceptual cues of the apparatus to solve the task. The tool-use tasks 1 and 2 aimed at testing the capacity of yellow-crowned bishops to show spontaneous tool use. The tool use task 3 examined the subjects' performance before and after experience (use and manipulation) with a novel tool material through nest-building behaviour.

2.1.1. Subjects

Twelve adult yellow-crowned bishops (*Euplectes afer afer*) were tested at a professional bird breeding centre in Lyon, France. All were males (based on nuptial plumage coloration and nest-building behaviour) and had a minimum age of 3 years. At the onset of the study, birds were housed momentarily in individual wooden cages for future pairing (39,5 cm x 42,5 cm x 43 cm), and were maintained under a 12:12h dark-light cycle. Throughout the day, the subjects had *ad libitum* access to fresh water and food, which consisted of an exotic seeds mix (Versele Laga Prestige Tropical finches®). Tests took place before feeding each morning from 7 a.m. to 10 a.m. Prior to this study the birds had never been tested in cognitive tasks.

2.1.2. Materials

The apparatus used for tool use task 1 consisted of a long and transparent deep-yellow box (13 cm in length; back: 5.4 cm in width x 3.5 cm in height; front: 5.7 cm in width x 3.8 cm in height) with a slot at the front for tool insertion (1.1 cm in height; see Figure 1a). In this task, their usual nest-building material was provided as potential tools and comprised 12 short grass stems (6 dry ones: 'stiff', 6 fresh ones: 'flimsy'; 7 cm in length), and 12 long grass stems (6 'stiff' and 6 'flimsy' ones; 15 cm in length). The food reward consisted of exotic seeds filled onto the bottom of the box, out of the birds' reach.

In tool use task 2, a rectangular box (9.5 cm x 6 cm x 2 cm) covered with a clear Perspex top was used that contained seeds and had a slot on its front side (1.5 cm in height; see Figure 1b). Subjects were provided with 12 tools (i.e. toothpicks) of different lengths (6 tools of 3.5 cm and 6.3 cm, respectively).

The apparatus of tool use task 3 was a small plastic cup (5.6 in length; back: 2.8 cm in width x 2.1 cm in height; front: 4.2 cm x 4.1 cm in height; see Figure 1c) with a front slot (1.3 cm in height) into which a tool could be inserted. The cup was fixed horizontally on a rounded terra cotta platform (9.8 in diameter, 2.3 in height) and slightly inclined with 3 sticks (9 mm in length), allowing the subjects to see the seeds at the bottom of the cup.

A camera (one Samsung HMX-F90, two Ordro HDV-Z8 1080P) setup on a tripod in front of each apparatus recorded the tests.

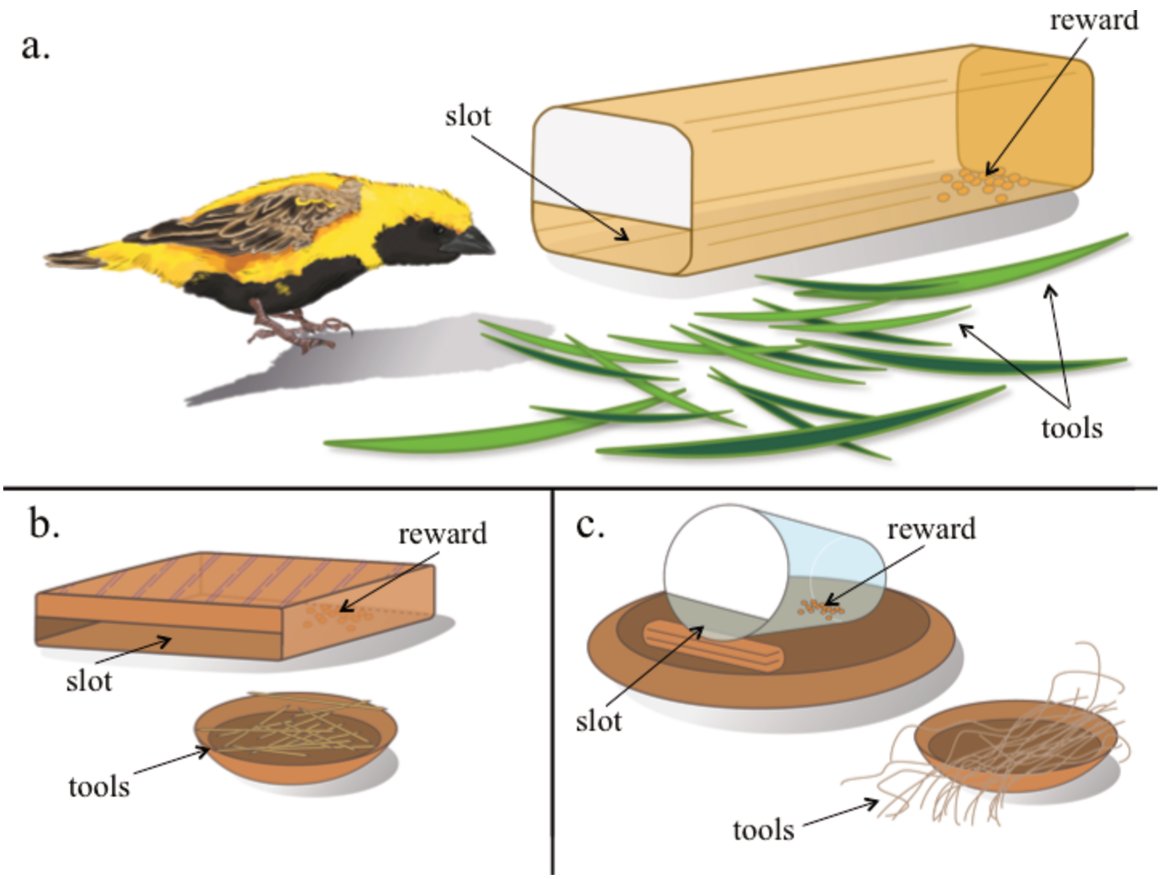

Figure 1. Schematic representation of the apparatuses used during the tool-use tasks 1, 2 and 3. In order to access the out-of-reach reward inside each apparatus, subjects had to pick up a tool on the ground and to insert it into the box's slot. Panel (A) represents the tool use task 1, the apparatus consisted in a long and transparent deep-yellow box and the tools were grass stems. Panel (B) represents the tool-use task 2, the apparatus was a horizontal box and the tools were toothpicks. Panel (C) represents the tool-use task 3, the apparatus was a horizontal little plastic cup and the tools were coco fibres. In this task, subjects were divided into two groups. The group 1 was first allowed to experience nest building (by building a nest with coco fibres), while the group 2 was not allowed to do so. After this experience phase 1, both groups were subsequently confronted to the tool use task 3. Subjects were then presented with the experience phase 2, in which the group 1 was now not allowed to build a nest, and conversely for group 2. Both groups were once again tested with the tool use task 3.

2.1.3. Procedure

In all three tool-use tasks, the subjects were required to pick up a tool and insert it into a slot in the front of the apparatus until reaching the reward, and then *pull/rake* the reward gradually out of the apparatus. Subjects were first familiarized with the recording equipment and each unrewarded apparatus for 2 hours.

Tool use task 1 - Subsequently, 15 test trials were administered per subject (15 min each, usually 2 trials per days). The order in which subjects participated changed randomly from day to day.

Tool use task 2 - The procedure was the same as in the tool use task 1, except that the tools were located in a rounded terra cotta container on the right side of the cage and at a distance of ca. 15 cm from the apparatus.

Tool use task 3 - Subjects were randomly assigned to 2 experimental groups. The 6 subjects of group 1 (Asclépios, Astréos, Coéos, Hélios, Océanos and Prométhée) were allowed to gain experience with the properties of the novel tool material through nest building prior to being tested. For that purpose they were provided with coco fibres, a nest material they never encountered before (previously they had only built nests with natural grass material) for 6 days until they had completed a nest. The 6 subjects of group 2 (Crios, Cronos, Japet, Lélantos, Ménétios, Ophion) in contrast, were not allowed to use coco fibres for nest building. In the subsequent test phase, bishops were given 10 trials of 15 min each (usually 2 trials per day). Subsequently, a second test phase (again consisting of 10 trials, 15 min each) was conducted, after group 2 was allowed to build a nest with the same type of material, whereas group 1 was not.

2.1.4. Analysis

All tests were video recorded and continuous second-by-second coding of the videotapes was performed. This followed a specific coding scheme which focused on 11 types of behaviours divided into 3 main behavioural categories: (i) ineffective behaviours (i.e., 1 = out of view of the camera/away from the apparatus; 2 = perch on the apparatus; 3 = insert beak in the apparatus; 4 = shake the apparatus with the beak), (ii) effective (i.e., 5 = within the view of the camera; 6 = lift a tool; 7 = insert a tool) and (iii) exploratory (i.e., 8 = touch the apparatus; 9 = look into the apparatus's slot; 10 = look into the apparatus from above; 11 = touch a tool). Based on this coding scheme, the number of behaviours exhibited by each bird was counted by assigning a score of 1 when this behaviour lasted at least 1 second (e.g., if a behaviour took 15 seconds, we assigned a score of 15).

2.2. Experiment 2: problem-solving tasks (without tools)

2.2.1. Subjects

Same as in Experiment 1.

2.2.2. Materials

In problem-solving task 1, the reward was stuck into a short straw (8.5 cm in length, 8 mm in diameter) plugged at one end. The seeds did not exceed 6.5 cm of the straw (see Figure 2A).

Problem-solving task 2 consisted of a circular plastic container (6 cm x 3 cm) with a removable opaque white lid on its top (see Figure 2B). For stability, the box was fixed on a round cardboard (13 cm in diameter).

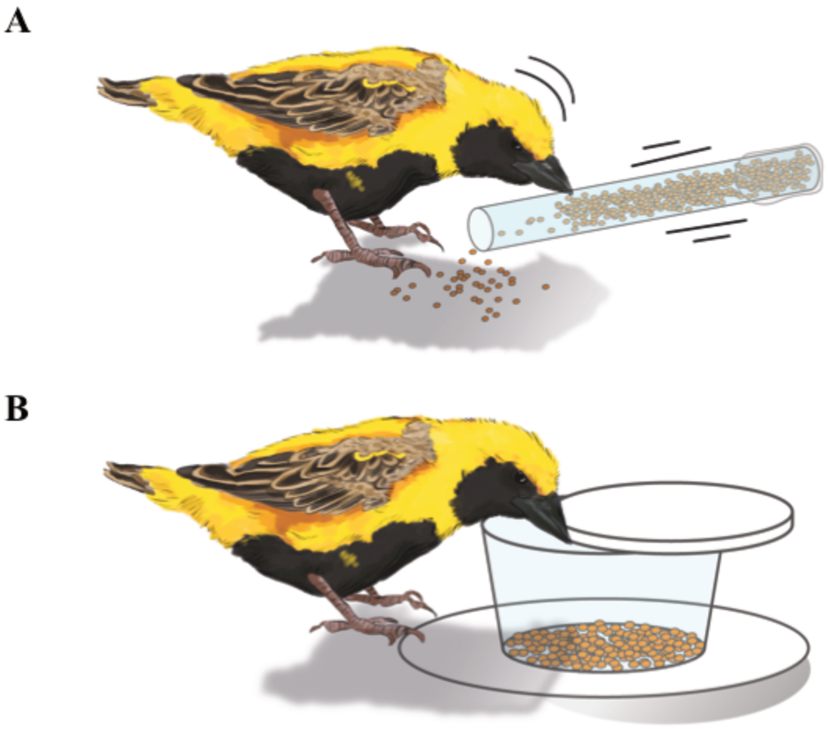

Figure 2. Schematic representation of the problem-solving tasks during the Experiment 2. Panel (A) shows the apparatus of the problem-solving task 1, in which the subject can either lift/push a one-side plugged straw. Panel (B) shows the problem-solving task 2, in which the subject has to push the opaque lid of the box.

2.2.3. Procedure

Problem-solving task 1 - In this task, the straw was placed at the centre of the cage and subjects were tested in one single trial of 20 minutes.
Problem-solving task 2 - Subjects were first confronted with a pre-test phase, in which they had to feed from the plastic container eight consecutive times before they were allowed to proceed to the test phase. The latter consisted of a single trial of 30 minutes, during which the container was covered by a lid. The subjects had to push or lift the lid to solve the task.

2.2.4. Analysis

All tests were video recorded and continuous second-by-second coding of the videotapes was performed. We scored each subject's latency (in sec) to solve the task as well as its solving technique.

3. Results

3.1. Experiment 1: tool use tasks

No subject succeeded in using a tool or attempted to insert one in the apparatuses' slot in the 3 tool use tasks of Experiment 1. In tool use task 1, 87.4% of the actions performed by the subjects were in the ineffective behaviour category, mainly consisting of attempts to insert the beak into the box or perching on the box. Relatively few effective and exploratory behaviours towards the apparatus were performed (i.e. 10.8% and 1.7%, respectively; see Figure 3 - Tool use task 1). The effective actions of subjects were limited to approaching the apparatus. The exploratory actions only involved looking into the apparatus towards the food, whereas few actions consisted of touching a tool on the ground. Similarly, in tool use task 2, most actions were ineffective (90.4%; see Figure 3 - Tool use task 2). One subject (Cronos) was excluded because he solved the task in an unplanned way (by shaking and displacing repeatedly the box with its beak). The majority of the subjects performed mainly ineffective actions in both test phases of tool use task 3 (first test phase: G1: 95.2%; G2: 76.9%; second test phase: G1: 94.8%; G2: 97.9%; see Figure 3 - Tool use task 3).

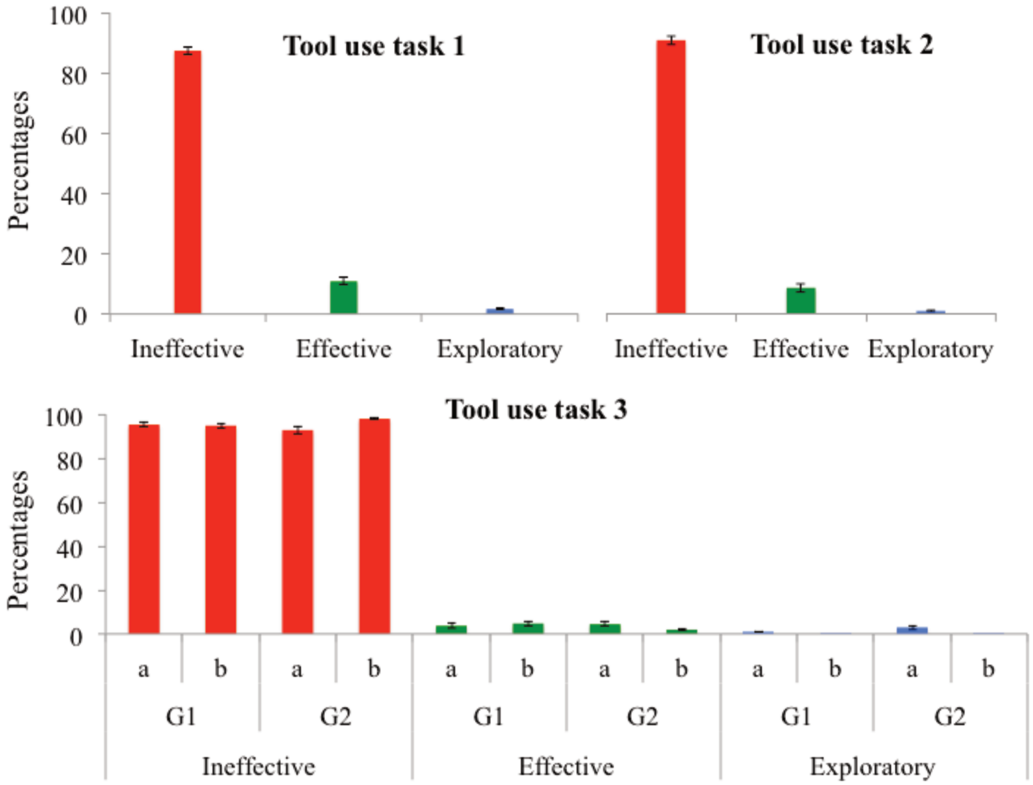

Figure 3. Percentage of the three categories of behaviours (ineffective, effective, exploratory) reported during the tool-use tasks 1, 2 and 3. In the tool-use task 3, percentages are reported for both groups after their first pre experience (G1: birds allowed to build a nest, G2: birds not allowed to build a nest) in 15 consecutive trials (a), and after their second pre experience (G1: birds not allowed to build a nest, G2: birds allowed to build a nest) in 15 consecutive trials (b). The bars represent the standard error.

3.2. Experiment 2: problem-solving tasks (without tools)

In problem-solving task 1, 11 out of 12 subjects succeeded to solve the task by pushing the straw around causing the seeds to move out, either at once or through repeated thrusts. One subject (Asclépios), however, used a different behavioural technique, by lifting the straw up with its beak (Table 1). In problem-solving task 2, 9 out of 12 subjects were able to open the box, mostly by pushing the lid with the beak. Two of those individuals (Cronos and Prométhée) additionally shuck the transparent container with the beak (Table 1).

Table 1. Individual performances of subjects during both problem-solving tasks. The latency time and the technique used to access the reward are reported. (l) identifies the opaque lid of the box, (b) identifies the plastic container of the box.

	Problem-solving 1		Problem-solving 2	
Subjects	Latency time (sec)	Technique	Latency time (sec)	Technique
Asclépios	00:36	Lift	01:34	push (l)
Astréos	00:39	Push	22:27	push (l)
Coéos	01:26	Push	02:19	push (l)
Crios	00:27	Push	0	0
Cronos	00:35	Push	01:37	push (l)/shake (b)
Hélios	0	0	03:04	push (l)
Japet	01:15	Push	0	0
Lélantos	00:29	Push	24:34	push (l)
Ménétios	01:17	Push	0	0
Océanos	00:22	Push	02:13	pull (l)
Ophion	00:17	Push	02:28	push (l)
Prométhée	00:21	Push	00:38	push (l)/shake (b)

Discussion

Overall, yellow-crowned bishops were not able to use tools in all three tasks of the Experiment 1, but managed to solve both problem-solving tasks by using their beak in the Experiment 2. At first sight, the behavioural flexibility suggested to be involved in nest-building does not seem to endow yellow-crowned bishops with selective advantages in the foraging context (Healy et al., 2008).

However, methodological problems with the tasks may explain the subjects' failure to use tools in the Experiment 1, and these need to be discarded before discussing further our results. One possibility for this is the fact that, in all tool-use tasks, subjects were required to retrieve seeds from the apparatuses by *pulling* the tool. Further, during the problem-solving task 2, most subjects succeeded to open the box by pushing the lid with the beak backwards, while no subject have tried to pull the lid. Our tasks may then not be ethologically valid to assess tool use ability in yellow-crowned bishops (Seed et al., 2006), as this pattern (pulling) may not be a part of the species' behavioural repertoire. Nevertheless, this seems unlikely. Bishops, and weavers generally, frequently pull their grass material when building their nests

(Hansell, 2000), proving that this behaviour is ecologically relevant. Moreover, pulling the reward towards oneself with a tool is usually thought to be easier to display (rather than pushing it further away) as the reward moves closer, thus creating a positive reinforcement (the so-called perceptual feedback; Chappell, 2006; Jacobs and Osvath, 2015; Mulcahy and Call, 2006.). This pulling pattern seems also more natural for the birds and may represent a facilitatory factor (Hare, 2001). Nevertheless, as no subject attempted to insert or even approach the apparatus's slot while holding a tool in their beak, we cannot draw any firm conclusion about this potential methodological bias.

If this had been the case, we could also have assumed that a lack of manipulative skills was in play, by expecting the subjects to drop repeatedly the tool on the ground while trying to manipulate it towards the apparatus's aperture. The subjects' failure to use tools would then be due to some of the species' morphological constraints e.g., a slight curved beak. This feature would prevent them to solve the task, as they would not manage to hold the tool in alignment with their head properly. Although it has been assumed that skilled tool use is facilitated by a straight beak and an extreme binocular vision in some corvids (e.g., Hawaiian crow *Corvus hawaiiensis*, Rutz et al., 2016; New Caledonian crows *Corvus moneduoides*, Troscianko et al., 2012), other bird species with quite curved foraging apparatuses are able to use tools (e.g., keas *Nestor notabilis*; Auersperg et al., 2011) and manufacture tools in the laboratory (e.g., rooks *Corvus frugilegus*; Bird and Emery, 2009).

Contrary to feeding specializations, which can predict the beak morphology in some extent (e.g. the distinct feeding apparatuses of the Hawaiian honeycreepers *Drepanididae* following their radiation across evolution; Buhler, 1981), not such claim for nest building exists in terms of the structure of the construction or the technique(s) employed (Hansell, 2000; but see Liversidge, 1963; Kear, 1970). As we have already suggested, the weavers' nests are more behaviourally demanding than the other types of avian construction methods identified to date (Hansell, 2000). It seems difficult to argue that simple tool use (in our case, picking up and inserting a tool inside the apparatus) is too difficult for the birds to perform. Therefore, the beak morphology may not have acted as a constraint upon tool use in yellow-crowned bishops.

Given that no subject succeeded to use a tool in the Experiment 1, it seems likely that bishops do not possess an understanding of the tasks' causal properties. Interestingly, all birds were observed tearing pieces from papers (available on the ground of their cages to catch droppings). The technique employed took commonly this form: (i) peaking at the paper until a hole was made and a piece protruded, (ii) then tearing the paper off with abrupt head

movements by stepping backwards. Subsequently, the bishops tried to weave the pieces on the vertical wires, but they never used this new and potentially functional material to reach the reward, unlike other bird species in captivity (e.g., Northern blue jay *Cyanocitta cristata*; Johns and Kamil, 1973). This behaviour probably originates from the species' nest-building behaviour in the wild, because bishops usually attach their nests to vertical stalks. Moreover, when the experimenter provided subjects with nest boxes during the tool use task 3, they kept weaving the coco fibres on the wires of their cages.

Remarkably, one individual (Ménétios) succeeded to unscrew a wire to get outside from its cage by repeatedly hitting and shaking it with its beak. The behaviour of another bird (Cronos) also deserves attention. In the tool use task 2, this subject found its own way to solve the task, by shaking the box many consecutive times. As the results of the problem-solving tasks in Experiment 2 indicate, subjects were quite able to use their beak to solve problems. Consequently, yellow-crowned bishops can behave flexibly and their incapacity to use tools in our tasks might relate to their ecology.

Albeit it would be tempting to suggest that tool use requires more cognitive capacities than nest-building behaviour in this species, it seems rather important to focus on some aspects of its life history traits. This bird is primarily granivorous, and tends to live in open grassy valleys associated with wet areas (Craig et al., 2017). In this context, tool use would not be so advantageous, as food can readily be found in the environment (Hansell, 2008). Presumably, this could not to be the case in bird species having to face harsh habitats, where the food is scarce. Further, the majority of tool users reported to date incidentally includes crows and finches, which are opportunistic and generalist birds (Lefebvre et al., 2002).

Contrary to the yellow-crowned bishop, the woodpecker finch (*Camarhynchus pallidus*) for instance lives in a diverse range of habitats (Jaramillo et al., 2017). While the former is a typical seed-eater, the latter's diet consists in various food types (e.g. arthropods). This species uses different kind of tools to access out-of-reach preys in wood crevices (Tebbich et al., 2001). Interestingly, this behaviour occurs mainly during the dry season and is seldom during the rest of the year in moist habitats (when prey is found in moss or leaves), and conversely in arid habitats (when prey is out-of-reach and usually located under bark; Tebbich et al., 2002).

Consequently, tool use behaviour may not have been selected in yellow-crowned bishops as it does not seem to provide any foraging *benefit* in humid climates. Rather than involving complex cognition, tool use would not be more *useful* compared to the already species' anatomical adaptation (the bishops' short and slightly curved beak has ridges on the palate

designed to hold and efficiently process the seeds). This 'tools are not often useful' hypothesis has been assumed to occur in other bird species (e.g. parrots; Lefebvre et al., 2002) as well as in distantly animal groups (e.g. the 'fishing tools' of chimpanzees *Pan troglodytes*, or the sponge tools of female bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*; Pruetz and Bertolani, 2007; Smolker et al., 1997).

However, separating tool-user and non-tool user species by focusing mainly on their diet (tool use: generalist/dry habitat; non tool use: specialist/humid habitat) seems far too simplistic. Firstly, within the first few days, yellow-crowned bishops feed their young largely with insects. Secondly, during the non-breeding season and following the seasonal changes, this species tends to join mixed-species flocks of insectivores. In this context, bishops may live on a mixed diet by observing and taking advantage of the various feeding techniques of insectivorous during foraging. For instance, similarly to the 'nuthatch weavers', they will probe bark crevices on the trunks and branches of the forest trees (in reference to the foraging behaviours of *Sittidae*), or they will tear off/lift flakes of bark so as to expose prey concealed beneath. A similar behaviour was observed during the problem-solving task 2, when subjects lifted the apparatus's lid.

All previously cited actions imply the efficient use of the beak, which could explain why subjects were quite able to solve the tasks in Experiment 2, but failed to use a tool in Experiment 1. We then could assume that yellow-crowned bishops do not *need* to use a tool in their environment, contrary to some other bird species for which tool use is mandatory to get access to high nutritive food (e.g. woodpecker finch, Tebbich, 2002; New Caledonian crow *Corvus moneduloides*, Rutz et al., 2010).

Acknowledgements

This work was supported by grants from the *Agence Nationale de la Recherche (ANR)* (Project "Cognition and tool-use economy", ECOTOOL, ANR-14-CE30-0015-01; F. Osiurak), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of the University of Lyon, within the program *Investissements d'Avenir* (ANR-11-IDEX-0007; F. Osiurak) operated by the ANR. Samara Danel would like to thank Laurie O'Neill for language help and Sébastien Marcle for helping in the experiments and general support.

MODELE BIOLOGIQUE N°3 :

LE CALAO TERRESTRE *BUCORVUS*



© Martin Mecnarowski

Les deux espèces du genre *Bucorvus,* le bucorve du Sud *Bucorvus leadbearteri* et le bucorve d'Abyssinie *Bucorvus abyssinicus*, sont les calaos les plus grands mais aussi ceux qui passent la majorité de leur temps au sol.

Les calaos terrestres sont monogames, bien que le système de reproduction du bucorve d'Abyssinie soit encore aujourd'hui peu connu. Le bucorve du Sud reste avec son partenaire sexuel probablement toute la vie et entretient les liens du couple en créant des "duos de chant", chaque partenaire émettant des vocalisations sur une tonalité différente. Cette espèce pratique notamment l'élevage cooperatif, c'est-à-dire qu'un couple dominant est assisté par des adultes et des immatures (les "helpers"). Ces derniers participent au nourrissage des jeunes, mais également à la défense du territoire. Le couple établit son nid dans la cavité d'un arbre ou d'une roche (Figure 28). A l'inverse des calaos arboricoles, le mâle ne scelle pas l'entrée pour emmurer la femelle.



Figure 28. Bucorve du Sud au nid © Leonemanuel.

L'incubation (37-43 jours) est assurée par la femelle dominante qui est nourrie au nid par les membres du groupe. Le petit s'emplume totalement au bout du 86 ème jour environ, et reste avec avec son groupe au moins jusqu'à sa maturité sexuelle. Les bucorves atteignent leur maturité sexuelle relativement tardivement, après l'âge de 3 ans chez le bucorve d'Abyssinie, et à l'âge de 4-6 ans chez le bucorve du Sud.

Les calaos terrestres sont omnivores, et se nourrissent principalement d'arthropodes (p. ex., sauterelles, scarabées, scorpions et termites) bien que, durant la saison sèche, ils élargissent

leur régime alimentaire en se nourrissant de larves d'insectes, d'escargots, de grenouilles, et parfois de proies plus grandes comme des serpents, des lézards ou des tortues. Ces oiseaux sont opportunistes, et s'attaquent à tout ce qu'ils peuvent tuer, en donnant de puissants coups de bec sur leurs proies à l'instar d'une pioche. Les bucorves vivent et chassent en petits groupes familiaux ou en couple, plus précisément de l'ordre de deux à huit membres (rarement onze) chez le bucorve du Sud. Ils cherchent leurs proies en creusant dans le sol, le bois pourri ou encore le fumier. Les plus grandes proies sont généralement pourchassées, et démembrées par les membres du groupe.

- ARTICLE 5 -

GROUND-HORNBILLS (*BUCORVUS*) SHOW MEANS-END UNDERSTANDING IN A HORIZONTAL TWO-STRING DISCRIMINATION TASK

Samara Danel · Auguste M. P. von Bayern · François Osiurak

Submitted for publication

Abstract

The large-brained ground-hornbills share several life history traits thought to be related to complex cognition with corvids, which stand out among birds for their large relative brains and cognitive performance. So far, however, nothing is known about the cognitive abilities of this potential new model. Here, one Northern and two Southern ground-hornbills (*Bucorvus abyssinicus*; *Bucorvus leadbeateri*, respectively) were tested with a horizontal string-pulling task to assess their means-end understanding. Two strings were presented in five conditions to determine whether string-pulling in this genus: (1) is goal-directed (*parallel* condition), (2) depends on proximity (*converged* condition), (3) relies on visual physical continuity between the string and the reward (*contact* and *connection* conditions), (4) or results from perceptual feedback (*coiled* condition). An individual of both species chose the rewarded string significantly more in the parallel and the converged conditions, without apparent trial-and-error learning. The Northern ground-hornbill additionally succeeded in the contact condition, and all birds obtained the reward in the coiled condition, despite the initial lack of visual feedback. Although this study is preliminary, it highlights the necessity to extend research on physical cognition to other large brained avian orders in order to better understand the underlying ecological and social selection pressures.

Introduction

Means-end understanding refers to situations in which an individual carries out actions (the means) in order to overcome an obstacle (the end) (Huber & Gadjon 2006). This ability develops relatively late in humans (Piaget 1952) although we crucially depend on it in our everyday lives. The usual way of studying means-end understanding in animals is to offer them physical problem-solving tasks (Schuck-Paim *et al.* 2009), such as, the widely used string-pulling paradigm (Jacobs & Osvath 2015, Krasheninnikova & Wanker 2010, Obozova & Zorina 2013, Obozova *et al.* 2014). In a horizontal set-up, subjects must pull the end of a string stretched out on the ground and connected to an out-of-reach food reward (the obstacle). Since pulling the string does not indicate means-end understanding *per se* (e.g. associative learning, accidental success), subjects are typically tested in choice situations assessing whether they show goal-directed behaviour, rely on proximity, and/or depend on visual feedback. Although experiments on Passeriformes and Psittaciformes are plentiful (for a review see Jacobs & Osvath 2015), it is of great interest to expand research to phylogenetically more distant, still poorly represented avian orders (Ellison *et al.* 2015).

The largely unstudied ground-hornbill represents an interesting model for investigating means-end understanding. The genus *Bucorvus* includes only two species, the Northern ground-hornbill and the Southern ground-hornbill. These two species possess several life history traits commonly linked to enhanced cognition (Ricklefs 2004): large relative brain and forebrain sizes (Sol *et al.* 2007, but see Logan *et al.* 2017), a high innovation rate (Lefebvre *et al.* 2004), and late sexual and physical maturity (after 3-6 years: Del Hoyo *et al.* 2001). A few first field studies have revealed that they resemble corvids in certain complex social behaviours (e.g. play, food exchange, allopreening; Del Hoyo *et al.* 2001) and other life history traits (e.g. long incubation period, longevity, long parental care; Del Hoyo *et al.* 2001), which is interesting since corvids stand out among passerine species for their large relative brains and cognitive abilities (Clayton & Emery 2007). Although little is known about the reproductive behaviour of the Northern ground-hornbill, the Southern ground-hornbill is a cooperative breeder (i.e. the group-members assist a dominant pair in feeding and raising the young, Kemp 1980), which may represent a further potential selection pressure acting on cognition. Complex sociality and cooperative breeding are hypothesised to have driven enhanced cognitive abilities (Burkart *et al.* 2009).

Moreover, these omnivorous birds capture prey such as snakes or other large reptiles with pulling actions. They then dismember their prey by tearing it apart, thus indicating that the

actions required for the horizontal string-pulling task might have ecological relevance to this genus.

The goal of this study was to assess means-end understanding of two ground-hornbill species in a horizontal string-pulling task.

Methods

Subjects and housing

Three captive born ground-hornbills participated in this study. One was a 12-year-old male Northern ground-hornbill (Bla.) and two were 9-year-old Southern ground-hornbills (one male = Da., one female = Di.). All subjects belonged to the Bird Park, in Villars-les-Dombes, France. The two species were housed individually in adjacent outdoor aviaries (c. 17m^2 and 2m height), in a calm area of the park. Prior to the current study, no subject had ever been tested in any cognitive task.

Experimental setup and materials

The test apparatus consisted of two strings (braided sisal cord, 3mm in diameter and 54cm in length, 22cm apart; 108cm long in the coiled condition), which were set up in parallel on a flat wooden board (60cm x 50cm) (Figure 1).

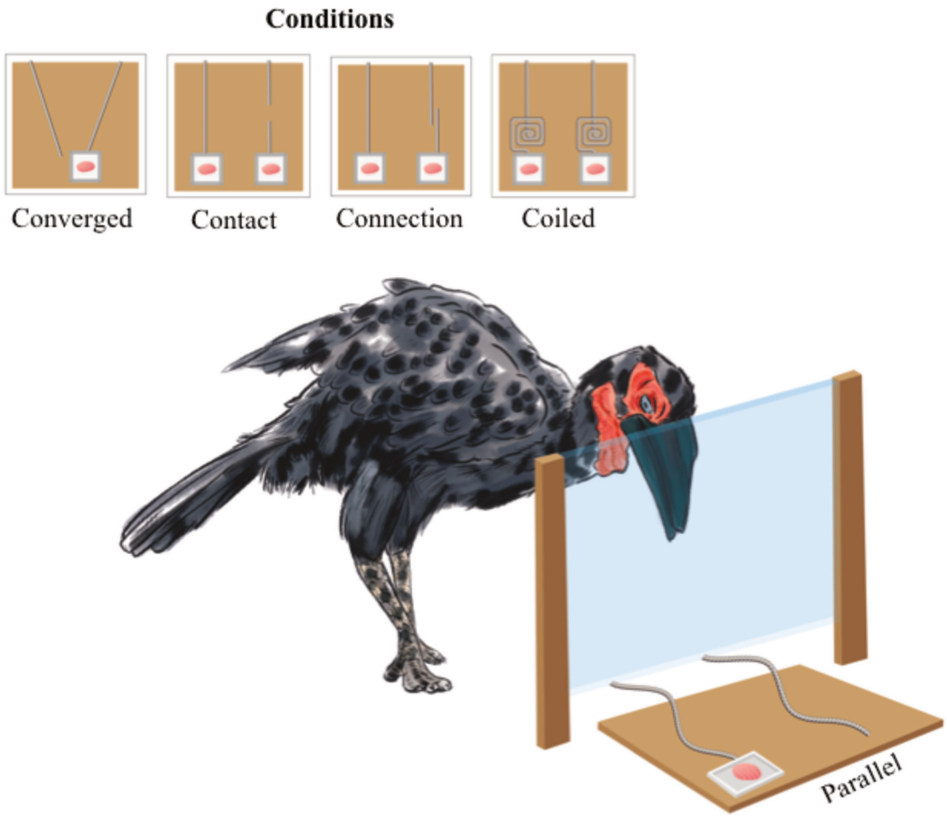

Figure 1. Schematic representations of the five conditions in the horizontal two-string discrimination task.
For illustrative purposes, a gap between the strings of the incorrect side is shown in the connection condition.

The food reward was half of a defrosted chick of ca. 30g, known to be of particularly high value to the birds. The ends of the strings were in reach of the subject under a large vertically striped Plexiglas panel (85cm x 50cm), set up in front of the subjects' outdoor aviaries (Figure 1).

The experiments were recorded using a video camera (Samsung camera HMX-F90) mounted on a tripod.

Procedure

Habituation

Subjects were first familiarized with the recording equipment, the apparatus and the unrewarded strings for 3 hours.

Test

Subjects participated in 16 trials (max. 5min each, 2-4 per day, 5min apart) in each condition (Figure 1). The parallel condition examined the birds' goal-directedness, by presenting a choice between a rewarded string and an unrewarded one. In the converged condition, both strings converged but only one was rewarded. This condition was likely more difficult than the parallel condition because it required subjects to pay greater attention to the position of the strings relative to the reward. The contact condition represented a control for rules based on proximity: whether subjects pursued a simple rule, i.e. to choose the string closest to a reward, rather than understanding which one was connected to the food. In this condition, the physical gap (in the middle of the broken string, thus at some distance from the reward) in one of the strings was visually more salient than in the connection condition, where the two disconnected ends of the broken string partly overlapped. Reliance on proximity was not beneficial in this condition. The connection condition is arguably more difficult to solve, as success in the contact condition may arise from learning to 'avoid' the string with the obvious gap. In the four above-mentioned conditions, the position of the broken (or unrewarded) strings was pseudo-randomized and counterbalanced across the test trials. Furthermore, to

prevent subjects from making second choices, the apparatus was removed as soon as one string was pulled. In contrast, both strings were rewarded and could be pulled in the coiled condition. This condition examined the reliance on perceptual feedback (when the string was pulled the reward moved closer, creating a form of positive reinforcement) by examining whether subjects would switch between the two strings if the reward did not move after their first pulling attempts. For that purpose, both rewarded strings were double the length (108 cm). After being presented with the parallel condition first, the other four conditions were presented in a pseudo-randomized order (see Table 1). All 16 trials per condition were completed before the subject moved to the next condition. The order in which subjects participated every day was randomly assigned.

Scoring and Analysis

In all conditions we recorded (i) which string the subject pulled first, (ii) the latencies the subject required to pull the string, (iii) and to retrieve the reward. In the coiled condition, we recorded when the ground-hornbills first switched between the strings (before or after the food started moving) in total and during their first 3 trials, and whether they learned to stop switching throughout the 16 trials. One-tailed binomial tests were used to examine whether the individual performance per condition was above chance.

Results

Inter-individual differences in performance were observed between the conditions (binomial tests; $p < .05$, one-tailed, Figure 2).

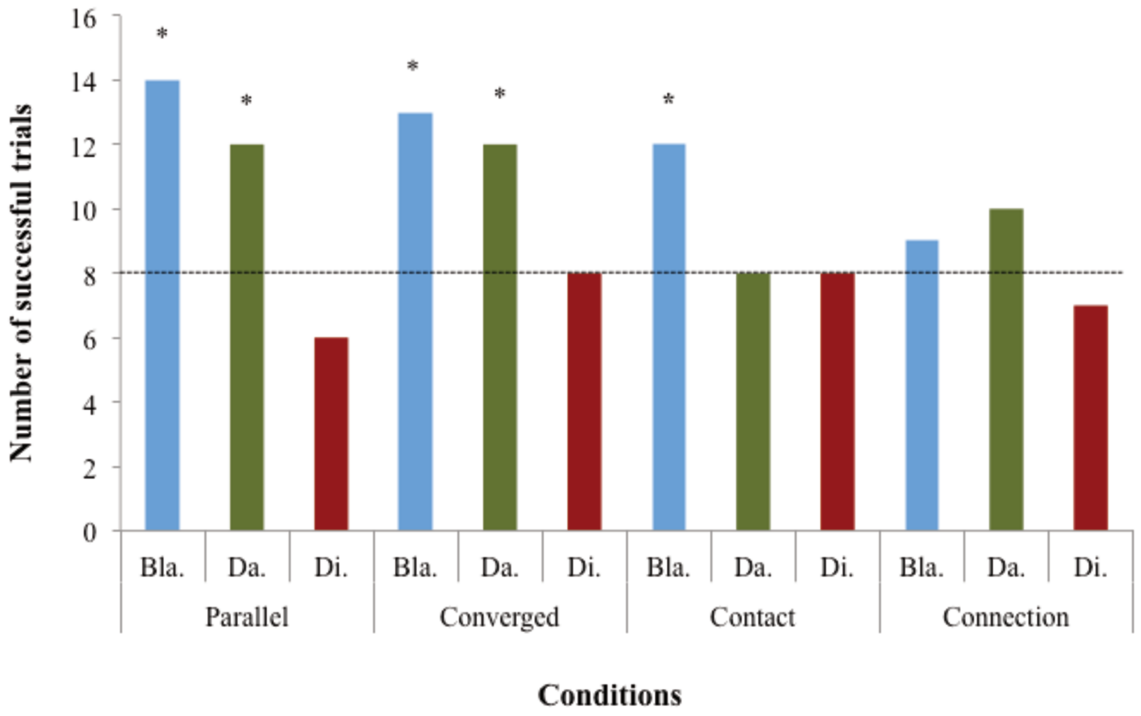

Figure 2. Number of successful tests in the horizontal string-pulling task.

Four conditions are presented (Northern ground-hornbill: Bla:. blue line; Southern ground-hornbills: Da.: green line; Di.: red line). The dotted line represents chance performance. Asterisks indicate performance significantly above chance (binomial tests; $p < .05$; one-tailed).

The Northern ground-hornbill Bla. and the male Southern ground-hornbill Da. chose the rewarded string significantly above chance in the parallel and in the converged condition. Bla. succeeded above chance in the contact condition, but all birds failed in the connection condition (for the subjects' trial-by-trial performances, see Table 1).

Table 1. The subjects' performances trial-by-trial (1 = success; 0 = no success).

The order of conditions in which each subject was tested is presented in square brackets.

Conditions		Trials															
Parallel	Subjects	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**
	[1] Bla.	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	[1] Da.	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
	[1] Di.	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
Converged																	
	[5] Bla.	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
	[2] Da.	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
	[3] Di.	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
Contact																	
	[2] Bla.	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
	[3] Da.	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1
	[2] Di.	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
Connection																	
	[3] Bla.	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0
	[5] Da.	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1
	[4] Di.	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0
Coiled																	
	[4] Bla.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	[4] Da.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	[5] Di.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

The performance of Di., the female Southern ground-hornbill, stayed at chance level throughout all conditions, but this individual exhibited a strong side bias towards the left string (binomial test: $p < .05$, one-tailed; Table 2).

Table 2. Overview of side preferences.

Number of times each subject chose to pull the *left* string, in all conditions (total = 16 trials, binomial test: * signifies $p < .05$, one-tailed).

	Subjects		
Conditions	Bla. (trials)	Da. (trials)	Di. (trials)
Parallel	10	8	15 (*)
Converged	9	8	16 (*)
Contact	9	8	12 (*)
Connection	7	9	15 (*)
Coiled	7	8	16 (*)

All subjects retrieved the reward in all 16 trials of the coiled condition, but they switched between the strings rather than continuing to pull the string they had chosen first until the food started moving towards them in the majority of trials (side switches before the food had moved occurred in Bla.: 10/16 trials; Da.: 15/16 trials; Di.: 10/16 trials). These switches were observed in all individuals in the first eight trials before the food started moving (side switches occurred in Bla.: 6/8 first trials; Da.: 7/8 first trials; Di.: 4/8 first trials). Subjects did not stop switching between the strings above chance in their last 8 trials (side switches occurred in Bla.: 4/8 last trials; Da.: 8/8 last trials ; Di.: 6/8 last trials).

Discussion

Overall the ground-hornbills were surprisingly adept horizontal string-pullers in comparison to other avian species tested to date (e.g. great grey owls *Strix nebulosa,* Obozova & Zorina 2013, red crossbills, *Loxia curvirostra,* eurasian blue tits, *Cyanistes caeruleus*, Obozova *et al.* 2014). Our results revealed that one individual of each species (Northern and Southern ground-hornbill, Bla. and Da. respectively), were able to select the rewarded string in a goal-directed manner (parallel and converged condition). The Northern ground-hornbill (Bla.) did not seem to rely on proximity cues (contact condition). This subject seemed to have means-end understanding of the effects of the string on the reward. However, none of the subjects were able to solve the connection condition, for either cognitive or perceptual reasons as discussed below. The chance performance of the female Southern ground-hornbill Di. in all five conditions was a consequence of a strong side bias rather than a reflection of its cognitive ability, a mistake which is commonly encountered in many species (Jacobs & Osvath 2015). Bla. and Da. on the other hand may have some understanding of the task but probably only a limited concept of 'connectedness' (Herrmann *et al.* 2008). Similar results have been found in chimpanzees (*Pan troglodytes*), which seem to depend on the degree of current or potential contact between the string and the reward (Povinelli 2000). However, the overlap of the two cut ends of the discontinuous string in the connection condition may have made the gap more difficult to discern, therefore the birds' errors may have arisen from them perceiving both strings as connected. The failure may also originate from poor attention as reported from apes in a similar broken-tool paradigm (Mulcahy & Schubiger 2014). Although all three subjects did not stop pulling the coiled strings despite the lack of initial visual feedback, they unnecessarily switched to the second string before the food on the first one had moved forward in most of their trials. It is interesting however that there were a few trials,

even among their first three, in which the ground-hornbills kept pulling the first string they chose, thus raising the question of whether their switching in the other trials was indicative of their reliance on visual feedback, or whether it occurred because the behaviour was not sufficiently costly. Although the conclusions from this study are limited by the small sample size, the ground-hornbills in this study exhibited a cognitive performance in this physical cognition task that is comparable to that of other large-brained species in similar tasks (e.g. Colbert-White *et al.* 2013, Ellison *et al.* 2015, Krasheninnikova & Wanker 2010, Schuck-Paim *et al.* 2009). The cognitive capacity of *Bucorvus* ought to be further explored by future studies using multiple tests both at the physical and social domain. An accumulating comparative dataset of phylogenetically close and distinct taxa will ultimately shed light on the potential role sociality and ecology play in the evolution of cognitive abilities.

Acknowledgements

This work was supported by grants from the *Agence Nationale de la Recherche (ANR)* (Project 'Cognition and tool-use economy', ECOTOOL, ANR-14-CE30-0015-01; F. Osiurak), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of the University of Lyon, within the program *Investissements d'Avenir* (ANR-11-IDEX-0007; F. Osiurak) operated by the ANR. We thank the *Parc des Oiseaux* for allowing us to run this study. We are grateful to Laurie O'Neill for reviewing the English and helpful comments, to Loup Martineau for drawing Figure 1, and to Sébastien Marcle for helping in the experiments.

MODELE BIOLOGIQUE N°4 :

LES TOUCANS *RAMPHASTIDAE*



© Shutterstock

Les toucans sont parmi les plus connus mais aussi les plus atypiques du règne aviaire. Ils possèdent des caractéristiques uniques, comme un long bec très coloré doté de petites dentures. Bien qu'imposant, ce bec est pourtant très léger et contient une langue en forme de plume pouvant mesurer jusqu'à 15 cm. Cette dernière est laminée de chaque côté et prend la forme d'une brosse à son extrémité. Pour dormir, ces oiseaux adoptent une posture particulière en forme de « boule » en redressant leur queue en arrière jusqu'à ce qu'elle touche leur tête. Les araçaris verts *Pteroglossus viridis,* par exemple, qui fourragent en couple ou en petits groupes familiaux, ont tendance à se suspendre dans le vide la tête en bas pour atteindre les fruits avec leur bec allongé.

La plupart du temps, les toucans vivent en groupe (Figure 29). La majorité élève leur petit en couple, bien que certains araçaris forment des petits groupes de trois ou quatre individus. Les œufs sont généralement pondus au sein d'une cavité naturelle ou précédemment creusée par des pics. Pour maintenir les liens du couple, de nombreux toucans se toilettent mutuellement, chantent en coeur (p. ex., le toucanet koulik *Selenidera piperivora* et le toucan à carène *Ramphastos sulfuratus*), s'adonnent à des « jeux de bec » (p. ex., le toucan toco *Ramphastos Toco*), et le mâle nourrit la femelle au moins au cours de la parade nuptiale. Les parents partagent aussi l'incubation et les soins aux jeunes, qui restent près de leurs parents relativement longtemps après avoir quitté le nid (p. ex., chez l'araçari vert, les jeunes restent six mois ou plus).



Figure 29. Groupe d'araçaris à collier *Pteroglossus torquatus* © Uwe Bergwitz.

Certains toucans, comme les toucanets kouliks et l'araçari de Beauharnais *Pteroglossus Beauharnaisii*, nichent socialement (plus de deux adultes).

En dehors de la période de reproduction, les araçaris dorment parfois en groupe dans une cavité. Des activités de jeu ont été observées chez plusieurs espèces. Les oiseaux se rapprochent les uns les autres et se donnent de petits coups sur le bec, se le tirent ou se le serrent. Les membres du groupe se lancent parfois des fruits entre eux. Ces activités prennent part durant les périodes de temps requises pour digérer les fruits (certains fruits nécessitant jusqu'à 75 minutes de digestion).

Nous ne savons que très peu des traits d'hitoire de vie des toucans, néanmoins certaines données nous permettent de suggérer que ces oiseaux atteignent leur maturité sexuelle tardivement (p. ex., 3 ans chez le toco toucan) et vivent relativement longtemps (p. ex., 15 ans chez le toco toucan en captivité).

- ARTICLE 6 -

INVESTIGATING SPONTANEOUS STRING-PULLING BEHAVIOUR IN TOUCANS (*RAMPHASTIDAE*)

Samara Danel · Anastasia Krasheninnikova · François Osiurak

Submitted for publication

Abstract

The string-pulling task is a well-established paradigm to assess several aspects of cognition in animals. Six toucans that belonged to three different genus (*Pteroglossus*, *Ramphastos* and *Selenidera*) were tested in a basic vertical two-string discrimination task. Two strings were presented, but an out-of-reach reward was only attached to one string. No subjects succeeded to reach the reward, by pulling the rewarded string. However, one subject successfully performed the string-pulling behaviour, during the first presentation of an unrewarded string. This study has indicated that foot-use is not an innate behavioural pattern in toucans, which may explain the subjects' string-pulling performance.

Introduction

The string-pulling task is a commonly used paradigm for testing cognition in animals (Krasheninnikova and Wanker, 2010; Obozova and Zorina, 2013). With birds, a vertical configuration of the task is more commonly used. In this arrangement an out-of-reach reward is suspended from a perch by a hanging string. The theory of the experiment is that if the subject understands the physical properties of the string, it uses it as a means to an end by pulling the string to reach the reward (Osthaus et al. 2005). Solving this problem on the first trial arguably requires an understanding of cause-effect relationships (Piaget 1954), and the capacity to plan by transforming intentions into actions (Osthaus et al. 2005). Yet, this behavioural pattern can be an emergent behaviour driven by visual perceptual feedback (the reward moving closer when being pulled), and so does not necessarily imply complex cognition (Jacobs et Osvath 2015).

So far, various species have been studied on the string-pulling task (Jacobs et Osvath 2015), particularly Passeriformes and Psittaciformes. Biologists have long studied toucans (Piciformes) since they exhibit unique morphological and behavioural features (Baussart et al. 2009), and also because these birds represent important vectors for seed dispersal in neo-tropical forests (Ragusa-Netto 2006). Nevertheless, even if toucans are among the most characteristic birds in Central and South America, they remain largely unstudied with respect to their behaviour (Skutch 1971).

The limited research undertaken suggests that the majority of toucans live in groups, and that some medium-sized species show cooperative behaviour (Del Hoyo et al. 1997). Moreover, play occupies an important part of free time, when the digestion of large fruits precludes the time advocated to feed (Del Hoyo et al. 1997). Indeed, toucans are primarily frugivorous (Ragusa-Netto 2006). The evolution of cognition has been suggested to occur in species having to locate and capture different items of food (Mc Lean 2001). The *Ramphastidae* family exploits patchy resources and is known to monitor fruiting trees of a wide range of species. Fruits are perishable, and so toucans might need to recall their quantity, quality and location to survive. During the breeding season, toucans are opportunistically omnivorous as nestlings need highly nutritious food.

Furthermore, toucans reach down to grasp fruits with their beaks, and use their feet to secure the food while they eat it. They also have to hold some fruit species with their feet, to break them open with their beak. Such ecological and behavioural traits may prove useful in solving string-pulling problems and could suggest that the string-pulling paradigm has

ecological relevance for toucans (Millikan and Bowman 1967). Moreover, the order Piciformes combines a large brain and a high innovation rate (Lefebvre et al. 2004). All these aforementioned features indicate that toucans represent a relevant biological model in investigating spontaneous string-pulling behaviour.

The goal of this study was to evaluate whether six toucans, all belonging to the *Ramphastidae* family and exploiting similar foraging niches, were able to show spontaneous string-pulling behaviour in a two-string discrimination task. The specific ecological and behavioural features of toucans lead us to predict that they would manage to solve the task.

Methods

Subjects and housing conditions

Six adult toucans were held at the Bird Park in Villars-les-Dombes, France. Four were medium-sized captive-born toucans, including a pair of 3-year-old curl-crested araçaris (*Pteroglossus Beauharnaisii*), one 6-year-old female green araçari (*Pteroglossus veridis*), and one 7-year-old female guianan toucanet (*Selenidera piperivora*). Two were large captive born toucans: one 8-year-old male toco toucan (*Ramphastos toco*), and one 7-year-old female keel-billed toucan (*Ramphastos sulfuratus*). Birds were fed each early morning with dry cat food, apple and papaya. All birds were exposed to a LD 13:11 photoperiod and were kept indoors at 25 °C in a calm environment. During the test, subjects had ad libitum access to water. Medium-sized toucans were tested each morning before feeding at 9 a.m., while the larger ones were tested before the second feeding at 1:30 p.m. Tests took place from August to November 2015, as birds were moved in temporary isolated aviaries for future pairing (varying from 2m x 1m x 2m to 5m x 5m50 x 2m50). The reward was a fresh blueberry or a cherry for the medium-sized toucans, and a cherry for the larger ones. Before this experiment, subjects did not have any pre-experience with strings and had never been tested in cognitive tasks.

Apparatus

Two strings (1 mm diameter braided cotton cord) were attached to a perch (Figure 1). The test string was setup with a reward container, which could not be reached directly by flight or from the floor. The control string was not rewarded. The strings were 30 cm length for the medium-sized toucans, and 60 cm length for the larger ones. The distance between both strings was one bird length (without counting the tail). The recording material consisted in a

camera (Samsung camera HMX-F90) and a tripod, which were removed from the aviary after each trial.

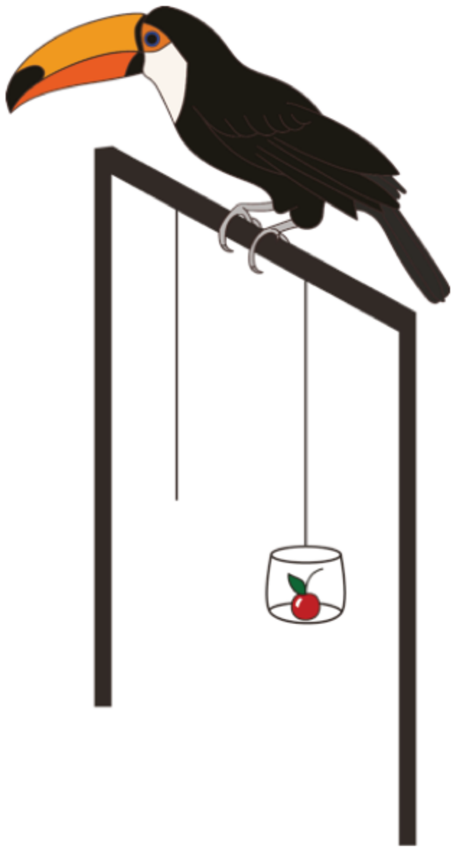

Figure 1. The two-string discrimination task. To solve the task, the subject has to pull up the rewarded string.

Procedure

Habituation

This phase was twofold. First, though the reward could be seen from above because it poked out from the food container, we wanted to assure that the toucans knew there was a reward inside the container. Hence, this latter was placed in the food dish 3 times per day during 5 days. Second, an unrewarded string was presented to each subject during a unique trial of 10 minutes. This was made in order to see the extent to which the string might be self-rewarding.

Test

After the habituation phase, 15 trials of 10 minutes each were conducted (usually 2 trials per day). The order in which subjects participated every day was randomized. A rewarded string and a control (unrewarded) string were attached to the perch and their positions were pseudo-randomized across test sessions. A test started when the experimenter closed the door of the aviary.

Data analysis

All tests were video recorded. Continuous second-by-second coding of the videotapes was performed following the coding scheme developed by Werdenich and Huber (2006), which includes 12 different behaviours divided into 3 main behavioural categories: exploratory, effective and ineffective behaviours (Table 1). The time spent on the perch on which were located both strings was also recorded. A second naïve observer coded a random of 1622 seconds of video recording. The Cohen's kappa coefficient of reliability calculated was k = .97, which is considered 'excellent' reliability. Based on this coding scheme, we counted for each bird the number of behaviours exhibited by assigning a score of 1 when this behaviour lasted at least 1 second.

Table 1. *Ethogram of behaviours*

Behaviour	Type
Lands on perch	
Pulls up rewarded string	Effective behaviour
Takes one or more steps sideways on perch while holding string with beak	
Puts one foot on string	
Drops rewarded string after having pulled it up	
Flies off perch	Ineffective behaviour
Tries to catch reward by flying from above	
Tries to catch reward by flying from below	
Touches long/short or rewarded string knot	
Touches long/short or unrewarded string knot	Exploratory action
Nibbles long/short or rewarded string knot	
Nibbles long/short or unrewarded string knot	

Results

During the habituation phase, all subjects rapidly fed from the food container. Though all subjects approached the unrewarded string with no neophobic behaviours, only the green araçari showed immediate interest in it by spontaneously completing the entire string-pulling behaviour within a few seconds with a side-step technique. That is, this subject performed the complete sequence of reach-down the string, grab, pull-up, move away while holding it with beak, hold it with foot and release it with beak until the string's end was reached with an adequate beak-foot coordination (see videos 1 and 2, electronic supplementary material). In the test phase, no subjects showed the string-pulling behaviour with the rewarded string. In 2 trials, the green araçari demonstrated the string-pulling behaviour with the unrewarded string. This subject was also the most explorative (Fig. 2). Though the guianan toucanet and the curl-crested araçari did not show interest at the unrewarded string during the habituation phase, they did interact with the rewarded string in the test phase (Fig. 2).

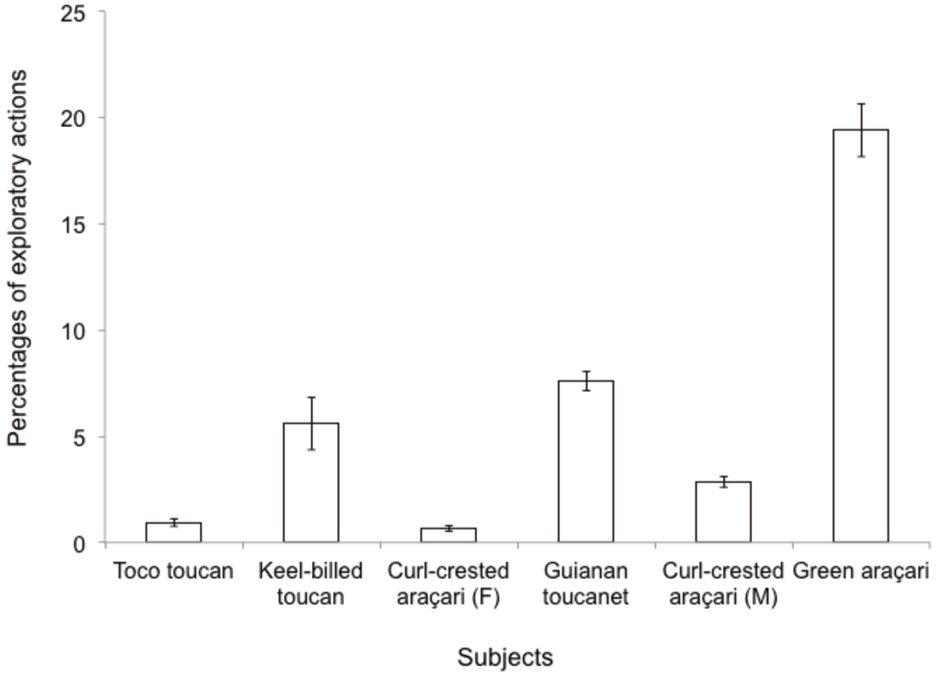

Figure 2. Percentage of exploratory actions during the test phase (n = 15 sessions). This percentage corresponds to the ratio "exploratory action/(effective behaviour + ineffective behaviour + exploratory action)". Bars are standard errors.

These subjects showed ineffective actions (by trying to fly directly at the reward), and spent more than half of their time on perch above the strings (Table 2). Only the green araçari

performed ineffective actions and spent more than half of its time on perch. The other subjects spent less than the quarter of total time on perch (keel-billed toucan, toco toucan, female curl-crested araçari).

Table 2. Total of ineffective actions and total time on perch for each subject

Subjects	Ineffective actions	Time on perch (%)
Green araçari	0	61
Guianan toucanet	8	77
Curl-crested aracari (F)	0	2
Curl-crested aracari (M)	11	54
Keel-billed toucan	0	3
Toco toucan	0	3

Discussion

In our experiment, no subjects succeeded to pull up the test string to reach the reward. However, one individual (the green araçari) directly pulled up a string by completing an appropriate behavioural sequence in the habituation phase. No other species did so, suggesting that this pattern is not innate (Werdenich and Huber 2006). This subject twice replicated a major part of the string-pulling behaviour in the test phase. The green araçari's string pulling was directed only toward the control string, which does not indicate a goal-directed behaviour (Jacobs and Osvath 2015). Conversely, the string pulling seemed to be self-rewarding. This subject made more exploratory actions than others. However, some observations may question the green araçari's inability to show a goal-directed behaviour.

First, the behaviour is unlikely to be due to rapid learning when the complex string-pulling sequence is readily completed after the first confrontation with the strings (Werdenich and Huber 2006). Second, four subjects did not make any ineffective actions (green araçari, keel-billed toucan, toco toucan, female curl-crested araçari) and of these subjects only the green araçari spent more than half of its time on perch. Consequently, it had many occasions to show ineffective actions during trials, but instead it only made exploratory actions such as biting through the test string, trying to pull the parts behind the post, and succeeding to untie the knot several times. It is therefore possible that the green araçari did not solve the task because it was too explorative, not because it had no understanding of the task, which would have likely led to it showing ineffective actions. Two subjects were also explorative and spent more than half of their time on perch (male curl-crested araçari and guianan toucanet). The

question remains, why were they not able to show at least the string-pulling pattern in their behavioural repertoire?

Medium-sized toucans directly swallow small food (blueberry), but have to rip it off when it is too big (cherry). For this reason, they have to use their feet (Skutch 1971). When they were subadults, two subjects (green araçari, guianan toucanet) learned how to eat cherries, by holding it with their foot and ripping it off with their beak. Conversely, four subjects were raised only with pre-cut food (female and male curl-crested araçaris, toco toucan, keel-billed toucan). They then did not have to use their feet and did not know how to use them when they reached maturity (they never tried to put a foot on a string to hold it). Consequently, specific rearing experiences in captivity may influence the ability to show foot-holding behaviour at maturity which is, in motor terms, the most critical part of the string-pulling performance (Werdenich and Huber 2006). In an experiment on Australian parrot species, subjects that did not use their feet when feeding normally also failed the string-pulling task (Magat and Brown 2009, but see Krasheninnikova et al. 2013). Stepping on the string seems only to occur in species that use their feet in feeding (e.g., Seibt and Wickler 2006). In some species, this is a genetically determined trait (e.g. finches; Clark 1973).

However, one subject (guianan toucanet) was able to hold a string with a foot, but did not show the string-pulling behaviour. It is then likely that other factors may come into play, for instance attention, inhibition or neophobia (Jacobs and Osvath 2015). It is noteworthy that several techniques exist to solve the string-pulling task that do not necessarily involve foot use. Parakeets, for instance, draw the string up through their beak without using their feet (Krasheninnikova et al. 2013).

In conclusion, the green araçari is the only toucan in our study that was able to pull up a string, by perhaps applying feeding schemes that it experienced during early development. This study provides only preliminary results. Further studies would benefit from a larger sample size and controlled rearing conditions to determine whether some toucan species show spontaneous string-pulling behaviour and to investigate the role of foot-use in toucans' string-pulling performance.

Acknowledgments

This work was supported by grants from ANR (Agence Nationale pour la Recherche; Project "Cognition and Tool-Use Economy", ECOTOOL, N°ANR-14-CE30-0015-01), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program "Investissements d'Avenir" (ANR-11-IDEX-0007)

operated by the French National Research Agency (ANR). We would like to thank the Bird Park for allowing us to do this study, and the bird keepers for their advice. We are very grateful to Laurie O'Neill for relevant remarks and language help.

CHAPITRE VI.

DISCUSSION GENERALE

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

L'objectif général de ce travail de recherche visait à contribuer à une meilleure compréhension des facteurs responsables de l'évolution de la cognition. Alors que les reptiles et les poissons sont dotés d'un cerveau d'une taille très modeste leur permettant de survivre aisément dans leur environnement, le cerveau des mammifères et des oiseaux s'est anormalement développé au cours de l'évolution (Dunbar et Shultz, 2007). La question qui nous intéresse, et qui fait encore aujourd'hui l'objet d'un disensus, porte sur l'aspect général ou modullaire d'un tel développement. Plus précisément, est-ce que les capacités cognitives ont évolué de manière uniforme, ou se sont-elles développées de manière spécifique face à certaines pressions environnementales ?

Pour ce faire, nous avons évalué les prédictions d'une hypothèse longtemps soutenue au sein de la communauté scientifique, l'hypothèse de l'intelligence sociale (Humphrey, 1976). Dans sa version générale, les espèces les plus sociales devraient se montrer supérieures aux autres espèces et ce, dans tous les domaines cognitifs (social, physique, etc.). A l'inverse, selon la version adaptée de cette hypothèse, cette supériorité devrait uniquement s'observer dans le domaine social. Quatre espèces, dont la cognition n'a encore jamais été explorée, furent sélectionnées suivant leur degré de socialité et la spécificité de leur écologie.

Dans les chapitres IV et V, nous avons étudié les capacités cognitives du pélican blanc et de l'euplecte vorabé sur une tâche d'apprentissage social (domaine social) et une tâche d'utilisation d'outils (domaine physique) (pour un résumé, cf. Figure 19). Bien que les pélicans fussent capables de résoudre rapidement cette première tâche, ils ne réussirent pas à utiliser spontanément des outils. A l'instar du pélican, l'euplecte imita rapidement le comportement d'un congénère. Néanmoins, il ne fut pas capable d'utiliser des outils dans le contexte du fourragement, bien que cet oiseau utilise et fabrique des outils de manière complexe pour construire son nid.

Nous avons également évalué si les calaos terrestres et les toucans étaient capables de résoudre le paradigme de la ficelle (domaine physique) (cf. Figure 19). Les premiers échouèrent à tirer sur la ficelle dans la configuration verticale mais réussirent rapidement la tâche dans diverses conditions de la configuration horizontale. Chez les toucans, cependant, un seul sujet réussit le test dans sa configuration verticale.

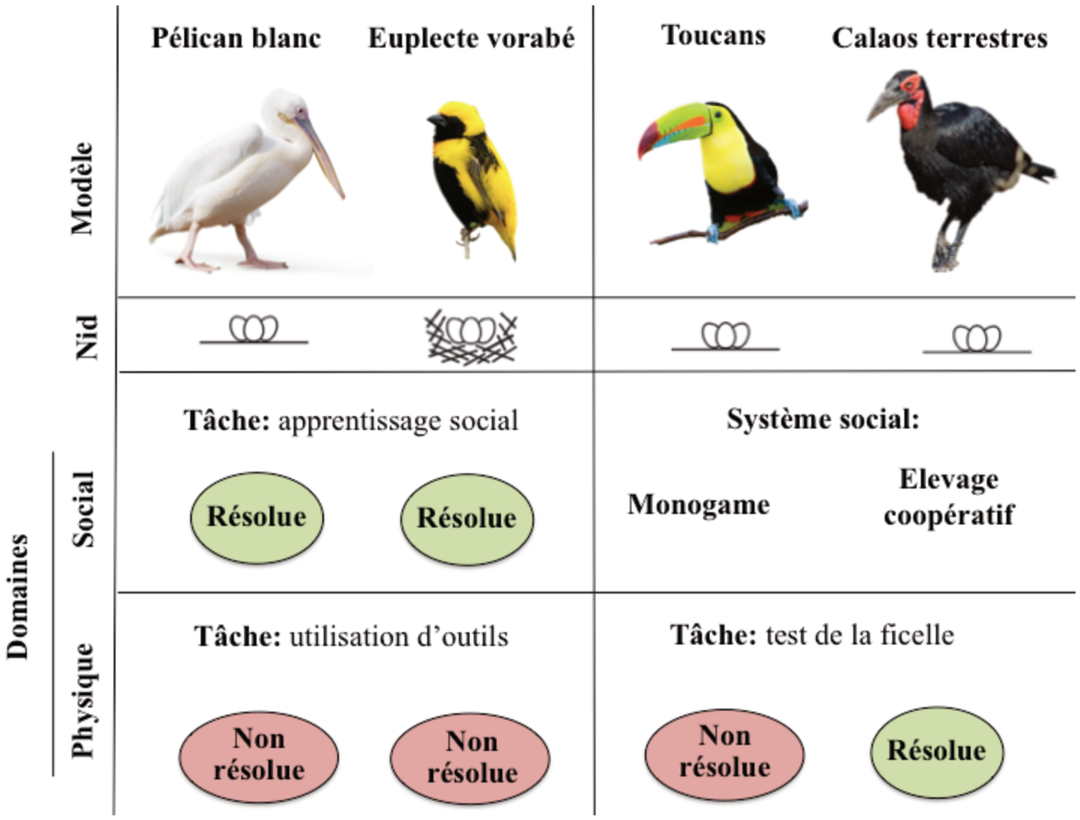

Figure 19. Résumé schématique des performances de chaque modèle biologique.

LE DÉCLIN DE L'HYPOTHÈSE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE GÉNÉRALE

Les résultats obtenus nous permettent de réfuter l'hypothèse de l'intelligence sociale dans son aspect *général*. En effet, aucun lien ne semble se dessiner entre le domaine social et le domaine physique chez les quatre espèces aviaires étudiées.

Certains scientifiques soutiennent encore la version générale de cette hypothèse dans leurs études réalisées non seulement chez les primates, mais également chez d'autres espèces sociales comme les dauphins *Tursiops truncatus* (Connor et Mann, 2006) ou les hyènes tachetées *Crocuta crocuta*. Ces dernières partagent avec les primates non humains de grandes similarités (Engh, Esch, Smale et Holekamp, 2000; Engh, Siebert, Greenberg et Holekamp, 2005). Les hyènes vivent dans de larges groupes sociaux avec un chevauchement générationnel, le volume de leur cortex frontal est relativement plus large que celui des autres mammifères carnivores vivant dans des groupes sociaux moins complexes, et elles possèdent

un système de dominance hiérarchique matrilinéaire (le rang de chaque individu est déterminé non pas par la capacité à combattre, mais par le rang de la mère dans la hiérarchie, Holekamp, 2007). Egalement, la faculté de réaliser des inférences transitives, de se réconcilier après des interactions hostiles ou encore de coopérer, ont contribué à faire des hyènes un modèle pertinent pour tester les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale générale.

Cependant, des études récentes remettent en question ses prévisions. Même si les singes et les hyènes vivent en groupes sociaux complexes et partagent des capacités similaires en cognition sociale, les singes développent un comportement plus flexible, apprennent plus rapidement, et interagissent avec leur environnement de manière plus créative que les carnivores (Holekamp, 2007; Holekamp *et al*., 2015).

De la même manière, les capacités socio-cognittives des marmosets et des tamarins (*Callitrichinae*) sont supérieures à celles des capucins et des singes écureuils (sous-familles des *Cebinae* et *Saimiriinae,* respectivement) pourtant, ces derniers possèdent une cognition physique plus sophistiquée (Burkart & van Schaik 2010; 2016a; 2016b).

Bien que les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale générale s'observent chez les primates, les scientifiques sont généralement réticents à l'idée de soutenir une hypothèse qui ne s'applique qu'à un ordre animal. Une socialité complexe ne serait donc pas l'unique facteur responsable de l'évolution de la cognition. D'autres agents ont pu interagir pour déterminer l'émergence, mais aussi l'*absence,* de certains comportements chez l'oiseau. En effet, l'incapacité des pélicans et des euplectes à utiliser des outils pourrait peut-être se justifier par certains aspects de leur écologie.

L'INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT

Des études récentes apportent la preuve que certaines capacités cognitives, mobilisées lors du fourragement, varient de manière adaptée chez l'animal (Rosati, 2017). Ces capacités correspondent, entre autres, à la mémoire spatiale, la prise de décision, ou encore le contrôle inhibitoire.

La mémoire spatiale, par exemple, qui permet de se rappeler la localisation de ressources alimentaires mais aussi de se diriger efficacement entre elles, est une composante clef du fourragement complexe (Murray, Wise et Graham, 2017). Certains types d'aliments étant plus dispersés que d'autres dans l'espace, les animaux ne disposent pas des mêmes capacités de mémorisation, ce qui est particulièrement visible chez les oiseaux. Alors que certaines espèces

cachent leur nourriture dans des centaines, voir des milliers d'endroits différents, d'autres cachent peu ou ne présentent tout simplement pas ce comportement.

La relation adaptative qui existe entre l'écologie, la mémoire spatiale et l'hippocampe, est l'une des plus documentées en psychologie aviaire comparée. Les oiseaux qui dépendent le plus de leurs caches pour survivre possèdent une mémoire spatiale plus complexe, ainsi qu'un plus grand volume hippocampique (Healy, de Kort et Clayton, 2005; Pravosudov et Roth II, 2013; Sherry, 2006). Les primates, quant à eux, ne pratiquent pas de comportement de cache, mais certaines espèces doivent trouver leur nourriture dans des lieux très épars et elles posséderaient une mémoire spatiale plus complexe. En d'autres termes, les espèces qui varient notablement sur le plan écologique possèdent des capacités mnésiques différentes, et cela pourrait aussi s'appliquer dans le cadre d'un autre aspect du fourragement : l'utilisation d'outils.

Bien que les chimpanzés et les bonobos *Pan paniscus* partagent la même structure sociale et une niche écologique relativement large, ils possèdent des régimes alimentaires différents. Les chimpanzés se nourrissent davantage de fruits situés dans des zones dispersées dans l'environnement, alors que les bonobos mangent de l'herbe distribuée de manière homogène (Gruber et Clay, 2016; Malenky et Wrangham, 1993). De plus, les chimpanzés font face à de nombreux coûts, correspondant notamment au temps requis : pour se déplacer d'une zone de fourragement à une autre, pour obtenir de la nourriture en utilisant des outils, ou pour chasser en groupe (Gilby et Wrangham, 2007; Furuichi *et al*., 2015; Wrangham, 2000). A l'inverse, les bonobos chassent beaucoup plus rarement et ne sont pas connus pour utiliser des outils dans la nature (Gruber et Clay, 2016). Les chimpanzés font donc face à des problèmes de fourragement plus complexes que les bonobos, et cette variation écologique peut influer sur l'émergence des capacités cognitives (Rosati, 2017).

Suivant cette observation, il est pertinent que nous nous intéressions à présent à l'étude de nos modèles biologiques. Le pélican blanc est piscivore (Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996) et son bec n'a quasiment pas évolué depuis plus de 30 millions d'années, notamment car il est très adapté pour fourrager (Louchart *et al.*, 2010, Figure 20). Le bec de cet oiseau est muni d'une poche extensible similaire à nos filets de pêche sur le plan fonctionnel. Au bout de la mandibule supérieure se trouve un crochet qui permet de stabiliser le poisson afin de pouvoir au mieux l'ingérer. Ce bec est également sensible, car il permet de détecter la présence de poissons en eau trouble et occasionnellement la nuit (Elliott, 1992; Hatzilacou, 1996). Au delà du fourragement, cet appareil peut servir d'autres fonctions telles que la ventilation du corps lors des trop fortes chaleurs, ou encore le stockage de l'eau de pluie.

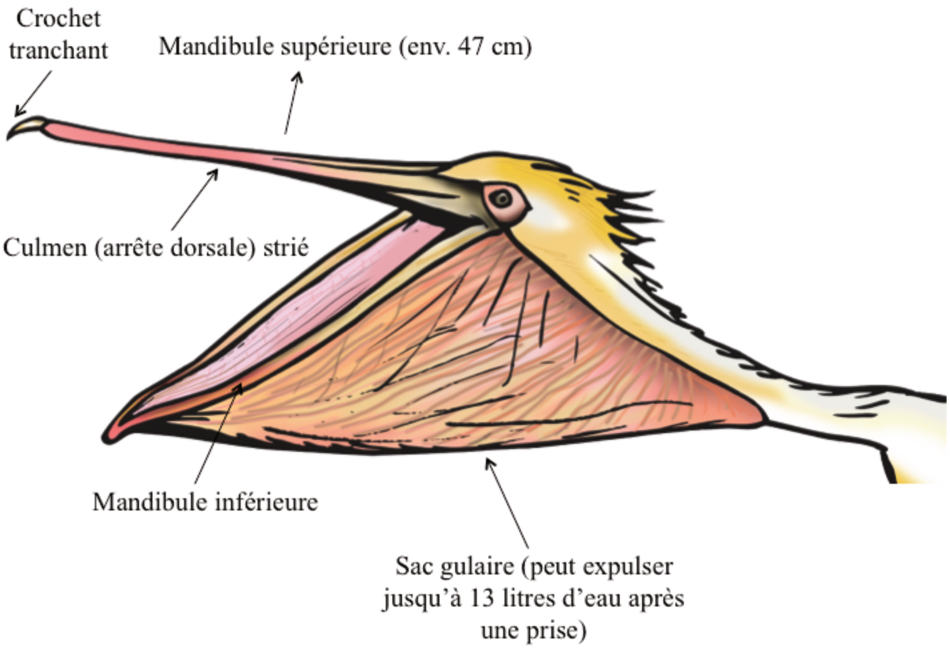

Figure 20. Illustration de l'appareil de fourragement du pélican blanc © Carole Pourcher.

Il semble ainsi que le contexte écologique, dans lequel utiliser un outil serait plus utile que l'anatomie déjà évoluée de l'espèce, est inexistant chez le pélican (Hansell et Ruxton, 2008). Cette espèce n'aurait donc pas *besoin* d'utiliser des outils dans la nature, car son adaptation anatomique constitue un outil à part entière.

A l'instar des pélicans, les euplectes n'ont pas réussi à utiliser des outils. Néanmoins, comment expliquer que des oiseaux qui utilisent des matériaux avec une telle dextérité pour construire leur nid soient incapables de les utiliser pour atteindre une récompense ? Deux hypothèses peuvent être formulées. La première est que l'utilisation d'outils est un comportement qui serait beaucoup plus complexe que ce que nous avons supposé dans le chapitre I, c'est-à-dire que cette capacité nécessiterait la mobilisation de processus cognitifs sophistiqués. La seconde, plus vraisemblable, soutient l'hypothèse du manque d'utilité.

Bien que l'utilisation d'outils soit une technique bénéfique chez certaines espèces (p. ex., le corbeau calédonien), elle ne semble pas pertinente sur le plan écologique chez l'euplecte. Le bec de cette espèce est certes moins atypique que celui des pélicans, mais il est lui aussi très adapté pour fourrager dans l'environnement. L'utilisation d'outils apparaîtrait alors uniquement lors de la construction du nid, qui a sûrement dû avoir des conséquences plus importantes sur l'évolution aviaire, notamment en termes de diversification de l'habitat et de spéciation (Hansell, 2008).

DES CONDITIONS SPÉCIFIQUES POUR SOUTENIR L'HYPOTHÈSE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE ADAPTÉE ?

Des capacités cognitives pourraient émerger chez l'animal, sous la condition qu'il existe des pressions environnementales spécifiques provoquant leur apparition. Notre raisonnement repose ainsi sur l'aspect économique de l'évolution des traits. L'évolution produit rarement des organes ou des capacités cognitives inutiles. Par conséquent, certains avantages doivent avoir influé sur l'évolution de la cognition, malgré le gradient de sélection naturellement créé par le développement coûteux du tissu cérébral. Mais qu'en est-il du domaine social ? Selon cette logique, les animaux pourraient développer des capacités cognitives supérieures suivant la spécificité de l'environnement social dans lequel ils évoluent.

Dans le cadre de nos expériences, les pélicans sont capables d'apprendre socialement un nouveau comportement de fourragement. Cette capacité n'est pas si surprenante lorsque l'on s'intéresse à l'écologie de l'espèce, le pélican vivant constamment entouré de ses congénères et coopérant pour fourrager par l'intermédiaire de la chasse en groupe synchronisée. L'apprentissage social représenterait ainsi une adaptation spécifique, le pélican ayant tout intérêt à se montrer flexible, car ses congénères peuvent représenter un moyen non négligeable d'augmenter sa valeur adaptative.

A l'instar du pélican, les euplectes ont résolu rapidement la tâche d'apprentissage social. Néanmoins, bien que cette espèce soit grégaire, elle ne semble pas interagir de manière complexe avec ses congénères. L'euplecte est polygyne et ne tolère la présence de ses semblables qu'en dehors de la saison de reproduction où il se regroupe en nombre pour se reposer ou fourrager. Dans ce contexte, ces oiseaux pourraient apprendre de nouvelles techniques de fourragement en observant des individus intra- et interspécifiques se nourrir dans le même espace, selon un mécanisme d'apprentissage horizontal. De plus, chez tous les oiseaux, sociaux mais aussi solitaires, les adultes interagissent avec leurs petits qui dépendent très souvent de l'information acquise socialement pour survivre à l'âge adulte. Bien que les mâles euplectes ne prennent pas part à l'élevage des jeunes en milieu sauvage (Craig, 1980), la mère s'occupe des petits durant plusieurs semaines. Par conséquent, les juvéniles pourraient apprendre certains comportements, comme l'évitement des prédateurs ou encore la sélection d'une nourriture appropriée, suivant un mécanisme d'apprentissage vertical.

Comme le soulignèrent Coussi-Korbel et Fragaszy en 1995, l'apprentissage social dépend des « dynamiques sociales » qui gouvernent les relations entre les individus. Dans la mesure où l'acquisition d'une information grâce à l'observation d'un autre individu est influencée par la proximité avec ce même individu, alors la tolérance des individus expérimentés, couplée avec la recherche de proximité des individus naïfs, augmente la probabilité que ces derniers acquièrent de nouveaux comportements. De ce point de vue, nous pourrions considérer l'apprentissage social comme une *adaptation* cognitive à la vie en groupe chez l'euplecte et le pélican.

Cependant, nous savons depuis peu que l'apprentissage social covarie avec l'apprentissage asocial (Lefebvre et Giraldeau, 1996; Reader et Laland, 2002; Reader, Hager et Laland, 2011), c'est-à-dire l'apprentissage qui ne requiert pas d'observer ou d'interagir avec un autre individu ou ses produits. Des espèces solitaires sont également capables d'apprendre de leurs congénères, bien qu'elles n'aient pas eu l'opportunité d'interagir avec leurs parents au cours de l'ontogénie. Cette covariation interspécifique suggère que les apprentissages social et asocial relèvent non pas de mécanismes d'apprentissage distincts, qui ont évolué sous l'effet d'une convergence évolutive, mais plutôt des *mêmes* mécanismes cognitifs. L'information apprise serait certes founie via un canal social, mais les processus cognitifs qui encodent cette information sont les mêmes que ceux qui encodent l'information reçue par l'intermédiaire d'autres canaux (non sociaux). C'est pourquoi l'apprentissage social ne se limite pas aux taxons pour lesquels il apporterait d'importants bénéfices en termes de valeur adaptative (c.-à-d., les espèces sociales). Mais alors, en quoi ce phénomène nous permet-il de conclure quant à la complexité sociale d'une espèce ? En d'autres termes, qu'est-ce qui est « social » dans l'apprentissage social, et comment se développe-t-il pour devenir adapté ?

Bien que les mécanismes d'apprentissages social et non social reposent sur des processus identiques, des expériences ont montré que l'apprentissage social pouvait s'être spécialisé sous l'effet de la vie sociale. Chez ces espèces, les processus perceptifs, motivationnels et attentionnels, seraient modifiés. Ces mécanismes « d'entrée » reçoivent l'information et la transmettent aux mécanismes d'apprentissage pour qu'elle puisse y être encodée de manière durable. Par exemple, une expérience menée chez deux espèces de corvidés, le geai des pinèdes (social) et le cassenoix d'Amérique (peu social), visait à évaluer la capacité des sujets à résoudre une tâche d'apprentissage social et non social. Alors que les cassenoix résolurent les deux tâches de manière similaire, les geais réussirent la tâche d'apprentissage social beaucoup plus rapidement que la tâche non sociale (Templeton, Kamil et Balda, 1999). Cet

exemple de spécialisation adaptative pourrait s'expliquer par le fait que chez les geais, un ou plusieurs mécanismes d' « entrée » sont biaisés et favorisent préférentiellement l'information véhiculée par les congénères. Par exemple, les geais des pinèdes pourraient posséder un système visuel leur permettant de percevoir leurs congénères plus efficacement, un système attentionnel traitant l'*input* perceptif plus minutieusement, ou un système motivationnel leur permettant un suivi des mouvements plus performant.

Chez les euplectes, l'hypothèse selon laquelle l'apprentissage social serait devenu adapté sous l'effet de la vie sociale peut être écartée. Bien que les sujets aient rapidement appris à imiter le comportement de leurs congénères, ils se sont également montrés fort capables de résoudre des problèmes dans un contexte non social. Plus précisément, sur les cinq sujets du groupe test (n = 6) ayant ouvert la boîte opaque après avoir observé un démonstrateur, quatre oiseaux ont réussi à obtenir la récompense par leur propre moyen dans les deux tâches non sociales (le cinquième sujet, Crios, a résolu la première mais pas la deuxième tâche).

D'autres tests sont nécessaires chez le pélican blanc afin de pouvoir réfuter l'hypothèse de l'intelligence sociale adaptée. Ils incluent notamment de spécifier le type d'apprentissage social impliqué (mise en relief du stimulus, émulation, imitation etc.), d'élargir les tests en cognition sociale et en cognition physique, mais également d'analyser la faculté des sujets à résoudre des tâches requérant l'apprentissage individuel. Les observations comportementales de l'espèce en dehors et au cours des expériences nous permettent d'ores et déjà d'émettre quelques prédictions.

A l'inverse des euplectes, la majorité des pélicans du groupe test (social) dirigeait préférentiellement ses tentatives d'ouverture vers la plateforme mobile de la boîte opaque, nous permettant de suggérer que des mécanismes d'émulation ou d'imitation soient en jeu. Les pélicans semblaient se reconnaître entre eux et ne se comportaient pas de la même manière suivant que l'individu faisait partie de la paire de reproduction, de la même famille, du même groupe, ou d'un groupe étranger.

Une hypothèse soutient que des formes particulièrement complexes d'activité collaborative, telle que la chasse en groupe par exemple, soutenues par des facultés sociales particulières comme la communication et l'apprentissage social, ont permis le développement spécifique de capacités cognitives socio-culturelles. Le chien domestique *Canis familiaris* qui, dans une certaine mesure, a été sélectionné pour vivre au sein de milieux culturels anthropisés, ne réussit pas à résoudre aussi bien que les chimpanzés des tâches en cognition physique mais il les surpassent notablement en cognition sociale (Bräuer, Kaminski, Call, Tomasello, 2006; Hare, Brown, Williamson, Tomasello, 2002).

Aujourd'hui encore, les animaux sont uniquement considérés comme des êtres *adaptés* à leur environnement. Ils seraient seulement constitués d'adaptations cognitives modulaires, c'est-à-dire, appartenant à un domaine cognitif distinct. L'Homme, à l'inverse, serait doté d'une intelligence, non pas adaptée, mais *générale*.

Néanmoins, on sait que des modules spécifiques sont aussi ubiquitaires chez l'Homme (Cosmides et Tooby, 2013), et ce même dans des tâches cognitives complexes (p. ex., l'inférence logique, Cosmides *et al*., 2010; la résolution de problèmes de probabilité Bayésienne, Lesage *et al*., 2013). En effet, lorsqu'un problème (non négligeable en termes de valeur adaptative ou de *fitness*) est prévisible et survient de manière répétée sur le long terme, la sélection naturelle favorise l'émergence d'une solution « câblée » génétiquement. Par conséquent, des mécanismes cognitifs spécifiques ne peuvent s'appliquer (se *généraliser*) à d'autres domaines, mais uniquement à ceux pour lesquels ils ont évolué. Ainsi, l'esprit humain mais aussi animal peut être conçu comme un ensemble de spécialisations adaptées, chacune d'elles ayant évolué pour résoudre un problème donné (Duchaine *et al*., 2001).

Cependant, des études récentes témoignent de l'existence d'une intelligence générale chez l'animal (Burkart, Schubiger et van Schaik, 2017). Cela contraste avec l'idée classique selon laquelle la modularité massive et l'intelligence générale (et, par conséquent, la capacité de résoudre de nouveaux problèmes évolutifs) sont mutuellement exclusives. Grâce à l'émergence de définitions plus larges et moins tranchées, cette croyance de longue date tend à disparaître et de plus en plus de chercheurs s'accordent sur le fait que des adaptations spécifiques et des processus généraux peuvent bel et bien coexister (p. ex., Cosmides *et al*., 2010; Geary, 2005).

UNE THÉORIE UNIFIÉE DE L'ÉVOLUTION COGNITIVE : LE MODÈLE

Modularisation primaire et secondaire

Selon Burkart, Schubiger et van Schaik (2017), le modèle actuellement le plus soutenu chez les vertébrés considère l'esprit comme un ensemble de capacités basé sur deux principaux types de modules. Les premiers, les modules *primaires* (ou « véritables »), ont suivi un développement automatique. Les seconds, les modules *secondaires* (ou « apparents »), se sont construits de manière ontogénétique suite à un apprentissage et une automatisation ultérieure, en utilisant des capacités d'intelligence générale. Au regard de leur origine, ces deux modules diffèrent fondamentalement. Les modules primaires sont uniformément présents chez l'espèce

(« fixes », p.ex., la tendance des félidés, face à de petits objets mobiles, à utiliser des comportements appartenant au répertoire de chasse), alors que les modules secondaires sont variables entre les individus et entre les populations (p. ex., la perception automatique d'un bâton comme un outil potentiel chez certains grands singes). L'importance relative de ces deux composants (et donc la présence de l'intelligence générale), varierait grandement selon l'espèce.

Les processus de canalisation du domaine général des modules secondaires

Les modules primaires (Fodoriens[10], ou les « adaptations cognitives » chez les biologistes du comportement) peuvent certes résoudre de nombreux problèmes (surtout lorsqu'ils définissent la séquence comportementale entière), mais la sélection naturelle peut aussi utiliser d'autres moyens permettant à des capacités générales d'évoluer. Ces dernières co-évolueraient avec des mécanismes « canalisant », qui auraient pour fonction de guider leur application. Ces mécanismes peuvent avoir une origine phylogénétique, préférant une certaine catégorie de stimuli (p. ex., les visages chez les enfants humains, Shah *et al*., 2015), ou une origine ontogénétique (p. ex., la tendance des chimpanzés appartenant à des populations qui utilisent des outils de percevoir automatiquement un bâton comme un outil potentiel, comparativement aux chimpanzés non utilisateurs d'outils qui ne reconnaissent pas cette affordance, Gruber *et al*., 2011). Ces processus de canalisation permettraient à des mécanismes généraux de produire un comportement adapté mais, à l'inverse des modules Fodoriens, ils surviendraient à différents stades au cours du traitement de l'information.

Par exemple, lorsqu'un agent doit identifier une information pertinente parmi toutes les informations disponibles, les processus de canalisation du domaine général peuvent prendre la forme d'une *attention guidée socialement*, comme lorsque les immatures restent avec leurs mères ou les suivent du regard. Cette solution au problème (le mécanisme de canalisation), peut être très générale, comme lorsqu'une espèce montre une préférence pour l'apprentissage social, et les stimuli sociaux « d'entrée » seraient particulièrement importants. En effet, comme nous l'avons vu précédemment, de nombreux mécanismes cognitifs impliqués dans l'apprentissage social seraient d'une nature générale (Behrens *et al*., 2008; Heyes 2012; 2016) et toutes les formes d'apprentissage social impliqueraient une part majeure d'apprentissage individuel. Cela semble particulièrement le cas pour la mise en relief du stimulus, où

[10]Les modules Fodoriens représentent des unités fonctionnelles qui traitent des stimuli d'entrée spécifiques en utilisant des mécanismes particuliers. Ces modules s'intéressent exclusivement à l'information d'un domaine donné et produisent de la même façon une sortie (« *output* ») spécifique prenant la forme d'une représentation et/ou d'une réponse comportementale.

l'attention d'un individu naïf se tourne vers des stimuli avec lesquels d'autres individus ont interagi, ce qui provoque par la suite l'exploration individuelle, le jeu, et l'apprentissage par essai-et-erreur. Ainsi, la canalisation ontogénétique via l'apprentissage social sélectionnerait automatiquement l'apprentissage individuel, et aurait conduit à l'évolution d'une cognition générale.

Des chemins ascendants et descendants

Dans le chemin « descendant » (Figure 21), les capacités cognitives résultent de l'intelligence générale, qui corrèle d'ailleurs fortement avec la taille cérébrale et les fonctions exécutives[11].

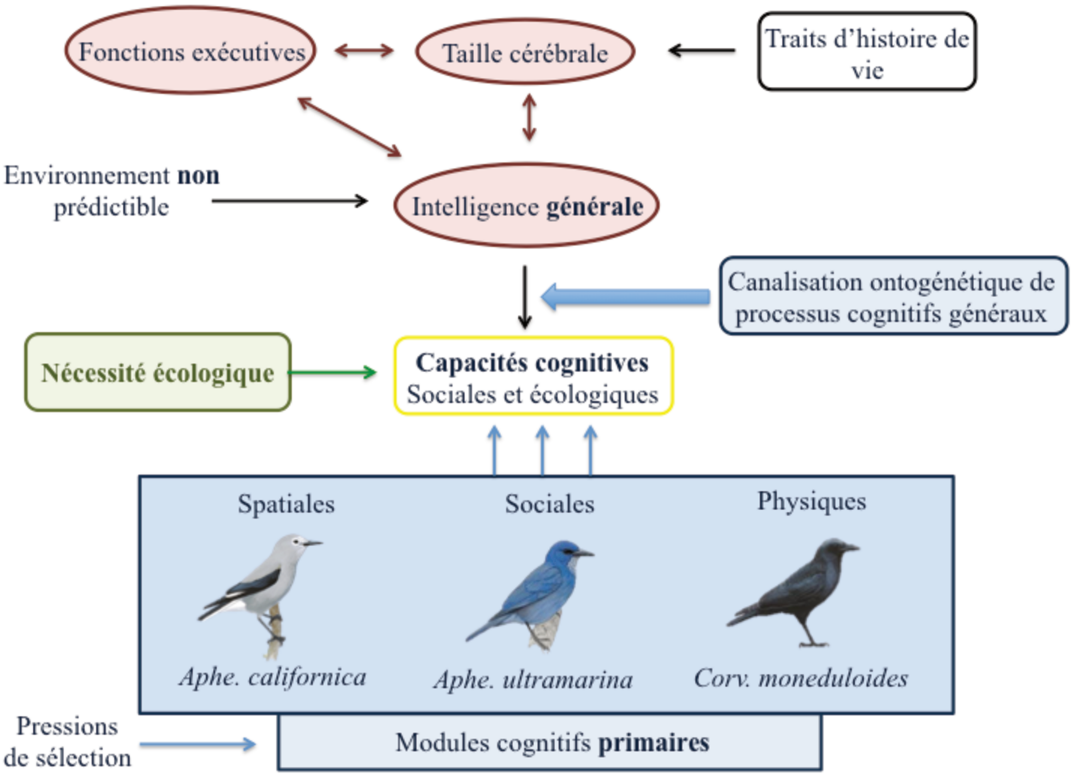

Figure 21. Schéma descriptif de l'origine des capacités cognitives (adapté de Burkart *et al*., 2017). L'encadré jaune correspond aux capacités cognitives sociales et écologiques mesurables et bénéfiques en termes de valeur adaptative chez l'animal. Les interrelations entre la taille cérébrale, l'intelligence générale et les fonctions exécutives sont représentées par la liaison rouge. Les modules primaires (qui correspondent à des adaptations modulaires indépendantes de l'intelligence générale), et secondaires

[11]Les fonctions exécutives correspondent à une famille de processus mentaux *descendants* mobilisés lorsque nous devons nous concentrer et être attentif, et quand l'instinct, l'intuition, ou les automatismes sont déconseillés, inefficaces, ou impossibles (Diamond, 2013).

(capacités acquises et automatisées grâce aux processus de canalisation) sont représentés en bleu. La nécessité écologique (encadré vert) influe également sur l'émergence de capacités spécifiques.

Ces capacités seraient construites ontogénétiquement (grâce à des mécanismes de canalisation) et pourraient finalement devenir automatiques (modularisation secondaire), ce qui les rend particulièrement difficiles à identifier. Dans le chemin « montant » à présent, les capacités cognitives sont indépendantes de l'intelligence générale, des fonctions exécutives (Firestone et Scholl, 2015), ou de la taille cérébrale, et sont le résultat de pressions de sélection spécifiques.

Ces deux chemins coexistent, ce qui implique des conséquences majeures. D'abord, des espèces proches sur le plan génétique et possédant de grands cerveaux peuvent se fier différemment au chemin descendant (et donc à l'intelligence générale) et possèderaient des capacités sociales et écologiques distinctes. En effet, des mécanismes de canalisation ontogénétiques spécifiques à une espèce peuvent résulter en des différences de performance interespèces dans des domaines spécifiques (p. ex., le fourragement d'extraction et l'utilisation d'outils). Les espèces pourraient ainsi différer suivant l'importance relative de ces deux chemins dans la construction de leurs capacités cognitives. Certaines approches, telle que l'intelligence culturelle, définissent les conditions sous lesquelles l'un ou l'autre chemin est plus susceptible d'évoluer. Pour ce faire, il est crucial d'être capable de distinguer l'origine des capacités sociales et écologiques (cf. Figure 21, encadré jaune), en d'autres termes, si elles résultent du chemin montant ou descendant. Cela est particulièrement difficile car les capacités construites via le chemin descendant peuvent devenir automatisées, et ainsi devenir difficilement distinguables des modules primaires. Pour les identifier, nous devons montrer qu'elles dépendent de manière critique des fonctions exécutives et d'un apprentissage coûteux (p. ex., dans le cas de l'apprentissage social, par l'intermédiaire d'une adoption croisée).

Pour conclure, ce travail nous a permis d'apporter quelques réponses à des questions qui ne font toujours pas l'objet d'un consensus, parmi elles : l'intelligence sociale serait-elle responsable du développement de capacités générales, ou fournit-elle un avantage uniquement en cognition sociale ? Quels facteurs ont-ils potentiellement permis de modeler les capacités cognitives chez des espèces très éloignées phylogénétiquement ?

Bien que l'hypothèse de l'intelligence sociale soit soutenue depuis plus de quatre décennies, une théorie unitaire est requise qui doit prendre en compte l'influence des

différents facteurs environnementaux, afin de nous aider à comprendre l'interaction entre les pressions de sélection qui leurs sont associées, les traits d'histoire de vie, et les contraintes phylogénétiques et développementales. Le modèle précedemment décrit, permettant d'évaluer l'importance de l'intelligence générale chez une espèce donnée, pourrait s'avérer particulièrement prometteur.

PERSPECTIVES DE CONSERVATION

La recherche fondamentale ne consiste pas uniquement à enrichir l'état actuel de nos connaissances sur le monde. Sans son maintien, nous ne serions plus à même de créer des applications, c'est-à-dire de développer des techniques nous permettant d'agir de manière *pratique* sur l'environnement. Les découvertes du vaccin contre la variole, de la programmation informatique ou encore du fax, tirent toutes leurs origines des travaux pionniers réalisés respectivement en médecine par Edward Jenner, en informatique par Ada Lovelace, et en physique par Shirley Jackson.

De l'étude du comportement animal, longtemps considérée comme inutile et non rentable, peut aussi émerger des applications dans des domaines tout aussi variés que l'agriculture, l'élevage et la robotique. L'utilisation massive des pesticides par exemple, ces substances répandues sur les cultures pour lutter contre les organismes nuisibles, constitue un réel problème de société. Les conséquences néfastes sur l'environnement et sur la santé humaine ont poussé les chercheurs à trouver des solutions alternatives, en s'inspirant des études sur le comportement de prédateurs naturels antagonistes : c'est la lutte biologique. On peut ainsi aujourd'hui aisément se procurer des coccinelles *Coccinella septempunctata,* qui représentent de parfaites auxiliaires pour se débarrasser des pucerons qui entament nos potagers.

Nous ne développerons pas davantage, sous peine d'être hors sujet, l'importance de se fier au comportement animal pour établir de nouveaux procédés. Néanmoins, il est nécessaire d'indiquer en quoi certains de nos résultats peuvent contribuer, même de manière minime, à limiter la disparition des espèces. Ce phénomène constitue un problème planétaire majeur et, ici encore, l'éthologie peut nous inspirer.

Les populations de pélicans tendent à décliner à travers le monde. Nous ne pouvons malheureusement plus observer, comme jadis a pu le faire Brehm, des agrégations de millions de ces oiseaux. En 1873 par exemple, le pélican frisé *Pelecanus crispus* pouvait se regrouper par millions en Roumanie, alors qu'en 1909, seulement deux cents paires subsistaient dans le

Delta du Danube. Les causes à l'origine de cette diminution inquiétante sont multiples. Le sac gulaire du pélican est utilisé pour fabriquer des pochettes de tabac, sa peau est transformée en cuir, le guano est utilisé comme engrais, et la graisse des jeunes est convertie en huile pour la médecine traditionnelle chinoise et indienne. En Egypte, cette espèce est vendue comme denrée alimentaire sur les marchés.

Egalement, la pollution, la surpêche, le développement de l'agriculture et son expansion, la perte des habitats de fourragement et des sites de reproduction, ou encore les chocs dans les lignes électriques lors de la migration, sont autant de facteurs qui contribuent de manière indirecte au déclin du pélican blanc.

Nous savons à présent que cette espèce n'est pas seulement grégaire, c'est-à-dire qu'elle ne s'agrège pas de manière primaire, et qu'elle est capable d'apprendre de ses congénères rapidement. Nous pourrions ainsi *investir* dans ce comportement, en utilisant des leurres pour les attirer sur les sites de nidification artificiels, ou intégrer des démonstrateurs dans les populations existantes qui guideraient les jeunes non expérimentés vers les zones sécurisées[12].

Le pélican blanc est une espèce atypique qui fait partie intégrante de l'esprit collectif. Sur les voûtes de certaines églises par exemple, il est habituellement représenté en train de nourrir sa progéniture de son corps et de son sang. En hébreu, le mot pélican tire ses origines du nom Abraham : le Père Pélican. Dans la religion musulmane, des pélicans furent envoyés par Allah pour apporter de l'eau aux maçons afin de pouvoir finir la construction de la Kaaba à temps. Espérons que ces oiseaux attachants arriveront à s'adapter face aux menaces toujours plus grandissantes de l'Homme sur l'environnement, afin de continuer à avoir le privilège de les observer, et de les côtoyer.

[12]Les mêmes applications auraient pu être menées chez l'euplecte, mais cette espèce n'est pas menacée.

REFERENCES

Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current opinion in neurobiology*, *11*, 231-239.

Akins, C. K. et Zentall, T. R. (1996). Imitative learning in male Japanese quail (*Coturnix japonica*) using the two-action method. *Journal of Comparative Psychology*, *110*, 316-320.

Allen, C. (1998). Assessing animal cognition: ethological and philosophical perspectives. *Journal of animal science*, *76*, 42-47.

Altevogt, R. (1953). Über das "schöpfen" einiger vogelarten. *Behaviour, 6*, 147-152.

Anderson, J. G. T. (1991). Foraging Behavior of the American White Pelican (*Pelecanus erythrorhyncos*) in Western Nevada. *Colonial Waterbirds*, *14*, 166-172.

Antevs, A. (1948). *Behavior of the Gila Woodpecker, Rubycrowned Kinglet, and Broad-tailed Hummingbird*. *Condor, 50*, 91-92.

Aplin, L. M., Sheldon, B. C. et Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, *85,* 1225-1232.

Arden, R., & Adams, M. J. (2016). A general intelligence factor in dogs. *Intelligence*, *55*, 79-85.

Auersperg, A. M., Von Bayern, A. M., Gajdon, G. K., Huber, L. et Kacelnik, A. (2011). Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One, 6*, 1-8.

Aumann, T. (1990). Use of stones by the black-breasted buzzard Hamirostra melanosternon to gain access to egg contents for food. *Emu*, *90*, 141-144.

Bagotskaia, M. S., Smirnova, A. A. et Zorina, Z. A. (2010). Comparative study of the ability to solve a string-pulling task in Corvidae. *Zhurnal vysshei nervnoi deiatelnosti imeni IP Pavlova*, *60*, 321-329.

Bagotskaya, M. S., Smirnova, A. A. et Zorina, Z. A. (2012). Corvidae can understand logical structure in baited string-pulling tasks. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, *42*, 36-42.

Balda, R. P. et Bateman, G. C. (1971). Flocking and annual cycle of the pinon jay, *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Condor*, 287-302.

Balda, R. P., Bunch, K. G., Kamil, A. C., Sherry, D. F. et Tomback, D. F. (1987). Cache site memory in birds. In *Foraging behavior* (645-666). Springer US.

Balda, R. P. et Kamil, A. C. (1989). A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, *38*, 486-495.

Balda, R. P. et Kamil, A. C. (1992). Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, Nucifraga columbiana. *Animal Behaviour*, *44*, 761-769.

Balda, R. P., Kamil, A. et Bednekoff, P. A. (1996). Predicting cognitive capacity from natural history: examples from four species of corvids. *Papers in Behavior and Biological Sciences*, *15*, 33-65.

Balda, R. P. (2007). Corvids in combat: With a weapon? *The Wilson Journal of Ornithology*, *119*, 100-102

Banerjee, K., Chabris, C. F., Johnson, V. E., Lee, J. J., Tsao, F. et Hauser, M. D. (2009). General intelligence in another primate: individual differences across cognitive task performance in a New World monkey (*Saguinus oedipus*). *PLoS One*, *4*, e5883.

Barkow, J. H., Cosmides, L. et Tooby, J. (1995). The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture. New York: Oxford University Press.

Barnes, D. M. (2005). Possible tool use by beavers, Castor Canadensis, in a Northern Ontario watershed. *The Canadian Field-Naturalist*, *119*, 441-443.

Barrowclough, G. F., Cracraft, J., Klicka, J., & Zink, R. M. (2016). How many kinds of birds are there and why does it matter? *PloS one*, *11*, 1-15.

Bartlett, D. et Bartlett, J. (1973). Beyond the north wind with the snow goose. *National Geographic*, *144*, 822-847.

Baussart, S., Korsoun, L., Libourel, P. A. et Bels, V. (2009). Ballistic food transport in toucans. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *311*, 465-474.

von Bayern, A. M., Heathcote, R. J., Rutz, C., & Kacelnik, A. (2009). The role of experience in problem solving and innovative tool use in crows. *Current Biology*, 19, 1965-1968.

Beauchamp, G. et Fernández-Juricic, E. (2004). Is there a relationship between forebrain size and group size in birds? *Evolutionary Ecology Research*, *6*, 833-842.

Beck, B. B. (1967). A study of problem solving by gibbons. *Behaviour*, *28*, 95-109.

Beck, B. B. (1980). Animal Tool Behaviour (Garland STM Press, New York).

Bednarz, J. C. (1988). Cooperative hunting in Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Science*, *239*, 1525-1527.

Bednekoff, P. A. et Balda, R. P. (1996). Observational spatial memory in Clark's nutcrackers

and Mexican jays. *Animal Behaviour*, *52*, 833-839.

Behrens, T. E. J., Hunt, L. T., Woolrich, M. W. et Rushworth, M. F. S. (2008). Associative learning of social value. *Nature, 456*, 245-49.

Bekoff, M. et Pierce, J. (2009). *Wild justice: The moral lives of animals*. University of Chicago Press.

Bennett, G., Galef, J. R. et White, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *55*, 545-552.

Bennett, P. M. et Owens, I. P. F. (2002). *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Bentley-Condit, V. K. et Smith, E. O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, *147*, 185-221.

Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L. et Seyfarth, R. M. (2003). Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science*, *302*, 1234-1236.

Berry, H. H., Stark, H. P. et van Vuuren, A. S. (1971). White Pelicans *Pelecanus onocrotalus* breeding on the Etosha Pan, South West Africa, during 1971. *Madoqua*, *7*, 17-31.

Bhalla, M. et Proffitt, D. R. (1999). Visual–motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, *25*, 1076-1096.

Biondi, L. M., Bo, M. S. et Vassallo, A. I. (2008). Experimental assessment of problem solving by Milvago chimango (Aves: Falconiformes). *Journal of Ethology*, *26*, 113-118.

Biondi, L. M., García, G. O., Bó, M. S. et Vassallo, A. I. (2010). Social learning in the Caracara Chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): an age comparison. *Ethology*, *116*, 722-735.

Bird, C. D. et Emery, N. J. (2009a). Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 10370-10375.

Bird, C. D. et Emery, N. J. (2009b). Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Current Biology*, *19*, 1410-1414.

Blair, C. L. (1981). Ferruginous hawk using rock in nest defense. *Raptor Research*, *14*, 120.

Bluff, L. A., Weir, A. A., Rutz, C., Wimpenny, J. H. et Kacelnik, A. (2007). Tool-related cognition in New Caledonian crows. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *2*.

Bluff, L. A., Troscianko, J., Weir, A. A., Kacelnik, A. et Rutz, C. (2010). Tool use by wild

New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *277*, 1377-1385.

Boere, G. C. et Stroud, D. A. (2006). The flyway concept: what it is and what it isn't. *Waterbirds around the world*, 40-47.

Boesch, C. et Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Taï Forest: Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press, USA.

Bond, A. B., Kamil, A. C. et Balda, R. P. (2003). Social complexity and transitive inference in corvids. *Animal behaviour*, *65*, 479-487.

Borenstein, E., Feldman, M. W. et Aoki, K. (2008). Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. *Evolution*, *62*, 586-602.

Borgia, G. (1985). Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis. *Animal Behaviour*, *33*, 266-271.

Borgia, G., Pruett‐Jones, S. G. et Pruett‐Jones, M. A. (1985). The Evolution of Bower‐building and the Assessment of Male Quality. *Ethology*, *67*, 225-236.

Borgia, G., Kaatz, I. M. et Condit, R. (1987). Flower choice and bower decoration in the satin bowerbird *Ptilonorhynchus violaceus*: a test of hypotheses for the evolution of male display. *Animal Behaviour*, *35*, 1129-1139.

Borgia, G. et Mueller, U. (1992). Bower destruction, decoration stealing and female choice in the spotted bowerbird Chlamydera maculata. *Emu*, *92*, 11-18.

Bossema, I. (1979). Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, *70*, 1-116.

Boswall, J. (1977). Tool-using by birds and related behaviour. *Avicultural Magazine, 83*, 88-97.

Boswall, J. (1977). Tool using by birds and related behaviour. *Avicultural Magazine, 83*, 88-7, 146-159, 220-228.

Boswall, J. (1978). Further notes on tool using by birds and related behaviour. *Avicultural Magazine, 84*, 162-166.

Boswall, J. (1983). Tool-using and related behaviour in birds: yet more notes. *Avicultural Magazine*, *89*, 170-181.

Bouchard, T. J. (2014). Genes, evolution and intelligence. *Behavior genetics*, *44*, 549-577.

Bouchard, J., Goodyer, W. et Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal cognition*, *10*, 259-266.

Bowker, M. B., & Downs, C. T. (2008). Fluctuations in numbers of great white pelicans at Lake St Lucia in response to changing water‐levels. *African journal of ecology*, *46*, 282-290.

Bowman, R. I. (1961). Morphological differentiation and adaptation in the galápagos finches. diferenciación morfológica y adaptación en los pinzones de las galápagos. *University of California Publications in Zoology*, *58*, 1-302.

Box, H. 0. (1984). Primate Behavior and Social Ecology. Chapman et Hall, London.

Boyd, R. et Richerson, P. J. (1996). Why culture is common, but cultural evolution is rare. In *Proceedings-British Academy* (Vol. 88, 77-94). Oxford university press inc.

Bräuer, J., Kaminski, J., Riedel, J., Call, J. et Tomasello, M. (2006). Making inferences about the location of hidden food: social dog, causal ape. *Journal of Comparative Psychology*, *120*, 38-47.

Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M. et Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology, 3*, e380.

Brodbeck, D. R. (1994). Memory for spatial and local cues: A comparison of a storing and a nonstoring species. *Learning & behavior*, *22*, 119-133.

Brodin, A. (2010). The history of scatter hoarding studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365*, 869-81.

Brosnan, S. F. (2009). Animal behavior: the right tool for the job. *Current biology*, 19, 124-125.

Brown, L. H. et Urban, E. K. (1969). The breeding biology of the great white pelican *Pelecanus onocrotalus roseus* at Lake Shala, Ethiopia. *Ibis*, *111*, 199-237.

Bugnyar, T. et Kotrschal, K. (2002). Observational learning and the raiding of food caches in ravens, Corvus corax: is it 'tactical'deception? *Animal behaviour*, *64*, 185-195.

Buhler, P., 1981. The functional anatomy of the avian jaw apparatus. In Form and Function in Birds, Vol.2, eds. A.S. King & J. McLelland, pp. 439-68. London: Academic Press.

Burger, J. (1980). *The transition to independence and postfledging parental care in seabirds*. In: Burger, Joanna, Olla, Bori L., Winn, Howard E. (eds). *Behavior of marine animals* (367-447). Springer US.

Burkart, J. M., Hrdy, S. B. et van Schaik, C. P. (2009). Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *18*, 175-

186.

Burkart, J. M. et van Schaik, C. P. (2010). Cognitive consequences of cooperative breeding. *Animal Cognition, 31,* 1-19.

Burkart, J. M. et van Schaik, C. P. (2016a). Revisiting the consequences of cooperative breeding. A response to Thornton & McAuliffe (2015) *Journal of Zoology, 299*, 77-83.

Burkart, J. M. et van Schaik, C. P. (2016b). The cooperative breeding perspective helps pinning down when uniquely human evolutionary processes are necessary. Commentary to Richerson et al. (2016) *Behavioral and Brain Sciences, 39,* e34.

Burkart, J. M., Schubiger, M. N. et van Schaik, C. P. (2017). The evolution of general intelligence. *Behavioral and Brain Sciences*, *40*, 1-67.

Burton, M. (1959). *Phoenix re-born*. London: Hutchinson.

Byrne, R. W. (2004). The manual skills and cognition that lie behind hominid tool use in The evolution of thought: Evolutionary origins of great ape intelligence (eds. Russon, A. E. & Begun, D. R.) 31-44 (Cambridge University Press).

Byrne, R. W. et Corp, N. (2004). Neocortex size predicts deception rate in primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*, 1693.

Byrne R. W, Whiten A. (1988). Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans? Clarendon Press: Oxford, UK.

Byrne, R. W. et Whiten, A. (1992). Cognitive evolution in primates: evidence from tactical deception. *Man*, 609-627.

Byrne, R. W. (1997). Whiten, A. et Byrne, R. W. (Eds.). (1997). *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations* (Vol. 2). Cambridge University Press.

Cade, T. J. et Maclean, G. L. (1967). Transport of water by adult sandgrouse to their young. *The Condor*, *69*, 323-343.

Caffrey, C. (1992). Female-biased delayed dispersal and helping in American Crows. *The Auk*, 609-619.

Caffrey, C. (2000). Tool modification and use by an American Crow. *The Wilson Bulletin*, *112*, 283-284.

Caro, T. M. et Hauser, M. D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals?. *The quarterly review of biology*, *67*, 151-174.

Carvalho, S., Biro, D., McGrew, W. C. et Matsuzawa, T. (2009). Tool-composite reuse in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): archaeologically invisible steps in the

technological evolution of early hominins? *Animal Cognition*, *12*, 103-114.

Chaffer, N. (1930). The Satin Birds of National Park, N.S.W. *Emu*, *30*, 277-285.

Chance, M. R. et Mead, A. P. (1953). Social behaviour and primate evolution. In *Symposia of the Society for Experimental Biology* (395-439).

Chapin, J. P., 1953. The birds of the Belgian Congo, Part 3. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 75, 821.

Chappell, J. et Kacelnik, A. (2002). Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal cognition*, *5*, 71-78.

Chappell, J. et Kacelnik, A. (2004). Selection of tool diameter by New Caledonian crows Corvus moneduloides. *Animal cognition*, *7*, 121-127.

Chappell, J. (2006). Avian cognition: understanding tool use. *Current Biology, 16*, R244-R245.

Cheney, D. L. et Seyfarth, R. M. (1999). Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Animal Behaviour*, *58*, 67-75.

Chisholm, A. H. (1959). The history of anting. *Emu, 59*, 101-130.

Chisholm, A. H. (1971). The use by birds of tools and playthings. *Victorian Naturalist*, *88*, 180-188.

Clark, G.A. (1973). Holding food with the feet in passerines. *Bird-Banding*, *44*, 91-99.

Clayton, N. S. et Krebs, J. R. (1994). Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A*, *174*, 371-379.

Clayton, N. S. et Jolliffe, A. (1996). Marsh tits *Parus palustris* use tools to store food. *Ibis*, *138*, 554-554.

Clayton, N. S., Dally, J. M. et Emery, N. J. (2007). Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *362*, 507-522.

Clayton, N. S. et Emery, N. J. (2007). The social life of corvids. *Current Biology*, *17*, R652-R656.

Clune, J., Mouret, J. B., et Lipson, H. (2013). The evolutionary origins of modularity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*, 20122863.

Clutton‐Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1980). Primates, brains and ecology. *Journal of zoology*, *190*, 309-323.

Colbert‐White, E. N., McCord, E. M., Sharpe, D. I. et Fragaszy, D. M. (2013). String-pulling behaviour in a Harris's Hawk *Parabuteo unicinctus*. *Ibis*, *155*, 611-615.

Collias, E. C., Collias, N. E. (1964). The development of nest building in a weaverbird. *Auk,* 81, 42-52.

Collias, E. C., Collias, N. E. (1973). Further studies on development of nest building behaviour in a weaver bird (*Ploceus cucullatus*). *Animal Behaviour*, 21, 371-382.

Connor, R. C. et Mann, J. (2006). Social cognition in the wild: Machiavellian dolphins. *Rational animals*, 329-367.

Coussi-Korbel, S. et Fragaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal behaviour*, *50*, 1441-1453.

Craig, A. J. F. K. (1974). Reproductive behaviour of the male red bishop bird. *Ostrich*, *45*, 149-160.

Craig, A. J. F. K. (1980). Behaviour and evolution in the genus *Euplectes*. *Journal of Ornithology*, *121*, 144-161.

Craig, A. (1999). Anting in Afrotropical birds: A review. *Ostrich, 70,* 203-207.

Craig, A., (2017). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive, 15. Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions, Barcelona.

Craig, A. et Bonan, A. (2017). Weavers (*Ploceidae*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.

Cramp, S., Perrins, C. M. et Brooks, D. J. (1994). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. VIII. Crows to Finches. Oxford Univ. Press.: 1-899.

Cross, A. (1947). Intelligence of rook. British Birds, 40, 273-274.

Curio, E., Ernst, U. et Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science*, *202*, 899-901.

Danchin, É., Giraldeau, L. A. et Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion* (1-637), Dunod.

Dasser, V. (1988). A social concept in Java monkeys. *Animal Behaviour*, *36*, 225-230.

Davis Jr, W. E. et Zickefoose, J. (1998). Bait-fishing by birds: A fascinating example of tool use. *Bird Observer*, *26*, 139-143.

Davies, N. B. et Welbergen, J. A. (2009). Social transmission of a host defense against cuckoo parasitism. *Science*, *324*, 1318-1320.

Davies, J. (2010). Anthropomorphism in science. *EMBO reports*, *11*, 721-721.

Deaner, R. O., Nunn, C. L. et van Schaik, C. P. (2000). Comparative tests of primate cognition: different scaling methods produce different results. *Brain, Behavior and Evolution*, *55*, 44-52.

Deaner, R. O., Van Schaik, C. P. et Johnson, V. (2006). Do some taxa have better domain-general cognition than others? A meta-analysis of nonhuman primate studies. *Evolutionary Psychology*, *4*, 150-196.

De Kort, S. R., Emery, N. J. et Clayton, N. S. (2006). Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom? *Animal Behaviour*, *72*, 297-304.

Del Hoyo, J., Elliot, A. et Sargatal, J. (1997). Handbook of the birds of the world. Vol 7. Jacamars to Woodpeckers. Lynx, Barcelona.

de Ponte Machado, M. (2007). Is predation on seabirds a new foraging behaviour for great white pelicans? History, foraging strategies and prey defensive responses. *Final report of the BCLME (Benguela Current Large Marine Ecosystem) project on top predators as biological indicators of ecosystem change in the BCLME*, 131-142.

de Ponte Machado, M., et Hofmeyr, J. (2004). Great White Pelicans Pelecanus onocrotalus: waterbirds or farm birds. *Bird Numbers*, *13*, 11-12.

de Waal, F. B. (1984). Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*, *5*, 239-255.

de Waal, F. et Waal, F. B. (2007). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*. JHU Press.

De Wit, S. et Dickinson, A. (2009). Associative theories of goal-directed behaviour: a case for animal-human translational models. *Psychological Research*, *73*, 463-476.

Decker, M. D., Parker, P. G., Minchella, D. J. et Rabenold, K. N. (1993). Monogamy in black vultures: genetic evidence from DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology*, *4*, 29-35.

Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. et de Juana, E. (eds.) (2001). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Vol 6. Mousebirds to Hornbills. Lynx Edicions, Barcelona.

Diamond, A. (2013). Executive functions. *Annual review of psychology*, *64*, 135-168.

Din, N. A. et Eltringham, S. R. (1974a). Ecological separation between white and pink-backed pelicans in the Ruwenzofu National Park, Uganda. *Ibis*, *116*, 28-43.

Din, N. A. et Eltringham, S. K. (1974b). Breeding of the pink-backed pelican *Pelecanus rufescens* in Rwenzori National Park, Uganda. *Ibis*, *116*, 477-493.

Dinets, V., Brueggen, J. C. et Brueggen, J. D. (2015). Crocodilians use tools for hunting. *Ethology Ecology & Evolution*, *27*, 74-78.

Doligez, B., Danchin, E. et Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, *297*, 1168-1170.

Dow, D. D. (1980). Primitive weaponry in birds: the Australian Brush-turkey's defence. *Emu*, *80*, 91-92.

Duchaine, B., Cosmides, L., et Tooby, J. (2001). Evolutionary psychology and the brain. *Current opinion in neurobiology*, *11*, 225-230.

Duick, I. et Duick, J. (1984). Great tit using instrument to pick up food. *Wielewaal,* 50, 416.

Dunbar, R. I. M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution, 20,* 469-493.

Dunbar, R. I. (1998). The social brain hypothesis. *Brain*, *9*, 178-190.

Dunbar, R. I. et Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science*, *317*, 1344-1347.

Duyck, I. et Duyck, J. (1984). Great tit using instrument to pick up food. *Wielewaal*, *50*, 416.

Engh, A. L., Esch, K., Smale, L. et Holekamp, K. E. (2000). Mechanisms of maternal rank 'inheritance'in the spotted hyaena, Crocuta crocuta. *Animal Behaviour*, *60*, 323-332.

Engh, A. L., Siebert, E. R., Greenberg, D. A. et Holekamp, K. E. (2005). Patterns of alliance formation and postconflict aggression indicate spotted hyaenas recognize third-party relationships. *Animal behaviour*, *69*, 209-217.

Elliott, A. (1992). *Pelecanidae*. In: Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (eds). Handbook of the birds of the world, 1. Ostrich to ducks. Lynx Edicions, Barcelona, 290-311.

Ellison, A. M., Watson, J. et Demers, E. (2015). Testing problem solving in turkey vultures (*Cathartes aura*) using the string-pulling test. *Animal cognition*, *18*, 111-118.

Emery, N. J. (2004). Are corvids 'feathered apes'. *Comparative analysis of minds*, *181*, 1-33.

Emery, N. J. et Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, *306*, 1903-1907.

Emery, N. J. et Clayton, N. S. (2005). Evolution of the avian brain and intelligence. *Current Biology*, *15*, R946-R950.

Emery, N. J., Clayton, N. S. et Frith, C. D. (2007a). Introduction. Social intelligence: from

brain to culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*, 485-488.

Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M. et Clayton, N. S. (2007b). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *362*, 489-505.

Eriksen, A., Slagsvold, T. et Lampe, H. M. (2011). Vocal Plasticity - are Pied Flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, Open‐Ended Learners? *Ethology*, *117*, 188-198.

Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M., & Doak, D. F. (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, *282*, 473-476.

Evans, R. M. (1984). Some causal and functional correlates of creching in young white pelicans. *Canadian Journal of zoology*, *62*, 814-819.

Fernandes, H. B., Woodley, M. A. et te Nijenhuis, J. (2014). Differences in cognitive abilities among primates are concentrated on G: Phenotypic and phylogenetic comparisons with two meta-analytical databases. *Intelligence*, *46*, 311-322.

Finch, B. W. (1982). Sulphur-crested Cockatoo *Cacatua galerita* using small branches for intimidation. PNG Bird Soc. *Newsletter*, 193-194.

Finlay, B. L. et Darlington, R. B. (1995). Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, *268*, 1578.

Finn, J. K., Tregenza, T. et Norman, M. D. (2009). Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. *Current Biology*, *19*, R1069-R1070.

Fiorito, G. et Scotto, P. (1992). Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science, 256,* 545–547.

Firestone, C. et Scholl, B. J. (2016). Cognition does not affect perception: Evaluating the evidence for" top-down" effects. *Behavioral and brain sciences*, *39*, 1-72.

Fisher, J. B. et Hinde, R. A. 1949. The opening of milk bottles by birds. *British Birds, 42*, 347-357.

Flemming, S. P., Smith, P. C., Seymour, N. R. et Bancroft, R. P. (1992). Ospreys use local enhancement and flock foraging to locate prey. *The Auk*, *109*, 649-654.

Flombaum, J. I. et Santos, L. R. (2005). Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Current Biology*, *15*, 447-452.

Foxall, C. D. et Drury, D. (1987). Green backed heron ‘bait-fishing’ in Nairobi National Park. *East African Natural History Society Bull*etin, *17*, 11.

Fragaszy, D. M. et Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. In: Fragaszy D. M., Perry, S. (eds) The biology of traditions: models and evidence. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 1-32.

Fraser, O. N. et Bugnyar, T. (2010). The quality of social relationships in ravens. *Animal Behaviour*, *79*, 927-933.

Freeberg, T. M. (2004). Social transmission of courtship behavior and mating preferences in brown-headed cowbirds, *Molothrus ater*. *Animal Learning & Behavior*, *32*, 122-130.

Friedmann, H. (1922). The weaving of the red-billed weaver bird, *Quelea quelea*, in captivity. *Zoologia,* 2, 355-372.

Fritz, J. et Kotrschal, K. (1999). Social learning in common ravens, Corvus corax. *Animal Behaviour*, *57*, 785-793.

Frith, C. B., Frith, D. W. et Barnes, E. (2004). *Bowerbirds*. Oxford: Oxford University Press.

Fritz, J., Hoffmann, W. et Unsöld, M. (2016). Back into European ecosystems: the LIFE+ northern bald ibis reintroduction project in central Europe. In *Proceedings of 4th International Advisory Group for the Northern Bald Ibis (IAGNBI) meeting Seekirchen, Austria* (pp. 47-56).

Frolov, I. P. (1937). *Fish who Answer the Telephone: And Other Studies in Experimental Biology*. London: Kegan Paul, Trench, Trubner.

Fujii, J. A., Ralls, K. et Tinker, M. T. (2014). Ecological drivers of variation in tool-use frequency across sea otter populations. *Behavioral Ecology*, *26*, 519-526.

Funk, M. (2002). Problem solving skills in young yellow-crowned parakeets (*Cyanoramphus auriceps*). *Animal Cognition*, *5*, 167-176.

Furuichi, T., Sanz, C., Koops, K., Sakamaki, T., Ryu, H., Tokuyama, N. et Morgan, D. (2015). Why do wild bonobos not use tools like chimpanzees do? *Behaviour*, *152*, 425-460.

Gagne, M., Levesque, K., Nutile, L. et Locurto, C. (2012). Performance on patterned string problems by common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Animal cognition*, *15*, 1021-1030.

Galef, B. G. et Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *AIBS Bulletin*, *55*, 489-499.

Gannon, R. A. (1930). Observations on the satin bower bird with regard to the material used by it in painting its Bower. *Emu*, *30*, 39-41.

Garland, E. C., Goldizen, A. W., Rekdahl, M. L., Constantine, R., Garrigue, C., Hauser, N. D., Pool, M.M., Robbins, J. et Noad, M. J. (2011). Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale. *Current Biology*, *21*, 687-691.

Gauthier, M. et Thomas, D. W. (1993). Nest site selection and cost of nest building by Cliff Swallows (Hirundo pyrrhonota). *Canadian Journal of Zoology*, *71*, 1120-1123.

Gibson, K. R. (1986) Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources. In Else J, Lee PC (eds), Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour, pp 93-104. Cambridge: Cam- bridge University Press.

Gibson, K. R., Gibson, K. R. et Ingold, T. (Eds.). (1994). *Tools, language and cognition in human evolution*. Cambridge University Press.

Gieling, E. T., Nordquist, R. E., & van der Staay, F. J. (2011). Assessing learning and memory in pigs. *Animal cognition*, *14*, 151-173.

Gilby, I. C. et Wrangham, R. W. (2007). Risk-prone hunting by chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) increases during periods of high diet quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*, 1771-1779.

Giraldeau, L. A. et Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behaviour in pigeons. *Animal Behaviour*, *35*, 387-394.

Goodall, J. et van Lawick, H. (1963). My life with the wild chimpanzees. *National Geographic*, *124*, 272-308.

Goodman, A. E., & Fisk, E. J. (1973). Breeding behaviour of captive striped owls (*Rhinoptynx clamator*). *Avicultural Magazine*, *79*, 158-162.

Gordon, K. (1938). Observations on the behavior of Callospermophilus and Eutamias. *Journal of Mammalogy*, *19*, 78-84.

Gosler, A., Clement, P. et Christie, D.A. (2017). Great Tit (*Parus major*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

Gottfredson, L. S. (1997). Mainstream science on intelligence: An editorial with 52 signatories, history, and bibliography. *Intelligence, 24*, 13-23.

Gray, P. M., Krause, B., Atema, J., Payne, R., Krumhansl, C. et Baptista, L. (2001). The music of nature and the nature of music. *Science*, *291*, 52-54.

Greenberg, R. (1983). The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *The American Naturalist*, *122*, 444-453.

Griffin, A. S. (2004). Social learning about predators: a review and prospectus. *Animal Learning & Behavior*, *32*, 131-140.

Gruber, T. et Clay, Z. (2016). A comparison between bonobos and chimpanzees: A review and update. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *25*, 239-252.

Gruber, T., Muller, M. N., Reynolds, V., Wrangham, R. et Zuberbühler, K. (2011). Community-specific evaluation of tool affordances in wild chimpanzees. *Scientific Reports*, 1-128.

Guillet, A., & Furness, R. W. (1985). Energy requirements of a great white pelican (*Pelecanus onocrotalus*) population and its impact on fish stocks. *Journal of Zoology*, *205*, 573-583.

Guillette, L. M. et Healy, S. D. (2015). Nest building, the forgotten behaviour. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *6*, 90-96.

Guillette, L. M., Scott, A. C. et Healy, S. D. (2016). Social learning in nest-building birds: a role for familiarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biology, 283*, 20152685.

Gunst, N., Boinski, S. et Fragaszy, D. M. (2008). Acquisition of foraging competence in wild brown capuchins (Cebus apella), with special reference to conspecifics' foraging artefacts as an indirect social influence. *Behaviour*, *145*, 195-229.

Hare, B. (2001). Can competitive paradigms increase the validity of experiments on primate social cognition? *Animal Cognition*, *4*, 269-280.

Hatzilacou, D. (1996). Feeding ecology of the Great White Pelican (*Pelecanus onocrotalus*) nesting at lake Mikri Prespa (northwestern Greece). *Colonial Waterbirds*, 190-206.

Healy, S., Walsh, P. et Hansell, M. (2008). Nest building by birds. *Current Biology*, *18*, 271-273.

Hansell, M. (2000). *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press.

Hansell, M. et Ruxton, G. D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*, 73-78.

Hare, B., Brown, M., Williamson, C. et Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, *298*, 1634-1636.

Harel, R., Spiegel, O., Getz, W. M. et Nathan, R. (2017). Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *284*, 20162654.

Hatzilacou, D. (1996). Feeding ecology of the Great White Pelican (*Pelecanus onocrotalus*) nesting at lake Mikri Prespa (northwestern Greece). *Colonial Waterbirds*, 190-206.

Hays, H. et Donaldson, G. (1970). Sand-kicking camouflages young Black Skimmers. *The Wilson Bulletin*, *82*, 100.

Healy, S. D., de Kort, S. R. et Clayton, N. S. (2005). The hippocampus, spatial memory and food hoarding: a puzzle revisited. *Trends in ecology & evolution*, *20*, 17-22.

Heinrich, B. (1995). An experimental investigation of insight in common ravens (*Corvus corax*). *The Auk*, 994-1003.

Heinrich, B. et Bugnyar, T. (2005). Testing problem solving in ravens: String‐pulling to reach food. *Ethology*, *111*, 962-976.

Heinsohn, R. G. (1991). Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *The American Naturalist*, *137*, 864-881.

Henderson, I. G., Hart, P. J. B. et Burke, T. (2000). Strict monogamy in a semi‐colonial passerine: the Jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of avian biology*, *31*, 177-182.

Henry, P. Y. et Aznar, J. C. (2006). Tool-use in Charadrii: active bait-fishing by a Herring Gull. *Waterbirds*, *29*, 233-234.

Henty, C. J. (1986). Development of snail-smashing by Song Thrushes. *British birds*, *79*, 277-281.

Herrmann, E., Call, J., Hernández-Lloreda, M. V., Hare, B. et Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *science*, *317*, 1360-1366.

Herrmann, E., Wobber, V. et Call, J. (2008). Great apes'(Pan troglodytes, Pan paniscus, Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus) understanding of tool functional properties after limited experience. *Journal of Comparative Psychology*, *122*, 220.

Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews*, *69*, 207-231.

Heyes, C. (2012). What's social about social learning?. *Journal of Comparative Psychology*, *126*, 193-202.

Heyes, C. (2016). Who knows? Metacognitive social learning strategies. *Trends in Cognitive Sciences, 20*, 204-13.

Higuchi, H. (1986). Bait‐fishing by the Green‐backed Heron Ardeola striata in Japan. *Ibis*, *128*, 285-290.

Higuchi, H. (1988a). Individual differences in bait‐fishing by the Green‐backed Heron Ardeola striata associated with territory quality. *Ibis*, *130*, 39-44.

Higuchi, H. (1988b). Bait-fishing by Green-backed Herons in south Florida. *Florida Field Naturalist*, *16*, 8-9.

Hinde, R. A. et Fisher, J. (1951). Further observations on the opening of milk bottles by birds. *British Birds*, *44*, 393-396.

Hobbs, J. 1971. Use of tools by the white-winged chough. *Emu, 71*, 84-85.

Hobhouse, L.T. (1915). Mind in evolution. London, England: Macmillan.

Holekamp, K. E. (2007). Questioning the social intelligence hypothesis. *Trends in cognitive sciences*, *11*, 65-69.

Holekamp, K. E., Dantzer, B., Stricker, G., Yoshida, K. C. S. et Benson-Amram, S. (2015). Brains, brawn and sociality: A hyaena's tale. *Animal Behaviour, 103*, 237-48.

Holzhaider, J. C., Hunt, G. R. et Gray, R. D. (2010a). The development of pandanus tool manufacture in wild New Caledonian crows. *Behaviour*, *147*, 553-586.

Holzhaider, J. C., Hunt, G. R. et Gray, R. D. (2010b). Social learning in New Caledonian crows. *Learning & Behavior*, *38*, 206-219.

Holzhaider, J. C., Sibley, M. D., Taylor, A. H., Singh, P. J., Gray, R. D. et Hunt, G. R. (2011). The social structure of New Caledonian crows. *Animal Behaviour*, *81*, 83-92.

Hoppitt, W. et Laland, K. N. (2008). Social processes influencing learning in animals: a review of the evidence. *Advances in the Study of Behavior*, *38*, 105-165.

Howman, H. R. G. et Begg, G. W. (1995). Intra-seasonal and inter-seasonal nest renovation in the masked weaver, *Ploceus veiatus*. *Ostrich*, *66*, 122-128.

Hoyo, J. D., Elliott, A., Sargatal, J. et Cabot, J. (1992). Handbook of the Birds of the World: Ostrich to Ducks. Barcelona: Lynx Edicions.

Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Collar, N. J. et Cabot, J. (1992). Handbook of the Birds of the World: Weavers to New World Warblers. Barcelona : Lynx Edicions.

Huber, L., Rechberger, S. et Taborsky, M. (2001). Social learning affects object exploration and manipulation in keas, Nestor notabilis. *Animal Behaviour*, *62*, 945-954.

Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, *104*, 171-200.

Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In *Growing points in ethology* (303-317). Cambridge: Cambridge University Press.

Hundley, M. H. (1963). Notes on methods of feeding and the use of tools in the Geospizinae. *The Auk*, *80*, 372-373.

Hunt, G. R. (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, *379*, 249.

Hunt, G. R. (2000). Tool use by the New Caledonian crow Corvus moneduloides to obtain *Cerambycidae* from dead wood. *Emu, 100*, 109-114.

Hunt, G. R., Corballis, M. C. et Gray, R. D. (2001). Laterality in tool manufacture by crows. *Nature*, *414*, 707-707.

Hunt, G. R. et Gray, R. D. (2003). Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *270* 867-874.

Hunt, G. R. et Gray, R. D. (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *271*, S88-S90.

Hunter J., M. L., Calhoun, A. et Wilcove, D. S. (2004). Goliath Heron fishing with an artificial bait? *Waterbirds*, *27*, 312-313.

Hunt, G. R., Gray, R. D. et Taylor, A. H. (2013). Why is tool use rare in animals. *Tool use in animals: cognition and ecology*, 89-118.

Iwaniuk, A. N. et Arnold, K. E. (2004). Is cooperative breeding associated with bigger brains? A comparative test in the Corvida (Passeriformes). *Ethology*, *110*, 203-220.

Jacobs, I. F. et Osvath, M. (2015). The string-pulling paradigm in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, *129*, 89.

Janes, S. W. (1976). The Apparent Use of Rocks by a Raven in Nest Defense. *The Condor*, *78*, 409.

Jaramillo, A., Christie, D. A. et Sharpe, C. J. (2017). Woodpecker Finch (*Geospiza pallida*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.

Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., ... et Butler, A. B. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 151-159.

Jerison, H. J. (1970). Brain evolution: new light on old principles. *Science*, *170*, 1224-1225.

Jerison H. J. (1973). Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press.

Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends in cognitive sciences*, *8*, 71-78.

Jolly, A. (1964). Prosimians' manipulation of simple object problems. *Animal Behaviour*, *12*, 560-570.

Jolly, A. (1966). Lemur Social Behavior and Primate Intelligence. *Science*, *153*, 501-506.

Jones, T. B. et Kamil, A. (1973). Tool-making and tool-using in the northern blue jay. *Papers in Behavior and Biological Sciences*, 180, 1076-1078.

Judd, W. W. (1975). A Blue Jay in Captivity for 18 Years. *Bird-Banding*, *46*, 250.

Kacelnik, A. (2009). Tools for thought or thoughts for tools? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*, 10071-10072.

Kamil, A. C. et Balda, R. P. (1985). Cache recovery and spatial memory in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *11*, 95.

Kamil, A. C. et Balda, R. P. (1990). Spatial memory in seed-caching corvids. *Psychology of Learning and Motivation*, *26*, 1-25.

Kamil, A. C. (2004). Sociality and the evolution of intelligence. *Trends in cognitive sciences*, *8*, 195-197.

Karplus, I., Fiedler, G. C. et Ramcharan, P. (1998). The intraspecific fighting behavior of the Hawaiian boxer crab, *Lybia edmondsoni* - fighting with dangerous weapons? *Symbiosis*, *24*, 287-302.

Kasprzykowski, Z. (2003). Habitat preferences of foraging Rooks Corvus frugilegus during the breeding period in the agricultural landscape of eastern Poland. *Acta Ornithologica*, *38*, 27-31.

Kear, J. (1970). Adaptative radiation of parental care in waterfowl. In Social Behaviour in Birds and Mammals, ed. J.H. Crook, pp. 3 57-93. London: Academic Press.

Keller, C. M. et Keller, J. D. (1996). Cognition and tool use: The blacksmith at work in Mind and Language (ed. Preston, B.) 513-547 (Cambridge University Press).

Kemp, M. I. (1980). The biology of the Southern ground hornbill Bucorvus leadbeateri (Vigors)(*Aves*: *Bucerotidae*). *Annals of the Transvaal Museum*, *32*, 65-100.

Kenward, B., Rutz, C., Weir, A. A., Chappell, J. et Kacelnik, A. (2004). Morphology and sexual dimorphism of the New Caledonian crow Corvus moneduloides, with notes on its behaviour and ecology. *Ibis*, *146*, 652-660.

Kenward, B., Weir, A. A., Rutz, C. et Kacelnik, A. (2005). Behavioural ecology: Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, *433*, 121-121.

Kenward, B., Rutz, C., Weir, A. A. et Kacelnik, A. (2006). Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences. *Animal Behaviour*, *72*, 1329-1343.

Köhler, W. (1921). *The Mentality of Apes*. London: Methuen.

Kilham, L. (1968). Reproductive Behavior of White-Breasted Nuthatches: I. Distraction Display, Bill-Sweeping, and Nest Hole Defense. *The Auk*, *85*, 477-492.

Kilham, L. (1971). Use of Blister Beetle in Bill-Sweeping by White-Breasted Nuthatch. *The Auk*, *88*, 175-176.

Kilham, L. (1974). Covering of stores by white-breasted and red-breasted nuthatches. *The Condor*, *76*, 108-109.

King, D. T., Belant, J., Harrel, B. et Glahn, J. (2010). Superabundant food at catfish aquaculture facilities improves body condition in American White Pelicans. *Waterbirds*, *33*, 221-227.

Kirsch, J. A., Güntürkün, O. et Rose, J. (2008). Insight without cortex: lessons from the avian brain. *Consciousness and Cognition*, *17*, 475-483.

Kitowski, I. (2009). Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers Circus aeruginosus. *Journal of ethology*, *27*, 327-332.

Klopfer, P. H. (1961). Observational learning in birds: the establishment of behavioral modes. *Behaviour*, *17*, 71-80.

Klüver, H. (1937). Re-examination of implement-using behavior in a cebus monkey after an interval of three years. *Acta Psychologica*, *2*, 347-397.

Koenig, W. D. (1985). Dunking of prey by Brewer's blackbirds: a novel source of water for nestlings. *The Condor*, *87*, 444-445.

Köhler, W. (1917). Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. Abhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschafen, Jg. 1917, Nr. 1. Berlin: G. Reimer.

Köhler, W. (1925). The Mentality of Apes. Translated by E. Winter. London: K. Paul, Trench, Trubner.

Krasheninnikova, A. et Wanker, R. (2010). String-pulling in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour*, *147*, 725-739.

Krasheninnikova, A., Bräger, S. et Wanker, R. (2013). Means-end comprehension in four

parrot species: explained by social complexity. *Animal cognition*, *16*, 755-764.

Krebs, J. R. (1973). Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology*, *51*, 1275-1288.

Kudo, H. et Dunbar, R. I. M. (2001). Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour*, *62*, 711-722.

Kummer, H. (1995). Causal knowledge in animals. In Causal Cognition. A Multidisciplinary Debate, D. Sperber, D. Premack, and A.J. Premack, eds. (Oxford, UK: Clarendon Press), 26-39.

Kutsukake, N. et Castles D. L. (2004) Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. Primates 45 : 157-165.

Lack, D. (1940). Courtship feeding in birds. *The Auk*, *57*, 169-178.

Lack, D. (1947). Darwin's finches. Cambridge: Cambridge University Press.

Lack, D. L. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. London, UK: Methuen.

Lack, D. (1953). Darwin's finches. *Scientific American, 188*, 66-72.

Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Learning & behavior*, *32*, 4-14.

Lanyon, S. M. et Zink, R. M. (1987). Genetic variation in Piciform birds: monophyly and generic and familial relationships. *Auk*, *104*, 724-732.

van Lawick-Goodall, J. (1970). Tool-using in primates and other vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, *3*, 195-249.

van Lawick-Goodall, J. et van Lawick-Goodall, H. (1966). Use of tools by the Egyptian vulture, *Neophron percnopterus*. *Nature*, *212*, 1468-1469.

Lefebvre, L. (1986). Cultural diffusion of a novel food‐finding behaviour in urban pigeons: An experimental field test. *Ethology*, *71*, 295-304.

Lefebvre, L. et Giraldeau, L-A. (1996). Is social learning an adaptive specialization? In Heyes, C. M. et Galef, B. G. (Eds.), Social learning and the roots of culture (107-152). San Diego, CA: Academic Press.

Lefebvre, L., Palameta, B. et Hatch, K. K. (1996). Is group-living associated with social learning? A comparative test of a gregarious and a territorial columbid. *Behaviour*, *133*, 241-261.

Lefebvre, L., Templeton, J., Brown, K. et Koelle, M. (1997). Carib grackles imitate conspecific and Zenaida dove tutors. *Behaviour*, *134*, 1003-1017.

Lefebvre, L. (2000). Feeding innovations and their cultural transmission in bird populations. *The evolution of cognition*, 311-328.

Lefebvre, L., Nicolakakis, N. et Boire, D. (2002). Tools and brains in birds. *Behaviour*, *139*, 939-973.

Lefebvre, L. et Bouchard, J. (2003). Social learning about food in birds. *The biology of traditions: Models and evidence*, 94-126.

Lefebvre, L., Reader, S. M. et Sol, D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution*, *63*, 233-246.

Lesage, E., Navarrete, G. et De Neys, W. (2013). Evolutionary modules and Bayesian facilitation: The role of general cognitive resources. *Thinking & Reasoning, 19*, 27-53.

Lethmate, J. (1977). Instrumentelles Verhalten zoolebender Orang-Utans. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 68, 57-87.

Levey, D. J., Duncan, R. S. et Levins, C. F. (2004). Animal behaviour: use of dung as a tool by burrowing owls. *Nature*, *431*, 39-39.

Liversidge, R. (1962). The nesting of the hamerkop Scopus umbretta. *Ostrich*, *34*, 55-62.

Lockwood, D. (1963). *We The Aborigines*. Melbourn, Australia: Cassell.

Logan, C. J., Breen, A. J., Taylor, A. H., Gray, R. D. et Hoppitt, W. J. (2016). How New Caledonian crows solve novel foraging problems and what it means for cumulative culture. *Learning & behavior*, *44*, 18-28.

Lorenz, K. (1937). Imprinting. *Auk*, *54*, 245-273.

Lotem, A., Halpern, J. Y., Edelman, S. et Kolodny, O. (2017). The evolution of cognitive mechanisms in response to cultural innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*, 7915-7922.

Louchart, A., Tourment, N. et Carrier, J. (2011). The earliest known pelican reveals 30 million years of evolutionary stasis in beak morphology. *Journal of Ornithology*, *152*, 15-20.

Lovell, H. B. (1958). Baiting of fish by a Green Heron. *The Wilson Bulletin*, *70*, 280-281.

Lozano, G. A. (1998). Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Advances in the Study of Behavior*, *27*, 291-317.

Lynes, A. H. (1924). On the Birds of North and Central Darfur, with Notes on the West-Central Kordofan and North Nuba Provinces of British Sudan. *Ibis*, *66*, 648-719.

MacLean, G. L. (1983). Water transport by sandgrouse. *Bioscience*, *33*, 365-369.

Madden, J. R., Lowe, T. J., Fuller, H. V., Dasmahapatra, K. K. et Coe, R. L. (2004). Local traditions of bower decoration by spotted bowerbirds in a single population. *Animal Behaviour*, *68*, 759-765.

Magat, M. et Brown, C. (2009). Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society B*., *276*, 4155-4162.

Malenky, R. K. et Wrangham, R. W. (1993) A quantitative com- parison of terrestrial herbaceous food consumption by Pan paniscus in the Lomako Forest, Zaire, and Pan troglodytes in the Kibale Forest, Uganda. *American Journal of Primatology, 32*, 1-12.

Marks, J. S. et Hall, C. S. (1992). Tool use by bristle-thighed curlews feeding on albatross eggs. *The Condor*, *94*, 1032-1034.

Marler, P. (1956). Territory and individual distance in the chaffinch Fringilla coelebs. *Ibis*, *98*, 496-501.

Marler, P. (1996). Social Cognition. In *Current ornithology* (1-32). Springer US.

Marshall, A. J. (1954). *Bower-Birds: Their Displays and Breeding Cycles, a Preliminary Statement*. Oxford : Oxford University Press.

Marshall, B. E. (1982). A possible example of tool usage by the marabou stork. *Ostrich*, *53*, 181-181.

Marzluff, J. M. et Balda, R. P. (1989). Causes and Consequences of Female‐Biased Dispersal in a Flock‐Living Bird, The Pinyon Jay. *Ecology*, *70*, 316-328.

Mason, W. A. et Harlow, H. F. (1961). The effects of age and previous training on patterned-strings performance of rhesus monkeys. *Journal of comparative and physiological psychology*, *54*, 704-709.

Mason, J.R., Arzt, A.H. et Reidinger, R.F. (1984). Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning. *Auk,* 101, 796-803.

Matsui, H., Hunt, G. R., Oberhofer, K., Ogihara, N., McGowan, K. J., Mithraratne, K., Yamasaki, T., Gray, R. D., & Izawa, E. I. (2016). Adaptive bill morphology for enhanced tool manipulation in New Caledonian crows. *Scientific reports*, *6*, 1-11.

Maxwell, P. S., Robson, T. E. et Goldizen, A. W. (2004). Home range sizes and bower visitation patterns of immature male Satin Bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Emu, 104*, 75-77.

Mayaud, N. (1983). Réflexion sur le comportement de jet de pierre du percnoptère. *Alauda, 51*, 229-231.

McAtee, W. L. (1938). 'Anting' by Birds. *The Auk*, *55*, 98-105.

McCullough, D. D. et Beasley, R. J. (1996). Bait-fishing herons. *Bird Watcher's Digest*, *18*, 48-51.

McLean, A. N. (2001). Cognitive abilities - the result of selective pressures on food acquisition? *Applied animal behaviour science*, *71*, 241-258.

Megaze, A., & Bekele, A. (2013). Diet preference and activity patterns of Great White Pelicans (*Pelecanus onocrotalus*, Linnaeus, 1758) at Lake Hawassa, Ethiopia. *Ethiopian Journal of Biological Sciences*, *12*, 211-221.

Merlen, G. et Davis-Merlen, G. (2000). Whish: more than a tool-using finch. *Noticias de Galapagos*, *61*, 2-8.

Meyerriecks, A. J. (1972). Tool-using by a double-crested cormorant. *The Wilson Bulletin*, *84*, 482-483.

Meyers, R. A., & Myers, R. P. (2005). Mandibular bowing and mineralization in brown pelicans. *The Condor*, *107*, 445-449.

Midford, P. E., Hailman, J. P. et Woolfenden, G. E. (2000). Social learning of a novel foraging patch in families of free-living Florida scrub-jays. *Animal Behaviour*, *59*, 1199-1207.

Millikan, G. C. et Bowman, R. I. (1967). Observations on Galápagos tool-using finches in captivity. *Living Bird*, *6*, 23-41.

Montevecchi, W. A. (1978). Corvids Using Objects to Displace Gulls from Nests. *The Condor*, *80*, 349-349.

Morand-Ferron, J., Lefebvre, L., Reader, S. M., Sol, D. et Elvin, S. (2004). Dunking behaviour in Carib grackles. *Animal Behaviour*, *68*, 1267-1274.

Morand-Ferron, J., Veillette, M. et Lefebvre, L. (2006). Stealing of dunked food in Carib grackles (*Quiscalus lugubris*). *Behavioural processes*, *73*, 342-347.

Moreno, J., Soler, M., Møller, A. P. et Linden, M. (1994). The function of stone carrying in the black wheatear, Oenanthe leucura. *Animal Behaviour*, *47*, 1297-1309.

Moriarty, T. K. (1972). Birds of Wanjarri, wa (27°25'S,120°40'E). *Emu-Austral Ornithology*, *72*, 1-7.

Morse, D. H. (1968). The use of tools by Brown-headed Nuthatches. *The Wilson Bulletin*, *80*, 220-224.

Morton, J. M., Plentovich, S. et Sharp, T. (1999). Reproduction and Juvenile Dispersal of Mariana Crows (*Corvus kubaryi*) on Rota 1996e1999. Honolulu: US Fish and Wildlife Service, Pacific Islands EcoRegion.

Mulcahy, N. J. et Call, J. (2006). How great apes perform on a modified trap-tube task. *Animal Cognition*, *9*, 193-199.

Mulcahy, N. J. et Schubiger, M. N. (2014). Can orangutans (*Pongo abelii*) infer tool functionality ? *Animal cognition*, *17*, 657-669.

Murray, E. A., Wise, S. P. et Graham, K. S. (2017). The evolution of memory systems: Ancestors, anatomy and adaptation.

Muth, F. et Healy, S. D. (2014). Zebra finches select nest material appropriate for a building task. *Animal Behaviour*, *90*, 237-244.

Mwema, M. M., de Ponte Machado, M. et Ryan, P. G. (2010). Breeding seabirds at Dassen Island, South Africa: chances of surviving great white pelican predation. *Endangered Species Research*, *9*, 125-131.

Nakamura, H. et Tabata, T. (1988). Why does the Broad-billed Roller Eurystomus orientalis bring Strange Objects to the Nest? *Japanese Journal of Ornithology*, *36*, 137-152.

Newton, I. (1967). The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis*, *109*, 33-96.

Newton, S. F. et Symens, P. (1996). The status of the pink-backed pelican (Pelecanus rufescens) and the great white pelican (P. onocrotalus) in the Red Sea: the importance of Saudi Arabia. *Colonial Waterbirds*, 56-64.

Niemeyer, M. et Kingery, H. (2003). Tool use by European Starling. *Colorado Birds*, *37*, 71.

Nishida, T., Hiraiwa‐Hasegawa, M., Hasegawa, T. et Takahata, Y. (1985). Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in the Mahale National Park, Tanzania. *Ethology*, *67*, 284-301.

Norris, D. (1975). Green Heron goes fishing. *Florida Wildlife*, *29*, 16-17.

Norton‐Griffiths, M. (1967). Some ecological aspects of the feeding behaviour of the oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the edible mussel *Mytilus edulis*. *Ibis*, *109*, 412-424.

Obozova, T. A., Bagotskaya, M. S., Smirnova, A. A. et Zorina, Z. A. (2014). A comparative assessment of birds' ability to solve string-pulling tasks. *Biology Bulletin*, *41*, 565-574.

Obozova, T. A. et Zorina, Z. A. (2013). Do Great Grey Owls Comprehend Means–end Relationships? *International Journal of Comparative Psychology*, *26*, 197-201.

Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S. et Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*, 7255-7260.

Olson, D. J., Kamil, A. C., Balda, R. P. et Nims, P. J. (1995). Performance of four-seed caching corvid species in operant tests of nonspatial and spatial memory. *Journal of Comparative Psychology*, *109*, 173-181.

Osborn, S. A. (1998). Anting by an American dipper (Cinclus mexicanus). *The Wilson Bulletin*, 423-425.

Osiurak, F. et Danel, S. (2018). Tool use and dexterity: Beyond the embodied theory. *Animal Behaviour, 139*, e1-e4.

Osiurak, F., Morgado, N., Vallet, G. T., Drot, M. et Palluel-Germain, R. (2014). Getting a tool gives wings: overestimation of tool-related benefits in a motor imagery task and a decision task. *Psychological research*, *78*, 1-9.

Osthaus, B., Lea, S. E. G. et Slater, A. M. (2005). Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task. *Animal Cognition*, *8*, 37-47.

Ottoni, E. B. et Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *17*, 171-178.

Padodara, R. J., & Jacob, N. (2014). Olfactory Sense in Different Animals. *Indian Journal of Veterinary Science*, *2*, 1-14.

Palameta, B. et Lefebvre, L. (1985). The social transmission of a food-finding technique in pigeons: what is learned? *Animal behaviour*, *33*, 892-896.

Panger, M. A., Brooks, A. S., Richmond, B. G. et Wood, B. (2002). Older than the Oldowan? Rethinking the emergence of hominin tool use. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *11*, 235-245.

Parker, S. T. et Gibson, K. R. (1977). Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in cebus monkeys and great apes. *Journal of Human Evolution*, *6*, 623-641.

Pavlicev, M., et Wagner, G. P. (2012). Coming to grips with evolvability. *Evolution: Education and Outreach*, *5*, 231-244.

Paz-y-Miño C, G., Bond, A. B., Kamil, A. C. et Balda, R. P. (2004). Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, *430*, 778-781.

Pechstein, L. A. et Brown, F. D. (1939). An experimental analysis of the alleged criteria of insight learning. *Journal of Educational Psychology*, *30*, 38.

Pepperberg, I. M. (1983). Cognition in the African Grey parrot: Preliminary evidence for auditory/vocal comprehension of the class concept. *Animal Learning & Behavior*, *11*, 179-185.

Pepperberg, I. M. et Shive, H. R. (2001). Simultaneous development of vocal and physical object combinations by a grey parrot (*Psittaus erithacus*): Bottle caps, lids, and labels. *Journal of Comparative Psychology*, *115*, 376.

Pepperberg, I. M. (2006). Grey parrot numerical competence: a review. *Animal Cognition*, *9*, 377-391.

Pepper-Edwards, D. L. et Notley, E. (2016). Observations of a captive black-breasted buzzard Hamirostra melanosternon using stones to break open eggs. *Australian Field Ornithology*, *14*, 103-106.

Perrins, C. (2003). *The new encyclopedia of birds*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Petit, D. R., Petit, L. J., Petit, K. E. (1989). Winter catching behavior of deciduous woodland birds and adaptations for protection of store food. *Condor, 91*, 766-776.

Petit, O., Dufour, V., Herrenschmidt, M., De Marco, A., Sterck, E. H. et Call, J. (2015) Inferences about food location in three cercopithecine species: an insight into the socioecological cognition of primates. Animal cognition 18 : 821-830.

Piaget, J. (1954). *The Construction of Reality in the Child*. New York: Ballantine Books.

Piaget, J .et Cook, M. (1952). *The origins of intelligence in children* (Vol. 8, No. 5, p. 18). New York: International Universities Press.

Pichegru, L., Ryan, P. G., van der Lingen, C. D., Coetzee, J., Ropert-Coudert, Y., & Grémillet, D. (2007). Foraging behaviour and energetics of Cape gannets Morus capensis feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, *350*, 127-136.

Ploeger, A. et Galis, F. (2011). Evo devo and cognitive science. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science, 2,* 429-40.

Portmann, A. (1947). Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. *Alauda*, *14,* 2-20.

Potter, E. F. (1970). Anting in wild birds, its frequency and probable purpose. *The Auk*, *87*, 692-713.

Povinelli, D.J. (2000). Folk Physics for Apes : The Chimpanzee's Theory of How the World Works, Oxford University Press.

Pranty, B. I. L. L. (1995). Tool use by brown-headed nuthatches in two Florida slash pine forests. *Florida Field Naturalist*, *23*, 33-34.

Pravosudov, V. V. et Grubb, T. C. (1993). *The birds of North America*. Philadelphia: Birds of North America.

Pravosudov, V. V. et Roth II, T. C. (2013). Cognitive ecology of food hoarding: the evolution of spatial memory and the hippocampus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *44*, 173-193.

Preston, C. R., Moseley, H. et Moseley, C. (1986). Green-backed Heron baits fish with insects. *The Wilson bulletin*, *98*, 613-614.

Price, E. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J. et Whiten, A. (2009). A potent effect of observational learning on chimpanzee tool construction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *276*, 3377-3383.

Prior, H., Schwarz, A. et Güntürkün, O. (2008). Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS biology*, *6*, e202.

Proffitt, D. R., Stefanucci, J., Banton, T. et Epstein, W. (2003). The role of effort in perceiving distance. *Psychological Science*, *14*, 106-112.

Proffitt, T., Luncz, L. V., Falótico, T., Ottoni, E. B., de la Torre, I. et Haslam, M. (2016). Wild monkeys flake stone tools. *Nature*, *539*, 85-88.

Pruetz, J. D. et Bertolani, P. (2007). Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Current Biology*, *17*, 412-417.

Pryke, S. R. et Andersson, S. (2008). Female preferences for long tails constrained by species recognition in short-tailed red bishops. *Behavioral Ecology*, *19*, 1116-1121.

Prytherch, R. (1980). Squacco Heron possibly using insects as bait. *British Birds*, *73*, 183-184.

Raby, C. R. et Clayton, N. S. (2009). Prospective cognition in animals. *Behavioural Processes*, *80*, 314-324.

Ragusa-Netto, J. (2006). Abundance and frugivory of the Toco toucan (Ramphastos toco) in a gallery forest in Brazil's southern Pantanal. *Brazilian Journal of Biology*, *142*, 66-133.

Raihani, N. J. et Ridley, A. R. (2008). Experimental evidence for teaching in wild pied babblers. *Animal Behaviour*, *75*, 1-11.

Rajchard, J. (2008). Exogenous chemical substances in bird perception: a review. *Veterinarni Medicina*, *53*, 412-419.

Rand, A. L. (1954). Social feeding behavior in birds. *Fieldiana Zoology, 36*, 1-71.

Raveling, D. G. (1979). Traditional use of migration and winter roost sites by Canada Geese. *The Journal of Wildlife Management*, *43*, 229-235.

Reader, S. M., Hager, Y. et Laland, K. N. (2011). The evolution of primate general and cultural intelligence. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 366, 1017-1027.

Reader, S. M. et Laland, K. N. (2001). Primate innovation: sex, age and social rank differences. *International Journal of Primatology*, *22*, 787-805.

Reader, S. M. et Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*, 4436-4441.

Reader, S. M. et Lefebvre, L. (2001). Social learning and sociality. *Behavioral and brain sciences*, *24*, 353-355.

Reed, J. E., McCleery, R. A., Silvy, N. J., Smeins, F. E. et Brightsmith, D. J. (2014). Monk parakeet nest-site selection of electric utility structures in Texas. *Landscape and Urban Planning*, *129*, 65-72.

Reid, J. B. (1982). Tool-use by a rook (*Corvus frugilegus*), and its causation. *Animal Behaviour*, *30*, 1212-1216.

Ricklefs, R. E. (2004). The cognitive face of avian life histories: the 2003 Margaret Morse Nice Lecture. *The Wilson Bulletin*, *116*, 119-133.

Riehl, C. (2001). Black-crowned night heron fishes with bait. *Waterbirds*, *24*, 285-286.

Roberts, G. J. (1982). Apparent baiting behaviour by a black kite. *Emu*, *82*, 53-54.

Robinson, S. K. (1994). Use of bait and lures by green-backed herons in Amazonian Peru. *The Wilson Bulletin*, *106*, 567-569.

Roche, J. P. (1996). The use of a rock by an Osprey in an agonistic encounter. *Journal of Raptor Research*, *30*, 42-43.

Roelofs, Y. C. (2010). Tool use in birds: an overview of reported cases, ontogeny and underlying cognitive capacities (Thèse de doctorat). University of Groningen.

Rosati, A. G. (2017). Foraging Cognition: Reviving the Ecological Intelligence Hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, *1695*, 1-12.

Russon, A. E. (2006). Acquisition of complex foraging skills in juvenile and adolescent orangutans (*Pongo pygmaeus*): developmental influences. *Aquatic Mammals*, *32*, 500-510.

Rutz, C., Bluff, L. A., Reed, N., Troscianko, J., Newton, J., Inger, R., … Bearhop, S. (2010). The ecological significance of tool use in New Caledonian crows. *Science*, *329*, 1523-1526.

Rutz, C. et St Clair, J. J. (2012). The evolutionary origins and ecological context of tool use in New Caledonian crows. *Behavioural Processes*, *89*, 153-165.

Rutz, C., Klump, B. C., Komarczyk, L., Leighton, R., Kramer, J., Wischnewski, S., … Masuda, B. (2016). Discovery of species-wide tool use in the Hawaiian crow. *Nature, 537*, 403-407.

Saino, N., Fasola, M. et Waiyakp, E. (1995). Do white pelicans Pelecanus onocrotalus benefit from foraging in flocks using synchronous feeding?. *Ibis*, *137*, 227-230.

Savage, C. S. (1995). *Bird brains: the intelligence of crows, ravens, magpies, and jays*. San Francisco: Sierra Club Books.

Sazima, I. et D'Angelo, G. B. (2016). Dangerous traps: Anhingas mistake anthropogenic debris for prey fish at an urban site in South-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, *23*, 380-384.

Schiller, P. H. (1951). Figural preferences in the drawings of a chimpanzee. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *44*, 101.

Schlosser, G. et Wagner, G. P. (2004). Modularity in development and evolution. University of Chicago Press.

Schneider, L., Serbena, A. L. et Guedes, N. M. (2002). Manipulação de frutos de acuri e bocaiúva por araras-azuis no Pantanal Sul. In Encontro Anual de Etologia, XX, Resumos, Natal-RN, p.378.

Schuck-Paim, C., Borsari, A. et Ottoni, E. B. (2009). Means to an end: Neotropical parrots manage to pull strings to meet their goals. *Animal Cognition*, *12*, 287.

Seed, A. et Byrne, R., (2010). Animal tool-use. *Current Biology, 20,* R1032-1039.

Seed, A. M., Clayton, N. S. et Emery, N. J. (2007). Post-conflict third-party affiliation in rooks, Corvus frugilegus. *Current Biology*, *17*, 152-158.

Seed, A., Seddon, E., Greene, B., & Call, J. (2012). Chimpanzee 'folk physics': bringing failures into focus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*, 2743-2752.

Seed, A. M., Tebbich, S., Emery, N. J. et Clayton, N. S. (2006). Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, *16*, 697-701.

Seibt, U. et Wickler, W. (2006). Individuality in problem solving: string pulling in two Carduelis species (Aves: Passeriformes). *Ethology, 112,* 493-502

Shah, P., Happé, F., Sowden, S., Cook, R. et Bird, G. (2015). Orienting toward face- like Stimuli in early childhood. *Child Development, 86*, 1693-700.

Shaw, R. C., Boogert, N. J., Clayton, N. S. et Burns, K. C. (2015). Wild psychometrics: evidence for 'general'cognitive performance in wild New Zealand robins, Petroica longipes. *Animal Behaviour*, *109*, 101-111.

Sherry, D. F. et Galef Jr, B. G. (1990). Social learning without imitation: more about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour*, *40*, 987-989.

Sherry, D. F. (2006). Neuroecology. *Annual Review of Psychology, 57*, 167-197.

Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, *61*, 277-286.

Shettleworth, S. J. (2012a). Darwin, Tinbergen, and the evolution of comparative cognition. In: The Oxford handbook of comparative evolutionary psychology, ed. J. Vonk & T. K. Shackelford, pp. 529-46. Oxford University Press.

Shettleworth, S. J. (2012b). Modularity, comparative cognition and human uniqueness. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *367*, 2794-2802.

Shumaker, R. W., Walkup, K. R. et Beck, B. B. (2011). Animal Tool Behavior. Baltimore: JHU Press.

Silk J. B., Alberts S. C., Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science,* 302 :1231-1234.

Silk, J. B., Alberts, S. C. et Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, *67*, 573-582.

Silva, F. J., Page, D. M. et Silva, K. M. (2005). Methodological-conceptual problems in the study of chimpanzees' folk physics: how studies with adult humans can help. *Learning & behavior*, *33*, 47-58.

Simmons, K. E. L. (1966). Anting and the problem of self‐stimulation. *Journal of Zoology*, *149*, 145-162.

Sinclair, J. C. (1984). Baiting behaviour in a captive Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Cormorant*, *12*, 105-106.

Siroki, Z. (1974). Gelungene Zucht des Napoleonwebers. *Gef. Freund*, 21, 71-73.

Sisson, R. F. (1974). Aha! It really works. *National Geographic*, *145*, 142-147.

Skutch, A.F. (1958). Roosting and nesting of araçari toucans. *The Condor*, *60*, 201-219.

Skutch, A. F. (1996). *The minds of birds*. College Station: Texas A & M University Press.

Skutch, A.F. (1971). Life history of the keel-billed toucan. *Auk*, *88*, 381-424.

Slagsvold, T. et Wiebe, K. L. (2007). Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *274*, 19-23.

Slagsvold, T. et Wiebe, K. L. (2011). Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *366*, 969-977.

Smith, G. (1970). Tool-using by birds. *Avicultural magazine, 76*, 171.

Smith, G. (1971). Tool-using by birds. *Avicultural magazine, 77*, 47-48.

Smith, M. D. et Conway, C. J. (2007). Use of mammal manure by nesting burrowing owls: a test of four functional hypotheses. *Animal Behaviour*, *73*, 65-73.

Smolker, R. A., Richards, A. F., Connor, R. C., Mann, J. et Berggren, P. (1997). Sponge carrying by Indian Ocean bottle-nose dolphins: possible tool use by a delphinid. *Ecology, 103*, 454-465

Soler, J. J., Soler, M. et Martinez, J. G. (1993). Grit ingestion and cereal consumption in five corvid species. *Ardea-Wageningen-*, *81*, 143-143.

Speakman, J. R. et Banks, D. (1998). The function of flight formations in Greylag Geese Anser anser; energy saving or orientation? *Ibis*, *140*, 280-287.

Spence, K. W. (1937). Experimental studies of learning and the higher mental processes in infra-human primates. *Psychological Bulletin*, *34*, 806.

St Amant, R. et Horton, T. E. (2008). Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, *75*, 1199-1208.

Sutherland, W. J. (2006). Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *Journal of Applied Ecology, 43*, 599-616.

Swaddle, J. P., Cathey, M. G., Correll, M. et Hodkinson, B. P. (2005). Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *272*, 1053-1058.

Taylor, A. H., Hunt, G. R., Holzhaider, J. C. et Gray, R. D. (2007). Spontaneous metatool use by New Caledonian crows. *Current Biology*, *17*, 1504-1507.

Taylor, A. H. et Gray, R. D. (2009). Animal cognition: Aesop's fable flies from fiction to

fact. *Current Biology*, *19*, 731-732.

Taylor, A. H., Medina, F. S., Holzhaider, J. C., Hearne, L. J., Hunt, G. R. et Gray, R. D. (2010). An investigation into the cognition behind spontaneous string pulling in New Caledonian crows. *PloS one*, *5*, e9345.

Taylor, A. H., Knaebe, B. et Gray, R. D. (2012). An end to insight? New Caledonian crows can spontaneously solve problems without planning their actions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *279*, 4977-4981.

Taylor, A. H. (2014). Corvid cognition. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, *5*, 361-372.

Team, R. C. (2015). R (Version 3.2.3) [Computer software]. *Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing*.

Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B. et Blomqvist, D. (2001). Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*, 2189-2193.

Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B. et Dvorak, M. (2002). The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters*, *5*, 656-664.

Tebbich, S. et Bshary, R. (2004). Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, Cactospiza pallida. *Animal behaviour*, *67*, 689-697.

Tebbich, S., Seed, A. M., Emery, N. J. et Clayton, N. S. (2007). Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem. *Animal cognition*, *10*, 225-231.

Temerin, L. A. et Cant, J. G. (1983). The evolutionary divergence of Old World monkeys and apes. *The American Naturalist*, *122*, 335-351.

Templeton, J. J., & Giraldeau, L. A. (1996). Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *38*, 105-114.

Templeton, J. J., Kamil, A. C. et Balda, R. P. (1999). Sociality and social learning in two species of corvids: the pinyon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and the Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Comparative Psychology*, *113*, 450.

Thienemann, J. (1933). Der Stieglitz als Sch pfer. *Ornithologische Monatsberichte, 41*, 92-93.

Thornton, A. et McAuliffe, K. (2006). Teaching in wild meerkats. *Science*, *313*, 227-229.

Thorpe, W. H. (1963). Learning and Instinct in Animals (2nd edn.) Methuen.

Thouless, C. R., Fanshawe, J. H., et Bertram, B. C. R. (1989). Egyptian vultures Neophron percnopterus and ostrich Struthio camelus eggs: the origins of stone-throwing behaviour. *Ibis*, *131*, 9-15.

Tomasello, M. et Call, J. (1997). Primate Cognition (Oxford Univ. Press, New York).

Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. et Moll, H. (2005). In search of the uniquely human. *Behavioral and brain sciences*, *28*, 721-727.

Tooby, J. et Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, 19-136.

Treena, F. L., Brian, R. J. et King, T.D. (2011). Nutrient utilization and diet preference of American White Pelicans consuming either a mono or multi-species diet. *Waterbirds, 34,* 218-224.

Triplett, N. (1898). The dynamogenic factors in pacemaking and competition. *The American journal of psychology*, *9*, 507-533.

Troscianko, J., von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C. et Martin, G. R. (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature communications*, *3*, 1110.

Vaesen, K. (2012). The cognitive bases of human tool use. *Behavioral and Brain Sciences*, *35*, 203-218.

van der Post, D. J. et Hogeweg, P. (2009). Cultural inheritance and diversification of diet in variable environments. *Animal Behaviour*, *78*, 155-166.

van Schaik, C. P., Burkart J. M. (2011). Social learning and evolution: the cultural intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 366 : 1008-1016.

van Schaik, C. P., Deaner, R. O. et Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, *36*, 719-741.

van Schaik, C., Graber, S., Schuppli, C., & Burkart, J. (2017). The ecology of social learning in animals and its link with intelligence. *The Spanish journal of psychology*, *19*.

van Schaik, C. P., Isler, K. et Burkart, J. M. (2012). Explaining brain size variation: From social to cultural brain. *Trends in Cognitive Sciences, 16*, 277–84.

Vander Wall, S. B. (1982). An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behaviour*, *30*, 84-94.

Veselovsky, Z. (1970). Zur Ethologie der Hühnergans (*Cereopsis novaehollandiae*

Lath.). *Ethology*, *27*, 915-945.

Visalberghi, E. et Limongelli, L. (1994). Lack of comprehension of cause- effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, *108*, 15-22.

Vygotsky, L. S. (1978). Mind in Society: The Development of Higher Psychological Processes (Harvard Univ. Press, Cambridge, MA).

Walsh, J. F., Grunewald, J. et Grunewald, B. (1985). Green-backed herons (*Butorides striatus*) possibly using a lure and using apparent bait. *Journal of Ornithology*, *126*, 439-442.

Walsh, P. T., Hansell, M., Borello, W. D. et Healy, S. D. (2010). Repeatability of nest morphology in African weaver birds. *Biology Letters*, *6*, 149-151.

Walsh, P. T., Hansell, M., Borello, W. D. et Healy, S. D. (2011). Individuality in nest building: do southern masked weaver (Ploceus velatus) males vary in their nest-building behaviour?. *Behavioural processes*, *88*, 1-6.

Wascher, C. A. et Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS One*, *8*, e56885.

Ward, P., & Zahavi, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis*, *115*, 517-534.

Watts, D. P. et Mitani, J. C. (2001). Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour*, *138*, 299-327.

Webster, M. M. et Laland, K. N. (2008). Social learning strategies and predation risk: minnows copy only when using private information would be costly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *275*, 2869-2876.

Weimerskirch, H., Martin, J., Clerquin, Y., Alexandre, P. et Jiraskova, S. (2001). Energy saving in flight formation. *Nature*, *413*, 697-698.

Weir, A. A., Chappell, J. et Kacelnik, A. (2002). Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, *297*, 981-981.

Weldon, P. J. (2004). Defensive anointing: extended chemical phenotype and unorthodox ecology. *Chemoecology*, *14*, 1-4.

Werdenich, D. et Huber, L. (2006). A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*, *71*, 855-863.

Whitaker, L. M. (1957). A resume of anting, with particular reference to a captive orchard oriole. *The Wilson Bulletin*, 194-262.

Whiten, A. et Byrne, R. W. (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and brain sciences*, *11*, 233-244.

Whiten, A. et Byrne, R. W. (1997). Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations. Cambridge: Cambridge University Press.

Whitt, E., Douglas, M., Osthaus, B. et Hocking, I. (2009). Domestic cats (Felis catus) do not show causal understanding in a string-pulling task. *Animal cognition*, *12*, 739-743.

Widdig, A., Streich, W. J. et Tembrock, G. (2000). Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *American Journal of Primatology*, *50*, 37-51.

Wilkinson, A., Kuenstner, K., Mueller, J., & Huber, L. (2010). Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology letters*, *6*, 614-616.

Williams, J. M., Pusey, A. E., Carlis, J. V., Farm, B. P. et Goodall, J. (2002). Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. *Animal Behaviour*, *63*, 347-360.

Wimpenny, J. H., Weir, A. A. et Kacelnik, A. (2011). New Caledonian crows use tools for non-foraging activities. *Animal cognition*, *14*, 459-464.

Winterbottom, J. M. (1971). Priest's eggs of southern African birds. Winchester Press, Johannesburg.

Wirtz, P. et Kacher, II. (1983). *Pelecanus onocrotalus* (*Pelecanidae*) - Kooperativer Fischfang. Film E 2783, *Publikationen Zu Wissenschaftlichen Filmen, Sektion Biologie, 10*, 1-6.

Wirtz, P. (1986). Cooperative prey capture in the great white pelican (*Pelecanus onocrotalus*) at Lake Nakuru, Kenya. *Zoologische Jahrbucher. Abteilung fur Systematic Okologie und Geographie der Tiere. Jena*, *113*, 37-43.

Witt, J. K. et Proffitt, D. R. (2008). Action-specific influences on distance perception: a role for motor simulation. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, *34*, 1479-1492.

Wood, P. (1986). Fishing green backed heron. *Bokmakierie*, *38*, 105.

Wrangham, R. W. (2000). Why are male chimpanzees more gregarious than mothers? A scramble competition hypothesis. *Primate males: causes and consequences of variation in group composition. Cambridge University Press, Cambridge*, 248-258.

Yagi, B. (1964). Solutions of patterned string problems by Japanese monkeys (*Macaca fuscata Yakui*). The Annual of Animal Psychology, 14, 73-81.

Yamakoshi, G. (2008). Ecology of tool use in wild chimpanzees: toward reconstruction of

early hominid evolution. In *Primate origins of human cognition and behavior* (pp. 537-556). Springer, Tokyo.

Yeargan, K. V. (1988). Ecology of a bolas spider, Mastophora hutchinsoni: phenology, hunting tactics, and evidence for aggressive chemical mimicry. *Oecologia*, *74*, 524-530.

Yerkes, R.M. (1927). The mind of a gorilla. *Genetic Psychology Monographs*, *2*, 1-193.

Zabel, C. J., Glickman, S. E. et Frank, L. G. (1992). Coalition formation in a colony of prepubertal spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). Coalitions and alliances in humans and other animals, 113-135.

Zajonc, R. B. (1965). Social facilitation. *Science*, *149*, 269-274.

Zentall, T. R. (1996). An analysis of imitative learning in animals. *Social learning in animals: The roots of culture*, 221-243.

Zentall, T. R. (2004). Action imitation in birds. *Learning & Behavior*, *32*, 15-23.

Zuberbühler, K. et Byrne, R. W. (2006). Social cognition. *Current Biology*, *16*, R786-R790.

ANNEXES

SCIENTIFIC REPORTS

From the Age of 5 Humans Decide Economically, Whereas Crows Exhibit Individual Preferences

Samara Danel[1,3,*], François Osiurak[1,2,+], and Auguste Marie Philippa von Bayern[3,4,+]

[1]Laboratory for the Study of Cognitive Mechanisms, University of Lyon, Bron Rhône-Alpes 69500, France.

[2]University Institute of France, Paris Ile-de-France 75005, France.

[3]Max-Planck-Institute for Ornithology, 82319 Seewiesen, Germany.

[4]Department of Zoology, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, UK.

*Correspondence to: samara.danel@gmail.com

[+]These authors contributed equally to this work and share the last authorship

Abstract

Human societies greatly depend on tools, which spare us considerable time and effort. Humans might have evolved a bias to employ tools, using them even when they are unnecessary. This study aimed to investigate whether adult humans and a distantly related habitually tool-using vertebrate species, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*), use tools depending on their necessity. In addition, children aged 3 to 5 years were examined to investigate the developmental pattern. The task involved choosing between using a body part (i.e. crows: beak; humans: hand) or a tool for retrieving a reward from a box. All subjects were tested in two conditions. In the Body+/Tool- condition, using the body was more efficient than using the tool, and conversely in the Body-/Tool+ condition. Our results suggest that the capacity to employ tools economically develops late in humans. Crows, however, failed to choose economically. At the individual level, some subjects exhibited striking individual preferences for either using a tool or their beak throughout the task. Whether such biases depend on individual experience or whether they are genetically determined remains to be investigated. Our findings provide new insights about tool use and its cognitive implementation in two outstanding tool-using taxa.

Introduction

How could humans do without tools? From the small hunter-gatherer communities to the bewilderingly complex industrialized western societies, tools are found everywhere. The assumed link between tool use and the evolution of the human brain has spurred research into the cognitive abilities associated with tool use[1-4].

For instance, studies involving patients with neuropsychological syndromes (e.g. apraxia: a disorder of learned gestures, in the absence of sensory or motor deficits[5]) have significantly contributed to a better understanding of human tool-related cognition[6-8]. We know now that some human tool-use activities involve a diverse set of cognitive capacities, such as semantic reasoning, working memory, simulation-based decision-making, or technical reasoning[9-11].

Over the last decades, research in experimental psychology has suggested that tools also implicitly affect the way we perceive the world[12]. These studies are based on earlier findings that human spatial perception is influenced by locomotor effort[13,14], and report that a similar pattern is found in a tool-related context. For example, adult humans perceive a distant target closer when they intend to reach it with a tool rather than with the hand, and this also occurs when the subject passively observes a tool-use action made by another individual[15,16]. The emergence of this underestimation is most probably tightly linked to the prepotent role of tool use throughout human evolution[17,18].

A similar finding is observed when humans have to decide when to use a tool. Tool use is not always more efficient than using one's hands, but our dependency on tools as well as their abundant availability might have progressively biased the way we perceive the benefits, but also the costs associated with tool use. A recent study explored this question, by investigating how adult humans estimate the costs and the benefits of tools in motor tasks[19]. Subjects had to move different quantities of objects by hand (2 at a time) or with a tool (4 at a time). The tool was out-of-reach, so the participants had to fetch it first before moving the objects. Interestingly, humans tended to perceive tool actions as less costly than they actually were. More importantly, when using the hand was slightly more beneficial than using the tool, subjects preferred to use a tool to solve the task. These results suggest that adult humans do not always behave economically when using a tool. Rather, they seem to have developed a tendency to overestimate the benefits conferred by tool use probably through social and asocial learning, but possibly also including some genetic factors. This propensity, however, gets masked the more conspicuous the difference in terms of time and effort between using the tool and using the hand becomes[19]. In this case, subjects rather tend to minimize the effort required for accomplishing the task, a phenomenon known as the principle of least-effort[20].

Whether children have similar biases and how differently aged children perceive the costs/benefits of tools has not been investigated. Although, by the age of 2, children are proficient tool users[11] there are still few studies on tool use in children and the developmental trajectories remain poorly investigated[21-27]. It is known that from at least 18 months children start manipulating and using a wide range of tools, and that they learn how tools work by watching others[28]. However, whether they

understand the benefits a functional tool confers or whether other motivations drive their interactions with tools remains unexplored. So far, the only related experiment in the field confronted preschool and primary school children with a task where they could choose between getting a reward either by pushing a lever, or by grasping it directly from a container[29]. In this study, 4-year-olds chose to push the lever significantly more than to use their hands to get the reward. Pushing a lever does not meet the criteria of tool use strictly speaking[30]. However, it serves as indirect evidence that by the age of 4, children may either lack the ability to estimate the benefits provided by tool use accurately or they might be biased to interact with tools.

Similarly, it is not known how tool-using animals judge the pay-offs of tool use accurately, or what other processes may drive their tool use. The New Caledonian crow, a species belonging to the large-brained and cognitively very advanced corvid family[31], is one of the two avian species known to use stick tools habitually to extract woodboring beetle larvae in the wild (together with the Galapagos woodpecker finch *Cactospiza pallida*)[32,33]. It is also the only avian species that manufactures and uses several types of tools (from non-hooked stick-type tools e.g., bamboo stems, tree twigs or fern stolons, to various kind of hooked tools e.g., sticks or stepped-cut *Pandanus* spp. leaves[34,35]) for different purposes, such as food extraction and information gathering[36]. This includes the arguably most complex tool manufacture technique described in animals, which potentially may have arisen through cumulative cultural processes[37], although the latter remains debated[38]. This species therefore represents a relevant biological model for investigating the factors behind technological evolution in hominins[39]. Other than New Caledonian crows, only humans and a few non-human primate species have shown diversity in their tool types[40,41]. Given these functional similarities, it is of particular interest to find out how proficient New Caledonian crows are at judging the costs/benefits afforded by tool use, and whether we share similar psychological tendencies biasing them into using tools frequently.

The goal of this study was therefore to investigate how (un)economic decision making in the context of tool use develops in humans, and, second, how it is expressed in a phylogenetically distant tool-using taxon.

Fifteen adult humans, 19 3-year olds, 9 4-year-olds and 22 5-year-olds as well as 8 New Caledonian crows participated in this study. All subjects were confronted with 2 opposite conditions in which they had to choose between either using a body part (i.e. beak: crows; hand: humans) or a tool to access a reward in a box. In the Body-/Tool+ condition, using the tool was more efficient than using the body. In the Body+/tool- condition, however, using the body was more efficient than using the tool (Figure 1). In this context, we define behaving economically (in terms of time and effort) as using the tool in the Body-/Tool+ condition and the body in the Body+/Tool- condition. The crows were also confronted with additional tests (i.e. a transfer task and a novel object exploration task) to assess whether potential individual behavioural preferences for using the beak or the tool persisted in other

contexts. This experiment is the first at aiming to evaluate the estimation of costs/benefits associated with tools in adult humans, human children and a non-hominid tool-user.

Figure 1.

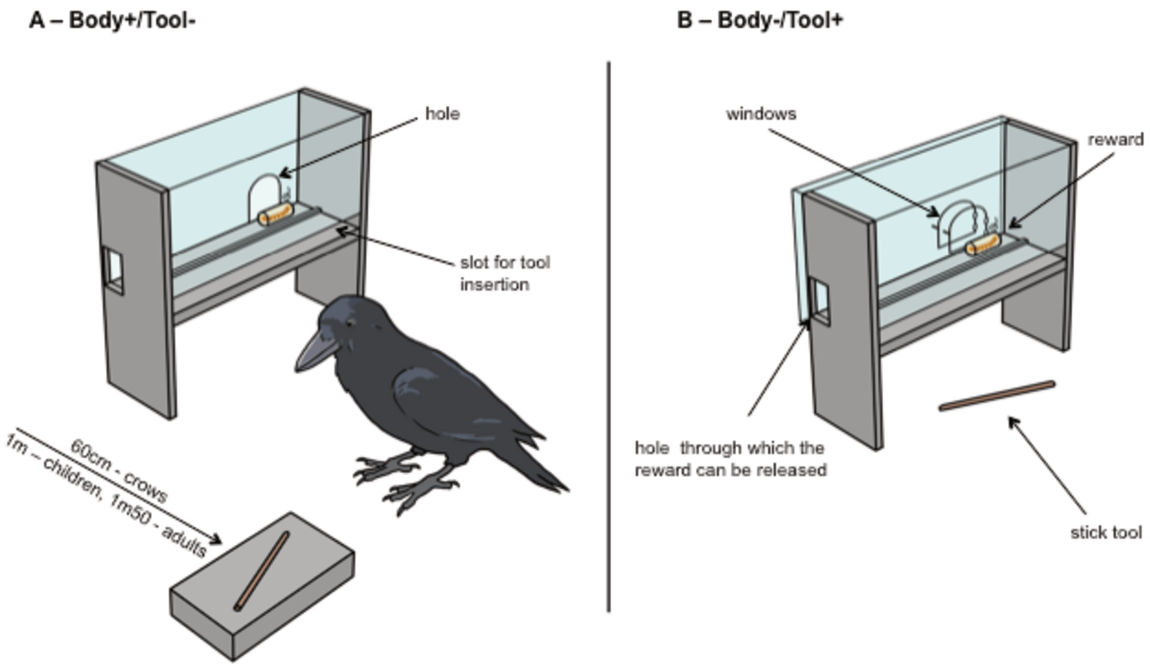

Figure 1. Schematic representation of the test boxes used in the two conditions in New Caledonian crows, 3- to 5-year-olds and adult humans. Drawing courtesy of Nicolas Brachet.
(**A**) Body+/Tool- condition, where using the hand/beak was quicker than using the tool. The subjects had to choose between either directly taking the reward with their hand/beak out of the hole in the box, or fetching the stick in order to slide the reward out along the track towards the little side on the left. The stick was presented on a wooden platform, and was placed at a distance from the box (crows: 60cm, children: 1m, adult humans: 1m50).
(**B**) Body-/Tool+ condition, where using the tool was quicker than using the hand/beak. The subjects had to choose between either opening two windows successively in order to take the reward with their hand/beak, or using the stick located just in front of the box to slide the reward out of the box.

Results

Humans

Adult humans used tools significantly more than their hand when they provided an advantage in the Body-/Tool+ condition (Wilcoxon paired *T*-test: $Z = 2.34$, $p < .02$), and conversely less in the Body+/Tool- condition (Wilcoxon paired *T*-test: $Z = 2.70$, $p < .01$; Figure 2). This pattern resulted in no preference when both conditions were gathered together (Wilcoxon paired *T*-test: $Z = 0.44$, $p > .05$). The same held true for 5-year-olds (Wilcoxon paired *T*-tests: Body-/Tool+: $Z = 3.91$, $p < .001$; Body+/Tool-: $Z = 3.47$, $p < .001$; Both: $Z = 0.12$, $p > .05$; Figure 2). However, no significant difference was found in 4-year-olds in the Body-/Tool+ condition (Wilcoxon paired *T*-tests: $Z = 1.4$, $p > .05$; Body+/Tool-: $Z = 2.80$, $p < .01$; Both: $Z = 2.24$, $p < .01$; Figure 2), and in 3-year-olds in neither condition (Wilcoxon paired *T*-tests: Body-/Tool+: $Z = 1$, $p > .05$; Body+/Tool-: $Z = 1.11$, $p > .05$; Both: $Z = 0.17$, $p > .05$; Figure 2).

Figure 2

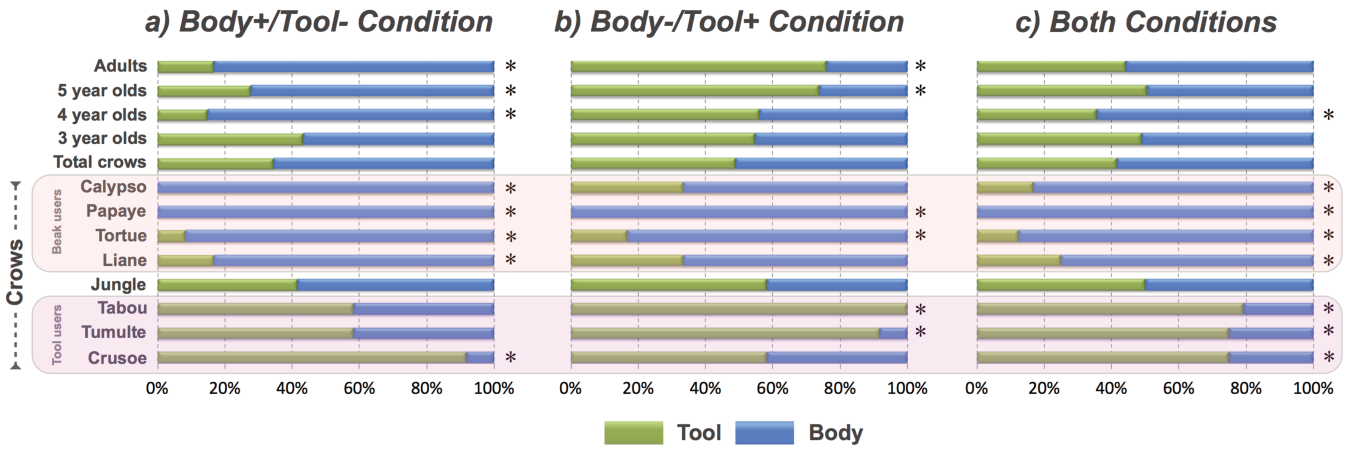

Figure 2. Distribution of the choices made for the tool versus the hand/beak by adult humans, children of the 3 different age groups and the crows during the test phase. The performance of each group is represented for the Body+/Tool- condition, the Body-/Tool+ condition, and both conditions respectively. For the crows, individual preferences for either the tool or the beak in each condition in the test phase are reported additionally. Labels 'beak users' and 'tool users' represent the subjects that have shown a significant preference for using the beak or the tool throughout the test phase, respectively. Wilcoxon and binomial tests were used to assess preference at the group and the individual level. Asterisks (*) denote significance ($p < .05$).

New Caledonian crows

Subjects chose indifferently at the group level, so no significant difference between the two options was detectable in either condition (Wilcoxon paired *T*-test: Body-/Tool+: $Z = 0.21$, $p > .05$; Body+/Tool-: $Z = 1.19$, $p > .05$; Both: $Z < 1.19$, $p > .05$; Figure 2).

Distribution of individual differences in crows and humans

Individual performance (binomial probabilities reported in Figure 2) indicated a substantial variation between crows, which was particularly apparent when optimal decision-making in both conditions was considered together. Regardless of the conditions in the test phase, 4 subjects significantly preferred using their beak (i.e., the so-called 'beak users': Liane, Papaye, Tortue and Calypso), 3 significantly preferred using the tool (i.e., the so-called 'tool users': Tabou, Tumulte, Crusoe), whereas 1 (Jungle) showed no preference. Besides, a significant negative correlation between the proportion of tool preferences in the test phase and the time to reach the reward with the tool in the pre-experience phase was obtained (*rho* = .90, $p < .01$; Figure 3a). Further analyses were conducted in order to examine whether the individual differences observed in crows would also be found in humans. Binomial probabilities were first computed for each subject of each group individually in both conditions (Body+/Tool- and Body-/Tool+). This analysis allowed us to determine whether a subject showed a preference for the Tool, the Body, or no preference. The numbers of subjects with each type of preference for each group are reported in Table 1. Most crows (88% of subjects) showed a preference for either the Tool or the Body while most adults and 3- to 5-year-olds had no preference (78% of subjects). We performed χ^2 analyses, which confirmed this pattern of results ($\chi^2 = 26.21$, $df = 8$, $p < .01$). The cells that most contributed to the χ^2-value were the 3 cells occupied by crows (partial χ^2-value based on these 3 cells: 13.67, that is, 52% of the χ^2-value; note that for $df = 8$, a χ^2-value of 15.51 is significant at $p < .05$).

Figure 3.

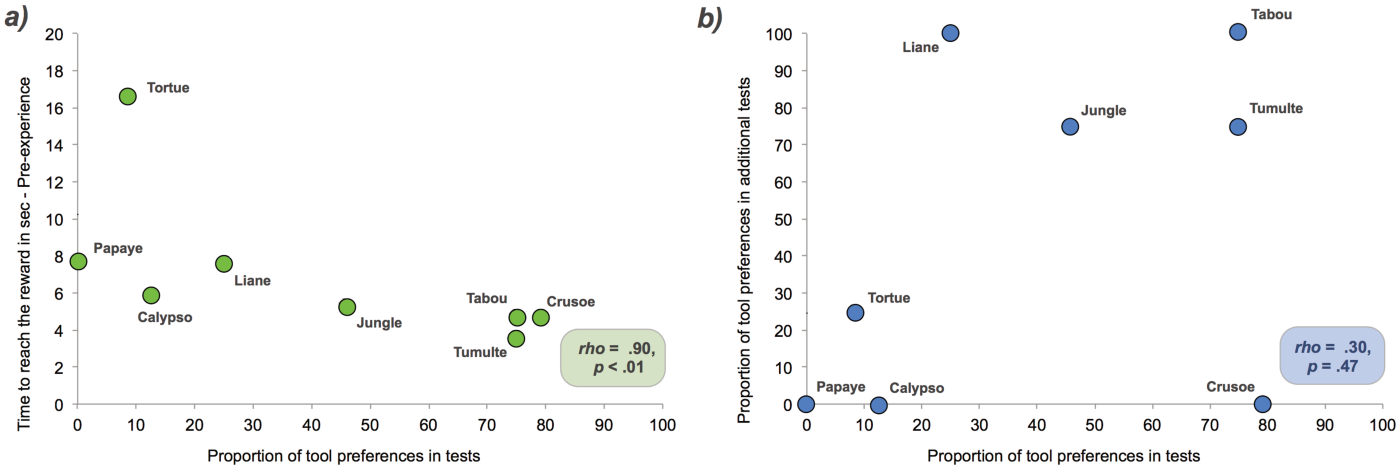

Figure 3. Representation of the crows' individual tool preferences in the test phase, in relation to the pre-experience phase and the additional tests.

Figure Legend 3a. Relation, in seconds, between the time spent to reach the reward with the tool in the pre-experience phase, and the tool preferences in the test phase.

Figure Legend 3b. Relation between the proportion of tool preferences of the total trials for the test phase and for the additional tests. In the test phase, the proportion of the total 24 trials in which the tool was preferred over the beak were collected (total of the Body+/Tool- condition and the Body-/Tool+ condition, maximum = 12 tests in each condition). The proportion of tool preferences in the additional tests was calculated from the 3 trials of the transfer task and the single trial of the novel object exploration task.

Table 1. Distribution of individual differences in adults, children and crows in the test phase (both conditions).

Numbers in bold and italics refer to percentages computed for each group separately. Numbers in brackets are numbers of individuals concerned. Each cell represents the percentage/number of subjects showing a significant preference for either the tool, the body, or neither based on individual binomial tests in both conditions (Body+/Tool- and Body-/Tool+).

	Preference		
	Tool	Neither	Body
Adults	***20*** (n = 3)	***53*** (n = 8)	***27*** (n = 4)
5-year-olds	***0*** (n = 0)	***100*** (n = 22)	***0*** (n = 0)
4-year-olds	***0*** (n = 0)	***78*** (n = 7)	***22*** (n = 2)
3-year-olds	***10*** (n = 2)	***74*** (n = 14)	***16*** (n = 3)
Crows	***38*** (n = 3)	***12*** (n = 1)	***50*** (n = 4)

Additional tests for the crows

We checked if the individual preferences for using the beak or a tool persisted in additional tests (see Supplementary Information). Four data points were collected: the performance in the 3 trials of the transfer task and the performance in the single trial of the novel object exploration task. Four out of the 7 crows that showed a significant preference towards one option in the test phase (Tool users: Tumulte and Tabou; Beak users: Papaye and Calypso) persisted in using this option in additional tests, so only a weak pattern was discernible. We computed Spearman rank order correlations appropriate for small samples. No significant correlation between the proportion of tool preferences in the test phase and those in the additional tests was found (rho = .30, p = .47; Figure 3b).

Discussion

Whereas adult humans may exhibit a tendency to overestimate the benefits conferred by tools[19], the cost/benefit difference in terms of time and effort seemed to have been clearly perceivable for adult humans in our task. They accurately weighed up between the two options and decided for the less costly/more beneficial one irrespective of whether it involved tool use or use of their hand (Figure 2). The pattern was mirrored by the 5-year-olds. Like the adults, they appeared to perceive the differences in costs/benefits between the two options and decided accurately for the most economic option, using hands or tools flexibly depending on what was less costly (Figure 2). They also seemed aware of the functionality the tools conferred, and employed them in a goal-directed manner[42,43].

However, a strong developmental effect became apparent in the younger age groups (Figure 2). The 3- to 4-year-olds did not behave economically nor did they show any bias for using tools, irrespective of whether they provided a benefit or not. In fact, most chose randomly by showing no preference for using either the tool or the hand, and irrespective of the condition (Table 1).

A pre-requisite for understanding the developmental effect in this study, i.e., the failure of the younger children to employ tools optimally, is a more precise picture of what cognitive abilities underpin the economic decision making of the adults and possibly also the 5-year-olds in the first place. How do they weigh up between the two options? Do they mentally represent the time and effort associated with both possible actions?

One possibility is that younger children may lack the cognitive skills necessary for judging the cost of different motor actions in terms of time and/or effort properly in order to make economic decisions. Alternatively, younger children may struggle with the task because the cost difference in terms of time and effort between the two options is still not sufficiently pronounced for them to perceive it. For example, it is possible that younger children' perception of time might still be very crude, so that they may only differentiate between extremely high-contrast durations. It seems unlikely, however, that time perception is the factor constraining the performance of the 3- to 4-year-olds. There is experimental evidence that children can judge time from an early age[44-47] (although this ability can be considerably constrained by limits in their span of attention, thus the latter could be a confounding factor)[48]. The sensitivity to duration, however, increases with age[49], which may explain why the ability to decide economically whether to use a tool seems to emerge only at the age of 5. A better understanding of the representation of temporal events in children and its ontogeny is required before this question can be resolved.

On the other hand, the ability to perceive effort precisely is influenced by age and cognitive development in humans[50]. Interestingly, this capacity is emerging at the age of 5[51]. This suggests that effort perception may represent a constraining factor in 3- to 4-year-olds preventing them from being able to choose economically, and it could be explained by the lack of physical experience of this age group[52]. Consequently, time and effort perception clearly could have been sufficient guiding principles in the decision making process in both adult humans and 5-year-olds.

Another dimension that needs to be considered regards the social nature of the task. It is a possibility that the difference seen between 5-year-olds and younger age groups is explained by the more developed social skills of the older children and their capacity to represent others' intentions[53]. Particularly given that the testing took place within the usual formal educational setting and in the presence of an experimenter, the older children may have tried to understand the experimenter's goal so as to meet her expectations, acting economically as a result. In contrast, younger children would not be sensitive to the 'intended' context of the task and might have failed to behave economically for this reason rather than because of a lack of other skills. In order to verify this, the experiment would have to be repeated without the presence of an adult experimenter, which is practically difficult when testing children of this age range.

Evidence from adult humans suggests that they are capable of anticipating the effort associated with their actions[12], but without necessarily construing an objective representation of the physical world. For instance, people who are physically fatigued, of poor health or encumbered (e.g., wearing a heavy backpack), overestimate distances and the slants of hills[13,14]. Interestingly in this respect, people may also perceive targets as to be reached easier when using or anticipating the use of a tool rather than the hand[16].

However, as discussed above, the overestimation of the benefits provided by tools as reported by Osiurak et al. (2014) did not occur in adults, nor did we find it in 5-year-olds, maybe because the cost difference between the two options was sufficiently pronounced. In Osiurak et al.'s (2014) study, the conditions appeared less contrasted in terms of time and effort, making it more difficult to perceive that one option was more costly than the other. This might have revealed an existing bias for using tools, which would not have become apparent in more contrasted situations, such as the present study. Although this more pronounced difference in costs in our study may have been less obvious for the younger age groups, they also clearly seemed to have no bias for tools.

Contrary to the humans, the crows did not show any preference towards the use of either the beak or the tool, irrespective of the condition at the group level, nor did they appear to behave economically at the individual level (as discussed below; Figure 2). The crows' failure could be explained in different ways.

First, they might lack the cognitive skills necessary to make economic decisions in the context of tool use. Deciding which of the two options is more efficient requires assessing the amount of time and effort linked to each of them and weighing up between them. Second, the task also requires some sort of inhibitory control or at the least motor self-control, given that the food and the tool might constitute salient stimuli that the animals may respond to impulsively. It is possible that the crows might not exhibit these skills. However, this seems unlikely considering that New Caledonian crows have been shown to possess remarkable cognitive skills allowing them e.g. to plan an action sequence involving several steps in order to reach a particular goal[54], which arguably also involves reasoning about the most efficient route to solve a given problem in terms of time and effort. They are also good

at inhibiting impulsive motor actions[55] and they should be able to master the temporal dimension of our task as well, given that corvids of the same genus have been shown to be capable of weighing up between different options at different points in time[56].

Another interesting pattern other than economic decision-making became apparent when examining individual performance. Seven out of 8 subjects showed a significant preference towards one option (i.e. the beak users and the tool users) in the test phase, coupled with a substantial inter-individual variability. Interestingly, the individual preference persisted throughout the additional tests for some subjects, suggesting potential personality differences[57] (Figure 3b). A first possibility to explain these individual differences is the degree of shyness or neophobia. Though New Caledonian crows encounter few predators in their natural environment[34,40] they may still show neophobic responses and often use tools if they are scared to touch a novel object directly with their beak[36]. This could bias shyer individuals into using tools even if they convey no economic benefit. Or it could affect older, wild-caught individuals which might be scared by the apparatus, but this was not supported by our results. Three wild-caught subjects actually preferred to use the beak in both conditions of the test phase, and completed the pre-test phase with nearly no neophobic behavior.

Another possibility is that there are individual differences in the propensity to use tools within the population, with some individuals using tools more readily than others. Individual differences in behaviour within a species is common[58,59]. Even if tool use and tool manufacture in New Caledonian crows have been proposed to be species-wide[60], i.e. most populations use tools regularly in the wild, the degree of which each individual does it remains unknown. The reason behind those individual differences remains to be investigated. It may be explained by the individual histories of experience with tools. Individuals with more exposure to tools might have developed improved motor skills and therefore prefer tools. They might have become so efficient in their tool use that using a tool would take them only slightly longer than using their own beak in situations where they could reach food without a tool. Consequently, they would not *perceive* the use of the tool as costly. However, though we found that, in the pre-experience phase of the Body+/Tool- condition, the crows which preferentially and persistently used the tool throughout the test phase and the additional tests (Tabou and Tumulte) seemed more dexterous, spending less time to get the reward than those which used preferentially their beak (Tortue and Papaye) (Figure 3a), these competent tool users still took longer to reach the reward with the tool rather than with their beak. This further suggests that the crows did not seem to decide economically. While this sample is too small to make any firm conclusions, it highlights the significance of studying the development of individual differences within the same species[61]. These latter may originate from multiple factors, ecological, genetic and/or developmental, which might play an important role in determining each individual tool-related history.

In the wild, New Caledonian crows (juveniles as well as adults) invest considerable time and energy when foraging with stick-type tools for larvae. Generally, much practise as well as social and asocial learning[40] is necessary to develop the fine sensorimotor skills and motor control, which make

this foraging technique profitable[34]. Though this behaviour is costly, it is subsequently compensated by the high nutritional value[62] of the prey. In this regard, we need to be cautious when comparing cognitive mechanisms among such distant species. The same task might be perceived very differently by crows and humans and would thus not measure the same, which is a common drawback faced by many comparative studies[63].

In conclusion, our results show that 5-year-olds and adult humans seem able to decide economically in an optional tool use context, i.e. they employed tools depending on their efficiency, while younger children and crows did not.

The crows behaved economically neither at group nor at individual level. Instead, most exhibited striking individual preferences for either the tool or the beak option irrespective of which option was more efficient, and not all of the crows persisted in using their preferred option during additional tests. Further study is necessary to determine the existence of such variation in the wild and to understand to what extent it might be genetically determined. Also, it needs to be studied how such preferences develop in individual crows, by controlling and varying the subjects' tool related experience experimentally. Further follow-up studies are required to investigate whether the tendency of adult humans and 5-year-olds to behave economically persists if they are tested in additional tests comparable to those of the crows. Additionally, further experiments on younger children are necessary to determine how this skill develop, and whether young children would show economical behavior if they are given more experience in the pre-experience phase.

Finally, this study did not aim at finding an all-or-nothing phenomenon, nor to describe a typically human characteristic. The ability to decide economically could represent an adaptive capacity among humans, and we need to consider it according to the function that it serves for each species. Indeed, considering crows' morphological and behavioral features[31], why should they behave economically? These birds live in an environment with few predators and spent a substantial amount of time foraging in their environment as well as interacting with tools. Given their high disposition and motivation to interact with tools in the wild, their failure to respond to this little pronounced difference in costs in terms of time and effort in this very specific task, may not fully reflect their cognitive capacity for economic decision making capacity. This highlights the need of further studies with higher ecological validity and a sharper contrast in costs and benefits between tool and beak use.

Methods

Subjects

- Humans

Fifteen healthy adult subjects with normal or corrected-to-normal vision took part in this study (6 males and 9 females, 100% Caucasians, mean age = 33 years; SD = 9.91 years). Fifty healthy children between 3- to 5-year-olds with normal or corrected-to-normal vision were recruited in this study (96% Caucasian, 2% North African, 2% South African). Children were divided into 3 age groups: 3-year-olds (N = 19, 9 males and 10 females, mean age = 3 years: 7 months, range = 3 years: 1 month - 3 years: 10 months, SD = 2.55 months), 4-year-olds (N = 9, 4 males and 5 females, mean age = 4 years: 10.5 months, range = 4 years - 4 years: 11 months, SD = .75 months) and 5-year-olds (N = 22, 7 males and 15 females, mean age = 5 years: 4 months, range = 5 years: 1 month - 5 years: 7 months, SD = 2.23 months).

- Crows

Eight New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*) participated in this experiment (5 females: Liane, Tortue, Tabou, Tumulte and Calypso and 3 males: Jungle, Papaye and Crusoe). Except for 1 bird (Tumulte), who was momentarily housed alone, subjects were housed together with their mate in outdoor aviaries of the Avian Cognition Research of the University of Oxford, hosted by the Max-Planck-Institute for Ornithology, Seewiesen, Germany (see Supplementary Information). Seven subjects had been wild-caught and had a minimum age of 5 years, and 2 were 1-year-old juveniles (Calypso and Crusoe). This study was approved by the ethics committee of the University of Lyon 2.

Apparatus and Experimental Set up

For each experimental condition (Tool/Body) a test box was used in the experiment that consisted of a clear Perspex cube (10.8 x 15.2 x 6.5 cm) elevated on wooden planks (10.9 cm high) (Figure 1). In the Body+/Tool- condition, the box had a hole of 3.1 cm in diameter at its back, located at 2.3 cm from its left side, through which the reward could be accessed directly with the hand/beak. The box front had a horizontal slot of 13.5 cm length into which the tool could be inserted in order to slide the reward along a horizontal rail track that had an opening at its end. The tool was presented on a wooden support (4 x 11.5 x 8.2 cm) at a predetermined distance from the box (crows: 60cm, children: 1m, human adults: 1m50). In the Body-/Tool+ condition, the reward could only be accessed with the hand/beak if two small windows were opened successively. The first window (5 cm high; 5 cm length) was larger and bigger than the second one (3.2 cm high; 2.9 cm length). For the crows, favored giant mealworms (*Zophobas morio*) were used as well-established motivating rewards[41,62,64-67], which did not form part of the crows' regular food. A little duck figurine (a highly attractive toy previously used in developmental studies on infants below two years of age[11] but that appeared similarly motivating in

older children) and a wrapped fifty euro-note were used as rewards for children and adults, respectively.

Procedure

- Habituation phase

Crows

Prior to the experiment, subjects were habituated to the apparatuses so as to reduce any neophobia as a potential confounding factor. The unbaited boxes and the platform were presented in the indoor enclosures near the food plates for 3 hours continuously.

Children

The apparatuses were placed in the classroom the day before the experiment, so the children were familiarized with the equipment before testing.

- Pre-experience phase

Here, the subjects directly experienced the time and effort costs associated with both options (i.e. the hand/beak and the tool) of each condition (Body+/Tool- and Body-/Tool+), by exposing them to 2 versions of the 2 subsequent test boxes (4 versions in total; Figure S1). From one of these versions of each test box the food could only be obtained by using the hand/beak, whereas from the other version the food could only be obtained by using a tool. The order of the condition was counterbalanced (group 1 started with the Body+/Tool- condition first, whereas group 2 began with the Body-/Tool+ condition).

Crows

All phases took place in the indoor enclosures, which were cleared of all potential tools before each trial. Subjects learned how to retrieve the reward progressively, by trial-and-error learning. In order to pass criterion and move on to the test phase, subjects had to retrieve the reward 8 times in a row (trials of 12 minutes each) from each of the 4 versions, i.e. from the 2 versions of each condition.

Humans

In this phase, upon entering the room, the subjects were instructed: 'You stand still here' (facing the task). The experimenter demonstrated how to get the reward using the Body and the Tool twice respectively, in each condition and in random order. The subject was then asked to get the reward twice with the Body and twice with the Tool in random order. With children, the experimenter attracted the subject's attention by saying in an adapted tone of voice: 'look into the box there is a little duck. But the little duck is stuck. To retrieve it, I can use my hand (demonstration x 2) or the tool (demonstration x 2) (in pseudo-random order). Once the task demonstration was complete, the participant was told: 'now can you show me how did I retrieve the duck with the hand (experience x

2)? And with the tool (experience x 2)?'

- Test Phase

For both of the actual test boxes used in the test phase, the features of the 2 versions of each condition previously used for training in the pre-experience phase were combined (see Supplementary Information). Hence, in contrast to the pre-experience phase, the subjects could now choose freely between either using the hand/beak or the tool. The presentation of the box varied pseudo-randomly.

Crows

All the subjects were tested individually in 24 trials of 8 minutes (12 trials per condition). Typically, 2 trials were conducted per day.

Humans

Testing took place in a calm and isolated room and the apparatus was set up in the centre of a table. Before each trial, subjects were instructed to stand still, facing the task with their arms and hands hanging down. A trial began once the subject raised a hand to solve the task. The subjects were given little breaks of a few minutes between trials, to ensure they continued to be motivated and kept attending to the task. Twenty test trials were realized per subject (i.e. resulting in 10 trials per condition). Each test lasted 5 minutes max. and ended when the subject reached the reward.

- Additional tests for the New Caledonian crows

Transfer task

The apparatus was a modified replication of the multi-access box used by Auersperg et al. (2011)[64]. The reward was located on a pillar in the center of a wooden box, which was opened on the front side, and subjects could either take it directly with the beak or with a tool. Three trials for each subject were conducted and did not exceed 8 minutes each. It was assessed whether the subject used the tool or the beak first.

Novel object exploration task

The object, i.e. a soft toy bee, to which no subject had been confronted previously, was placed on the ground in the centre of the room. All objects except sticks were removed. Four sticks were added around the object. The test finished as soon as the crow touched the object with its beak or with a tool.

References

1. Byrne, R. W. The manual skills and cognition that lie behind hominid tool use in *The evolution of thought: Evolutionary origins of great ape intelligence* (eds. Russon, A.E. & Begun, D.R.) 31-44 (Cambridge University Press, 2004).
2. Gibson, K. R., Gibson, K. R. & Ingold, T. *Tools, language and cognition in human evolution* (Cambridge University Press, 1994).
3. Keller, C. M. & Keller, J. D. Cognition and tool use: The blacksmith at work in *Mind and Language* (ed. Preston, B.) 513-547 (Cambridge University Press, 1996).
4. Vaesen, K. The cognitive bases of human tool use. *Behav. Brain. Sci*. **35**, 1-60 (2012).
5. De Renzi, E. (1989). Apraxia in *Handbook of Neuropsychology* (eds. Boller, F. & Grafman, J.) 245-263 (Elsevier Science Publishers, 1989).
6. Osiurak, F., Jarry, C. & Le Gall, D. Re-examining the gesture of engram hypothesis: New perspectives on apraxia of tool use. *Neuropsychol.* **49**, 299-312 (2011).
7. Osiurak, F. What neuropsychology tells us about human tool use? The four constraints theory (4CT): mechanics, space, time, and effort. *Neuropsychol. Rev*. **24**, 88-115 (2014).
8. Osiurak, F. & Rossetti, Y. Limb apraxia. *Cortex* **93**, 228 (2017).
9. Osiurak, F. & Badets, A. Tool use and affordance: manipulation-based versus reasoning-based approaches. *Psychol. Rev*. **123**, 534-568 (2016).
10. Osiurak, F., Jarry, C. & Le Gall, D. Grasping the affordances, understanding the reasoning: toward a dialectical theory of human tool use. *Psychol. Rev.* **117**, 517-540 (2010).
11. Rat-Fischer, L., O'Regan, J. K. & Fagard, J. The emergence of tool use during the second year of life. *J. Exp. Child Psychol.* **113**, 440-446 (2012).
12. Witt, J.K. & Proffitt, D.R. Action-specific influences on distance perception: a role for motor simulation. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform*. **34**, 1479-1492 (2008).
13. Proffitt, D.R., Stefanucci, J., Banton, T. & Epstein, W. The role of effort in perceiving distance. *Psychol. Sci.* **14**, 409-428 (2003).
14. Bhalla, M. & Proffitt, D.R. Visual-motor recalibration in geographical slant perception. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform*. **25**,1076–1096 (1999).
15. Bloesch, E. K. *et al.* Watch this! Observed tool use affects perceived distance. *Psycho. Bull. Rev.* **19**, 177-183 (2012).
16. Osiurak, F., Morgado, N. & Palluel-Germain, R. Tool use and perceived distance: when unreachable becomes spontaneously reachable. *Exp. Brain Res*. **218**, 331-339 (2012).
17. Gibson, K. R. Tools, language and intelligence: Evolutionary implications. *Man* **26**, 255-264 (1991).
18. Johnson-Frey, S. H. What puts the how in where? Tool use and the divided visual streams hypothesis. *Cortex* **43**, 368–375 (2007).

19. Osiurak, F., Morgado, N., Vallet, G.T., Drot, M. & Palluel-Germain, R. Getting a tool gives wings: overestimation of tool-related benefits in a motor imagery task and a decision task. *Psychol. Res*. **78**, 1-9 (2014).
20. Zipf, G. K. *Human behavior and the principle of least effort: An introduction to human ecology* (Ravenio Books, 2016).
21. Bechtel, S., Jeschonek, S. & Pauen, S. How 24-Month-Olds Form and Transfer Knowledge about Tools: The Role of Perceptual, Functional, Causal, and Feedback Information. *J. Exp. Child Psychol.* **115**, 163-79 (2013).
22. Fragaszy, D., Simpson, K., Cummins-Sebree, S. & Brakke, K. Ontogeny of tool use: how do toddlers use hammers? Dev. Psychobiol. **58**, 759-72 (2016).
23. Gardiner, A. K., Bjorklund, D. F., Greif, M. L. & Gray, S. K. Choosing and using tools: Prior experience and task difficulty influence preschoolers' tool-use strategies. *Cognitive Dev.* **27**, 240-254 (2012).
24. Paulus, M., Hunnius, S. & Bekkering, H. Can 14-to 20-month-old children learn that a tool serves multiple purposes? A developmental study on children's action goal prediction. *Vision Res.* **51**, 955-960 (2011).
25. Petkovic, M., Rat-Fischer, L. & Fagard, J. The emergence of tool use in preterm infants. *Front. Psychol.* **7** (2016).
26. Phillips, B., Seston, R. & Kelemen, D. Learning about tool categories via eavesdropping. *Child Dev.* **83**, 2057-2072 (2012).
27. Reindl, E., Beck, S. R., Apperly, I. A. & Tennie, C. Young children spontaneously invent wild great apes' tool-use behaviours. *Proc. R. Soc. B*. **283**, 20152402 (2016).
28. Beck, S. R., Apperly, I. A., Chappell, J., Guthrie, C. & Cutting, N. Making tools isn't child's play. *Cognition* **119**, 301-306 (2011).
29. Tarte, R. D. Contrafreeloading in humans. *Psychol. Rep.* **3**, 859-866 (1981).
30. Shumaker, R. W., Walkup, K. R. & Beck, B. B. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals* (JHU Press, 2011).
31. Emery, N. J. & Clayton, N. S. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* **306**, 1903-1907 (2004).
32. Bluff, L. A., Troscianko, J., Weir, A. A., Kacelnik, A. & Rutz, C. Tool use by wild New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **277**, 1377-1385 (2010).
33. Tebbich S., Taborsky M., Fessl B. & Dvorak, M. The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecol. Lett*. **5**, 656-664 (2002).
34. Kacelnik, A., Chappell, J., Weir, A. A. S. & Kenward, B. Cognitive adaptations for tool-related behaviour in New Caledonian crows in *Comparative cognition: Experimental explorations of*

animal intelligence (eds. Wasserman, E.A. & Zentall, T.R.) 515-528 (Oxford University Press, 2006).

35. Hunt, G. R. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* **379**, 249 (1996).
36. Wimpenny, J.H., Weir, A.A. & Kacelnik, A. New Caledonian crows use tools for non-foraging activities. *Anim. Cogn*. **14**, 459-464 (2011).
37. Hunt, G. R. & Gray, R. D. Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **270**, 867-874 (2003).
38. Logan, C.J., Breen, A.J., Taylor, A.H., Gray, R.D. & Hoppitt, W. How New Caledonian crows solve novel foraging problems and what it means for cumulative culture. *Learn. Behav*. **44**, 18-28 (2016).
39. Taylor, A. H., Hunt, G. R., Holzhaider, J. C. & Gray, R. D. Spontaneous metatool use by New Caledonian crows. *Curr. Biol.* **17**, 1504-1507 (2007).
40. Rutz, C. & St Clair, J.J.H. The evolutionary origins and ecological context of tool use in New Caledonian crows. *Behav. Process.* **89**, 153-165 (2012).
41. Von Bayern, A.M.P., Heathcote, R.J.P., Rutz, C. & Kacelnik, A. The role of experience in problem solving and innovative tool use in crows. *Curr. Biol*. **19**, 1965-1968 (2009).
42. Casler, K. & Kelemen, D. Young children's rapid learning about artifacts. *Dev. Science* **8**, 472-480 (2005).
43. Deák, G.O. Development of adaptive tool-use in early childhood: sensorimotor, social, and conceptual factors in *Advances in Child Development and Behavior* (ed. Benson, J.B.) 149-181 (Academic press, 2014).
44. Droit-Volet, S., Clément, A. & Wearden, J. Temporal generalization in 3- to 8-year old children. *J. Exp. Child Psychol.* **80**, 271–288 (2001).
45. Droit-Volet, S. & Wearden, J. Speeding up an internal clock in children. Effects of visual flicker on subjective duration. *Q. J. Exp. Psychol.* **55B**, 193-211 (2002).
46. Droit-Volet, S., Clément, A. & Fayol, M. The relationship between timing and counting in young children. *J. Exp. Child Psychol.* **84**, 63-76 (2003).
47. Rattat, A.-C., & Droit-Volet, S. Variability in children's memory for duration. *Behav. Process*. **55**, 81-91 (2001).
48. Droit-Volet, S., Meck, W.H. & Penney, T.B. Sensory modality and time perception in children and adults. *Behav. Process*. **74**, 244-250 (2007).
49. Droit-Volet, S. Alerting attention and time perception in children. *J. Exp. Child Psychol.* **85**, 372-384 (2003).
50. Coquart, J.B.J., Lensel, G. & Garcin, M. Perception de l'effort chez l'enfant et l'adolescent: mesure et intérêts. *Sci. Sports* **24**, 137-145 (2009).
51. Groslambert, A. & Mahon, A.D. Perceived exertion. *Sports med.* **36**, 911-928 (2006).

52. Nystad W, Oseid S, Mellbye EB. Physical education for asthmatic children: the relationship between changes in heart rate, perceived exertion, and motivation for participation in *Children and exercise* (eds. Oseid, S. & Carlsen, K.H.) 369-77 (Human Kinetics, 1989).

53. Wellman, H. M., Cross, D., & Watson, J. Meta‐analysis of theory‐of‐mind development: the truth about false belief. *Child Dev.* **72**, 655-684 (2001).

54. Taylor, A. H., Hunt, G. R., Holzhaider, J. C. & Gray, R. D. Spontaneous metatool use by New Caledonian crows. *Curr. Biol.* **17**, 1504-1507 (2007).

55. Kabadayi, C., Taylor, L. A., von Bayern, A. M. & Osvath, M. Ravens, New Caledonian crows and jackdaws parallel great apes in motor self-regulation despite smaller brains. *R. Soc. Open Sci.* **3**, 160104 (2016).

56. Hillemann, F., Bugnyar, T., Kotrschal, K. & Wascher, C.A.F. Waiting for better, not for more: corvids respond to quality in two delay maintenance tasks. *Anim. Behav*. **90**, 1-10 (2014).

57. Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M. & Groothuis, T. G. Personalities in great tits, Parus major: stability and consistency. *Anim. Behav.* **70**, 795-805 (2005).

58. Wilson, D.S., Clark A.B., Coleman, K. & Dearstyne, T. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol*. **9**, 442-446 (1994).

59. Biondi, L.M., Bó, M.S. & Vassallo, A.I. Inter-individual differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Anim. Cogn*. **13**, 701-710 (2010).

60. Hunt, G.R. & Gray, R.D. Species-wide manufacture of stick-type tools by New Caledonian crows. *Emu*. **4**, 349-353 (2002).

61. Stamps, J. & Groothuis, T.G. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* **85**, 301-325 (2010).

62. Rutz, C. et al. The ecological significance of tool use in New Caledonian crows. *Science* **329**, 1523-1526 (2010).

63. Beck, S. R. Interaction between comparative psychology and cognitive development. *Curr. Opin. Behav. Sci.* **16**, 138-141 (2017).

64. Auersperg, A.M., von Bayern A.M., Gajdon, G.K., Huber, L. & Kacelnik, A. Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS ONE*. **6**, e20231 (2011).

65. Wimpenny, J. H., Weir, A. A., Clayton, L., Rutz, C. & Kacelnik, A. Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian crows. *PLoS One* **4**, e6471 (2009).

66. von Bayern, A. M. & Emery, N. J. Jackdaws respond to human attentional states and communicative cues in different contexts. *Curr. Biol.* **19**, 602-606 (2009).

67. Chappell, J. & Kacelnik, A. Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (Corvus moneduloides). *Anim. Cogn.* **5**, 71-78 (2002).

Acknowledgments

This work was supported by grants from ANR (Agence Nationale pour la Recherche; Project "Cognition and Tool-Use Economy", ECOTOOL, N°ANR-14-CE30-0015-01), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program "Investissements d'Avenir" (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR). We would like to thank the Province Sud of New Caledonia, the Parc Forestier et Zoologique, in Nouméa and Dr. Christian Rutz for their support sourcing and exporting the crows. We also thank the Tierpark Hellabrunn and the Parc Forestier et Zoologique for housing the crows during quarantines. We thank Dr. Gerhard Fries and Dr. Hermann Kempf for veterinary support, Irmgard Neumayr for help with the animal caretaking and Luitpold von Bayern and Ferdinand Lippe for general support maintaining the crows. Samara Danel is very grateful to Lauriane Rat-Fisher for relevant remarks and helping in experiments, to Magdalena Pelayo for helping in the experiments and general support, and to headmasters of preschools as well as parents for allowing us to do this study, to employees of the Bird Park for their participation, and to Nicolas Brachet for drawing Figure 1, Figure S1 and Figure S2.

Author Contributions Statement

SD conceived and designed the experiments, with input from FO and AvB. Performed the experiment: SD. Analysed the data: FO SD. Wrote the article: SD. Contributed reagents/materials/analysis tools: SD FO AvB. Edited the manuscript: SD FO AvB.

Additional Information

The authors have declared that no competing interests exist. These experiments were approved by the Academic Inspector affiliated to the Garreoult and Lyon' district, and was conducted in accordance with the ethical standards of the 1964 Declaration of Helsinki. Informed consent was obtained from both parents and adult humans. The study was conducted in accordance with national and EU legislation and guidelines for animal welfare and research.

Supplementary Information

From the Age of 5 Humans Decide Economically, Whereas Crows Exhibit Individual Preferences

Samara Danel, François Osiurak, and Auguste M.P. von Bayern

Methods

Subjects and Housing conditions

- Crows

Throughout the day, the subjects had *ad libitum* access to fresh water and food which consisted of a variable food mixture composed of minced beef heart, rice, oats, egg, insect mixtures, curd, vegetable oils, vitamins and minerals, as well as soaked cat biscuits, Versele Laga NutriBird® beo-pearls and fresh fruit. Crows were kept in outdoor aviaries (~25 m² each) with associated heated and lit indoor enclosures (~5 m² each). The indoor chambers were kept under a 12h: 12h light regime with Arcadia ® Bird lamps providing the UV spectrum of natural sunlight (see Table S1 for information about the subjects).

- Children

Eight 4-year-olds and 22 5-year-olds were tested at a preschool in Saint-Zacharie, France (N = 30; preschool 1). Nineteen 3-year-olds and one 4-year-old child were tested at a preschool in Villars-les-Dombes, France (N = 20; preschool 2). The experiments were carried out from the 15th of September to the 6th of November 2014 in preschool 1 (Saint Zacharie, France), and from the 1st of March to the 26th of March 2015 in preschool 2 (Villars-les-Dombes, France) (see Table S2 for information about the subjects).

- Adult humans

The experiments were carried out from the 8th to the 17th of March 2015 (see Table S3 for information about the subjects).

Materials

Pre-experience phase. The two versions of each test box (condition A: Body+/Tool: versions 1 & 2; condition B: Body-/Tool+: versions 3 & 4) consisted of a clear Perspex box (10.8 x 15.2 x 6.5 cm) elevated on wooden poles (10.9 cm high) (Figure S1).

Fig. S1.

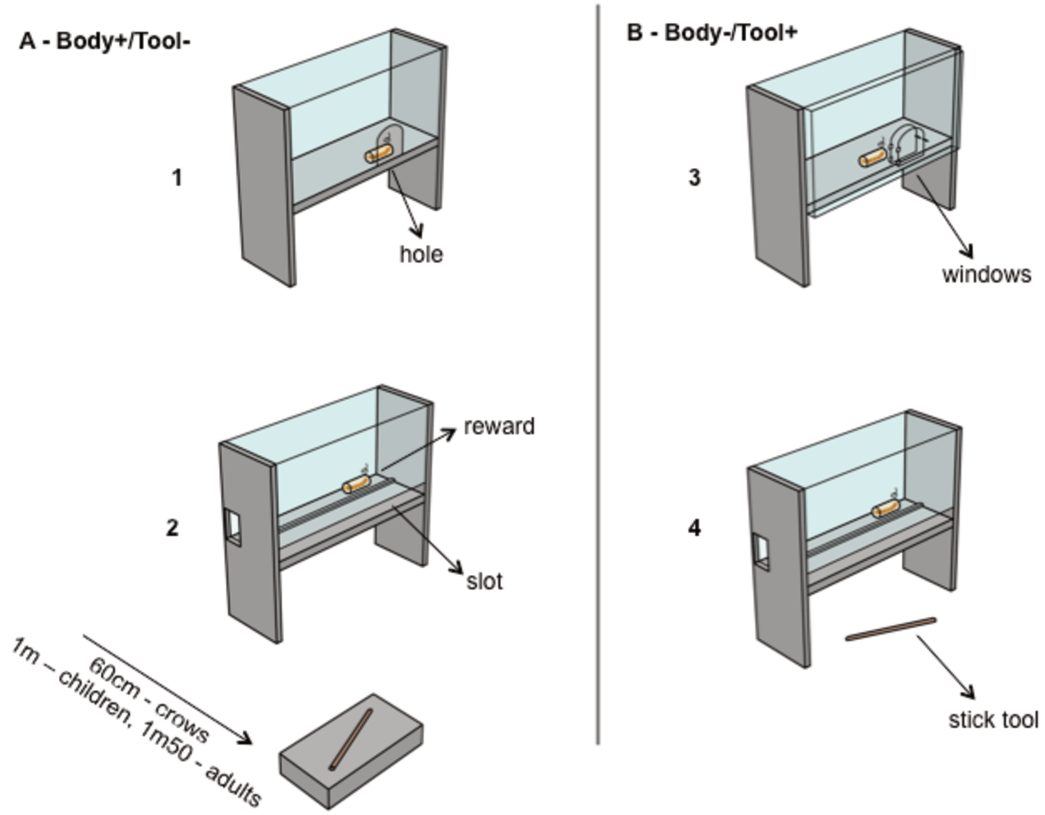

Fig. S1. Schematic representation of the 4 versions of the subsequent test boxes of each condition used in the pre-experience phase with crows. Drawing courtesy of Nicolas Brachet.

Panel A - depicts the Body+/Tool- condition. From the version 1, the reward could only be taken with the hand/beak directly through a hole of 3.1 cm in diameter, which was located at 2.3 cm from the right side of the box. From the version 2, the reward could only be retrieved with the tool i.e., a short stick. It had a horizontal slot along the entire length of the box, into which the tool could be inserted in order to slide the reward along a horizontal rail track at the backside of the box. The rail track had an opening at its end, through which the reward could fall out of the box. The tool was provided on a wooden platform (4 x 11.5 x 8.2cm) away from the box (i.e. crows: 60cm, children: 1m, adult humans: 1m50).

Panel B - represents the Body-/Tool+ condition. From the version 3, the reward could only be retrieved with the hand/beak. It had two small windows, the first one (5 cm high; 5 cm length) was bigger than the second one (3.2 cm high; 2.9 cm length), so they had to be opened consecutively. The

version 4 was identical to version 2, except that the short stick was placed in front of the box rather than at a distance.

Additional tests - the transfer task

The apparatus (i.e. the transfer box) consisted of a wooden box (22 cm high; 12.5 cm length) containing a pillar on which the reward was presented (Figure S2). The pillar's top could be accessed via a big hole located on the box's front side (6 cm high; 3 cm wide). The subject could either take the reward directly with the beak, or push it down out of the box by inserting a tool into the box. The box was placed on the ground in the middle of the room on a wooden platform (29cm x 14.5cm). Usually 4 to 7 sticks (from 8 to 15 cm of length; 2 mm in diameter) were placed around the box.

Fig. S2.

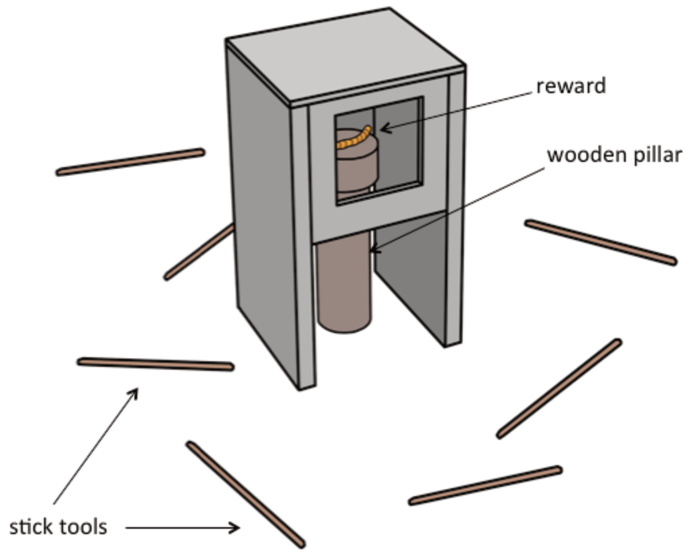

Figure S2. Illustration of the transfer box used during the transfer task of the additional tests. The subjects could either take the reward out of the hole located on the front's box directly with the beak, or take a stick from the ground and use it to push the reward on the floor. Drawing courtesy of Nicolas Brachet.

Experimental Setup and Procedures

- Pre-experience phase

Crows

Prior to testing in each condition, subjects gained pre-experience through exposure to 2 different versions of each subsequent test box (4 versions in total). This ensured that they knew about the time and effort associated with each option, before being allowed to choose between them in the

subsequent tests. Hence, each version of the box could only be solved by a single technique (either tool or beak). In the Body+/Tool- condition, the effort to get the reward from the apparatus in the version 1 with the beak was lower than the effort involved in using the tool, which was placed away from the apparatus in the version 2. In the Body-/Tool+ condition in contrast, the effort to get the reward from the version 3 with the beak was greater because it involved the opening of two mutually blocking windows, compared to the version 4 in which the tool was presented just in front of the apparatus. Once the crows had retrieved the food from each version in their respective first condition 8 times consecutively, they moved on to the test phase in which the properties of both versions were combined into one test box for each condition (i.e., versions 1 & 2 = Body+/Tool-'s box; versions 3 & 4 = Body-/Tool+'s box).

- Additional tests for the New Caledonian crows

Novel object exploration task

An object with a smooth, continuous surface was chosen so as to reduce the probability that the crows would interact with the object in an attempt to extract food.

Data Analysis

Except for the subjects at the preschool 1, for which we did not have an authorization for filming, each trial was filmed with a Samsung HMX-F90 and a Panasonic NV-GS60, (all original films of crows, children from the preschool 2 and adult humans have been deposited into long-term storage within the Laboratory for the Study of Cognitive Mechanisms, University Lumière Lyon 2).

Results - pre-experience phase

As the data satisfied the conditions of normality, parametric statistical tests were conducted using paired *t*-tests with 3- to 5-year-olds and adult humans, in order to assess if subjects took less time to reach the reward with the more efficient option in each condition. The significance level was set at $p < .05$ (Figure S3). In the Body+/Tool- condition, we found that using the hand/beak was faster than using the tool (crows, Wilcoxon paired *T*-test: $Z = 0$, $p < .02$; 3-year-olds, Student *t*-test: $t(19) = 13.59$, $p < .001$; 4-year-olds, Student *t*-test: $t(9) = 18.37$, $p < .001$; 5-year-olds, Student *t*-test: $t(22) = 20.83$, $p < .001$; adults, Student *t*-test: $t(15) = 28.67$, $p < .001$). In the Body-/Tool+ condition, using the tool was faster than using the hand/beak (crows, Wilcoxon paired *T*-test: $Z = 2.52$, $p < .02$; 3-year-olds, Student *t*-test: $t(19) = 3.26$, $p < .01$; 4-year-olds, Student *t*-test: $t(9) = 4.48$, $p < .001$; 5-year-olds, Student *t*-test: $t(22) = 20.83$, $p < .001$; adults, Student *t*-test: $t(15) = 3.69$, $p < .01$).

Fig. S3.

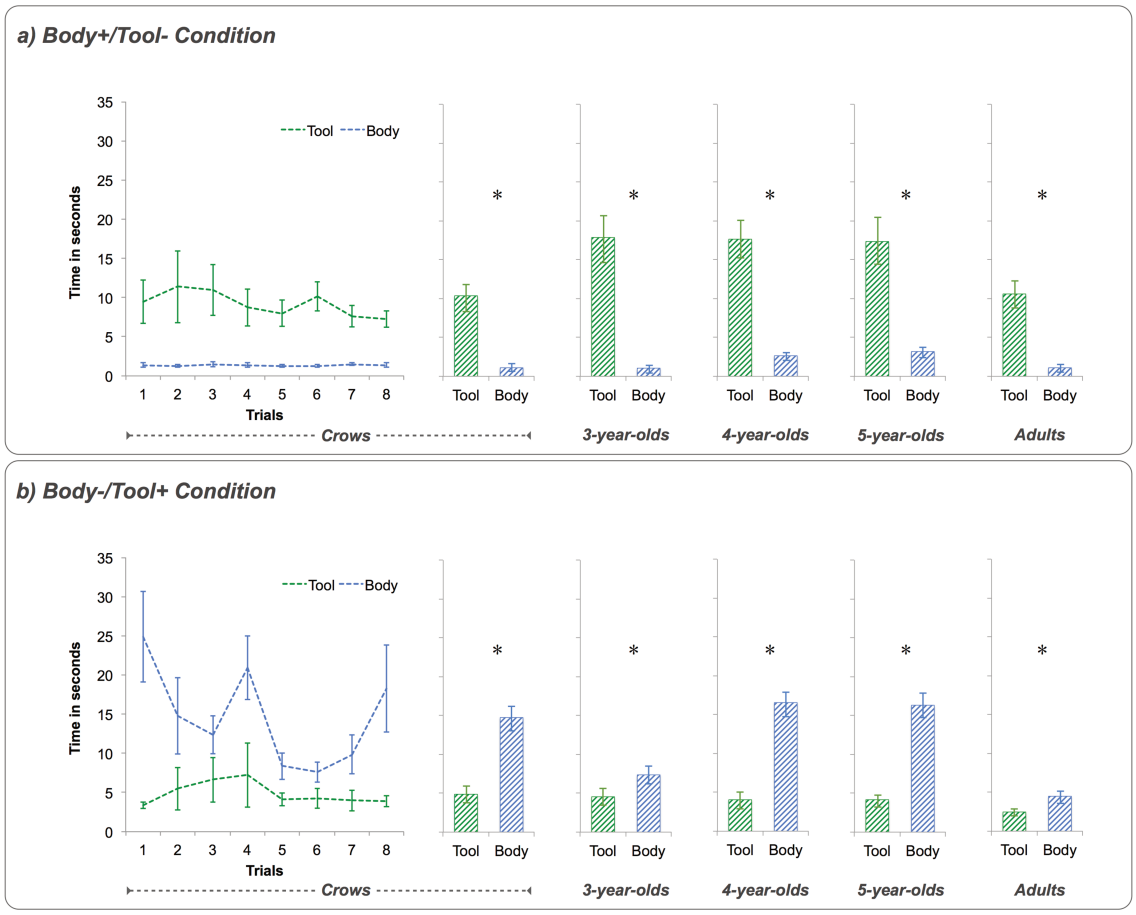

Fig. S3. Time spent reaching for the reward with the hand/beak versus the tool in both conditions during the pre-experience phase for crows, children and human adults. The bars represent the standard error deviation.

Table S1. Information about the New Caledonian crows.

Age is reported in years. Group 1 was tested in the Body-/Tool+ condition first, and then moved to the Body+/Tool- condition, group 2 was tested in the opposite order.

Subjects	Name	Age	Sex	Group
1	Jungle	≥ 5	Male	2
2	Liane	≥ 5	Female	2
3	Tortue	≥ 5	Female	2
4	Crusoe	1	Male	2
5	Papaye	≥ 5	Male	1
6	Tabou	≥ 5	Female	1
7	Tumulte	≥ 5	Female	1
8	Calypso	1	Female	1

Table S2. Information about the participating children.

a) *Information about the 4- and 5-year-olds in preschool 1.* The group number denotes in which order the conditions were presented to each subject (1 = Body-/Tool+ first; 2 = Body+/Tool- first).

Subjects	Age (years)	Sex	Group
1	4	Male	1
2	4	Female	2
3	4	Female	1
4	4	Female	2
5	4	Male	1
6	4	Female	2
7	4	Male	1
8	4	Male	2
9	5	Female	1
10	5	Female	2
11	5	Male	1
12	5	Female	2
13	5	Male	1
14	5	Female	2
15	5	Female	1
16	5	Male	2
17	5	Male	1
18	5	Male	2
19	5	Female	1
20	5	Female	2
21	5	Female	1
22	5	Male	2
23	5	Female	1
24	5	Female	2
25	5	Female	1
26	5	Male	2
27	5	Female	1
28	5	Female	2
29	5	Female	1
30	5	Female	2

b) *Information about the 3- and 4-year-olds in preschool 2.* The group number denotes in which order the conditions were presented to each subject (1 = Body-/Tool+ first; 2 = Body+/Tool- first).

Subjects	Age (years)	Sex	Group
1	3	Female	1
2	3	Female	2
3	3	Male	2
4	3	Female	1
5	3	Female	2
6	3	Male	2
7	3	Male	1
8	3	Female	1
9	3	Female	2
10	3	Male	1
11	3	Female	2
12	3	Male	1
13	3	Male	1
14	3	Female	2
15	3	Female	2
16	3	Male	1
17	3	Female	1
18	3	Male	2
19	3	Male	1
20	4	Female	2

Table S3. Information about the adult humans.

The group number denotes in which order the conditions were presented to each subject (1 = Body-/Tool+ first; 2 = Body+/Tool- first).

Subjects	Age (years)	Sex	Group
1	21	Female	1
2	22	Male	1
3	25	Female	2
4	27	Female	1
5	27	Male	2
6	28	Female	2
7	29	Female	2
8	29	Female	2
9	32	Female	1
10	35	Male	2
11	38	Male	2
12	40	Female	1
13	44	Male	1
14	45	Female	1
15	57	Male	1

- ANNEXE 2 -

COMMENT TESTER LES PRÉDICTIONS DE L'HYPOTHÈSE DE L'INTELLIGENCE SOCIALE GÉNÉRALE ET ADAPTÉE ?

1. En cognition sociale

Une des approches empiriques permettant d'étudier l'hypothèse de l'intelligence sociale consiste à évaluer la capacité d'un animal à reconnaître les relations qu'entretiennent d'autres individus (Zuberbühler et Byrne, 2006). L'étude de Dasser (1988), par exemple, portant sur la formation des concepts sociaux chez le macaque de Java *Macaca fascicularis,* est considérée comme un classique. La tâche consistait à présenter sur un écran des diapositives représentant des paires d'individus. Les sujets, deux femelles macaques, étaient récompensés dès qu'ils sélectionnaient la paire représentant une mère du groupe social et son petit (simultanément présentée avec une paire d'individus non apparentés). Les macaques réussirent l'expérience même lorsqu'ils furent par la suite confrontés à de nouvelles combinaisons (paire mère/fils), ou lorsque le stade développemental différait (p. ex., juvénile/adulte). Ces résultats montrent que les macaques ont des connaissances sur la relation qui existe entre les individus de leur groupe d'appartenance, même lorsqu'ils ne sont pas directement concernés.

Un autre moyen d'évaluer l'hypothèse de l'intelligence sociale est d'estimer la capacité d'un sujet à créer de nouvelles solutions, qui ne sont pas seulement le résultat d'une approche par essais et erreurs. Des chercheurs ont par exemple pu observer des cas de manipulation chez les primates non humains. Illustrons ce phénomène par l'exemple de Dandy, un chimpanzé de rang inférieur étudié par Franz de Wall (de Waal et Waal, 2007). Chez les chimpanzés, le système social est hiérarchique, le mâle alpha dominant les autres membres du groupe et copulant de manière privilégiée avec les femelles (Boesch et Boesch-Achermann, 2000; Nishida, Hiraiwa-Hasegawa, Hasegawa et Takahata, 1985; Watts et Mitani, 2001; Williams, Pusey, Carlis, Farm et Goodall, 2002). Dandy développa de nombreuses « ruses » pour tromper ses supérieurs, afin de copuler avec des femelles ou de garder de la nourriture pour lui-même. La suivante est l'une des plus connues : un jour, Dandy surprit sa femelle favorite en train de s'accoupler avec un autre mâle de rang inférieur. Dandy alla alors chercher le mâle dominant et le conduisit au lieu-dit pour qu'il puisse lui aussi être témoin de la scène : le mâle alpha attaqua alors le mâle de rang inférieur. Ce genre de tactiques permet

d'évoluer dans un groupe social en évitant les conflits directs, tout en contribuant à sa valeur adaptative.

Enfin, tous les grands singes et certains autres primates non humains utilisent des techniques complexes de fourragement (p. ex., Gunst, Boinski et Fragaszy, 2008; Ottoni et Izar, 2008; Russon, 2006; van Schaik, Deaner et Merrill, 1999). Même ici, la cognition sociale peut jouer un rôle, car les congénères représentent une source potentielle de connaissance (Emery, 2004; Herrmann, Call, Hernández-Lloreda, Hare et Tomasello, 2007; Zuberbühler et Byrne, 2006). La mesure pour laquelle un individu exploite cette connaissance dépend de sa capacité à apprendre socialement, cette dernière étant particulièrement adaptée lorsque l'apprentissage individuel est risqué, prend du temps, ou est difficile à acquérir (Clarke, 2010). L'apprentissage social peut se définir comme tout apprentissage influencé par l'observation et/ou l'interaction avec un congénère ou ses produits (Box, 1984; Heyes, 1994). Etre attentif au comportement des autres et pouvoir le reproduire efficacement a pu représenter une pression de sélection non négligeable sur l'évolution des capacités cognitives sociales, car il n'y a qu'un pas entre le fait d'apprendre d'un congénère pour agrandir son régime alimentaire, et celui de prédire ses intentions (Zuberbühler et Byrne, 2006).

Chez l'oiseau, l'apprentissage social peut s'observer chez de nombreuses espèces et dans des contextes variés (Slagsvold et Wiebe, 2011). Les jeunes bernaches *Branta Canadensis* vont par exemple apprendre les routes migratoires et les endroits appropriés pour hiverner en suivant leurs aînés, puis elles transmettront cette tradition migratoire aux générations suivantes (Raveling, 1979). Afin d'établir de nouvelles colonies en milieu sauvage, cette capacité à apprendre socialement a notamment été exploitée pour protéger des espèces en danger critique d'extinction. C'est le cas de jeunes ibis chauves *Geronticus eremita,* imprégnés par l'Homme, qui ont appris à suivre un ultra léger motorisé (ULM, Fritz, Hoffmann et Unsöld, 2016).

D'autres oiseaux vont observer le comportement de leurs congénères afin de choisir un partenaire sexuel (p. ex., tôt au cours du développement comme chez le vacher à tête brune *Molothrus ater*, Freeberg, 2004; ou en utilisant « l'information publique », comme chez le mandarin, Swaddle, Cathey, Correll et Hodkinson, 2005), un site de nidification (p. ex., le gobemouche à collier *Ficedula albicollis*, Doligez, Danchin et Clobert, 2002), de produire le chant (participant parfois à la formation de dialectes spécifiques de certaines zones géographiques, comme chez le gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*, Eriksen, Slagsvold et Lampe, 2011), de reconnaître les parasites (p. ex., le parasitisme de couvée chez la rousserolle effarvatte *Acrocephalus scirpaceus*, Davies et Welbergen, 2009), ou les prédateurs (voir la

revue de Griffin, 2004). Dans ce dernier cas, le merle noir, par exemple, est capable d'apprendre à éviter un objet s'il observe un ou plusieurs de ses congénères le houspiller (Curio, Ernst et Vieth, 1978). Cet apprentissage perdure dans le temps (se traduisant par un houspillage plus important), et se transmet culturellement le long d'une chaîne d'au moins six individus (Marler, 1956).

L'apprentissage social semble également jouer un rôle important dans la réalisation d'un comportement que nous pensions, jusqu'à récemment, entièrement fixé génétiquement : la construction du nid. L'une des rares études à avoir rapporté l'existence de ce mécanisme portait sur l'utilisation des décorations chez le jardinier maculé *Chlamydera maculata* (bien que le berceau nuptial de ce dernier ne soit pas considéré comme un nid à proprement parler, Madden, Lowe, Fuller, Dasmahapatra et Coe, 2004). En effet, les chercheurs ont observé une « tradition locale » à l'intérieur d'une même population chez cette espèce, qui ne pouvait s'expliquer par la disponibilité des décorations dans l'environnement, les apparentés, ou encore par la tendance propre des mâles à voler les décorations de leurs rivaux (Borgia et Mueller, 1992). Ces dernières étant similaires d'un mâle à l'autre, les chercheurs ont supposé que cette tradition se transmettait culturellement par les mâles voisins (qui épient régulièrement les autres berceaux), ou encore qu'elle était le fruit de la préférence des femelles.

Récemment, une étude sur les mandarins *Taeniopygia guttata* a mis en évidence le rôle important de l'apprentissage social dans la construction du nid (Guillette, Scotte et Healy, 2016). De jeunes mâles, qui n'avaient encore jamais construit de nids, pouvaient observer un congénère familier ou non-familier réaliser ce comportement avec un matériel dont ils n'aimaient pas la couleur. Quand on donna la possibilité aux jeunes mâles qui avaient observé un congénère familier de construire leurs propres nids, ils préférèrent utiliser la couleur du mâle familier. Par contre, ce ne fut pas le cas des jeunes mâles ayant observé un congénère non familier. Les relations sociales influencent ainsi la manière avec laquelle la construction du nid est transmise chez cette espèce.

Néanmoins, le contexte ayant rassemblé le corps de recherche le plus important est sans nul doute celui du fourragement (Griffin, 2004). Ce dernier concerne à lui seul des aspects variés, notamment le fait de chercher *où* se nourrir, *quand* se nourrir, de *quoi* se nourrir et, enfin, *comment* se nourrir. On sait aujourd'hui que les oiseaux sont capables d'apprendre de leurs congénères les sites de nourrissage les plus appropriés pour fourrager (le *où*). Chez les vautours fauves *Gyps fulvus,* par exemple, les individus « informés » retournant se nourrir de carcasses dans des zones précédemment visitées ont tendance à être suivis par des vautours «

non informés » (Harel, Spiegel, Getz et Nathan, 2017). L'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* peut aussi se fier au comportement d'autres étourneaux pour estimer la qualité d'un site de nourrissage et ainsi décider de le quitter s'il est épuisé (le *quand*, Templeton et Giraldeau, 1996). Egalement, déterminer la valeur nutritionnelle d'une source de nourriture non familière peut parfois s'avérer délicat, surtout lorsque l'individu naïf est confronté à différents items alimentaires. Les femelles lagopèdes à queue blanche *Lagopus leucurus* influencent leurs petits lors du fourragement, en émettant des vocalisations spécifiques, lorsqu'elles trouvent des plantes à haute valeur nutritive (le *quoi*, Clarke, 2010).

Le dernier aspect, l'apprentissage social de nouvelles techniques de fourragement (le *comment*), nous intéresse plus particulièrement. Plusieurs formes sont recensées. Le busard des roseaux *Circus aeruginosus* va par exemple améliorer sa technique de chasse en observant ses semblables (Kitowski, 2009). D'autres espèces vont trouver de nouveaux moyens de se nourrir, en manipulant des récipients artificiels. C'est le cas du pigeon biset *Columba livia,* qui apprend à percer le papier recouvrant une boîte contenant de la nourriture (Palameta et Lefebvre, 1985). Le corbeau calédonien, comme nous l'avons vu lors du premier chapitre, améliore sa technique d'utilisation et de fabrication d'outils en se servant des outils délaissés par ses parents, et en les regardant les les utiliser (Holzhaider *et al.*, 2010b; Kenward, Rutz, Weir et Kacelnik, 2006).

Ce type d'apprentissage peut émerger tôt au cours du développement, comme chez le jeune huîtrier pie, qui acquiert différentes techniques pour ouvrir les mollusques bivalves *Mytilus edulis* en observant ses parents (Norton-Griffiths, 1967). Il peut également survenir chez les oiseaux adultes, le cas le plus célèbre étant certainement celui des mésanges bleues et charbonnières observées en 1921 en Angleterre (Fisher et Hinde, 1949; Hinde et Fisher, 1951, Figure 1).



Figure 1. Ouverture d'une bouteille de lait par une mésange bleue © Maurice Walker, Arkive.

Ces oiseaux sont capables de percer le papier d'aluminium recouvrant les bouteilles de lait (auparavant laissées devant les habitations), afin de se nourrir de la crème sous-jacente. Néanmoins, chez la mésange et chez l'oiseau en général, l'apprentissage social ne dépend pas toujours de processus cognitifs complexes (Slagsvold et Wiebe, 2011). De nombreux articles de vulgarisation scientifique supposent que l'ouverture des bouteilles de lait par les mésanges est un signe d'imitation. Ce comportement apparaît pourtant lorsque les mésanges ont préalablement été confrontées à des bouteilles *déjà ouvertes* et ce, en l'absence d'un congénère (Sherry et Galef, 1990; mais voir aussi Aplin, Sheldon et Morand-Ferron, 2013).

Ce mécanisme peut ainsi revêtir plusieurs « niveaux », permettant d'évaluer plus précisément ce que les animaux apprennent et comment ils l'apprennent (cf. les revues de Galef et Laland, 2005; Hoppitt et Laland, 2008). Peut-être la forme la plus simple d'apprentissage social est celle de l'empreinte (Lorenz, 1937), qui correspond à l'apprentissage d'un modèle (généralement la mère) suivant une période « sensible » du développement. Elle peut être filiale (se traduisant par un attachement entre les parents et leur progéniture) et/ou sexuelle (l'empreinte filiale influençant le choix du partenaire de reproduction envers les membres de l'espèce à l'âge adulte). Ce processus fut pour la première fois mis en évidence par Konrad Lorenz (1903-1989), suite à ses études éthologiques sur les anatidés. Dans son expérience princeps, Lorenz répartit des œufs d'oies cendrées *Anser anser* au sein de deux groupes : ceux élevés en incubateur (groupe 1) et ceux élevés par la mère (groupe 2). A la naissance, les oisons du groupe 1 virent Lorenz en premier. Il marqua alors les petits et les installa à l'intérieur d'une boîte noire. Lorsqu'il ouvrit la boîte, les oisons du groupe 1 (élevés en incubateur) se dirigèrent spontanément vers Lorenz, alors que ceux du groupe 2 (couvés par l'oie adulte) allèrent vers leur mère. Ce fut le début des recherches sur l'empreinte.

Le copiage à présent, consiste à réaliser le même comportement qu'un démonstrateur (Bennett, Galef et White, 1998). Par exemple, chez la caille *Coturnix coturnix japonica,* les femelles ayant pu observer un mâle A (qui peut s'accoupler avec une autre femelle) et un mâle B (qui ne peut pas s'accoupler) préfèrent par la suite s'apparier avec le mâle A (Bennett *et al.*, 1998). Ce comportement est également présent chez des oiseaux monogames, comme les mandarins (Swaddle *et al.*, 2005). Bien que cela paraisse paradoxal chez une espèce monogame qui pratique le soin biparental, les femelles semblent favoriser les mâles qui se sont accouplés avec succès afin d'augmenter leur valeur adaptative, par l'intermédiaire de copulations hors couples.

Le troisième mécanisme, la facilitation sociale, se définit par le fait que les individus sont

plus susceptibles d'effectuer un comportement s'ils sont en compagnie d'individus le réalisant (Zajonc, 1965). Par exemple, les poules domestiques rassasiées continuent de se nourrir si elles sont en présence d'autres poules fourrageant dans le même espace (observation personnelle). Ce mécanisme est également connu chez l'Homme, comme lors de l'entraînement des sportifs (les cyclistes montrant de meilleures performances s'ils sont en groupe, Triplett, 1898). Ainsi, la facilitation sociale modifie l'état motivationnel de l'individu, provoquant l'élan nécessaire pour réaliser une action socialement.

Un oiseau peut également être attiré par un objet (un stimulus), si un congénère est près de ce dernier ou (a) interagit avec lui : c'est la mise en relief du stimulus (« réhaussement » ou *stimulus enhancement,* Spence, 1937). L'ouverture des bouteilles de lait par les mésanges est un cas de mise en relief du stimulus, car le sujet apprend à se nourrir en l'absence du démonstrateur, mais en présence de ses produits (aluminium percé, Sherry et Galef, 1990). Dans la mise en relief de l'endroit (*local enhancement*), un animal est attiré par une zone où se trouvent des congénères (Thorpe, 1963). Ces deux mécanismes surviennent fréquemment lors du fourragement. Par exemple, le balbuzard pêcheur *Pandion haliaetus* niche près des côtes et utilise souvent la mise en relief de l'endroit pour trouver de la nourriture (Flemming, Smith, Seymour et Bancroft, 1992).

Lors du conditionnement observationnel, l'animal associe un objet (p. ex., un prédateur) avec un état émotionnel ou un comportement, en vertu de l'observation de congénères (les houspilleurs) y répondant (Heyes, 1994). C'est un type de conditionnement classique intervenant dans des situations sociales (cf. plus haut l'exemple du houspillage chez le merle noir, Curio *et al.*, 1978).

Au cours du septième mécanisme, l'émulation, un animal apprend de l'observation le but à atteindre mais il ne copie pas précisément les actions du démonstrateur (Zentall, 2004). Par exemple, après avoir observé un groupe « expérimenté » de congénères ouvrir une boîte expérimentale, les kéas *Nestor notabilis* acquièrent une certaine compréhension des propriétés fonctionnelles de la tâche, sans pour autant reproduire exactement les mêmes mouvements que les modèles (Huber, Rechberger et Taborsky, 2001).

A l'inverse, l'imitation implique d'accomplir la *même* séquence comportementale (Heyes, 1994; Zentall, 1996). Pour déterminer si cette capacité est présente chez l'animal, on administre généralement le test des deux actions. Dans ce paradigme, l'action a très peu de chance de se vérifier sans la présence d'un démonstrateur, car le contexte est nouveau. Dans une expérience chez la caille par exemple, les sujets pouvaient obtenir de la nourriture de deux façons différentes : soit en poussant du bec une plateforme, soit en utilisant les pattes

(les deux options étaient équivalentes en termes de complexité motrice, Akins et Zentall, 1996). Pour ce faire, un groupe de sujets était confronté à un démonstrateur réalisant l'une des deux options, et inversement pour un second groupe de sujets. Dans chaque groupe, les cailles ont utilisé la même technique que leurs démonstrateurs respectifs, ce qui conduit les chercheurs à supposer qu'elles étaient capables d'imitation.

Enfin, l'enseignement[13] permet la fidèle transmission des savoirs et répond à trois critères (Caro et Hauser, 1992) : le modèle (« l'enseignant ») doit modifier son comportement en présence de celui qui apprend (« l'élève »), son action doit être ralentie (l'action est coûteuse pour le modèle), et les observateurs doivent apprendre plus rapidement que les individus naïfs (ceux qui ne bénéficient pas de cet apprentissage). Nous avons très longtemps pensé que ce processus n'existait que chez *Homo sapiens,* jusqu'à ce qu'une expérience sur le suricate *Suricata suricatta* balaye cette croyance de plein fouet (Thornton et McAuliffe, 2006). Chez cette espèce, les adultes (les *helpers*) apprennent aux plus jeunes à se nourrir de proies dangereuses mais très recherchées : les scorpions. Afin que le jeune apprenne à les tuer sans danger, le modèle va alors lui donner progressivement des scorpions morts, puis vivants mais avec le dard enlevé, et enfin des scorpions entiers. Chez l'oiseau, en milieu sauvage, des cas similaires d'enseignement ont pu être observés chez la femelle lagopède à queue blanche lors du fourragement (Clarke, 2010), et chez le cratérope bicolore *Turdoides bicolor* qui émet des appels « à table » spécifiques lorsqu'il arrive au nid (Raihani et Ridley, 2008).

Néanmoins, avant de statuer sur la présence d'un ou de plusieurs niveaux d'apprentissage, il est nécessaire d'évaluer si les sujets sont « sensibles » au comportement de leurs congénères. Pour ce faire, de nombreux chercheurs se sont intéressés à l'étude de l'apprentissage social dans le contexte du fourragement et, plus spécifiquement, au *comment*. En captivité, on utilise un dispositif simple, le plus souvent une boîte, dans laquelle on met de la nourriture. La boîte doit être opaque, afin que celui qui observe ait besoin du démonstrateur pour avoir connaissance que de la nourriture se trouve à l'intérieur (Aplin *et al.*, 2013; Biondi, García, Bó et Vassallo, 2010; Bouchard, Goodyer et Lefebvre, 2007; Fritz et Kotrschal, 1999; Giraldeau et Lefebvre, 1987; Lefebvre, 1986). En effet, si la boîte est transparente, comme c'est le cas lorsque l'on souhaite tester l'innovation individuelle, on ne peut dire si l'observateur a résolu la tâche suite à l'observation du démonstrateur, ou s'il a été attiré par la nourriture et a réussi à résoudre la tâche par lui-même. Ensuite, on divise les sujets en deux groupes expérimentaux. Le groupe test comprend des observateurs (les sujets que l'on

[13]L'enseignement diffère de l'apprentissage social car, dans le premier cas uniquement, le démonstrateur *adapte* son comportement pour transmettre une information donnée (Heyes, 2012).

souhaite évaluer) et des démonstrateurs (qui ont appris à ouvrir la boîte par essai et erreur). Il est important d'utiliser au moins deux démonstrateurs (dans la limite de l'échantillon disponible), afin de contrôler si la capacité à apprendre socialement est influencée par des caractéristiques propres au démonstrateur (p. ex., l'âge, le sexe, le statut hiérarchique, Coussi-Korbel et Fragaszy, 1995). Le groupe contrôle comprend quant à lui des sujets naïfs, c'est-à-dire des sujets auxquels la boîte est présentée, mais qui n'ont pas eu l'opportunité d'observer de démonstrateurs.

Ainsi, cette méthode permet de tester de manière préliminaire les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale, en s'intéressant à la faculté *générale* de l'apprentissage social (Dunbar et Shultz, 2007; Emery, 2004; Hermann *et al.*, 2007; Zuberbühler et Byrne, 2006). Par la suite, et sous réserve que les résultats soient probants, les paradigmes peuvent être davantage spécifiés pour déterminer le ou les processus sous-jacents.

2. En cognition physique

En théorie, la cognition sociale diffère de la cognition physique car elle s'intéresse aux intentions, aux perceptions et aux connaissances d'êtres *animés*. Par exemple, afin d'acquérir un savoir particulier en observant ses congénères, un animal doit pouvoir être capable d'apprendre socialement. A l'inverse, la cognition physique traite d'objets *inanimés* et de leurs relations avec l'environnement dans le cadre spatial, temporel, mais également causal (Herrmann *et al.*, 2007). Par exemple, pour extraire de la nourriture difficilement accessible, les animaux doivent posséder les capacités cognitives nécessaires leur permettant de comprendre le principe de causalité. Dans ce cadre, l'archétype des tests utilisés en cognition animale est sans nul doute celui de l'utilisation d'outils (Deaner, van Schaik et Johnson, 2006; Herrmann *et al.*, 2007). Avec le test de la ficelle, ces paradigmes permettent d'étudier ce que les animaux comprennent de leur monde physique mais également d'explorer les prédictions de l'hypothèse de l'intelligence sociale suivant son aspect général et adapté (Deaner, Van Schaik et Johnson, 2006; Herrmann *et al.*, 2007; Jacobs et Osvath, 2015).

L'utilisation d'outils

On a longtemps pensé que l'utilisation d'outils reflétait une cognition physique complexe (Beck, 1980; Roelofs, 2010; Kacelnik, 2009; van Schaik *et al.*, 1999). Dans cette partie, nous nous intéresserons à certains processus cognitifs sous-jacents (ou non) l'utilisation d'outils en

captivité. L'objectif est de décrire succinctement comment ces processus peuvent être observés dans le contexte du fourragement, suivant trois aspects : l'étendue de l'atteinte, le contrôle des fluides, et l'amplification de la force mécanique. Pour ce faire, nous présenterons des expériences cherchant à évaluer la compréhension spontanée du phénomène de gravité[14].

Certaines espèces aviaires vont spontanément utiliser des outils en laboratoire. C'est par exemple le cas du corbeau calédonien. Lorsqu' une récompense alimentaire est placée à l'extérieur de la volière, certains oiseaux se mettent alors à la recherche d'un objet approprié (cf., Figure 12 : un bâton) afin d'étendre leur atteinte. La source motivationnelle (ici, des vers de farine *Zophobas morio*) doit être auparavant déterminée afin de stimuler le sujet. Il est important de noter que l'oiseau ne doit pas être affamé, mais en appétit (p. ex., en le testant une demi-heure avant le premier nourrissage[15]).



Figure 2. Un corbeau calédonien (Jungle) utilise un bâton afin d'atteindre de la nourriture dans une assiette © Danel.

Les oiseaux que l'on observe en laboratoire peuvent y être arrivés une fois adultes (voir même à un âge avancé) ou, à l'inverse, peuvent y avoir été élevés par leurs parents respectifs ou par des parents de substitution intra- ou interspécifiques. Etudier des oiseaux nés en captivité permet de déterminer si l'utilisation d'outils est un comportement génétiquement déterminé, et à quel degré (p. ex., si l'espèce le développe tôt au cours du développement, ce

[14]Lorsqu'une personne lance en l'air un ballon au cours d'un match de football par exemple, tous les autres joueurs savent que cet objet, plus lourd que l'air et soumis aux lois de la gravité, va retomber.

[15]La récompense alimentaire peut également être utilisée uniquement lors des tests expérimentaux.

qui ne peut s'expliquer par l'influence sociale relative à la présence de congénères dans la volière, ou par la nécessité de fourrager).

Une étude ontogénétique s'est par exemple intéressée aux facteurs responsables de ce comportement chez deux groupes captifs de jeunes corbeaux calédoniens (Kenward *et al.*, 2006). Dans le groupe 1, un expérimentateur humain démontrait régulièrement aux oiseaux comment utiliser un bâton pour obtenir de la nourriture. Les sujets du groupe 2, à l'inverse, étaient complètement naïfs (ils ne purent jamais observer un expérimentateur ou interagir avec des outils). Lors du test, les sujets des deux groupes ont spontanément utilisé des outils. Un des sujets du groupe 2 a même été capable de fabriquer un outil fonctionnel à partir des feuilles d'un *Pandanus*. Néanmoins, les sujets du groupe 1 montrèrent une plus grande dextérité et explorèrent davantage leur environnement. Ils préférèrent également utiliser les outils utilisés par l'expérimentateur lors des précédentes démonstrations. Ainsi, nous ne pouvons nier l'existence d'une certaine forme de transmission sociale chez ce corbeau, largement influencée par la tolérance des parents en milieu sauvage. Une étude, chez une autre espèce qui utilise des outils quotidiennement, le pinson-pic des Galápagos, a montré que ce comportement se développait avec ou sans la présence d'un modèle expert (Tebbich, Taborsky, Fessl et Blomqvist, 2001).

Néanmoins, afin de s'assurer de la complexité des mécanismes impliqués, il est nécessaire d'étudier la manière avec laquelle l'outil est employé (Byrne et Whiten, 1997). Le sujet est-il capable de montrer de la flexibilité, en sélectionnant des outils de taille et de diamètre appropriés ? Se fie-t-il aux propriétés fonctionnelles de la tâche, et non pas à des principes simples d'association ? Son comportement est-il étroitement programmé pour une fonction donnée, ou s'observe-t-il dans différents contextes ? Egalement, peut-il abstraire des règles plus générales, et les utiliser pour résoudre de nouveaux problèmes ?

L'étendue de l'atteinte

L'un des tests les plus célèbres, le « test du tube piégé » (Visalberghi et Limongelli, 1994), a longtemps été utilisé pour étudier la cognition physique chez l'animal (Chappell, 2006). Dans sa forme la plus simple, une récompense alimentaire est placée à l'intérieur d'un tube transparent et horizontal. Le tube doit être suffisamment long pour que le sujet ne puisse l'obtenir en y insérant directement son bec, de l'un ou l'autre côté. Avec cette première configuration, il est ainsi possible d'évaluer si le sujet est capable d'utiliser un outil et de le manipuler dans un but déterminé. Un « piège » est par la suite placé au milieu du dispositif

(un tube fermé), que l'oiseau doit éviter. En effet, les sujets doivent pousser ou tirer la récompense avec leur outil du bon côté du tube, sinon la nourriture tombe dans le piège et ne peut être récupérée. Une expérience menée sur le pinson-pic des Galápagos a montré que, dans la forme la plus simple du test, ces oiseaux étaient fort capables d'utiliser un outil pour obtenir une récompense. Néanmoins, quand le piège fut ajouté, un seul sujet réussit à l'éviter (Tebbich et Bsary, 2004).

Cependant, ce test ne s'adresse pas uniquement aux espèces qui utilisent des outils plus ou moins régulièrement dans la nature (Figure 3).

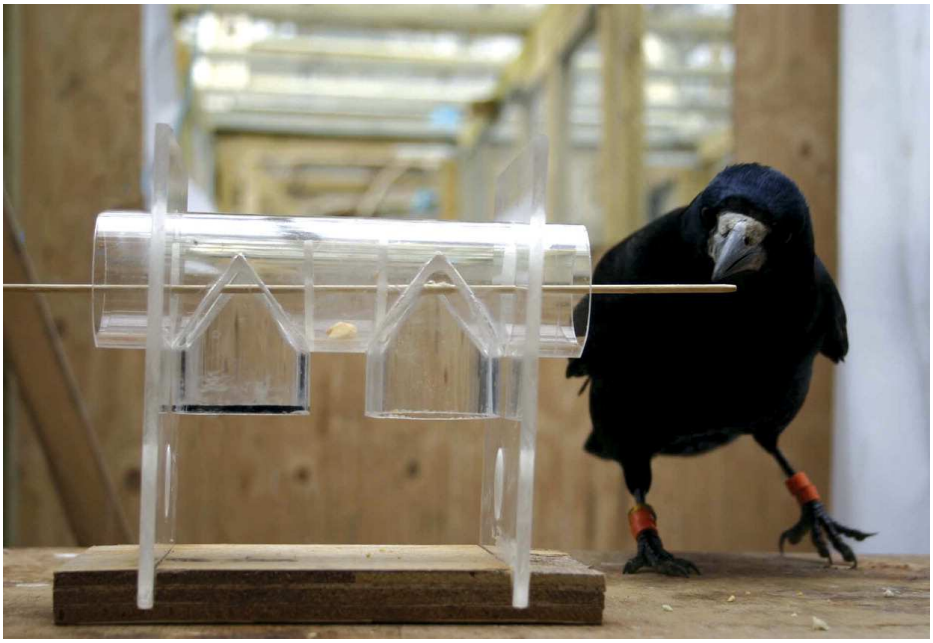

Figure 3. Le « test du tube piégé » utilisé chez le corbeau freux. Le dispositif a été modifié afin de répondre aux caractéristiques morphologiques de l'espèce (bec courbé), en effet le bâton est déjà inséré dans le tube. Pour résoudre la tâche, le bâton doit être tiré et non poussé par le sujet. Dans ce dernier cas, la récompense tombe dans le piège « fonctionnel » de gauche et reste bloquée © Chappell, 2006.

Chez les oiseaux possédant des caractéristiques morphologiques particulières (p. ex., un bec courbé ne permettant pas le bon maintien de l'outil), la modification du dispositif doit être envisagée. Dans le cas contraire, l'absence de preuve n'étant pas la preuve de l'absence, il est imprudent d'affirmer que le sujet a échoué car il ne possède pas les capacités cognitives nécessaires pour résoudre la tâche, puisque cette dernière n'est pas valide du point de vue éthologique (Chappell, 2006; Seed, Tebbich, Emery et Clayton, 2006). De plus, si les sujets apprennent que les objets qui ne sont plus soutenus par un support ont tendance à tomber sous le poids de la gravité, alors ils devraient logiquement comprendre qu'ils n'ont plus besoin

d'éviter le piège lorsque le tube est inversé (de sorte que le piège ne se retrouve non plus au-dessous, mais au-dessus, du tube). Pourtant, de nombreux animaux continuent d'éviter le piège (Visalberghi et Limongelli, 1994), et même l'Homme ne se comporte pas de manière aléatoire (Silva, Page et Silva, 2005).

Prenant en considération ce problème méthodologique, une expérience a modifié le test du tube piégé de sorte que la tâche critique (le tube inversé) soit remplacée par une tâche de transfert (similaire sur le plan fonctionnel au test, mais pas sur le plan perceptif p. ex., la couleur, la forme etc.). Les sujets, des corbeaux freux, apprirent à résoudre la tâche plus rapidement que de nombreuses autres espèces. De plus, tous les oiseaux passèrent la tâche de transfert, un sujet étant même capable de résoudre deux autres tâches de transfert. Les auteurs ont donc suggéré que ce sujet pouvait extraire des régularités causales pour résoudre un problème, bien que des résultats différents aient été trouvés chez la même espèce (Tebbich, Seed, Emery et Clayton, 2007).

L'amplification de la force

Dans une étude menée deux and plus tard, des corbeaux freux devaient apprendre à jeter une pierre dans un tube vertical afin de faire s'effondrer une plateforme sur laquelle se trouvait une récompense (Bird et Emery, 2009a). Pour faciliter cet apprentissage, une pierre était placée sur un plateau situé au dessus du tube vertical. Les sujets devaient pousser du bec la pierre afin qu'elle tombe dans le tube. Lors des cinq essais administrés, cinq corbeaux réussirent à jeter une pierre dans le tube (probablement de manière accidentelle la première fois). Par la suite, une tâche de transfert incluant également cinq essais fut présentée, dans laquelle les pierres étaient non plus présentées sur un plateau supérieur, mais à la base du dispositif. Au cours de ce transfert, tous les oiseaux ramassèrent immédiatement une pierre et la jetèrent dans le tube. Enfin, chaque sujet ayant réussi la tâche fut déplacé dans une autre volière, permettant aux autres oiseaux d'interagir librement avec le dispositif. Un sujet fut notamment capable de ramasser et de jeter spontanément une pierre dans le tube, après avoir observé un de ses congénères résoudre la tâche. Egalement, lorsque les pierres furent remplacées par des bâtons, les oiseaux s'en servirent immédiatement pour résoudre la tâche, démontrant ainsi une certaine flexibilité comportementale. De plus, quand des outils fonctionnels (de taille et de poids appropriés) et non-fonctionnels étaient disponibles, les oiseaux choisirent d'utiliser les premiers.

La même année, dans une expérience similaire, von Bayern, Heathcote, Rutz et Kacelnik (2009) ont pu déterminer le minimum d'informations nécessaires à la résolution d'un nouveau problème chez six corbeaux calédoniens. A l'instar de la précédente étude présentée, la tâche impliquait de faire tomber des pierres dans un tube vertical pour faire s'effondrer une plateforme hors de portée « de bec » d'une boîte transparente, sur laquelle se trouvait une récompense. Lors de la phase d'entraînement, deux groupes furent créés. Dans le premier, les sujets devaient apprendre à pousser du bec une pierre se trouvant sur un plateau au dessus du tube vertical. Dans le second, les corbeaux ne pouvaient pas utiliser de pierres, mais ils obtenaient la récompense en apprenant à pousser du bec la plateforme située à l'intérieur du dispositif, par l'intermédiaire d'un tube plus court. Les deux groupes réussirent à jeter spontanément des pierres dans le tube au cours du test critique. Les corbeaux calédoniens peuvent ainsi résoudre une nouvelle tâche avec la seule connaissance de ses propriétés fonctionnelles.

Le contrôle des fluides

Dans une étude s'inspirant de la fable d'Esope (VII et VIème siècles avant Jésus-Christ), *De la corneille et de la cruche* (Figure 4[16]), un ver de farine flottait dans un tube rempli d'eau (Bird et Emery, 2009b).



Figure 4. Illustration de la fable d'Esope, une corneille jette une pierre dans une cruche afin d'étancher sa soif © Taylor et Gray, 2009.

[16]Illustration de Milo Winter, La fable d'Esope pour les enfants, Project Gutenberg e-text 19994; http://www.gutenberg.org/etext/19994.

Dans la première expérience, tous les sujets (quatre corbeaux freux) réussirent à jeter des pierres dans le tube pour en faire monter le niveau (deux sujets réussissant lors du premier essai). Au cours cette tâche, le niveau de l'eau était manipulé, et les sujets furent capables d'estimer le nombre exact de pierres nécessaires pour obtenir la récompense. En effet, ils ne continuaient pas de jeter des pierres dans le tube une fois que le niveau d'eau était suffisant, et ils n'essayaient pas non plus d'obtenir le ver après chaque pierre jetée. Plus le nombre requis de pierres augmentait, plus les freux faisaient des erreurs d'estimation. Néanmoins, il se peut que les oiseaux se soient fiés à un certain *feedback* perceptif (la montée de l'eau dans le tube) pour résoudre la tâche.

Lorsque, dans la deuxième expérience, les sujets eurent la possibilité d'utiliser des pierres de différentes tailles, ils préférèrent utiliser les plus grandes (voir aussi chez le corbeau calédonien : Chappell et Kacelnik, 2002, 2004; chez le pinson-pic des Galápagos : Tebbich et Bshary, 2004). Tous les corbeaux choisirent cependant de se servir d'une petite pierre lors du premier essai. Cela semble indiquer que ces oiseaux ne possèdent pas une connaissance de la relation qui existe entre la taille de la pierre et le niveau d'eau qu'elle fait varier. Pourtant, les sujets avaient déjà utilisé des pierres de grande taille au cours de la première expérience, ce qui a probablement dû influencer la rapidité de leur apprentissage ultérieur. En effet, les freux apprirent rapidement à jeter des grandes pierres dans le tube, peut-être parce qu'ils ont *compris* leur utilité. Cependant, il est plus probable que les sujets se soient fiés à un *feedback* perceptif (le fait que les grandes pierres augmentent le niveau d'eau plus rapidement). Dans tous les cas, les corbeaux se sont montrés capables d'utiliser la propriété fonctionnelle des grandes pierres afin de résoudre la tâche de manière plus efficace.

Dans la troisième et dernière expérience, l'eau fut remplacée par de la litière. Les freux apprirent rapidement que ce nouvel élément ne pouvait pas être manipulé de la même manière, et préférèrent alors jeter davantage de pierres dans le tube rempli d'eau, plutôt que dans celui contenant de la litière.

Les expériences que nous venons de décrire ont le mérite d'avoir pu montrer que certains oiseaux semblent capables d'agir de manière flexible dans leur environnement. Cependant, des comportements similaires d'une espèce à l'autre peuvent mobiliser des mécanismes très différents. L'interprétation doit ainsi toujours faire l'objet d'un raisonnement prudent et modéré, et se fier constamment au principe d'économie dans l'explication en contrôlant les biais. Dans l'expérience qui s'inspire de la fable d'Esope, les auteurs ont entre autres suggéré que les corbeaux freux avaient une connaissance causale de la tâche (c.-à-d., de l'effet qu'ont

les pierres sur l'élévation du niveau d'eau, influençant leur estimation ultérieure, Kummer, 1995). Si tel avait été le cas, les corbeaux auraient dû immédiatement utiliser de grandes pierres dans la seconde expérience, et préférer interagir avec le tube rempli d'eau dans la troisième. Cette expérience met ainsi en exergue le paradoxe des études en cognition animale : les animaux peuvent se comporter de manière apparemment complexe, suggérant ainsi qu'ils possèdent des capacités cognitives similaires aux nôtres. Néanmoins, lorsque d'autres tâches sont administrées, cette croyance peut révéler la présence de capacités cognitives plus simples. Un moyen de le découvrir est d'analyser l'expérience des sujets. Il est intéressant de noter que les freux avaient déjà appris à jeter des pierres dans un tube vertical pour faire s'effondrer une plateforme (Bird et Emery, 2009a; voir aussi Weir, Chappell et Kacelnik, 2002 chez le corbeau calédonien). Au cours de leur premier essai, les sujets ont ainsi pu généraliser leur expérience passée, la réitération du comportement pouvant être influencée par la montée de l'eau et par le fait que le ver se rapproche de plus en plus près du sujet, ce qui a notamment été supposé dans d'autres recherches en cognition aviaire (Heinrich, 1995; Taylor, Knaebe et Gray, 2012; Werdenich et Huber, 2006).

Le test de la ficelle

Définition

Dans sa forme basique, la tâche consiste à attacher une ficelle à un perchoir, au bout de laquelle se trouve une récompense alimentaire (cf., la revue de Jacobs et Osvath, 2015, Figure 5).

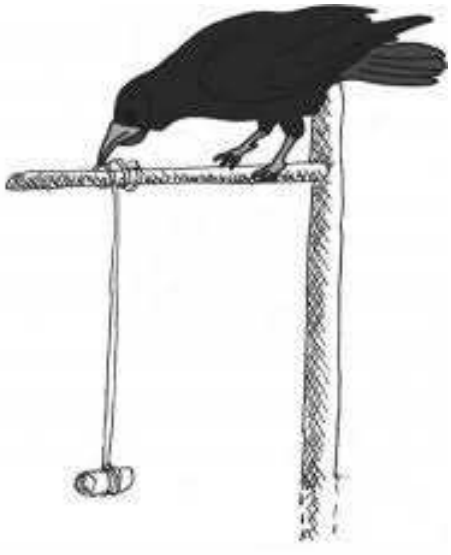

Figure 5. Illustration du test de la ficelle © British Trust for Ornithology (BTO).

La ficelle est assez longue pour ne pas que l'oiseau puisse l'atteindre directement avec le bec (p. ex., en se penchant au dessus du perchoir ou en essayant de l'attraper sur le sol). Pour résoudre ce problème, le sujet doit coordonner ses mouvements afin de remonter la ficelle et avoir accès à son extrémité.

La condition parallèle, la plus simple des tâches de discrimination à deux ficelles, implique de présenter à la fois une ficelle « test » (c.-à-d., une ficelle avec une récompense), et une ficelle « contrôle » (c.-à-d., une ficelle sans récompense). Cette condition, au-delà de nous renseigner sur le fait qu'une espèce est capable de tirer sur une ficelle, nous permet de déterminer si le comportement est « récompensant » en lui-même (p. ex., Schuck-Paim, Borsari et Ottoni, 2009; Whitt, Douglas, Osthaus et Hocking, 2009). En effet, certains sujets ont parfois tendance à tirer davantage sur la ficelle contrôle par jeu ou par exploration. Il est important de veiller à vérifier ce point, avant de tester les sujets sur des patterns de ficelles plus compliqués. A l'inverse, le fait de choisir de tirer significativement plus sur la ficelle test indique que l'action est *dirigée vers un but* (Mason et Harlow, 1961), validant par cela même la récompense alimentaire comme source motivationnelle.

Au cours des sessions, on peut parfois observer une amélioration de la performance, se traduisant par une baisse des comportements exploratoires, ou encore du temps de résolution de la tâche (Gagne, Levesque, Nutile et Locurto, 2012; Krasheninnikova, Bräger et Wanker, 2013). Les sujets semblent ainsi capables d'apprentissage, et des variations inter- et intraindividuelles sont également observées (Jacobs et Osvath, 2015). Si le fait de tirer sur la ficelle était un comportement génétiquement fixé, il devrait être spécifique à l'espèce (Jacobs et Osvath, 2015). Cela ne semble pourtant pas être le cas, car de nombreuses espèces possèdent des techniques variées (Heinrich, 1995). Chez le kéa par exemple, qui utilise ses pattes pour fourrager, jusqu'à huit techniques ont été recensées (Werdenich et Huber, 2006). On peut citer la méthode « classique », qui consiste à tirer la ficelle avec le bec, et à la placer sur le perchoir en posant la patte sur la boucle formée en répétant cette action jusqu'à ce que l'oiseau atteigne son extrémité, ou une méthode moins « conventionnelle », consistant à enrouler la ficelle autour du perchoir (Werdenich et Huber, 2006).

Le test de la ficelle, dans sa configuration verticale, est très utilisé chez les oiseaux. Les mammifères, quant à eux, sont généralement testés sur une configuration horizontale (les ficelles sont placées sur le sol, cf. Article 5). Cette dernière semble moins complexe que la configuration verticale, qui nécessite une plus grande coordination et attention, ainsi qu'une planification sur plusieurs étapes (Jacobs et Osvath, 2015). De plus, dans la configuration

horizontale, le sujet a une meilleure vue d'ensemble du problème et n'a pas besoin d'être attentif à la récompense tout en coordonnant simultanément ses mouvements moteurs. Il est néanmoins plus pertinent de tester les oiseaux et les mammifères sur ces deux configurations, afin d'évaluer quelle orientation semble la plus aisée (la configuration verticale pouvant, dans certains, cas s'avérer moins complexe que la configuration horizontale), en évaluant les facteurs responsables des différences observées dans une étude comparée (Jacobs et Osvath, 2015).

Il est important de rappeler que ce paradigme n'est pas considéré comme de l'utilisation d'outils. La récompense est attachée (fait partie inhérente) à la ficelle qui n'est de plus pas *orientée de manière intentionnelle* par l'animal (Piaget, 1952; Shumaker *et al.*, 2011; St Amant et Horton, 2008; van Lawick-Goodall, 1970). En outre, dans sa forme basique, ce test semble moins coûteux que l'utilisation d'outils. Les grands singes, par exemple, montrent de meilleures performances dans les tâches où des ficelles sont utilisées, plutôt que des râteaux (Hermann *et al.*, 2008).

Les différents patterns de ficelle

Le paradigme du test de la ficelle a fait l'objet d'une imagination débordante. Par exemple, dans une expérience, un singe devait se servir d'un rat vivant attaché à une ficelle pour atteindre une récompense alimentaire (Klüver, 1937). Aujourd'hui, plus de 50 patterns de ficelle sont recensés (Jacobs et Osvath, 2015). Certaines de ces variations permettent d'identifier les stratégies utilisées par les sujets pour résoudre la tâche, et de s'intéresser à l'étude de processus cognitifs spécifiques. Nous présenterons ici les principaux patterns utilisés (pour les illustrer, un résumé schématique est disponible ci-après : Figure 6).

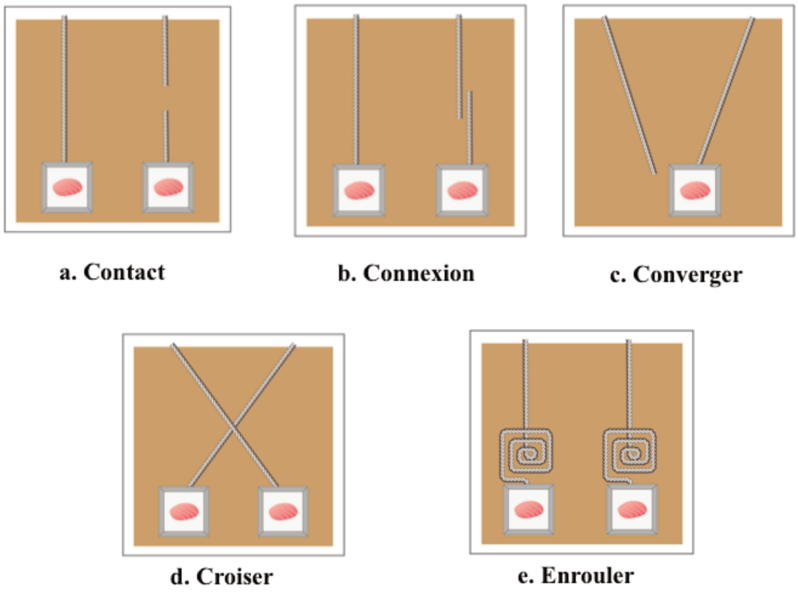

Figure 6. Représentation schématique des principaux patterns de ficelle © Loup Martineau.

Dans le premier, la compréhension du contact (Figure 6a), une seule ficelle est attachée (« *contacte* ») à la récompense. La deuxième ficelle est « cassée », c'est-à-dire qu'un espace est laissé entre elle et la récompense. Le fait que, dans la condition parallèle, les sujets aient davantage préféré choisir de tirer sur la ficelle test plutôt que sur la ficelle contrôle, ne prédit en aucun cas leur performance dans ce pattern. En effet, de nombreuses espèces choisissent de tirer sur la ficelle la plus proche de la récompense, c'est *l'erreur de proximité* (p. ex., Bagotskaya, Smirnova et Zorina, 2012; Gagne *et al.*, 2012; Obozova et Zorina, 2013). Cette stratégie s'avère efficace dans la condition parallèle, mais est inefficace lorsque deux récompenses sont présentes mais qu'une seule ficelle est fonctionnelle. Le sujet ne doit ainsi pas chercher à savoir laquelle des deux ficelles est la plus proche de la récompense, mais doit comprendre leur propriété physique (la présence ou l'absence de contact), en observant leur agencement dans l'espace.

La deuxième condition, qui test la compréhension de la connexion, semble plus complexe (Figure 6b). En effet, un manque de contact est directement observé, alors qu'un manque de connexion doit être *inféré* par le sujet (Jacobs et Osvath, 2015). Plusieurs études semblent montrer que les animaux ne comprennent pas le principe de connexion entre la ficelle et la récompense. Si tel était le cas, on s'attendrait à ce qu'ils soient capables de défaire le nœud liant la ficelle au perchoir (bien qu'il soit parfois arrivé que les sujets mordent la ficelle, peut-être dans le but de la casser, Hobhouse, 1915). De plus, chez les corbeaux freux, certains individus essayent de s'envoler avec la ficelle alors qu'elle est attachée au perchoir (Cross, 1947).

La troisième condition, qui implique de faire converger deux ficelles (une avec récompense, une sans récompense, Figure 6c), ainsi que la quatrième (Figure 6d), qui consiste à les croiser, permettent elles aussi d'évaluer si l'animal se fie à la proximité entre les ficelles et la récompense (Jacobs et Osvath, 2015). Enfin, la dernière condition évalue si les sujets se fient à un *feedback* perceptif pour résoudre la tâche : lorsqu'un animal commence à tirer sur la ficelle à laquelle est attachée la récompense, cette dernière se rapproche inéluctablement, incitant le sujet à poursuivre son action. La réussite des sujets ne serait ainsi pas attribuée à leur compréhension des propriétés physiques, mais elle serait plutôt guidée par un simple *feedback* perceptif. Pour le tester, une ficelle est enroulée sur elle-même (Figure 6e) de sorte que, dès que le sujet commence à la tirer, la récompense tarde à se rapprocher et nécessite plusieurs secondes avant d'être déplacée. Cette expérience fut réalisée sur des corbeaux calédoniens, auxquels deux ficelles furent présentées (une avec récompense, une sans récompense, Taylor et *al.*, 2012). La majorité des sujets arrêta rapidement de tirer sur la ficelle attachée à la récompense, voyant que celle-ci tardait à arriver. A l'inverse, les sujets humains à qui sont montrées des photos du paradigme expérimental, choisissent constamment la ficelle avec la récompense, même lorsque la continuité visuelle des ficelles est contrôlée (Jacobs et Osvath, 2015).

D'autres études semblent pourtant montrer le contraire (p. ex., Schuck-Paim *et al.*, 2009), certaines espèces étant même capables de tirer sur la ficelle lorsque la récompense s'éloigne au lieu de se rapprocher (Yagi, 1964). Les corneilles et les corbeaux tirent sur les lignes de pêche laissées sans surveillance, bien que leur longueur et la noirceur de l'eau les empêchent de voir le poisson se rapprocher (Boswall, 1977; Lefebvre *et al.*, 2002). Le *feedback* perceptif n'est donc pas nécessaire pour résoudre correctement la tâche. Il serait tout de même pertinent de vérifier la part de l'apprentissage dans l'apparition de la pêche à la glace chez les corvidés, et si ces oiseaux se fient au poids du poisson (alors non plus considéré comme un *feedback* visuel, mais plutôt somatique).