UNIVERSITÉ DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE SSBCV

UMR PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET DES COMPORTEMENTS
Équipe Cognition, Éthologie, Bien-être animal

THÈSE présentée par :

Rachel DEGRANDE

soutenue le : **06 décembre 2023**

pour obtenir le grade de : **Docteure de l'Université de Tours**
Discipline/ Spécialité : Sciences de la Vie / Cognition animale

Exploration des capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique (*Gallus gallus domesticus*)

THÈSE dirigée par :

Mr CALANDREAU Ludovic	Directeur de Recherche, INRAE Centre Val de Loire

RAPPORTRICES :

Mme JOZET-ALVES Christelle	Maître de Conférences, CNRS, Université de Caen Normandie
Mme LUMINEAU Sophie	Professeure des Universités, CNRS, Université de Rennes

PRESIDENTE DE JURY :

Mme TACONNAT Laurence	Professeure des Universités, CNRS, Université de Tours

---

JURY :

Mr BOIVIN Xavier	Directeur de Recherche, INRAE Auvergne Rhône Alpes
Mr CALANDREAU Ludovic	Directeur de Recherche, INRAE Centre Val de Loire
Mme JOZET-ALVES Christelle	Maître de Conférences, CNRS, Université de Caen Normandie
Mme LUMINEAU Sophie	Professeure des Universités, CNRS, Université de Rennes
Mr NOWAK Raymond	Directeur de Recherche, CNRS, Université de Tours
Mme TACONNAT Laurence	Professeure des Universités, CNRS, Université de Tours







« Le développement de ce champ d'étude a été une aventure – certains parleraient de montagnes russes –, mais il reste toujours aussi fascinant, car le comportement, comme l'a dit l'éthologue autrichien Konrad Lorenz, est l'aspect le plus vivant de la vie. »

Frans de Waal, 2016 « Sommes-nous trop bêtes pour comprendre l'intelligence des animaux ? »











- Remerciements -

Je souhaite remercier chaleureusement mes rapportrices, Christelle Jozet-Alves et Sophie Lumineau, d'avoir accepté de bien vouloir évaluer mon travail. Je remercie aussi chaleureusement mes examinateurs et examinatrice, Xavier Boivin, Raymond Nowak et Laurence Taconnat, d'avoir accepté d'investir de votre temps et de votre expertise pour cette thèse.

Merci Ludovic pour ton encadrement. J'apprécie la liberté qui m'a été donnée dans ce travail de recherche, la compréhension dont tu as pu faire preuve, les encouragements à toujours me dépasser, et toutes ces anecdotes instructives. J'ai appris beaucoup et dans de bonnes conditions alors merci pour ça.

Merci aux personnes de mon comité de thèse : Léa Lansade, Valérie Dufour et Aline Marighetto. J'ai vraiment apprécié les discussions que nous avons pu avoir et qui m'ont permises de prendre de la hauteur par rapport à mes expériences.

Merci à toute cette équipe de recherche géniale, je n'aurai pas pu mieux tomber. Merci Fabien pour ton aide sur les dispositifs de test, ton suivi, et tes conseils précieux. Merci Léa d'avoir été cette personne stimulante sur tous les aspects de ma thèse. Merci Juliette pour ton soutien à mon projet de replacement de nos petites poules, avec Anaïs Carvahlo et Ethosph'R. Il reste encore beaucoup de chemin et ça n'était peut-être pas le combat d'une doctorante, mais finalement on aura quand même trouvé une solution ! Merci Christine pour toute cette énergie que tu m'as envoyée, tant dans la recherche que pour les prises de perspective que tu m'as offertes ; j'en avais besoin. A toutes et tous, Alice, Vitor, Mathilde, Julie, Céline, Océane ; merci pour vos conseils et votre soutien qui ont donné une saveur particulière à ces trois années que je ne risque pas d'oublier.

Merci à tout le personnel de PEAT, particulièrement Isabelle Grimaud-Jottreau, Nathalie Meme et Jérémy Bernard, pour votre soin aux animaux, votre aide et votre flexibilité. Je considère que c'est une chance d'avoir pu réaliser mes expérimentations dans cette ambiance bienveillante.

Merci à toutes les personnes de support du centre qui m'avez accompagnées dans les différentes étapes de mon voyage, plus ou moins drôles, toujours avec bienveillance : Mathieu Keller, Sophie Mary, Anne Mychak, Ghislaine Ploux, Sandra Cavalié, Manon Binoit, Laurent Cario, Martine Migaud et toutes les autres personnes, piliers du fonctionnement de la PRC. Merci aussi aux bricoleurs de l'atelier et plus particulièrement Pascal Tondereau et Jean-Noël Couet pour votre disponibilité et votre bonne volonté.



Merci aux collègues chercheur.ses qui ont pu m'inspirer, m'encourager ou me faire confiance, avant et pendant la thèse et qui se reconnaitront.

Merci à mes collègues collaboratrices plus ou moins loin sur le globe : Lisa Poncet, Samara Danel, Maria Loconsole, Delphine Soulet, Anne-Lise Dauphiné. Je suis sûre que nos projets communs porteront rapidement leurs fruits.

Merci à mes précieux stagiaires ! Océane, Nelson, Delphine, vous m'avez appris à me remettre en question différemment, à déléguer, à encadrer, et vous avez toutes et tous été de super compagnons de route.

Pour vos conseils précieux au début de ma rédaction de thèse, quand j'en avais bien besoin, merci à Aude, à Samara, à Emeline, à Lisa. Emeline, merci pour tes conseils qui m'ont accompagné dans ce voyage tumultueux. Et surtout, merci pour ta relecture finale si efficace et en un temps record !



Merci à vous les filles. Plotine, qui a été ma camarade de thèse dans les moments forts mais aussi dans les moments moins sympas, avec tout ce que ça implique – et je sais que tu sais que tu es plus que ça ; Noémie, que j'ai eu la surprise et le bonheur de retrouver à cette étape de nos vies ; Delphine, que je suis vraiment contente d'avoir rencontrée, comme Romane, Camille, Inès. Merci pour tous ces moments ensemble, nos discussions, et votre soutien. Un clin d'œil à Delphine et Inès qui reprennent mon petit Journal Club, j'ai hâte de voir à quel point il brillera entre vos mains. Merci aussi à mes co-bureaux pour les discussions enrichissantes et pour l'ambiance sympa au bureau !

Merci à toi Marion, d'y avoir cru autant que moi, à cette plateforme en ligne d'échange entre jeunes chercheur.ses, et de nous avoir rassemblés avec Juliette et Bastien. C'est le démarrage d'un gros projet et j'espère qu'il pourra perdurer et être aussi actif et utile qu'on aura pu se l'imaginer, ce midi-là, à cette table lors du colloque de la SFECA.

Lisa, merci juste d'avoir été là, de près ou de loin. La thèse n'aura pas été qu'une partie de plaisir, et les moments difficiles, les moments de joie et de succès, les questionnements, j'ai adoré les partager avec toi.



Merci à mes petites poules, qui m'ont appris tant de chose.

Merci à mes parents, à ma famille, qui m'a vu partir toujours plus loin, peut-être sans trop imaginer dans quoi je m'embarquais. Merci d'avoir toujours soutenu mes ambitions et mon entêtement à foncer – en gardant raison toujours – pour ce qui me fait vibrer avant tout.

Enfin, à toi David, merci pour tout. Pour ton soutien inébranlable, ton aide au quotidien et ton engagement, ton esprit critique qui m'aide beaucoup à avancer et à grandir, ton aide précieuse dans ma réflexion de jeune chercheuse – mais pas que. Tout ça n'existerait pas sans toi. A nous et à notre aventure.

« Et ce n'est que le début ! »

RÉSUMÉ

L'objectif de cette thèse est d'étudier les capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique. Notre recherche s'est concentrée sur l'existence de trois types d'inférence : l'inférence par exclusion, l'inférence déductive au travers de la capacité de généralisation de concept et l'inférence transitive. Nos résultats suggèrent que la poule domestique possède des capacités d'inférence simple et relationnelle. Nous montrons que la poule est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée ; de futurs travaux seront nécessaires pour déterminer l'utilisation effective d'inférence chez la poule dans ce type de tâche. Notre seconde expérience suggère que la poule est capable d'inférence déductive, et valide la capacité d'inférence au travers de la représentation mentale d'une règle chez cette espèce. Pour finir, notre analyse des performances d'inférence transitive chez la poule adulte suggère une utilisation de représentations mentales relationnelles dans cette tâche. Les différentes expériences soulignent que des facteurs individuels pourraient moduler l'utilisation de représentations relationnelles dans le cadre d'inférence chez cette espèce. La contribution majeure de la thèse est d'appuyer l'hypothèse de capacités d'inférence simple et relationnelle chez la poule domestique. Ce résultat complète les études réalisées jusqu'alors majoritairement sur le poussin, et s'ajoute aux conclusions de l'existence de capacités d'inférence chez différentes espèces d'oiseaux. L'existence de telles capacités chez la poule pourra être prise en compte dans les pratiques d'élevage dans une perspective de bien-être animal.

Mots clés : Oiseau ; Cognition ; Inférence ; Raisonnement ; Ethologie ; Psychologie expérimentale

SUMMARY

This thesis aimed at studying the cognitive capacities underlying reasoning abilities in the domestic chicken. Our research focused on three types of inference capacities: inference by exclusion, deductive inference through the capacity of concept generalization, and transitive inference. Our results suggest that domestic hens possess simple and relational inference capacities. First, we show that the hen is capable of applying an exclusion rule spontaneously; however, future studies are needed to determine the hen's actual use of inference in this type of task. Our second experiment suggests that hens are capable of deductive inference, which confirms the use of inference through the mental representation of a rule in this species. Finally, the transitive inference performances of the adult hens suggest the use of relational mental representations in this task. The different experiments highlight that individual factors could affect the use of relational representations in the context of inference capacities in this species. The main contribution of the present thesis is to support the hypothesis of inferential capacities through both simple and relational mental representations in the domestic hen. This result complements the studies carried out to date, mainly on chicks, and adds to the conclusions concerning the existence of inference capacities in different bird species. The existence of such capacities in hens could be considered in husbandry practices from an animal welfare perspective.

Keywords: Domestic bird; Cognition; Inference; Reasoning; Ethology; Experimental psychology

SOMMAIRE

LISTE DES FIGURES 1
LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS 5

INTRODUCTION 9

I) CADRE CONTEXTUEL 11
1) L'étude de la cognition animale au service du bien-être des animaux d'élevage 11
2) Aux limites des capacités cognitives étudiées, le raisonnement 12
3) Le cas des oiseaux, et zoom sur les volailles 14
4) Problématique générale 16
II) RAISONNEMENT : DÉFINITIONS ET CONCEPTS 17
1) Cadre conceptuel du travail de recherche 17
2) Catégorisation des capacités d'inférence 19
3) Capacités de mémoire relationnelle 24
III) ÉTAT DE L'ART : LES BASES DU RAISONNEMENT CHEZ LA POULE 28
1) Que nous dit la littérature sur les capacités d'inférence des oiseaux 28
2) Pourquoi s'intéresser à l'espèce *Gallus gallus domesticus* ? 30
3) Des capacités cognitives complexes chez la poule domestique 33
3.a) Une première approche de la cognition via des apprentissages simples 33
3.b) Vers l'études des capacités de raisonnement chez la poule domestique 38

OBJECTIFS DE LA THÈSE 47

MISE EN ŒUVRE EXPÉRIMENTALE 49
I) ANIMAUX ET CONDITIONS D'ÉLEVAGE 51
II) LES DISPOSITIFS DE TEST UTILISÉS 52
1) L'arène ouverte pour tester l'inférence par exclusion 52
2) Le dispositif écran automatisé pour tester la généralisation de concept 54
3) La cage d'exposition pour tester l'inférence transitive 57
III) CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES CONCERNANT L'EXPÉRIMENTATION 60

CHAPITRE 1 : Inférence par exclusion dans une tâche de recherche de nourriture chez la poule domestique 63

Première partie : ARTICLE 1 – Apply the optimal strategy: Adult domestic hens learned to choose by exclusion in the sloped-tubes task (submitted) 69

Supplementary Materials ARTICLE 1 - Apply the optimal search strategy: Adult domestic hens learned to infer by exclusion in the sloped-tubes task 95

Deuxième partie : Validation de l'expression spontanée d'une performance par exclusion chez la poule domestique, au travers de la tâche des 2 cups 101

INTRODUCTION 101

MATÉRIEL ET MÉTHODES 102

RÉSULTATS 105

DISCUSSION 107

CHAPITRE 2 : Généralisation de concept dans une tâche de correspondance à l'échantillon différée chez la poule domestique 111

ARTICLE 2 – Domestic hens succeed at serial reversal learning and perceptual concept generalization using a new automated touch-screen device (published) 115

Supplementary Materials ARTICLE 2 – Domestic hens succeed at serial reversal learning and perceptual concept generalization using a new automated touchscreen device 125

CHAPITRE 3 : Inférence transitive chez la poule domestique adulte dans une série arbitraire de six items 131

ARTICLE 3 – Transitive reasoning in the adult domestic hen in a six-term series task (in prep.) 135

Supplementary Materials ARTICLE 3 – Transitive reasoning in the adult domestic hen in a six-term series task 165

DISCUSSION GÉNÉRALE 173

I) La poule domestique possède des capacités d'inférence et de mémoire relationnelle 175

Rappel des résultats principaux 175

Le rôle central des capacités de mémoire relationnelle en tant que support des capacités de raisonnement 177

II) Peut-on parler de représentations mentales chez la poule ? 178

Réflexion sur le concept de représentation mentale 178

Inférence ou mécanismes associatifs ? 179

III) Le concept de raisonnement en cognition animale 181

Discussion sur la définition de raisonnement 181

Discussion autour de la spontanéité des capacités de raisonnement 182

IV) Un biais de latéralité peut-il permettre de différencier entre inférence simple ou relationnelle ? 184

V) Les performances de raisonnement dépendent de paramètres individuels 186

VI) Limitations méthodologiques principales de la thèse 188

Impact de la motivation alimentaire sur le comportement lors des tests 188

Impact de la gestuelle humaine 189

La question de la généralisation à l'espèce 189

VII) Implications et perspectives 190

Perspectives pour l'étude de la mémoire de type épisodique chez la poule domestique 190

Une meilleure connaissance du monde mental des oiseaux d'élevage 192

Perspectives pour l'étude comparative des capacités de raisonnement chez l'oiseau 193

CONCLUSION 195

BIBLIOGRAPHIE 197

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schématisation du lien entre les capacités d'inférence, qui sont à la base des capacités de raisonnement, et l'implémentation de capacités de mémoire relationnelle en tant que support des inférences, et support de complexification de ces capacités d'inférence…… **13**

Figure 2 : Schéma comparatif montrant l'ancienne (**b**) et la nouvelle (**c**) structuration du cerveau de l'oiseau (ici : un diamant mandarin) et les terminologies correspondantes, à l'issue de l'*Avian Brain Consortium* de 2005 : le volume du pallium correspond davantage à un volume relatif correspondant à celui du cortex chez le mammifère. Illustration tirée de Jarvis et al. (2005)…… **15**

Figure 3 : Schématisation reprenant la Figure 2 et précisant le lien entre les capacités d'inférence, qui sont à la base des capacités de raisonnement, et les capacités de mémoire relationnelle, en tant que support au processus de raisonnement…… **20**

Figure 4 : Catégorisation des différents types d'inférence, et exemples associés. La déduction et l'induction sont les deux processus d'inférence qui permettent de réaliser les différents types d'inférence dans différentes situations. Ils peuvent aussi être réalisés indépendamment. L'illustration est reprise et adaptée de Völter et Call (2017)…… **24**

Figure 5 : Report des articles qui s'intéressent aux capacités d'inférence chez l'oiseau, hors tâches sociales et hors manipulation d'outils (recherche par référencement sur Web of Science). …….. **29**

Figure 6 : Photographie d'un mâle (à gauche) et d'une femelle (à droite) de Coq doré, *Gallus gallus spadiceus,* dont le matériel génétique est majoritaire chez la poule domestique actuelle…….. **30**

Figure 7 : Carte du monde retraçant le parcours géographique de la poule au cours du temps, à partir de sa zone de présence initiale en Asie du Sud-Est ①, où elle existe encore à l'état sauvage en tant que *Gallus gallus spadiceus.* Carte publié par Science&Vie le site, revue n°1262, « Des poules et des humains, la fabuleuse histoire d'une domestication », P. Fricot (2022) à partir de l'article de Peters et al. (2022)…. **31**

Figure 8 : Illustration de la tâche de détour. Illustration correspondante à la Figure 1 de Vallortigara et al. (1999)…… **34**

Figure 9 : Reproduction des formes questionnées dans Zanforlin et al. (1981)…… **35**

Figure 10 : Photographie tirée de la Vidéo 4 de Szabo et al. (2022). Après avoir été mis face à une situation provoquant une attente de présence ou d'absence de l'objet d'empreinte derrière la paroi opaque, le poussin est placé face à l'issue inverse……. **36**

Figure 11 : Photographie extraite d'une vidéo de l'expérimentation de Rugani et al. (2009)…….. **37**

Figure 12 : Illustration des deux capacités d'inférence nécessaires pour réaliser une généralisation de concept : l'inférence inductive et l'inférence déductive…….. **40**

Figure 13 : Exemple d'un binôme de type ABA ou AAB présenté lors de l'entrainement ou lors du test de généralisation. Illustration adaptée de la Figure 1 de Santolin et al. (2016)…….. **40**

Figure 14 : Deux exemples de conditions d'imprégnation en conditions environnementales contrôlées de poussins âgés de moins de 3 jours, avec (**a**) ou sans (**b**) contact physique possible avec l'objet d'imprégnation. L'illustration correspond à la Figure 1 de Chiandetti et al. (2011)……. **41**

Figure 15 : Illustration d'une tâche sur écran permettant d'investiguer les capacités de métamémoire chez l'animal…… **43**

Figure 16 : Dans l'expérience sur la mémoire contextuelle, le poussin apprend à retrouver des vers de farine derrière (par exemple) la croix, toujours placée à droite dans le contexte *bleu* et toujours placée à gauche dans le contexte *jaune*. L'illustration correspond à la Figure 1 de Lonconsole et al. (2021)……. **45**

Figure 17 : Photographies du dispositif d'arène de test utilisé pour la tâche d'inférence par exclusion... **54**

Figure 18 : Photographie du dispositif écran utilisé pour la tâche de généralisation de concept…….. **56**

Figure 19 : Photographie du dispositif utilisé pour tester l'inférence transitive, et l'inférence par exclusion via la tâche des 2 cups, chez la poule domestique……. **59**

Figure 20 : (**a**) Illustration des cups internes, transparentes ou opaques, et des cups externes opaques. (**b**) Illustration de l'emplacement de l'individu testé, de l'expérimentateur, et de l'emplacement des cups.. **103**

Figure 21 : Nombre d'essais d'entrainement (cups opaques externes) réussis au total pour chaque individu, selon le côté de l'emplacement de la récompense (gauche en rouge ; droite en bleu)…….. **106**

Figure 22 : Nombre d'essais réussis par individu lors des sessions test dans la tâche des 2 cups, pour les essais PTv (en bleu ; la récompense est dans la cup transparente, donc visible) et les essais d'inférence PTnv (en rouge ; la récompense est dans la cup opaque, donc non visible)……. **107**

Figure 23 : La figure correspond à une partie de la Figure 1 de Whittington et al. (2020). Les illustrations schématisent l'idée de structure en réseau pour la mémoire des relations entre différentes informations…… **178**

Figure 24 : La figure correspond à la Figure 5 de l'article de Daisley et al. (2010) présentant le nombre moyen de réponses correctes aux essais d'inférence BD (série apprise : ABCDE) pour les 4 sessions de test (BD1 à BD4 ; 5 essais-test par session, non récompensés)…… **185**

Figure 25 : Déroulement d'un test de mémoire de type épisodique chez l'animal (un test par jour) : **(a)** test de MTE avec support temporel, **(b)** test de MTE avec support contextuel…… **191**

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Articles scientifiques à comité de lecture

Degrande R, Piegu B, Jardat P, Cornilleau F, Ferreira VHB, Lansade L, Calandreau L (**in prep.**) *Transitive reasoning in the adult domestic hen in a 6-terms series task.*

Degrande R, Cornilleau F, Jardat P, Lansade L, Ferreira VHB, Calandreau L (**submitted**) *Apply the optimal strategy: Adult domestic hens learned to choose by exclusion in the sloped-tubes task.*

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Jardat P, Colson V, Calandreau L (**2022**) *Domestic hens succeeded at serial reversal learning and concept generalization using a new automated touch-screen device*. Animal, 2022, 16 (8), pp.100607. doi: https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100607 – a fait l'objet d'un communiqué par le département PHASE INRAE en janvier 2023

Jardat P, Ringhofer M, Yamamoto S, Gouyet C, Degrande R, Parias C, Reigner F, Calandreau L, Lansade L (**2022**) *Horses form cross-modal representations of adults and children*. Animal Cognition. doi: https://doi.org/10.1007/s10071-022-01667-9

Calandreau L, Ferreira V.H.B, Degrande R, Guesdon V (**2022**) *How do domestic birds process their environment*. INRAE Productions Animales. doi: 10.1016/j.anscip.2022.05.144 – a fait l'objet d'un article de presse dans Le Point Vétérinaire en février 2023

Articles destinés à un public non scientifique

Degrande R., Leterrier C., et al. (**soumis**) *Animaux d'élevages : Prendre en compte leurs ressentis.*

Degrande R, Fererira VHB, Guesdon V, Calandreau L (**2023**) *Comment les volailles perçoivent et interprètent leur environnement : recherches scientifiques et exemples d'application*. INRAE Productions Animales. Vol.36(3). doi: 10.20870/productions-animales.2023.36.3.7657

Collaboration pour une chronique de presse : Peyret E (**2023**) *Et si on arrêtait de les prendre pour des nuggets ?* Le Monde, 10-11 septembre 2023, p7.

Calandreau L, Degrande R, Jardat P, Lansade L (**2022**) *Tester les capacités de métacognition pour étudier la conscience chez les mammifères*. La lettre des Neurosciences n°63. https://tinyurl.com/5rkrw28c

Communications scientifiques orales

Degrande R, Piegu B, Jardat P, Cornilleau F, Ferreira VHB, Lansade L, Calandreau L (**2023**) *Processus de raisonnement chez la poule domestique : l'inférence transitive.* Présentation orale à la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA).

Degrande R, Piegu B, Jardat P, Cornilleau F, Ferreira VHB, Lansade L, Calandreau L (**2023**) *Processus cognitifs lors d'un raisonnement transitif chez la poule domestique adulte*. Présentation orale à la Journée Scientifique de la SFR4226 Neuroimagerie Fonctionnelle de Tours.

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Jardat P, Colson V, Calandreau L (**2022**) *The top gamer hen: introducing a touch-screen device with serial reversal learning and generalization task*. Poster and short talk for the Comparative Cognition Society Seminar (CCS CO3)

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Jardat P, Colson V, Calandreau L (**2022**) *Catégorisation perceptive dans une tâche de correspondance à l'échantillon chez la poule domestique*. Présentation orale à la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA). Bénéficiaire d'une bourse de colloque SFECA.

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Calandreau L. (**2021**). *If not here, then there: The domestic hen is capable of inference by exclusion in a food searching task*. Short talk for the Animal Behaviour Live conference (ABL), online live videoconferencing.

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Calandreau L. (**2021**). *If not here, then there: The domestic hen is capable of inference by exclusion in a food searching task*. Talk for the European Student Conference on Behaviour and Cognition (ESCBC), online live videoconferencing.

Communications scientifiques par poster

Degrande R, Piegu B, Jardat P, Cornilleau F, Ferreira VHB, Lansade L, Calandreau L (**2023**) *Cognitive mechanisms of transitive reasoning in the adult domestic hen*. Poster presented at the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). Award of a travel grant.

Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, Calandreau L. (**2021**). *Si ce n'est pas ici, c'est là-bas : La poule domestique est capable de raisonner par exclusion dans un contexte de recherche alimentaire*. Colloque du Biotechnocentre, Réseau Thématique de Recherche, Chaumont-sur-Tharonne, France.



INTRODUCTION

I) CADRE CONTEXTUEL

1) L'étude de la cognition animale au service du bien-être des animaux d'élevage

Avec le développement des pratiques d'agriculture et d'élevage, l'humain a vu sa relation à l'animal non-humain (ci-dessous : *animal*) changer du tout au tout. Au lieu de stratégies dans l'effort de capture, qui gouvernaient en partie sa relation à l'animal, l'humain a commencé à raisonner en termes de stratégies de production. Depuis, l'élevage doit répondre à une demande toujours croissante en produits d'origine animale tout en étant contraint par l'évolution des mœurs sociales. En effet, l'amélioration des connaissances scientifiques concernant les effets de l'élevage sur l'environnement, la santé et le bien-être global (One Welfare, Pinillos et al., 2016) font évoluer la législation. Pour le bien commun, il est demandé aux éleveur.ses de respecter des normes protectrices envers l'environnement et envers l'animal.

Au contraire de la gestion légale des *animaux sauvages*, l'humain organise les conditions de vie des *animaux domestiques* et des *animaux de rente*. Il a donc une responsabilité à leur égard. Pour encadrer cette responsabilité, les espèces appartenant à ces deux catégories sont le sujet de réglementations législatives concernant la manière dont ils peuvent – et doivent – êtres régis (Code de l'animal, Marguénaud et al., 2019). Une des évolutions sociétales récemment traduite dans la législation française est la prise en compte du bien-être des animaux d'élevage, non seulement dans sa dimension physiologique (santé et hygiène, dite *bientraitance*) mais aussi dans sa dimension psychologique (états mentaux) (voir Fraser, 2008). Cette évolution sociétale fait suite notamment à l'amélioration des connaissances scientifiques sur le monde mental des animaux (Le Neindre et al., 2018).

Aujourd'hui, le **bien-être animal** est défini comme « *l'état mental et physique positif lié à la satisfaction de ses besoins physiologiques et comportementaux, ainsi que de ses attentes. Cet état varie en fonction de la perception de la situation par l'animal* » (ANSES, 2018). Le bien-être animal n'inclut donc plus seulement une bonne santé physique, mais aussi mentale. Ici, le terme de *perception de la situation* renvoie à une composante subjective impliquant les capacités sensorielles de l'animal et à la manière dont il est capable d'interpréter, d'analyser et de s'adapter aux variations de son environnement, donc à ses capacités cognitives. Lorsque l'on s'intéresse au bien-être des animaux d'élevage, un prérequis est donc d'étudier leur cognition. Le terme de **cognition**, tel qu'il sera utilisé dans ce manuscrit, concerne l'ensemble des processus mentaux qui se rapportent aux fonctions de mémorisation, de traitement et de réutilisation des informations qui sont perçues par l'animal (Shettleworth, 2000 ; Vauclair & Kreutzer, 2004). Nous différencierons ici les capacités cognitives dites « simples » des capacités dites « complexes »

en fonction du type et de la quantité d'informations inclues dans la représentation que se fait l'animal de la situation. Le niveau de ces capacités chez une espèce module ses besoins psychologiques, son degré de compréhension et l'impact potentiel des variations du milieu de vie sur l'état de bien-être de l'individu. Une meilleure connaissance de l'étendue des capacités cognitives des animaux d'élevage permet donc de mieux comprendre leur monde mental, et pourrait ainsi participer à l'amélioration de leurs conditions de vie en élevage.

2) Aux limites des capacités cognitives étudiées, le raisonnement

Plusieurs capacités cognitives ont longtemps été considérées comme étant le propre de l'humain et ont donc fait l'objet de peu de recherches en cognition animale, jusqu'à une ouverture de la discipline à la fin du 20ème siècle, en lien avec l'évolution des considérations philosophiques concernant l'intelligence animale (Le Neindre et al., 2018). Depuis, certaines de ces capacités ont été retrouvées chez plusieurs espèces, comme la métacognition (capacité à évaluer ses propres connaissances ; Smith, 2009) ou les voyages mentaux dans le temps (souvenirs épisodiques, planification du futur ; Allen & Fortin, 2013 ; Clayton et al., 2003 ; Osvath, 2009).

Parmi les capacités cognitives peu étudiées chez l'animal se trouvent les capacités de raisonnement. Le **raisonnement**, tel qu'il sera utilisé dans ce manuscrit, est le processus cognitif qui permet d'établir des liens entre différentes informations observées et/ou mémorisées, et d'en inférer une conclusion, en vue de résoudre un problème (Bermúdez, 2006 ; Völter & Call, 2017). Le processus de raisonnement dépend donc de deux capacités cognitives : la capacité d'inférence et la capacité de mémoire relationnelle. La **capacité d'inférence** est le mécanisme fondamental de base du raisonnement[1] : elle permet d'établir une conclusion à partir d'une représentation mentale des liens entre différentes informations (**Figure 1**). La **capacité de mémoire relationnelle** vient en support des capacités d'inférence, et donc du raisonnement : la mémoire relationnelle contient les informations mémorisées qui pourront potentiellement faire l'objet d'une inférence. Les capacités de mémoire relationnelle sont aussi le support de complexification des capacités d'inférence, au travers de la quantité et du type d'informations prises en compte. Le degré de complexité des capacités de raisonnement d'un animal traduit sa capacité

[1] Il existe des types d'inférence qui peuvent ne pas être considérés comme du raisonnement : les inférences immédiates. Ce point est développé dans la partie II) 2) Catégorisation des capacités d'inférence.

de compréhension de son environnement, leur étude est donc particulièrement pertinente dans une démarche visant à mieux comprendre les capacités cognitives des animaux d'élevage.

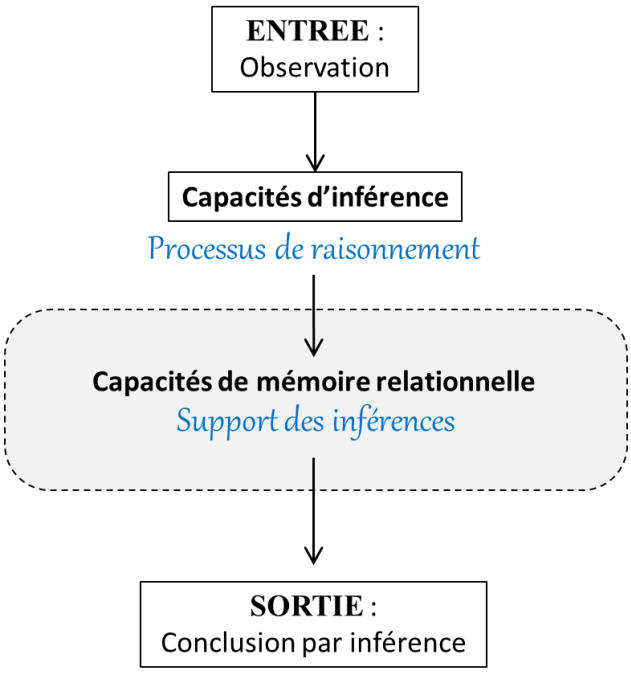


Figure 1 : Schématisation du lien entre les capacités d'inférence, qui sont à la base des capacités de raisonnement, et l'implémentation de capacités de mémoire relationnelle en tant que support des inférences, et support de complexification de ces capacités d'inférence.

Les espèces historiquement étudiées pour leurs capacités d'inférence sont les primates (avec une étude de Grether & Maslow en 1937) et les pigeons (par exemple Zentall & Hogan, 1974). Actuellement il existe une plus grande quantité d'études à ce sujet chez les primates, les corvidés et les psittacidés, considérés comme des animaux *intelligents*[2] (Völter & Call, 2017). Ces dernières décennies, la recherche scientifique concernant les capacités de raisonnement chez l'animal s'est étendue à d'autres mammifères, par exemple chez le chien (Aust et al., 2008 ; Bräuer et al., 2013 ; Collier-Baker et al., 2004 ; Erdőhegyi et al., 2007 ; Fiset & Leblanc, 2007), le chat (Doré, 1990 ; Dumas & Doré, 1991), le cheval et l'âne (Hanggi, 1999 ; Danel, Rebout, Osiurak, et al., 2022), l'éléphant (Plotnik et al., 2014), le phoque commun (Hanggi & Schusterman, 1995), l'otarie de Californie (Kastak & Schusterman, 1994 ; Schusterman &

[2] Ici j'utilise le terme d'*intelligence* en référence à son utilisation dans le langage courant. Cette utilisation renvoie à l'existence de capacités cognitives adaptatives qui permettent de résoudre des problèmes considérés comme complexes, avec la tendance à considérer les capacités semblables aux nôtres (point de référence) en tant qu'intelligence supérieure (voir par exemple : Cole & Stewart, 2016). Le terme d'*intelligence* n'est pas absolu, dans le sens où il en existe différentes définitions, et différentes formes, que l'on peut difficilement comparer entre elles.

Krieger, 1984) et le grand dauphin (Herman, 2006 ; Jaakkola et al., 2010). Le nombre d'études s'intéressant aux animaux de rente augmente aussi progressivement (Le Neindre et al., 2017) : les chèvres et moutons (Nawroth et al., 2014), le cochon (Nawroth & von Borell, 2015). De même, la littérature concernant ces capacités chez les oiseaux commence depuis peu à s'intéresser à d'autres espèces que les corvidés ou les psittacidés, avec des études sur le labbe (Danel et al., 2021 ; Danel, Rebout, Bonadonna, et al., 2022), le goéland (T. A. Obozova et al., 2012), le calao (Danel, Rebout, & Kemp, 2022), l'oie (Weiß et al., 2010), le canard (Martinho & Kacelnik, 2016) et la poule domestique (Chiandetti & Vallortigara, 2011 ; Daisley et al., 2010, 2021 ; Mascalzoni et al., 2010).

3) Le cas des oiseaux, et zoom sur les volailles

En 2005, à la lumière des nouvelles connaissances scientifiques issues des sciences comportementales et des neurosciences cognitives, l'*Avian Brain Consortium* (Jarvis et al., 2005) s'est réuni pour mettre à jour une terminologie décrivant le cerveau de l'oiseau vieille de 100 ans. Dans cet article, les auteurs soulignent que les capacités cognitives des oiseaux sont bien plus complexes que perçu précédemment. Leur conclusion phare est que le volume du pallium constitue une part beaucoup plus large du cerveau aviaire, et que son volume relatif est comparable à celui des mammifères (75% du volume du télencéphale, mesuré à partir de coupes de pigeon et de diamant mandarin ; **Figure 2**). Enfin, les auteurs soulignent qu'au vu de ces nouvelles connaissances, l'architecture du télencéphale des mammifères n'est vraisemblablement pas une structure encéphalique obligatoire dans l'expression de processus cognitifs complexes, mais que la structuration en subdivisions et la connectivité pourraient être des facteurs plus importants dans la génération de comportements complexes. De plus, une étude de 2016 (Olkowicz et al., 2016) réalisée sur 28 espèces d'oiseaux montre que les oiseaux ont une densité neuronale supérieure à celle des mammifères. Cela amène à un nombre similaire de neurones dans le pallium chez l'oiseau et dans le cortex cérébral du mammifère, malgré la petite taille du cerveau de l'oiseau. Cette région cérébrale est notamment impliquée dans les processus de mémorisation, de raisonnement et de résolution de problèmes. Depuis, des études de neurosciences cognitives sont venues appuyer l'existence de capacités cognitives complexes chez l'oiseau (voir par exemple : Cabrera-Álvarez & Clayton, 2020 ; Nieder, 2017 ; Nieder et al., 2020). Il est donc aujourd'hui scientifiquement admis que les oiseaux possèdent tout autant que les mammifères le support neurobiologique permettant des capacités cognitives complexes.

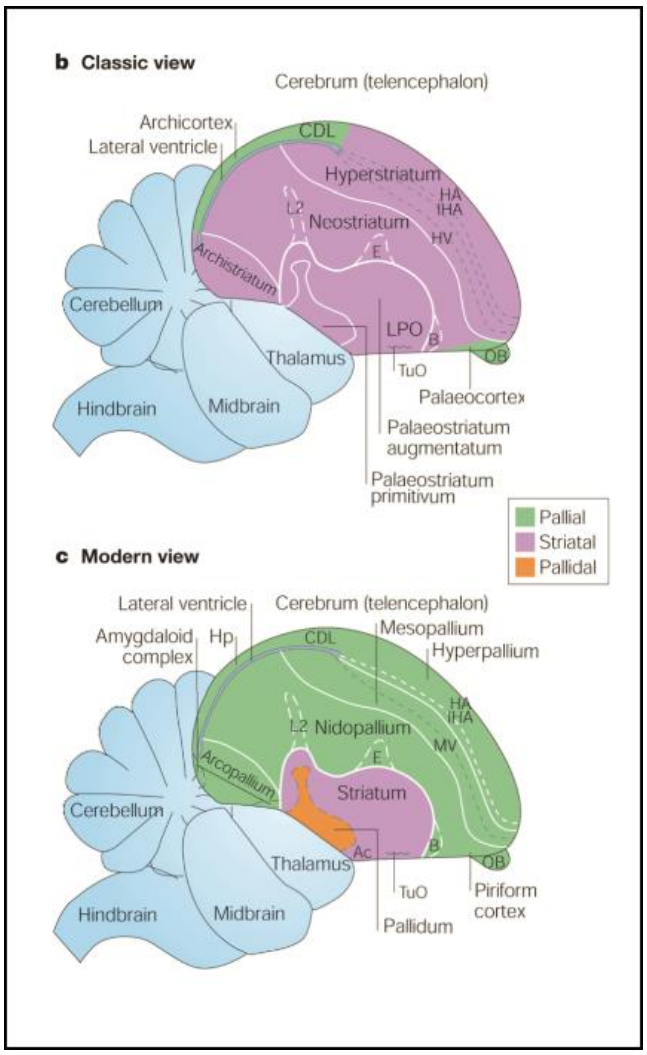


Figure 2 : Schéma comparatif montrant l'ancienne (**b**) et la nouvelle (**c**) structuration du cerveau de l'oiseau (ici : un diamant mandarin) et les terminologies correspondantes, à l'issue de l'*Avian Brain Consortium* de 2005 : le volume du pallium correspond davantage à un volume relatif correspondant à celui du cortex chez le mammifère. Illustration tirée de Jarvis et al. (2005).

Les études concernant les capacités d'inférence et de raisonnement chez l'oiseau ont à ce jour surtout concerné les *Neoaves* (oiseaux modernes) et principalement les corvidés et psittacidés. Ces études montrent que les oiseaux sont capables de comprendre certaines notions de causalité, d'établir des conditionnalités, de raisonner par rapport à l'absence d'évènements ou encore, pour certains, de choisir des outils pour répondre à un objectif précis. Il n'existe à ma connaissance pas d'études sur les capacités d'inférence chez les *Paléognathes* (kiwis, casoars, émeus, nandous, autruches, tinamous).

Le groupe des *Galloansérés* représente les volailles, regroupant les *Ansériformes* (oies, canards, kamichis, canaroies et cygnes) et les *Galliformes* (dindes, poules, pintades, cailles, faisans). Il existe plusieurs études qui se sont attachées à décrire les capacités de mémorisation plus ou moins complexes chez les volailles (mémoire à court terme ou à long terme, mémoire spatiale) et notamment l'effet du stress sur ces capacités de mémorisation, principalement chez la caille (par exemple : Calandreau et al., 2011 ;

Kraimi et al., 2022) et la poule domestique (par exemple : Johnston & Rose, 1998). En parallèle, certaines études chez la poule suggèrent que les volailles possèdent des capacités cognitives plus complexes. À ce jour, il existe une dizaine d'études s'intéressant aux capacités d'inférence des volailles. Dans la partie III) de cette introduction, je détaillerai les conclusions générales qui peuvent être tirées des études concernant les capacités d'inférence chez l'oiseau ; puis je détaillerai les conclusions d'articles qui permettent de suggérer que les volailles sont capables de cognition complexe. Plus particulièrement, je m'intéresserai à la poule domestique, qui est la volaille la plus étudiée en cognition et pour laquelle il existe un socle de littérature scientifique plus solide.

4) Problématique générale

Ce travail de thèse a consisté à évaluer l'existence de capacités cognitives qui n'avaient pas encore été mises en évidence chez un *Galloanséré*, la poule domestique, en s'inspirant de méthodologies développées chez d'autres espèces. Nous avons centré notre recherche sur les capacités d'inférence, qui sont le mécanisme fondamental du raisonnement. Les capacités de mémoire relationnelle seront abordées à la lumière de l'étude des capacités d'inférence, en tant que support – et support de complexification – des capacités d'inférence. Cette recherche permettra notamment d'affiner la cartographie des capacités cognitives connues chez la poule domestique.

Dans cette introduction, une première partie théorique sera consacrée à la définition des capacités cognitives nécessaires aux processus de raisonnement, à savoir les capacités d'inférence et de mémoire relationnelle. Une seconde partie s'intéressera au modèle d'étude en particulier et viendra détailler les recherches à l'origine de l'hypothèse de capacités de raisonnement chez la poule domestique. Enfin, je détaillerai les différents types d'inférence qui ont été étudiés, et les moyens mis en œuvre pour répondre à la question de recherche.

II) RAISONNEMENT : DÉFINITIONS ET CONCEPTS

1) Cadre conceptuel du travail de recherche

En psychologie humaine, la définition usuelle du *raisonnement* est la mise en œuvre consciente d'une suite logique d'arguments en relation les uns avec les autres étayant une *thèse*, avec ou sans *antithèse*, construisant une démonstration pour aboutir à une conclusion. Cette définition large inclut la notion de conscience ; elle ne peut donc par précaution pas être utilisée chez l'animal non verbal, car nous n'avons accès ni au contenu de sa pensée, ni à son niveau de conscience (Hild, 2017). Le **socle de logique inférentielle**, qui est la capacité à relier entre elles plusieurs informations pour émettre une conclusion, peut lui être mesuré, et viendra sous-tendre la notion de raisonnement chez l'animal. Ces mesures sont réalisées via l'observation de réponses comportementales suite à une mise en situation en conditions contrôlées. De cette manière il est possible d'évaluer le niveau de complexité des capacités de raisonnement de l'animal, en fonction de l'expérience réalisée et de la réponse comportementale de l'animal. Le degré de complexité de ces capacités est modulé au travers du type d'inférence étudié (voir la catégorisation des types d'inférence ci-dessous), du type et du nombre d'informations à manipuler en mémoire. L'hypothèse qui est faite derrière la mise en relation d'informations, perçues et/ou mémorisées par l'animal, est l'élaboration de représentations mentales entre ces différentes informations, permettant la résolution de problème.

La notion de **représentation mentale** est définie comme une image de la réalité extérieure ou une abstraction de cette réalité. En psychologie expérimentale, une représentation mentale est un moyen de décrire la nature des hypothèses et des concepts formés par l'individu (Thagard, 2005)[3]. Les représentations mentales permettent de représenter des relations ou évènements qui n'ont jamais été expérimentés, ainsi que des relations qui ne sont pas directement observables. Il peut exister des représentations mentales simples ou des représentations mentales relationnelles, plus complexes (Gallistel, 1990). Le processus par lequel le cerveau interprète et stocke le contenu des représentations fait l'objet de débats et ne sera pas discuté ici (Pearson & Kosslyn, 2015). Certains comportements observés dans les mises en situation de test sont parfois explicables par des processus cognitifs alternatifs à une représentation mentale. La dissociation entre ces explications demande une méthodologie minutieuse et sera abordée dans cette thèse.

[3] Il existe des représentations mentales sous forme d'images mentales inflexibles. C'est par exemple la mémoire d'un objet physique en tant qu'unité statique. Ce type d'images mentales ne nous intéressera pas dans le cadre de la question de recherche.

Notre travail de recherche s'est appliqué à explorer les bases des capacités de raisonnement chez la poule domestique *Gallus gallus domesticus* : les capacités d'inférence et les capacités de mémoire relationnelle. Cette problématique se situe à la limite des connaissances scientifiques sur les capacités cognitives de la poule, et concentre énormément de possibilités d'expérimentations. Afin d'adopter une démarche cohérente dans le temps de la thèse, nous avons limité la question de recherche aux capacités dirigées vers l'environnement physique hors manipulation d'outils. Ce choix a été fait pour trois raisons principales.

Premièrement, les capacités de raisonnement peuvent être dirigées vers l'environnement mais aussi vers soi en tant que sujet d'analyse ; dans ce cas nous parlons de métacognition. La métacognition est un processus cognitif permettant d'avoir accès à l'objet de nos connaissances (représentations primaires) et permettant une auto-évaluation des connaissances et/ou une auto-régulation des comportements (représentations secondaires). L'étude de ces capacités est une discipline à part entière. Nous avons donc cadré le travail de recherche sur les capacités de raisonnement dirigées vers l'environnement.

Ensuite, nous avons fait le choix d'étudier le raisonnement dans le cadre de la cognition physique, qui est la cognition dirigée envers les objets inanimés. Les capacités ne seront donc pas testées dans le cadre de la cognition sociale, qui est la cognition dirigée envers les congénères sociaux ou inter-espèce. Cependant les capacités abordées peuvent potentiellement être utilisées par l'animal envers son environnement physique et/ou social.

Finalement, nous avons aussi choisi d'exclure l'étude de capacités d'inférence qui impliquent la manipulation d'outils (telle que définie par Bekoff, 2012) ou d'objets physiques, afin de correspondre davantage à l'écologie comportementale de l'espèce. En effet, il n'existe aucune étude à ce jour montrant une utilisation d'outils par la poule domestique, et il existe peu d'études concernant la compréhension des caractéristiques physiques d'objets en 3 dimensions par la poule (mais voir travaux sur l'appréhension de la 3D chez le poussin : Regolin et al., 2011 ; Versace et al., 2016 ; Wood, 2013). Nous n'intégrerons pas non plus les questions des inférences statistiques ou inférence probabilistes.

2) Catégorisation des capacités d'inférence

La **capacité d'inférence** est le mécanisme fondamental du raisonnement. C'est un processus cognitif qui permet d'établir des liens entre différentes informations au travers de représentations mentales, pour émettre une conclusion. La capacité d'inférence implique une étape de combinaison et de comparaison de différentes informations soit dans leur relation de similitude, soit dans leur connectivité spatio-temporelle (Davidson, 1995). Cette relation n'est pas seulement corrélationnelle mais doit impliquer une directionnalité entre les évènements, qui permet à l'animal d'établir une conclusion par inférence (Lagnado et al., 2007). C'est une capacité qui favorise l'adaptation de l'individu à son environnement, principalement lors de l'apparition de conditions instables mais basées sur des règles prédictibles ou connues (Völter & Call, 2017).

Les capacités d'inférence peuvent être divisées en plusieurs catégories en fonction du nombre d'informations et du type de relations qui sont impliquées (**Figure 3 ;** Peirce, 1993 ; Völter & Call, 2017) : les inférences immédiates, et les inférences médiates.

• Les **inférences immédiates** sont composées de deux propositions : une *prémisse* (proposition initiale considérée comme vraie) et une *conclusion* (Armengaud, s. d.). Les inférences immédiates se déclinent en plusieurs règles. Ce type d'inférence, qui peut être considéré comme un raisonnement en psychologie, est cependant considéré comme appartenant à la mémoire des faits et n'implique pas d'établir des relations, sauf appartenance, entre les éléments impliqués. Nous ne nous intéresserons pas davantage à ce type d'inférence dans ce travail de recherche.

• Les **inférences médiates** sont composées de plus de deux propositions, dont au moins deux *prémisses* et une *conclusion*[4]. Ce type d'inférence sera considéré comme plus ou moins complexe, en fonction du nombre et du type d'informations mises en relation.

[4] En psychologie, une inférence médiate peut être formellement valide mais non concluante, donc n'aura pas forcément de lien avec la réalité, notamment dans le cas où une prémisse (proposition initiale considérée comme vraie) est fausse (logique fallacieuse).

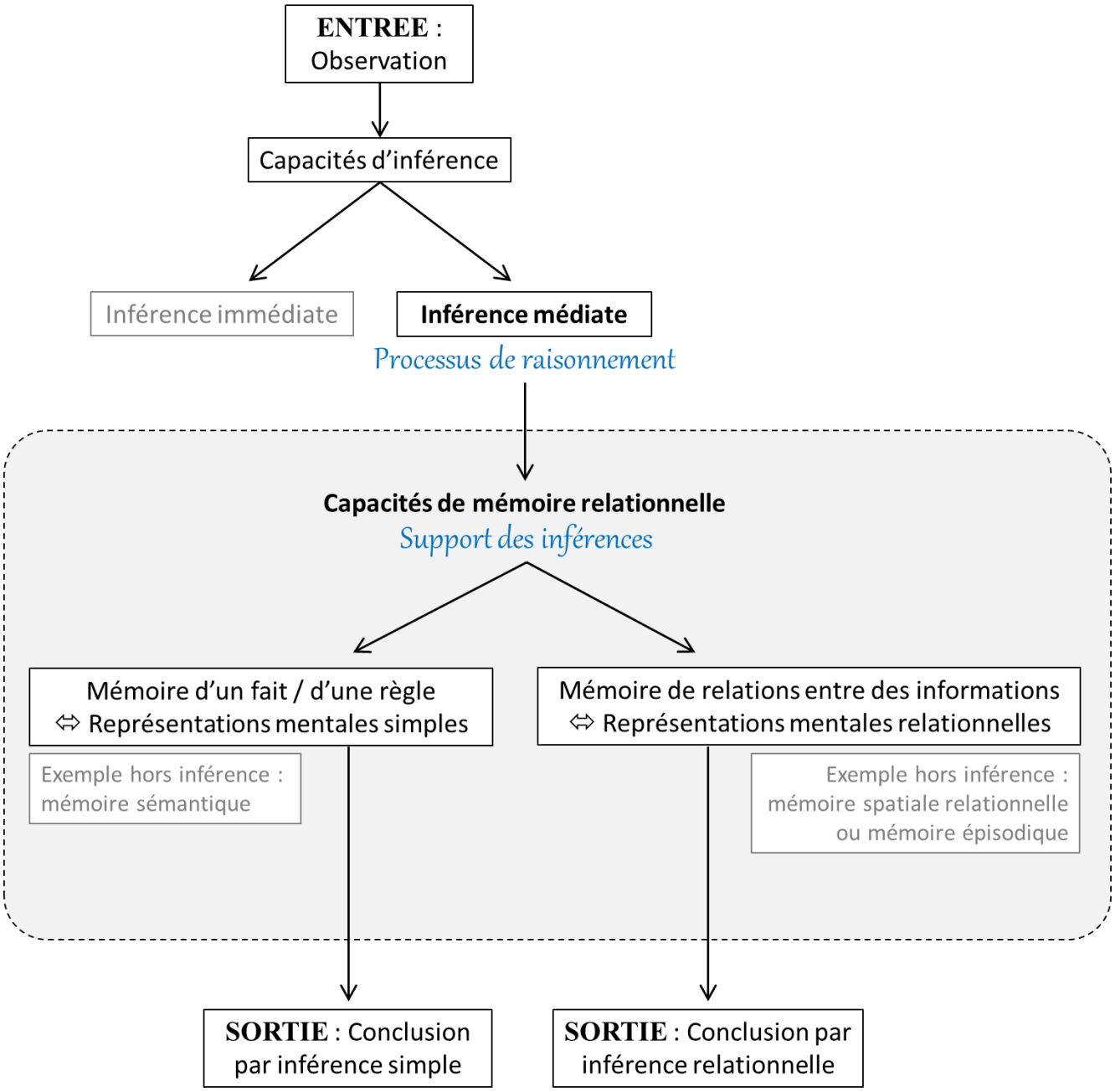


Figure 3 : Schématisation reprenant la Figure 2 et précisant le lien entre les capacités d'inférence, qui sont à la base des capacités de raisonnement, et les capacités de mémoire relationnelle, en tant que support au processus de raisonnement. Le type des informations utilisées lors du processus d'inférence détermine le degré de complexité du raisonnement. En dehors du cadre du raisonnement, les capacités de mémoire relationnelles peuvent s'exprimer indépendamment des capacités d'inférence, et inversement. Les systèmes de mémoire évoqués dans cette figure sont explicités dans la partie *II) 3) Capacités de mémoire relationnelle*.

Les inférences médiates sont basées sur deux processus : l'inférence déductive ou déduction, et l'inférence inductive ou induction.

- **L'inférence déductive** est la résolution d'un cas particulier par une règle générale (loi ou cause) : le raisonnement part de la règle pour expliquer l'observation. Ce type d'inférence est dite « logiquement valide » dans le sens où des prémisses vraies, partant de la règle, impliquent forcément une conclusion vraie. Par exemple (Sergent, 1964) :

  Prémisse 1 Tous les hommes sont mortels,
  Prémisse 2 Or Socrate est un homme,
  Conclusion Donc Socrate est mortel.

  Ici, dans la conclusion, *Socrate* est le cas particulier et *mortel* est la règle. L'inférence déductive est notamment à la base des capacités de généralisation, très utilisées pour valider l'acquisition d'une règle dans les tests en cognition (nouvelle situation, nouveaux stimuli).

- **L'inférence inductive** est la détermination d'une règle générale à partir de cas particuliers : le raisonnement part de l'observation pour déterminer la règle. Ce type d'inférence n'est pas forcément valide dans le sens où certaines observations pourraient conduire à une règle non valide. Par exemple (Aristote) :

  Prémisse 1 L'âne, le mulet, le cheval vivent longtemps
  Prémisse 2 Or, ce sont là tous les animaux sans fiel[5]
  Conclusion Donc, tous les animaux sans fiel vivent longtemps.

  Ici, *les animaux sans fiel* est la règle, et *vivent longtemps* est tiré du cas particulier. L'inférence inductive est notamment à la base de la capacité à établir des règles de catégorisation, à partir de similitudes perceptives ou abstraites. Elle est aussi par exemple au fondement des avancées scientifiques qui sont basées sur l'empirisme, permettant d'avancer des hypothèses de conclusion (règles) à partir de plusieurs expérimentations (cas particuliers).

Utilisant ces deux processus de base (inférence déductive et inférence inductive), les inférences médiates se divisent en deux catégories selon le nombre de relations impliquées : les inférences simples

[5] Note : L'exemple est ainsi écrit, mais il existe d'autres animaux sans fiel, comme le cerf ou encore le dauphin !

(appelées *proto-logique*) et les inférences relationnelles (appelées *causal maps* ; Völter & Call, 2017) (**Figure 4**). Les inférences médiates impliquent toujours 2 prémisses pour arriver à une conclusion, et la complexification de ces inférences réside dans le nombre et le type des informations qui sont mises en relation.

• **Les inférences simples** (dites *proto-logique* [6]) impliquent de former une relation entre deux éléments : une observation et une règle connue, pour arriver à une conclusion. Ces opérations se déclinent en 4 types d'inférence :

- **L'inférence par exclusion** est la capacité à choisir une option parmi plusieurs autres, en excluant la ou les possibilités incorrectes (Premack & Premack, 1994). Exemple du mécanisme : *soit la possibilité A soit la possibilité B, ce n'est pas A, donc c'est B.* L'inférence par exclusion peut être appliquée à des relations arbitraires (présence/absence d'un objet) ou à des relations spatio-temporelles (par exemple : exclusion de possibilités en combinaisons avec l'inférence prédictive, voir inférences de type *choix d'alternatives* décrite plus bas).
- **L'inférence diagnostique** affirmative (abduction) ou négative (modus tollens) est un type de déduction basé sur la construction d'une hypothèse causale à partir de l'effet observé, à partir de connaissances générales (Call, 2004). Exemple du mécanisme pour l'abduction : *si A alors B, j'observe B, donc il y a aussi A* ; pour le modus tollens : *si A alors B, je n'observe pas B, donc il n'y a pas A.*
- **L'inférence prédictive** est la capacité à inférer un évènement futur en se basant sur l'occurrence d'un évènement passé qui est la cause (Visalberghi et al., 2009). Exemple du mécanisme : *si A alors B, j'observe A, donc viendra B.* L'inférence prédictive peut concerner par exemple la capacité à inférer qu'une action (A) aura une certaine conséquence (B).

[6] Les inférences simples sont composées de deux opérations appelées opérations de proto-logique : la proto-négation (oui / non) et le proto-conditionnel (si… alors…). Elles nécessitent que l'animal soit capable de ces deux opérations de façon simultanée. La proto-négation est une perception logique des contraires basés sur des notions de présence-absence de l'objet de pensée. Le proto-conditionnel est une réponse conditionnée à cette présence ou absence. Cette analyse conduit à une école différente d'interprétation des inférences simples, qui ne sont pas considérées comme un raisonnement chez certains auteurs (Aguilera, 2018). Dans cette thèse, en accord avec d'autres auteurs (Bermudez & Bermudez, 2008 ; Gärdenfors, 1995 ; Völter & Call, 2017), nous considérerons ce type d'inférence en tant que raisonnement simple, considérant la nécessaire représentation mentale de l'objet d'intérêt (ou évènement d'intérêt) dans ce type d'inférence.

• **Les inférences relationnelles** (dites de type *causal maps*) impliquent de former des relations entre plus de deux éléments pour arriver à une conclusion. Dans ce cas de figure, les inférences sont réalisées sur des prémisses étant eux-mêmes des relations entre différentes informations.

- **L'inférence transitive** est la capacité à établir un lien entre deux éléments de manière indirecte, en connaissant uniquement le lien de chacun avec un troisième élément (Bond et al., 2003). Exemple du mécanisme : *si A donne B, et si B donne C, alors A donne C.* L'inférence transitive est particulièrement utile dans le contexte social, en tant que facilitatrice pour inférer la structuration hiérarchique entre les individus du groupe par exemple.

- **Le raisonnement analogique** est une induction basée sur la comparaison de différents éléments par rapport à une similitude (ou différence) perceptive (par exemple la forme des contours) ou abstraite (par exemple la position relative) (Smirnova et al., 2015). C'est la comparaison qui permet la conclusion. Exemple du mécanisme : *A possède telle caractéristique, A est similaire à B, donc B possède cette caractéristique*.

- **Le choix d'alternative** est une capacité qui permet d'inférer la cause d'un effet parmi d'autres causes possibles et connues, en comparant la plausibilité des différentes causes possibles de cet effet. Exemple de mécanisme : *si j'observe C, A et B peuvent donner C, A est improbable, donc B.* Un bon exemple utilisé par Völter et Call (2017) est celui du primate qui voit les feuilles de buisson bouger ; il n'y a pas de vent donc il est improbable que les feuilles bougent à cause du vent, il doit donc y avoir un être vivant qui fait bouger les feuilles. Cette capacité demande la plupart du temps une compréhension des causalités physiques et de la temporalité des évènements.

- **Les structures causales complexes** basées sur des chaines causales (cause 1 → effet 1 ; effet 1 = cause 2 ; cause 2 → effet 2) ou les modèles de cause commune (cause A → effet 1 ; cause A → effet 2) peuvent aussi faire l'objet d'inférences (Waldmann et al., 2008). Cet exemple permet d'insister sur la possibilité de complexification du processus de raisonnement via la multiplicité des types d'inférences pour résoudre une même tâche de raisonnement.

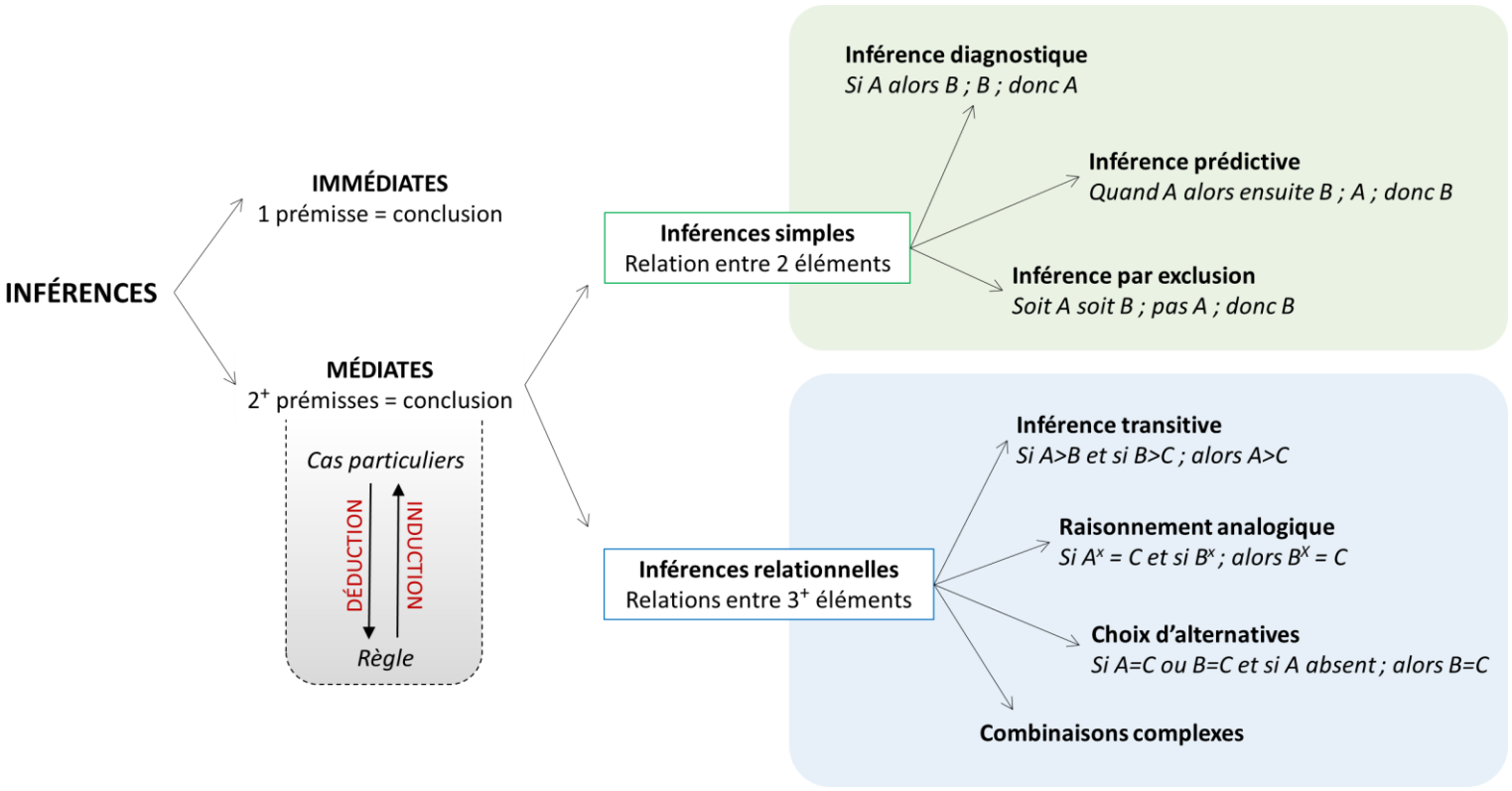


Figure 4 : Catégorisation des différents types d'inférence, et exemples associés. La déduction et l'induction sont les deux processus d'inférence qui permettent de réaliser les différents types d'inférence dans différentes situations. Ils peuvent aussi être réalisés indépendamment. L'illustration est reprise et adaptée de Völter et Call (2017).

3) Capacités de mémoire relationnelle

La mémoire relationnelle est le support des informations apprises[7] et mémorisées par l'animal, qui pourront être utilisées dans le cadre d'inférences médiates. Il existe plusieurs théories de catégorisation des systèmes de mémoire[8]. Des efforts d'homogénéisation des systèmes utilisés chez l'humain et chez l'animal sont réalisés en accord avec l'amélioration de nos connaissances en sciences cognitives et sciences neurobiologiques. Par exemple, concernant la mémoire relationnelle qui est le principal support qui nous intéresse dans nos travaux, elle, est incluse dans le système de mémoire déclarative chez l'humain

[7] **L'apprentissage** est défini comme l'acquisition d'une réponse comportementale modulée, en réponse à un stimulus (Schacter & Tulving, 1994). C'est le pendant des capacités de mémorisation. Dans le cadre des processus de raisonnement, les règles apprises sont stockées en mémoire et serviront ensuite de prémisses lors du processus d'inférence.

[8] Un **système de mémoire** est défini par le traitement d'un type d'informations déterminé, par un processus de traitement déterminé, contenu par des circuits neuronaux déterminés et produisant un résultat déterminé (Tulving & Schacter, 1990). Je n'entrerai pas dans le détail de ces aspects dans le cadre de la thèse.

(qui, en fonction des théories, peut être considéré égal au système de mémoire épisodique) ; ce système de mémoire déclarative est remis en question chez l'animal au vu de la définition qui lui est donné chez l'humain (Schacter & Tulving, 2012). Les différents termes sont définis ci-dessous.

La **mémoire déclarative** est un système flexible de représentations mentales permettant une récupération explicite des informations mémorisées sur le long terme[9], notamment des représentations mentales relationnelles (Cohen & Squire, 1980 ; Schacter & Tulving, 1994 ; Squire, 2004 ; Tulving, 1972). Le terme *explicite* fait référence à la capacité à exprimer le contenu de sa mémoire. Ce système est mis en contradiction avec le système de **mémoire non déclarative**, qui est une mémoire à long terme à récupération implicite qui comprend le système de représentations perceptives (identification perceptive des éléments de l'environnement) et la mémoire procédurale (habiletés motrices ou apprentissages associatifs simples par exemple) (Schacter & Tulving, 2012). Chez l'humain, la notion de mémoire déclarative implique la conscience des processus de rappel (accès direct au contenu de la mémoire) ou de reconnaissance (mise en relation d'un stimulus externe avec une information mémorisée) des informations mémorisées par l'individu. Chez l'animal non verbal, il n'existe pas d'outils fiables permettant de mesurer l'état et le degré de conscience qu'a l'animal de ses propres pensées.

Dans sa caractérisation usuelle, la mémoire déclarative contient les sous-systèmes de mémoire épisodique et de mémoire sémantique (Sweatt, 2009). La **mémoire sémantique** est la mémoire de type « savoirs », la mémoire des faits et de nos connaissances générales sur le monde. Elle concerne par exemple le fait de savoir que Paris est la capitale de la France, ou de connaitre des règles naturelles comme les propriétés de l'eau ou la gravité. La **mémoire épisodique** est la mémoire des évènements autobiographiques de souvenirs vécus personnellement, ainsi que leur contexte interne (ressentis par exemple) et externe (les éléments de l'environnement). C'est un système qui permet de stocker et rappeler une représentation mentale intégrée d'un évènement dans un contexte spatio-temporel (« Quoi », « Où » et « Quand » ; Tulving, 1972). Ici, le terme de *représentation mentale intégrée* fait référence à une représentation mentale dont les informations seraient reliées entre elles de manière flexible, que nous

[9] Avant d'être encodés dans la mémoire à long terme, les évènements vécus par l'individu sont dans un premier temps triés et stockés dans la **mémoire de travail** qui est le système de mémoire utilisable dans l'immédiat (Bouton, 2007 ; Olton et al., 1979). Selon leur pertinence ou leur valence, considérant les conditions de vie de l'animal, ces informations pourront être ensuite stockées dans la mémoire à long terme (Dudchenko, 2004). Ce lien entre mémoire de travail et mémoire à long terme est commun aux cadres théoriques de catégorisation des systèmes de mémoire qui seront abordés dans la thèse. Nous ne détaillerons pas le système de mémoire de travail qui nous intéresse moins, relativement à notre question de recherche.

appelons représentation mentale relationnelle. Par exemple, lorsque nous nous rappelons avec qui nous avons mangé hier, nous nous souvenons aussi de l'endroit, et nous pourrons parfois aussi nous souvenir des autres personnes avec qui nous avons déjà mangé à cet endroit.

Si l'on extrait les notions de verbalisation ou de conscience, alors certaines règles communes peuvent être proposées pour homogénéiser la catégorisation des systèmes de mémoire chez l'humain et l'animal (Jaffard et al., 2001). Notamment, différents auteurs s'accordent autour de deux grands types de mémoire : une mémoire flexible des relations qui nécessiterait l'intégrité de l'hippocampe, en opposition à une mémoire plus simple et non flexible. Dans le cadre de mon travail, j'utiliserai le cadre théorique de Cohen et Eichenbaum qui proposent une nouvelle conceptualisation de la mémoire déclarative, en tant que système riche de représentations relationnelles, permettant à l'individu de mémoriser des éléments complexes ou encore générer des comportements adaptatifs. Cette propriété relationnelle sous-entend la propriété critique de flexibilité des représentations (Cohen & Eichenbaum, 1991, 1993 ; Eichenbaum, 1994 ; Eichenbaum & Cohen, 2014). Ce cadre théorique ne fait pas de différence entre les sous-systèmes de mémoire sémantique et épisodique. Les deux sous-systèmes sont intégrés dans ce qui sera nommé **mémoire relationnelle** en tant que mémoire à long terme et permettant une utilisation flexible du contenu de la mémoire, conscient ou non conscient. Les caractéristiques principales de la mémoire relationnelle qui sont mises en évidence dans cette conceptualisation théorique sont : l'accessibilité des informations mémorisées sur le long terme, et la possibilité d'une utilisation flexible des relations encodées, qui permet la génération de nouvelles réponses comportementales et donc l'adaptation à des situations nouvelles.

Ainsi, dans le cadre des capacités de raisonnement, la mémoire relationnelle est le support des informations qui serviront de prémisses aux processus d'inférence médiate. La mise en relation des informations en mémoire donne lieu à une représentation mentale d'une situation donnée. Le niveau de flexibilité des représentations mentales, la quantité et le type des informations pris en compte lors du processus d'inférence, viennent moduler la complexité du raisonnement qui en découle (revoir **Figure 3**). Ces représentations mentales sont dites simples lorsqu'elles font le lien entre une observation, et des

informations de type *règle* ou *fait connu*[10] ; et relationnelles lorsqu'elles intègrent des liens entre des informations de type *relation*[11].

Autrement dit, lorsque l'animal est capable d'inférence, ce sont les capacités de mémoire relationnelle qui définissent le niveau de complexité des capacités de raisonnement. En nous intéressant aux différents types d'inférence, nous nous intéressons donc indirectement aux capacités de mémoire relationnelle de l'animal. Par exemple, un animal qui est capable d'inférence relationnelle sera nécessairement capable de représentations mentales relationnelles. En revanche, le niveau des capacités de mémoire relationnelle de l'animal ne présume pas de sa capacité d'inférence : l'animal pourra être capable de représentations mentales relationnelles, sans pour autant être capable d'inférence sur ces représentations. Enfin, les capacités de raisonnement qui découlent de ces capacités d'inférence et de mémoire relationnelle pourront être présentes à un degré variable en fonction des espèces, ou encore en fonction de la tâche cognitive à laquelle l'animal fait face.

[10] La mémoire relationnelle est effectivement aussi le support des inférences simples, dans lesquelles la connaissance de la relation entre deux objets est rappelée de manière flexible, pour être mise en relation avec une observation, et pour pouvoir inférer une conclusion.

[11] La mémoire relationnelle permet de mémoriser des relations entre certains informations, en tant qu'unités d'information en elles-mêmes. C'est ce type d'informations que j'appelle « informations de type *relation* ».

III) ÉTAT DE L'ART : LES BASES DU RAISONNEMENT CHEZ LA POULE

1) Que nous dit la littérature sur les capacités d'inférence des oiseaux

Les oiseaux sont le deuxième groupe phylogénique le plus étudié pour ses capacités d'inférence après les primates, et les recherches montrent qu'ils sont capables de différentes formes d'inférence. Les principales capacités d'inférence qui ont été étudiées chez l'oiseau sont des inférences simples. L'inférence par exclusion est la capacité d'inférence qui a été étudiée chez le plus d'espèces, et sous différentes modalités ; d'autres études concernent la capacité de déduction par généralisation de concept, impliquant des concept perceptifs ou abstraits (dont raisonnement analogique chez le corbeau), et différentes inférences diagnostiques (**Figure 5**). Enfin, la capacité d'inférence transitive, qui est une inférence relationnelle, a aussi été étudiée chez plusieurs espèces.

La famille d'oiseaux la plus étudiée est *Neoaves,* et plus particulièrement les pigeons ainsi que plusieurs espèces de corvidés et de psittacidés. Ces études montrent que ces différentes espèces d'oiseaux possèdent des capacités d'inférence qui s'expriment dans différents contextes, venant appuyer la théorie selon laquelle les capacités d'inférence seraient des capacités appartenant au domaine général plutôt que spécifique chez l'oiseau (*domain-general versus domain-specific knowledge* ; Chiappe & MacDonald, 2005; Evans, 2003). Les capacités d'inférence auraient donc un socle cognitif commun permettant qu'elles soient appliquées dans différentes situations. Bien que j'aie pu passer à côté de certaines publications dans ma recherche, j'ai comptabilisé très peu d'études s'intéressant aux inférences relationnelles chez les corvidés et psittacidés. L'explication principale est que les tâches de résolution de problème impliquant des capacités d'inférence chez ces espèces sont proposées sous forme de tâches instrumentales avec manipulation d'objets. Ce type de tâche complique la comparaison des capacités cognitives de ces espèces avec d'autres oiseaux. Ce constat met l'emphase sur le besoin de s'intéresser à des capacités d'inférence qui n'implique pas la manipulation d'objet si l'on souhaite répondre à un objectif comparatif.

En parallèle des études sur les *Neoaves,* trois espèces de *Galloansérés* (volailles) ont fait l'objet de publications concernant leurs capacités d'inférence : l'oie, le canard et la poule domestique. Le faible nombre d'espèces de volailles étudiées pour leurs capacités d'inférence rend difficile les discussions sur l'étendue phylogénique et l'évolution de ces capacités cognitives au travers des différentes familles d'oiseaux. Les études existantes, bien que peu nombreuses, s'intéressent tout de même à différentes

capacités d'inférence. La poule domestique est celle qui cumule le plus d'études et couvre plusieurs types d'inférence, ce qui en fait un modèle propice à l'approfondissement des connaissances sur les capacités d'inférence chez les volailles.

		Inférence par exclusion	Généralisation de concept	Inférence diagnostique	Inférence transitive
Neoaves	Corvidés	Tâche des 2 cups : Schloegl et al 2009, 2011 ; Mikolash et al 2012 ; Jelbert et al 2015 ; Shaw et al 2013 ; Tornick et Gibson 2013 ; Jelbert et al 2015	Discrimination : Obozova et al 2009	• Abduction : Taylor et al 2021 • Déduction diagnostique : Jelbert et al 2019	Suite arbitraire : Mikolash et al 2013 ; Bond et al 2003 ; Lazareva et al 2004
	Psittacidés	• Déplacements invisibles : Auersperg et al 2014 ; Pepperberg et al 1997 • Tâche des 2 cups : Schloegl 2011 ; Mikolash et al 2011 ; Subias et al 2017; O'Hara et al 2016 • Tâche 2 cups – 2 objets : Pepperberg et al 2013 ; Tâche des 3 cups : Pepperberg et al 2019	Résolution de problème : De Mendoca-Furtado et Ottoni 2008 ; Raisonnement analogique : Obozova et al 2015	Exclusion indirecte (acoustique) : Schloegl et al 2012	
	Pigeons	Tâche de correspondance à l'échantillon : Zentall et al 1981 ; Clement et Zentall 2003 ; Aust et al 2008 (*liste non exhaustive*)	Tâche de correspondance à l'échantillon : Cook et Wasserman 2007 ; Vetter et Hearst 1968 ; Bhatt et Wasserman 1989 ; Zentall et Hogan 1974 (*liste non exhaustive*)		Suite arbitraire : Zentall et al 2019 ; von Fersen et al 1991 ; Manns et al 2017 ; Wynne et al 1997 ; Lazareva et Wasserman 2006 ; Daniels et al 2014 (*liste non exhaustive*)
	Labbe	Tâche des 2 cups : Danel et al 2021		Exclusion indirecte (acoustique) : Danel et al 2022	
	Goéland		Discrimination : Obozova et al 2013		
	Calao	Tâche des 2 cups : Danel et al 2022			
Galloansérés	Poule domestique		Discrimination : Santolin et al 2016 ; Versace et al 2017 (poussin, empreinte)	• Paradigme de la paroi inclinée : Mascalzoni et al 2010 (poussin, empreinte) • Agent causal : Chiandetti and Vallortigara 2011 (poussin, empreinte)	Suite arbitraire : Daisley et al 2010, 2021 (poussin)
	Canard Col-Vert		Discrimination : Martinho and Kacelnik 2016 (poussin, empreinte)		
	Oie cendrée				Suite arbitraire : Weiss et al 2010

Figure 5 : Report des articles qui s'intéressent aux capacités d'inférence chez l'oiseau, hors tâches sociales et hors manipulation d'outils (recherche par référencement sur Web of Science).

2) Pourquoi s'intéresser à l'espèce *Gallus gallus domesticus* ?

Les races de poules domestiques actuelles seraient principalement issues de la race *Gallus gallus spadiceus*, ou coq doré (**Figure 6**), encore présent à l'état sauvage dans le sud-est asiatique. Une étude archéozoologique publiée en 2022 et combinant un grand nombre de sites à travers le monde a montré que *Gallus gallus* aurait une histoire de domestication bien plus récente qu'estimé précédemment, datant les premiers indices non ambigus autour de 1650 à 1250 avant J.-C. (au lieu d'une date autour de 10 000 avant J.-C. qui était retenue jusque-là ; Peters et al., 2022 ; **Figure 7**). Domestiquée d'abord pour ses qualités esthétiques et le divertissement (collection et combats de coqs), la poule domestique est aujourd'hui majoritairement élevée pour sa consommation. C'est l'espèce animale la plus élevée dans le monde avec une population mondiale estimée à 33 milliards d'animaux (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), 2010), ce qui en fait une figure de proue dans les questionnements pour l'amélioration des conditions de vie et du bien-être des volailles, voire des animaux d'élevage (exemple de la campagne #stopcages) (Ferreira et al., 2021 ; Freire, 2020 ; Nicol, 2015).



Figure 6 : Photographie d'un mâle (à gauche) et d'une femelle (à droite) de Coq doré, Gallus gallus spadiceus, dont le matériel génétique est majoritaire chez la poule domestique actuelle.

Une récente méta-analyse de la littérature a montré que près de 200 articles scientifiques publiés entre 1967 et 2017 ont concerné les émotions ou la cognition des volailles (Freire & Hazel, 2017). La poule domestique est la volaille la plus étudiée en cognition. C'est aussi le second oiseau le plus représenté en nombre d'études s'intéressant aux capacités cognitives des oiseaux, après le pigeon. Ce constat fait de la poule domestique un bon modèle pour aller explorer l'étendue du répertoire cognitif des volailles. En

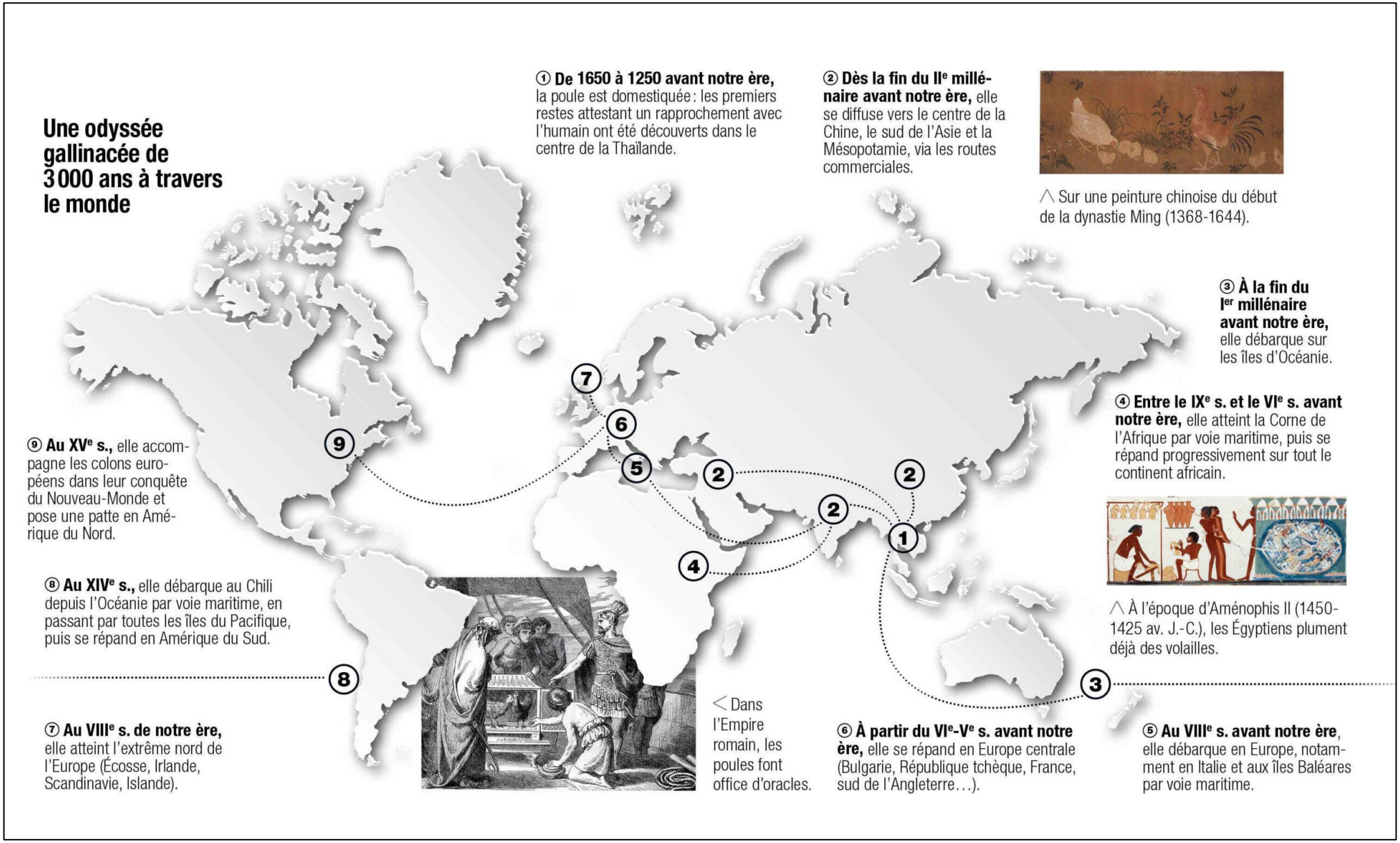


Figure 7 : Carte du monde retraçant le parcours géographique de la poule au cours du temps, à partir de sa zone de présence initiale en Asie du Sud-Est ①, où elle existe encore à l'état sauvage en tant que *Gallus gallus spadiceus*. Carte publié par Science&Vie le site, revue n°1262, « Des poules et des humains, la fabuleuse histoire d'une domestication », P. Fricot (2022) à partir de l'article de Peters et al. (2022).

effet, nous disposons chez la poule domestique de connaissances solides sur leur sensorialité, leurs capacités de mémorisation ou leurs capacités de flexibilité comportementale, des informations précieuses pour aller étudier leurs capacités de raisonnement.

L'hypothèse de la présence de capacités d'inférence chez une espèce dépend de l'écologie comportementale de cette espèce ; ces capacités seraient stimulées selon les principales théories soit par la présence d'un environnement social complexe, soit par une écologie alimentaire impliquant des pratiques de fourragement sophistiquées (Aureli et al., 2008 ; Parker & Gibson, 1977). Chez la poule, qui est une fourrageuse exploratrice et opportuniste, l'hypothèse de la présence de capacités d'inférence est principalement soutenue par la présence d'un environnement social complexe. Les poules vivent en groupes sociaux d'une dizaine à une vingtaine d'individus majoritairement femelles, organisés autour d'une structure hiérarchique complexe impliquant des structures linéaires (poule A > poule B > poule C) et triangulaires (poule A > poule B > poule C > poule A). Cette structure se reflète via le *pecking order* : une femelle dominante se manifeste via des coups de becs énergiques envers une femelle qui lui est subordonnée (Craig, 1978 ; le terme étant introduit pas Thorleif Schjelderup-Ebbe ; Strauss et al., 2022). Ceci vient, en complément des études que je vais détailler ci-dessous, en argument soutenant l'hypothèse de capacités d'inférence chez la poule domestique.

3) Des capacités cognitives complexes chez la poule domestique

3.a) Une première approche de la cognition via des apprentissages simples

Le phénomène d'empreinte pour étudier les capacités cognitives chez le poussin

La majorité des études réalisées en cognition chez la poule domestique ont été réalisées chez le jeune poussin, de l'éclosion à quelques jours de vie. La raison en est la période sensible qui suit de peu l'éclosion du poussin (autour de 24h à 72h, voir par exemple : Parsons & Rogers, 1997 ; Aoki et al., 2022), et au cours de laquelle le poussin va exprimer un attachement fort, dit d'imprégnation, envers tout élément animé (ou inanimé, le cas échéant) qui restera suffisamment de temps à sa portée (Nakamori et al., 2013). Ainsi, il est possible d'attribuer ce comportement d'attachement à un objet choisi en isolant le poussin à la naissance avec cet objet, pour lequel le poussin exprimera une forte préférence et cherchera à s'en rapprocher. Cette mémoire particulière est nommée **empreinte** par Oskar Heinroth, terme repris par Konrad Lorenz dans les années 1900. C'est une mémoire non-associative forte qui n'implique pas de processus mentaux complexes mais qui a la particularité de s'établir très rapidement et d'être très robuste à l'oubli (McCabe, 2019).

Cette caractéristique a été très utile pour investiguer des modalités de perception chez le poussin, mais aussi certaines capacités cognitives. Les équipes de Giorgio Vallortigara (Université de Trento, Italie) et de Lucia Regolin (Université de Padoue, Italie) ont beaucoup étudié les capacités de compréhension perceptive chez le poussin par le biais de l'empreinte sur des petits objets. Leurs travaux ont par exemple montré que les poussins montrent une préférence pour les objets dont les configurations ou dont les mouvements sont biologiquement pertinents (par exemple : Regolin et al., 2000, 2011 ; revue : Lemaire & Vallortigara, 2023). D'autres travaux ont étudié les modalités de discrimination et de représentation géométrique des formes par les poussins (par exemple : Tommasi & Polli, 2004 ; ou chez la poule adulte : Werner et al., 2005). Enfin, ces équipes ainsi que celle de Lesley Joy Rogers (Université de la Nouvelle-Angleterre, Etats-Unis) ont beaucoup étudié la latéralisation hémisphérique de la vision chez le poussin et son lien avec les performances de reconnaissance et discrimination visuelle (Dharmaretnam & Rogers, 2005 ; L. Rogers, 2017). Dans cette partie, je décrirai les articles qui ont montré l'existence de capacités cognitives simples, mais aussi plus complexes, chez la poule domestique : ces études ont majoritairement été réalisées au travers du phénomène d'empreinte chez le poussin.

Des capacités de flexibilité comportementale

La **flexibilité comportementale** est la capacité à adapter son comportement rapidement face à des situations changeantes (Uddin, 2021). Cette capacité est nécessaire pour répondre à beaucoup de défis environnementaux, par exemple pour adopter rapidement un comportement optimal lors de la recherche de nourriture. Elle peut être étudiée en conditions contrôlées via différentes tâches, dont la tâche de détour. Dans cette tâche, les animaux sont d'abord entrainés à récupérer un aliment (souvent des vers de farine), ou l'objet d'empreinte dans le cas du poussin, à l'intérieur d'un tube opaque ou derrière une paroi opaque. L'aliment n'est pas visible depuis le point de départ de l'animal et ce dernier doit contourner les parois pour le récupérer. Dans un second temps, la paroi opaque est remplacée par une paroi transparente, et l'animal doit refreiner son comportement moteur direct (inhibition motrice) vers l'aliment pour appliquer ce qu'il a appris et contourner (flexibilité comportementale) les parois pour récupérer l'aliment (**Figure 8a et 8b**). Ce test a été réalisé avec succès chez le poussin (via imprégnation ; **Figure 8c** ; Vallortigara et al., 1999 ; ou en utilisant les partenaires sociaux : Sun et al., 2022) et chez la poule adulte (Ferreira, Reiter, et al., 2020 ; Wascher et al., 2021). La flexibilité a aussi été investiguée chez la poule dans une tâche d'inversion de consigne (chez la poule : Dudde et al., 2018 ; chez le poussin : Zidar et al., 2019 ; Loconsole, Perovic, et al., 2021) : l'animal apprend par conditionnement opérant à choisir un stimulus parmi deux ; puis la règle change et il doit alors choisir l'autre stimulus. Cette inversion de consigne est répétée, et le degré de flexibilité de l'animal est mesuré via sa rapidité à intégrer la nouvelle règle à chaque inversion.

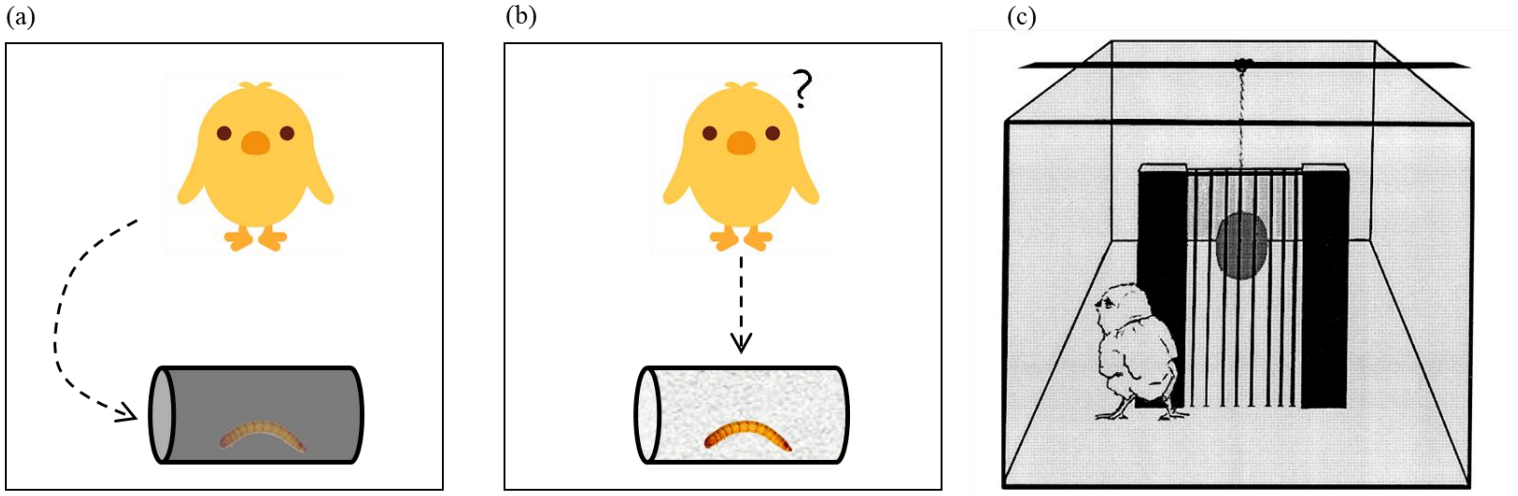


Figure 8 : Illustration de la tâche de détour. **(a)** L'animal apprend dans un premier temps à contourner le tube opaque pour récupérer l'aliment. **(b)** Dans un second temps, le tube est transparent et l'animal doit refreiner son comportement et appliquer le détour appris pendant la phase d'apprentissage. **(c)** Une autre manière de tester la flexibilité comportementale chez le poussin via la motivation à se rapprocher de l'objet d'imprégnation ; illustration correspondante à la Figure 1 de Vallortigara et al. (1999).

La permanence de l'objet

La **permanence de l'objet** est une capacité cognitive fondamentale de la cognition physique : c'est la capacité à considérer qu'un objet existe encore même s'il est en dehors du champ sensoriel (Piaget, 1954). Cette capacité permet par exemple de suivre des déplacements d'objets en dehors du champ visuel et ainsi réduire l'imprévisibilité de l'environnement. La capacité de permanence de l'objet est généralement divisée en plusieurs degrés de complexité, qui correspondent à des stades initialement proposés par Piaget pour caractériser le développement de cette capacité chez l'enfant. Aux stades 1 et 2, l'objet n'a plus d'existence dès lors qu'il disparait. Au stade 3, l'individu est capable de se représenter l'objet dans son intégralité alors qu'une partie en est occultée. Au stade 4, l'individu est capable de retrouver un objet invisible à l'endroit où il l'a vu disparaitre. Au stade 5, l'individu est capable de trouver l'endroit où l'objet s'est arrêté en dernier alors que sa course comprenait plusieurs phases de déplacements invisibles derrière différents objets. Au stade 6, l'individu est capable de la même action, cette fois alors que l'objet effectue son trajet à l'intérieur d'un autre objet-contenant, par persistance de la représentation mentale de cet objet.

La quasi-totalité des expériences réalisées chez le poussin impliquent que l'animal retrouve l'objet sur lequel il est imprégné (ou les congénères sociaux) lorsque l'objet d'attention est en dehors de son champ de vision, totalement ou partiellement. Ces études nous donnent une indication quant à la capacité de permanence de l'objet chez le poussin. Dès le jeune âge, les poussins sont capables de reconnaitre une forme géométrique en deux dimensions même si elle est partiellement occultée (Regolin & Vallortigara, 1995) ou si l'on ne peut en voir que les contours subjectifs (Forkman & Vallortigara, 1999 ; Lea et al., 1996 ; Zanforlin, 1981). La notion de *contours subjectifs* ici fait référence à un contour de forme qui n'est pas explicitement visible dans son ensemble, mais dont les indices visibles permettent de deviner la forme (**Figure 9**).

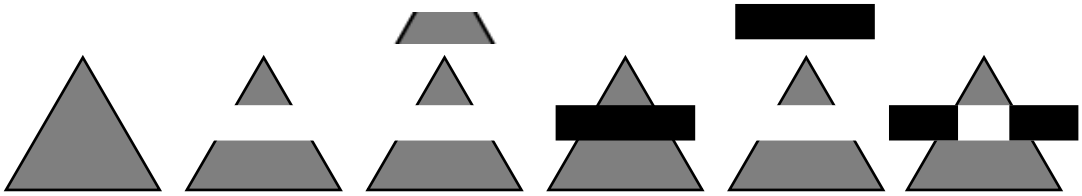


Figure 9 : Reproduction des formes questionnées dans Zanforlin et al. (1981). Les poussins imprégnés sur l'objet complet s'approchent significativement plus des objets entiers, et s'approchent significativement plus des objets occultés que amputés, ce qui montre qu'ils intègrent les contours de la forme lorsqu'elle parait occultée. Les auteurs ont contrôlé que cette préférence n'était pas due à une préférence pour un stimulus ayant une zone colorée plus grande.

Les poussins sont aussi capables de se souvenir, jusqu'à 2 minutes après avoir vu le déplacement, de quel côté (droite ou gauche) a été caché l'objet d'imprégnation (Regolin et al., 2005 ; Vallortigara et al., 1998). Ces capacités répondent respectivement aux stades 3 et 4 de la permanence de l'objet. Les études de Szabo et al. (2022 ; voir aussi : Rogers et al., 2013a) confirment cette capacité de permanence de l'objet : leurs résultats montrent que le poussin a un temps de regard significativement plus important lorsqu'un objet *qui est sensé* être caché à un endroit (l'expérimentateur l'y a mis, à la vue du poussin), n'y est plus (l'expérimentateur l'aura retiré hors de la vue du poussin) (**Figure 10**).

Une autre expérience implique que le poussin suive et se représente le nombre d'objets se déplaçant derrière différentes parois opaques, ce qui correspond au stade 5 de la permanence de l'objet. Cette expérience est d'ailleurs connue, car elle a permis de montrer que les poussins sont capables de discriminer des quantités et de réaliser des opérations de calcul mental simples (Rugani et al., 2009). L'expérience se base sur le déplacement de plusieurs reproductions de l'objet sur lequel l'animal a dirigé son empreinte. Le poussin est placé face à deux panneaux opaques (**Figure 11**), et l'expérimentateur place, à la vue du poussin, une certaine quantité de ces objets derrière chacun des panneaux (à gauche ou à droite). Le poussin se dirige automatiquement vers le panneau qui cache le plus d'objets. Puis, lorsque l'expérimentateur déplace, un par un, un nombre déterminé d'objets d'un écran à l'autre (déplacements multiples et bidirectionnels), le poussin se dirige encore vers l'écran qui cache le plus d'objets et ce indépendamment de la direction du flux. La même équipe de recherche a aussi remarqué que le poussin classe mentalement les plus petites quantités à gauche et les plus grandes quantités à droite, montrant qu'il possède une ligne numérique mentale comme celle qui a été retrouvée chez plusieurs mammifères dont l'humain (Rugani et al., 2015 ; Vallortigara et al., 2010).



Figure 10 : Photographie tirée de la Vidéo 4 de Szabo et al. (2022). Après avoir été mis face à une situation provoquant une attente de présence ou d'absence de l'objet d'empreinte derrière la paroi opaque, le poussin est placé face à l'issue inverse. L'analyse comportementale montre un comportement correspondant à une violation des attentes, argument en faveur de la présence de permanence de l'objet chez le poussin.

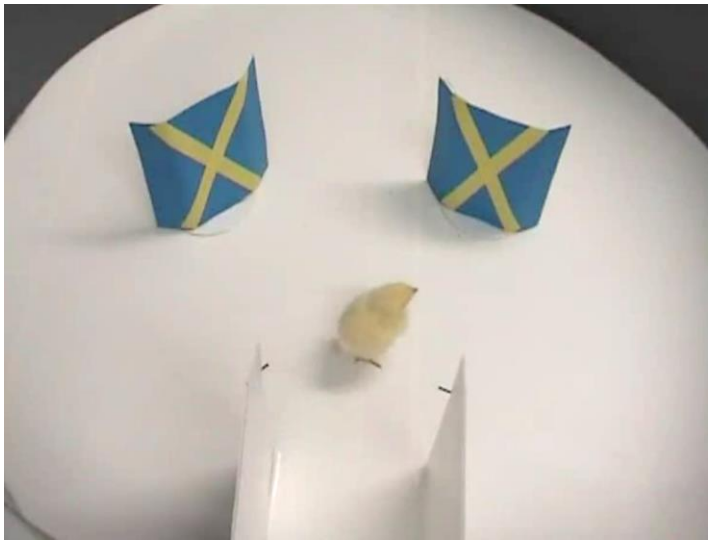


Figure 11 : Photographie extraite d'une vidéo de l'expérimentation de Rugani et al. (2009). Un nombre différent d'objets d'imprégnation (non visibles sur la photographie) ont été placés et déplacés d'une paroi à une autre à la vue du poussin. Le poussin se dirige vers la paroi cachant le plus grand nombre d'objets, montrant des capacités de calcul rudimentaires. (Droits : Université de Padoue, Université de Trento, Italie).

Des capacités de mémoire à long terme ?

Une capacité nécessaire à plusieurs types d'inférence est la capacité de mémorisation des informations. La mémoire à long terme permet de stocker des informations de façon plus durable que la mémoire à court terme (Pearce, 1997). Plusieurs études montrent que la poule est capable d'associer rapidement et durablement une localisation, un objet ou une action à la survenue d'une récompense par conditionnement classique (le stimulus conditionne une réaction) ou par conditionnement opérant (le stimulus conditionne une action) (par exemple : Martin & Bellingham, 1979 ; Sedman et al., 1991).

Regolin et Rose (1999) ont utilisé une tâche de détour pour évaluer la rétention mnésique d'une information spatiale chez le poussin (voir aussi Jakupi & Rickard, 2004). Dans cette tâche, l'individu est placé derrière une barrière en forme de U, à l'intérieur du U, avec une visibilité sur des congénères que le poussin ne peut rejoindre qu'en faisant un détour de cette barrière. Une fois que les individus ont eu réalisé le détour dans un premier essai, ils ont été testés à nouveau après 30 minutes, 3 heures et 24 heures. Les poussins ont montré une mémoire intacte même après 24 heures en choisissant toujours le côté par lequel ils avaient réussi à contourner la paroi lors du premier essai. En parallèle, plusieurs travaux publiés à ce jour impliquent que la poule ou le poussin soient capables de restituer des informations apprises de sorte à pouvoir être testés sur plusieurs jours. Ces travaux, que nous présentons dans les paragraphes suivants, montrent que la poule domestique est capable de mémorisation à long terme.

Les capacités cognitives évoquées jusque-là peuvent être qualifiées de simples et ne mettent pas en œuvre une forme de raisonnement. Plus récemment, des études se sont penchées sur des capacités cognitives plus complexes chez la poule domestique, dont certaines n'avaient été étudiées que chez les oiseaux considérés intelligents comme les corvidés ou les psittacidés ; voire des capacités cognitives considérées propres à l'humain jusqu'à très récemment. Ces études, que je décris dans la partie suivante, suggèrent la présence de capacités qui sont des prérequis aux capacités de raisonnement, et qui viennent soutenir l'hypothèse de capacités de raisonnement chez la poule domestique.

3.b) Vers l'étude des capacités de raisonnement chez la poule domestique

3.b.i) Des résultats encourageants pour l'étude des capacités d'inférence chez la poule

La capacité à relier temporellement des événements ?

L'inférence prédictive repose sur le fait que l'animal peut prédire la survenue d'un évènement B suite à la survenue d'un évènement A. Même si une telle capacité n'a pas encore été démontrée chez la poule domestique, elle semble tout de même capable d'estimer des intervalles de temps. Dans une étude menée par Taylor et al. (2002), des poules sont entrainées à piquer sur une cible allumée pour obtenir une récompense alimentaire. Au fur et à mesure de l'entrainement, les poules apprennent que la récompense n'est délivrée que lorsque le temps écoulé depuis l'allumage de la cible est de 6 minutes. Les résultats de cette première étude sont encourageants mais non satisfaisants : même si la fréquence des pecks sur la cible augmente autour de 6 minutes, les animaux commencent à piquer sur la cible dès la première minute, et la courbe de réponse n'est pas significativement plus élevée autour des 6 minutes d'intervalle.

Plus tard, les travaux de Abeyesinghe et al. (2005) et de Zimmerman et al. (2011) viennent tout de même confirmer ce résultat. Dans la première étude, les poules apprennent que piquer sur une cible après un temps court (2 secondes) permet d'avoir accès au grain pendant 3 secondes, et que piquer sur la cible après un temps long (6 secondes) permet d'y avoir accès pendant 22 secondes. Pour avoir accès à ce jackpot alimentaire, les poules montrent une capacité de self-contrôle dans l'anticipation d'une récompense plus importante. Dans la seconde étude, les poules montrent des comportements anticipatoires différents si l'issue anticipée est positive (toilettage, repos), neutre, ou négative (attention, activité locomotrice). En plus d'appuyer l'étude de Taylor et al. concernant la capacité de la poule à intégrer un intervalle de temps et à anticiper la survenue d'une récompense à intervalle fixe, ces derniers résultats

favorisent l'hypothèse d'une représentation mentale de l'objet anticipée par l'animal : leur comportement d'anticipation dépend de l'objet attendu.

Des capacités de généralisation ?

La capacité à catégoriser et généraliser sont basées sur les capacités d'inférence inductive et d'inférence déductive (Austerweil et al., 2019) (**Figure 12**). Des expériences réalisées chez le poussin tendent à montrer que ces animaux sont capables de généralisation. Santolin et al. (2016) ont appris à des poussins à discriminer des paires de stimuli présentant une structure AAB et ABA (A et B étant des items de forme et de couleur différentes ; **Figure 13**) : le choix de l'un des deux était récompensé, et l'autre non. L'entrainement a été réalisé sur plusieurs stimuli correspondants à ces structures ; puis le test a consisté à présenter aux poussins des paires de nouveaux stimuli (essais test non récompensés) composés d'items qui n'avaient pas été présentés auparavant (**Figure 13**). Les résultats montrent que les poussins s'approchent préférentiellement de la structure similaire à celle pour laquelle ils ont été récompensés lors de l'entrainement. Ceci suggère que les poussins sont capables de généralisation de concept, ici le concept étant une régularité dans la structure visuelle du stimulus. Versace et al. (2017) confirment cette conclusion en testant des poussins, grâce au même type de procédure, cette fois basée sur une structure de stimuli visuels ou auditifs de type AA versus AB.

Cependant, comme Santolin et al. (2016) le soulignent, ces résultats peuvent aussi être expliqués par un mécanisme plus simple : il est possible que les animaux aient mémorisé les structures des stimuli sous forme de différents filtres perceptifs (appelés *cartes Booléennes*[12]). Par exemple, l'animal pourrait avoir appris à reconnaitre une structure AAB en apprenant que cette configuration existe quand deux items A sont doublés de ce côté. Cette explication alternative ne pouvant pas être écartée, la conclusion quant à la capacité de généralisation chez le poussin peut être remise en question. En dehors de cette hypothèse, les performances présentées ci-dessus requerraient une capacité d'inférence déductive de la part des poussins. Le nombre de travaux sur les capacités de généralisation et plus largement de déduction chez la poule domestique est limité et il n'existe pas de travaux chez la poule adulte à ma connaissance.

[12] La notion de *carte Booléenne* désigne un processus de mémorisation des signaux sous plusieurs dimensions basiques : l'animal encode séparément l'information perceptuelle de l'item A (par exemple pour reconnaitre la catégorie de type AAB : il faut qu'un des deux items, ici A, soit doublé à côté), l'information perceptuelle de l'item B, voire l'aspect d'hétérogénéité perceptive. Ce processus permettrait à l'animal de montrer un comportement de généralisation, alors qu'il applique juste une couche Booléenne apprise sur le nouveau stimulus.

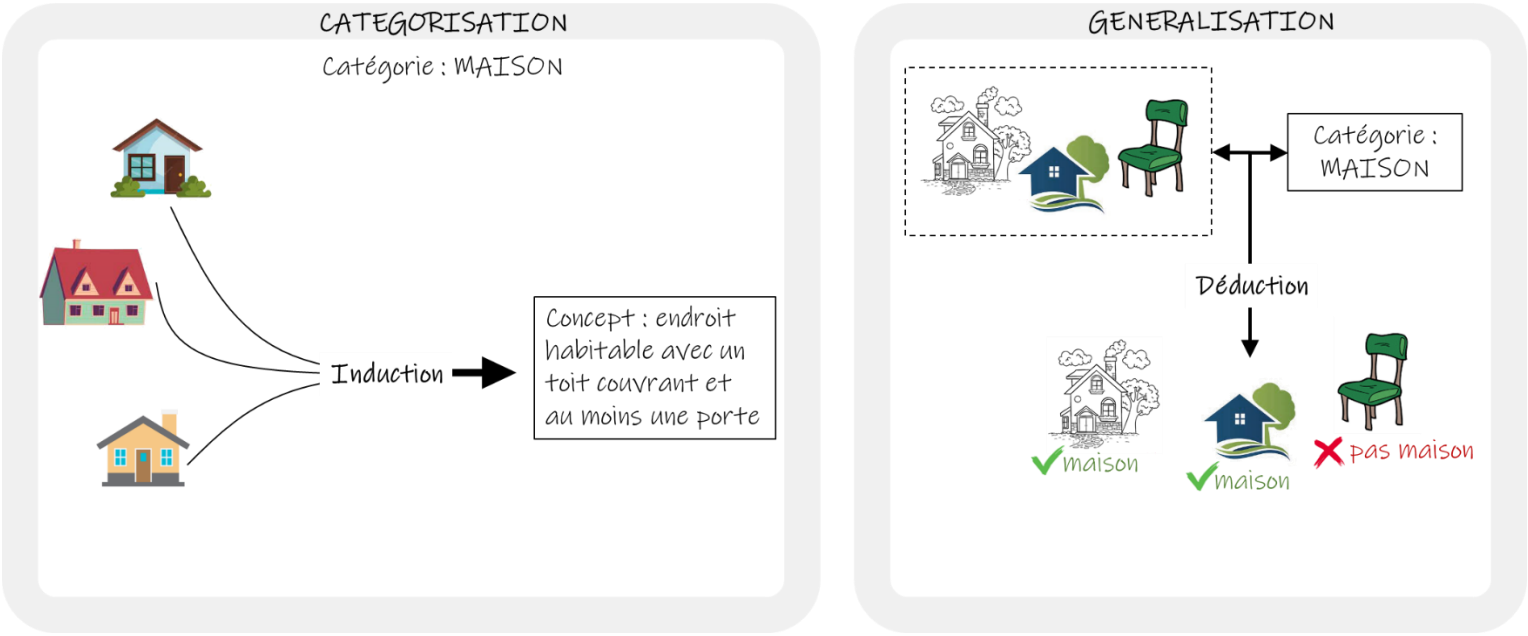


Figure 12 : Illustration des deux capacités d'inférence nécessaires pour réaliser une généralisation de concept : l'inférence inductive et l'inférence déductive. La première consiste à établir un concept de catégorie par apprentissage à partir d'un ensemble d'observations. La seconde consiste à transférer le concept appris (généralisation) pour intégrer de nouvelles observations à cette catégorie formée.

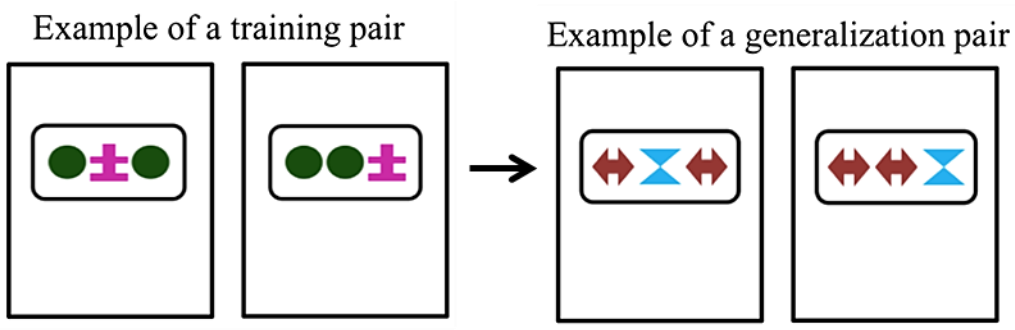


Figure 13 : Exemple d'un binôme de type ABA ou AAB présenté lors de l'entrainement ou lors du test de généralisation. Les stimuli présentés lors du test de généralisation sont nouveaux et n'ont jamais été présentés (forme et couleur) durant l'entrainement. Illustration adaptée de la Figure 1 de Santolin et al. (2016).

Une compréhension causale des propriétés physiques chez le poussin ?

L'inférence diagnostique et l'inférence prédictive impliquent la notion de causalité : l'animal déduit la cause et la conséquence au travers de ce qu'il observe (Schloegl & Fischer, 2017 ; Völter & Call, 2017). Ces inférences causales peuvent aussi nécessiter la compréhension des propriétés physiques des objets impliqués. Dans une expérience de Chiandetti et Vallortigara (2011), des poussins ont été imprégnés sur un petit objet (**Figure 14a et 14b**), puis ont appris à rejoindre cet objet lorsque celui-ci était déplacé derrière une paroi opaque parmi deux parois présentes. Ensuite, la phase de test se décomposait en trois phases : (1) le poussin voit que l'objet est amené vers les deux parois opaques, à équidistance des deux parois, puis (2) le poussin n'a plus d'accès visuel au dispositif, l'objet est retiré et chacune des deux parois est inclinée pour faire en sorte que l'inclinaison d'une des deux parois seulement soit assez élevée pour permettre de cacher l'objet, et enfin (3) le poussin a de nouveau accès au dispositif et peut se déplacer vers la paroi inclinée derrière laquelle il pense pouvoir retrouver l'objet. Cette expérience a été reproduite en jouant cette fois sur la hauteur et la largeur des parois. Les résultats montrent que les poussins se dirigent significativement plus vers la paroi dont les caractéristiques permettent de cacher l'objet (assez inclinée, assez haute, assez large), que vers la paroi dont les caractéristiques ne permettent pas de cacher l'objet. Ces résultats suggèrent que le poussin serait capable d'inférence diagnostique : il est capable d'inférer des conséquences aux caractéristiques physiques d'un objet uniquement à partir de l'observation visuelle de sa taille, même en n'ayant pas expérimenté l'implication causale de ses caractéristiques physiques au préalable (**Figure 15b**) (voir aussi Mascalzoni et al., 2010 ; mais voir : Hubbard, 2013).

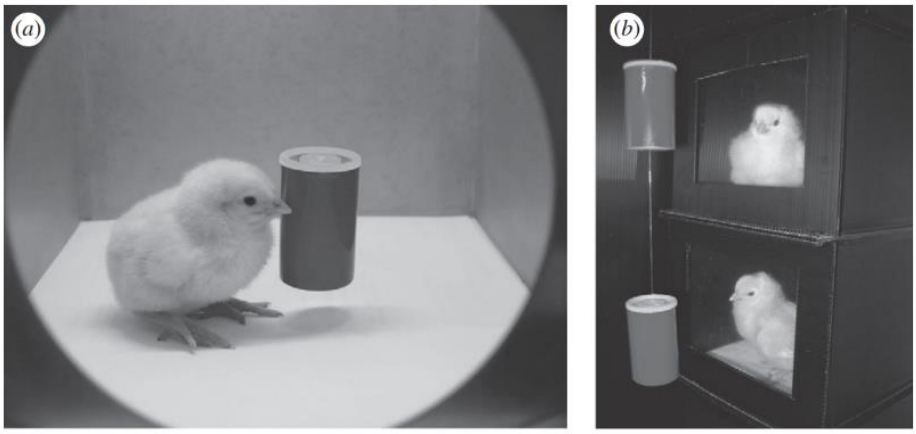


Figure 14 : Deux exemples de conditions d'imprégnation en conditions environnementales contrôlées de poussins âgés de moins de 3 jours, avec (**a**) ou sans (**b**) contact physique possible avec l'objet d'imprégnation. Les poussins montrent l'intégration de propriétés physiques de l'objet même sans avoir été en contact physique avec celui-ci lors de l'imprégnation. L'illustration correspond à la Figure 1 de Chiandetti et al. (2011).

Une capacité de métamémoire ?

Parmi les capacités de raisonnement qui ont été étudiées chez la poule se trouve la métacognition, et plus précisément la métamémoire. La **métamémoire** est une capacité cognitive auto-dirigée qui permet de « savoir que l'on sait ou non », autrement dit, la connaissance de ce que l'on a et de ce que l'on n'a pas en mémoire (Carruthers, 2008 ; Crystal & Foote, 2009 ; Nelson & Narens, 1990 ; Smith & Washburn, 2005). Les capacités métacognitives sont basées sur des capacités d'inférence concernant l'état et le contenu de ses propres connaissances, c'est-à-dire la capacité à inférer des conclusions sur ses propres états et/ou contenus mentaux (Fleming & Daw, 2017 ; Koriat, 1997 ; Mazancieux, 2020). Une expérience menée par Nakamura et al. (2011) suggère que la poule domestique serait capable de métacognition.

Dans cette expérience, les oiseaux ont d'abord été entrainés, en piquant avec leur bec, à retrouver un rond coloré lorsque celui-ci apparait sur un écran parmi plusieurs autres ronds de couleurs différentes (tâche de correspondance à l'échantillon), en échange d'une récompense. Une fois cette tâche apprise, les chercheurs ont inséré une nouvelle étape. Désormais, deux symboles (un symbole orange et un symbole violet) apparaissent sur l'écran aussitôt que les oiseaux ont réalisé la tâche des ronds de couleur. Si l'oiseau choisit de piquer sur le symbole orange, il obtient la récompense attendue uniquement s'il a correctement répondu lors de la première tâche avec les ronds de couleur (**Figure 15**). Piquer sur ce symbole est donc une « prise de risque » : dans le cas où l'animal choisit ce symbole orange, alors qu'il a donné la mauvaise réponse lors de la première tâche, il n'obtiendra aucune récompense. En revanche, si l'oiseau choisit le symbole violet il obtiendra une récompense intermédiaire, plus petite, qu'il ait ou non réussi la tâche avec les ronds de couleur. Piquer sur le symbole violet est donc associé à la sécurité, la garantie d'obtenir une petite récompense, que la réponse soit correcte ou incorrecte lors de la première tâche. Les résultats montrent que certains individus ne répondent pas au hasard lors de cette nouvelle étape, et sélectionnent davantage le symbole violet, associé à la sécurité, lorsqu'ils ont mal répondu lors de l'épreuve des ronds de couleur. En d'autres termes, la poule domestique semble capable d'estimer le niveau de ses connaissances. Cette étude est la seule à ma connaissance ayant testé les capacités métacognitives chez la poule domestique, et reste donc à prendre avec précautions. Néanmoins, ces résultats sont un argument de plus en faveur de capacités d'inférence complexes et dirigées vers un objet abstrait, introduisant la possibilité de capacités d'inférence relationnelles chez la poule domestique.

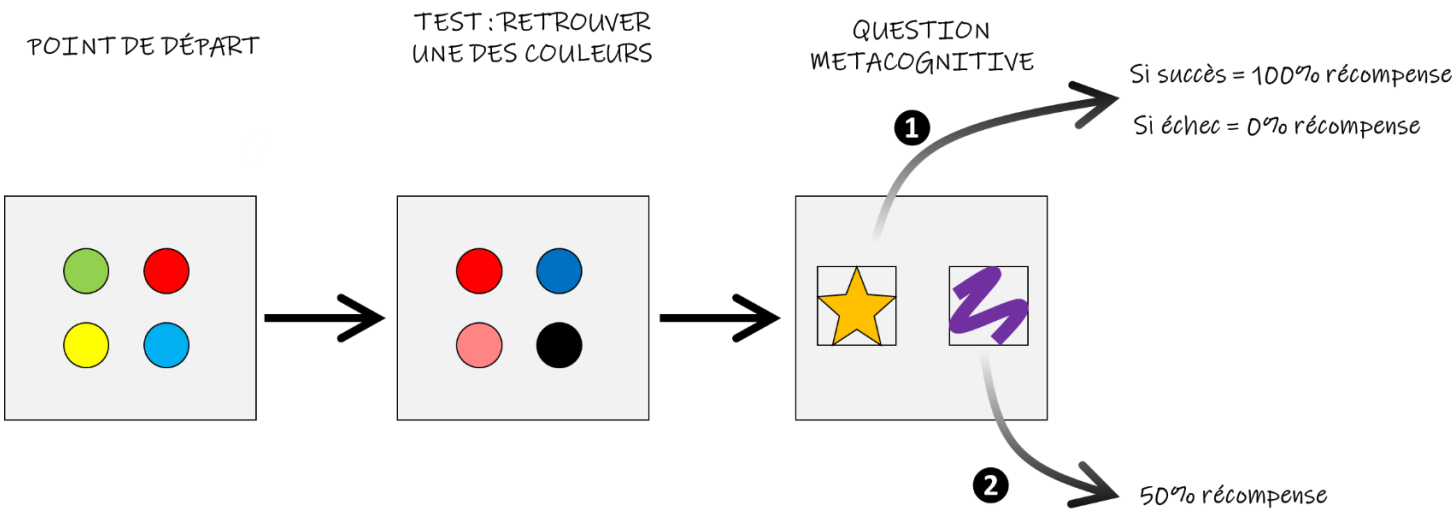


Figure 15 : Illustration d'une tâche sur écran permettant d'investiguer les capacités de métamémoire chez l'animal. Dans cette tâche, l'animal doit retrouver un stimulus qui a été présenté lors de la première phase du test (*point de départ*). Sur le second écran l'animal doit retrouver un des stimuli qui a été présenté sur le premier écran. Ensuite, avant de récupérer (ou non) la récompense, l'animal passe par la question métacognitive : ❶ Symbole « *risk* »: utilisation lorsque la réponse est certaine, donc lorsque la tâche est considérée comme simple. ❷ Symbole « *safe* »: utilisation lorsque la réponse est incertaine, donc lorsque la tâche est considérée comme complexe ou impossible.

3.b.ii) Des capacités d'inférence relationnelle ?

Des capacités d'orientation spatiale et de mémoire relationnelle

Les capacités d'orientation spatiale ont été étudiées chez la poule et chez le poussin. Deux types de mémoire peuvent être utilisés pour retrouver un emplacement-cible : la mémoire spatiale indicée ou la mémoire spatiale relationnelle (Ferreira, Barbarat, et al., 2020). Dans le cas de la mémoire spatiale indicée, l'animal retrouve l'emplacement-cible grâce à un repère particulier de l'environnement. Si ce repère se déplace ou disparait, l'animal n'a pas d'autre moyen de retrouver la cible. Dans le cas de la mémoire spatiale relationnelle, l'animal retrouve l'emplacement-cible grâce à la localisation relative de différents éléments de l'environnement entre eux. Dans ce cas, il sera capable de retrouver l'emplacement-cible même en l'absence d'un des éléments de l'environnement, ou si une caractéristique de la cible change par exemple. Les études montrent que la poule domestique possède ces deux types de mémoire spatiale (par exemple : Ferreira 2019, 2020). Le poussin est également capable de se repérer à partir des indices présents dans l'environnement, mais aussi à partir des distances exactes ou encore des distances relatives entre les

éléments de l'environnement (Chiandetti et al., 2015 ; Chiesa et al., 2006 ; Tommasi & Vallortigara, 2000).

Des études montrent que l'utilisation flexible d'informations relationnelles n'est pas seulement limitée aux informations spatiales chez la poule domestique. En effet, le poussin semble également pouvoir mémoriser des informations combinant des composantes de localisation (« où ») et d'identité d'objet (« quoi »), et donc mémoriser la relation entre des informations de nature différente. Dans une première étude, Forkman (2000) a habitué des poules à retrouver un type d'aliment A toujours à gauche et un type d'aliment B toujours à droite dans la zone de test. Après plusieurs séances d'apprentissage, pour réaliser le test, les poules ont été portées à satiété pour un des deux aliments (par exemple : A). Puis les animaux ont eu accès au choix entre A et B juste après ; les animaux ayant été portés à satiété pour A se dirigent significativement plus vers l'aliment qui n'a pas été déprécié, ici B. Cette expérience, simple en apparence, montre que la poule possède une mémoire intégrée du « *quoi (aliment A ou B) + où (droite ou gauche)* », autrement dit, la mémoire intégrée de l'emplacement spécifique d'un objet spécifique. Cette étude a été répétée avec succès chez le poussin par Cozzuti et Vallortigara (2001). Ces résultats appuient la présence d'une mémoire des informations de type relationnelles chez la poule.

Dans une autre étude, Loconsole et al. (2021) ont montré que les poussins possédaient une mémoire relationnelle permettant d'intégrer des informations de type « *dans quel contexte + où* ». Dans une première phase, des poussins ont été exposés à deux symboles (un carré et une croix) et deux contextes différents (bleu et jaune ; **Figure 16**). Dans le contexte bleu, le carré est toujours placé à gauche et cache de la nourriture alors que la croix est placée à droite sans nourriture. Dans le contexte jaune, le carré cache toujours de la nourriture et est cette fois placé à droite (et la croix à gauche). Le test consiste à réexposer les individus aux deux contextes mais cette fois en présence de deux symboles identiques (deux carrés ou deux croix – test réalisé sans récompense alimentaire). Si l'animal a intégré les positions des symboles (et donc la position du symbole qui cache la nourriture) dans chaque contexte, il s'approchera par exemple préférentiellement du carré qui se trouve à droite dans le contexte jaune. Les poussins réussissent effectivement le test, ce qui suggère une capacité de mémoire intégrée des informations relationnelles chez cette espèce.

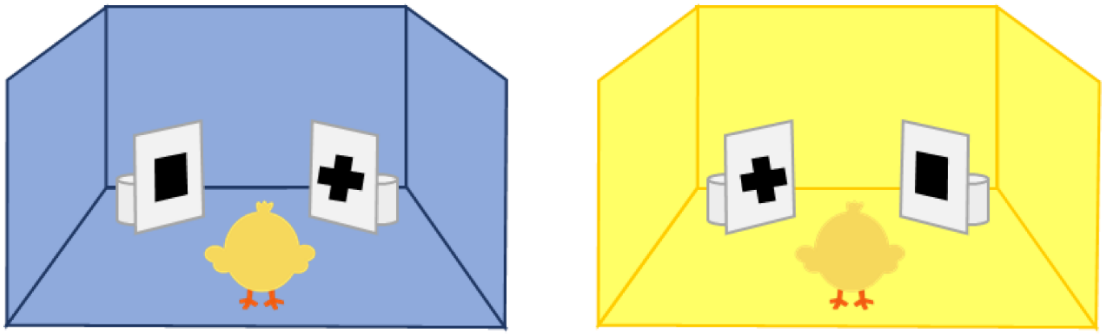


Figure 16 : Dans l'expérience sur la mémoire contextuelle, le poussin apprend à retrouver des vers de farine derrière (par exemple) la croix, toujours placée à droite dans le contexte *bleu* et toujours placée à gauche dans le contexte *jaune*. L'illustration correspond à la Figure 1 de Lonconsole et al. (2021).

Les études ci-présentes montrent que la poule domestique est capable d'utiliser les relations entre les éléments de son environnement pour s'y repérer et s'y déplacer. Ces résultats suggèrent donc que la poule est capable de mémorisation d'informations relationnelles, et de l'utilisation de représentations mentales relationnelles, capacité qui peut être utilisée dans le cadre de raisonnements complexes.

L'utilisation de représentations relationnelles dans une tâche d'inférence ?

L'inférence transitive est la capacité à établir un lien entre des éléments de manière indirecte, en connaissant uniquement le lien de chacun de ces éléments avec un ou plusieurs éléments intermédiaires ; par exemple : si A>B et B>C, alors il est possible de former un lien entre les deux éléments A et C de manière indirecte, et inférer que A>C. Dans le contexte social, et surtout dans des grands groupes sociaux, cette capacité cognitive permet à un individu de ne pas à avoir à apprendre l'ensemble des relations absolues entre tous les individus deux à deux : connaitre un faible nombre de relations et pouvoir inférer les autres relations à partir de celles qui sont connues permet un gain d'énergie considérable. Cette capacité permet aussi à l'individu lui-même d'éviter une interaction dans laquelle il aura plus de chances d'être blessé. La première étude qui mentionne le terme d'inférence transitive chez la poule est l'étude de Hogue et al. (1996). Les auteurs ont placé des poules adultes, individuellement, observatrices face à une mise en scène comprenant une interaction entre un individu du groupe, donc connu, et un individu inconnu. L'information initialement disponible pour l'individu observateur est l'information de sa propre relation hiérarchique avec l'individu connu. Hogue et al. montrent que l'individu observateur initie préférentiellement une confrontation avec l'individu inconnu si ce dernier s'est montré moins dominant

que l'individu connu lors de la confrontation, et inversement ; l'individu observateur initie rarement une confrontation avec l'individu inconnu lorsque celui-ci s'est montré plus dominant que l'individu connu. Bien que le propos initial des auteurs n'était pas d'étudier spécifiquement la capacité d'inférence transitive chez la poule, ils proposent que les comportements des individus observateurs puissent s'appuyer sur cette capacité. L'hypothèse sous-jacente est que l'observateur aurait inféré sa position hiérarchique par rapport à l'individu inconnu, relativement à l'issue de la confrontation observée, en ayant les informations de la hiérarchie entre lui et l'individu connu, et entre l'individu connu et l'individu inconnu. Cependant, le comportement des observateurs aura pu être dû à des indices proximaux et/ou perceptifs, comme par exemple la taille de la crête, reliée au statut de dominance de la poule (Collias, 1943).

Plus tard, une étude a été réalisée chez le poussin testant spécifiquement l'inférence transitive en conditions contrôlées, et à partir de l'établissement de relations entre des stimuli arbitraires (Daisley et al., 2010, 2021). L'idée derrière cette expérience est d'apprendre à l'animal à ordonner linéairement une suite d'items successifs (A, B, C, D, E), reliés entre eux via une relation de priorité (A>B>C>E>D). Dans un premier temps, les animaux apprennent de manière successive les relations directes pour chaque paire d'items successifs (A>B, B>C, etc.) au travers d'un renforcement différentiel : lors de la présentation de la paire AB, l'animal est récompensé s'il choisit de piquer sur l'item A, et bis repetita pour l'ensemble des paires d'items successifs. Ensuite, le test consiste à présenter des paires d'items non successifs à l'animal, ici la paire BE. Si l'animal choisit préférentiellement B par rapport à E, alors l'hypothèse sous-jacente est qu'il a utilisé sa connaissance des rapport entre B et C (B>C) et entre C et D (C>D) pour inférer la relation indirecte entre B>D. Il aura donc mémorisé les relations entre les items successifs, et réutilisé cette connaissance pour émettre une conclusion sur la relation entre les items non successifs. Certains poussins ont réussi le test. Cependant, l'hypothèse d'une représentation mentale dans une suite ordonnée de 5 items est débattue, car d'autres études ont mis en évidence la possibilité de l'utilisation de processus mnésiques qui seraient plutôt basés sur des mécanismes associatifs (C. Allen, 2006 ; Guez & Audley, 2013).

Malgré la nécessité d'approfondir les recherches concernant les processus mentaux à l'origine de cette inférence, les travaux précédents montrent que les poussins sont capables de réaliser une inférence à partir d'informations relationnelles qui ont été mémorisées au préalable, ce qui suggère que l'espèce est capable d'inférence relationnelle.

OBJECTIFS DE LA THÈSE

Les études résumées ci-dessus suggèrent que la poule domestique est capable d'inférence et possède une mémoire relationnelle ; voire, au travers d'études réalisées chez le poussin, que cette espèce est capable d'inférence sur des informations relationnelles.

Même si l'utilisation du phénomène d'imprégnation chez le poussin est un outil puissant pour étudier différents types de capacités cognitives plus ou moins complexes, les processus de résolution des tâches d'inférence, qui ont pour la plupart été étudiées au travers de ce phénomène, peuvent être questionnés. Le processus d'empreinte impliquant l'encodage précis de nombreuses caractéristiques physiques de l'objet-cible, nous ne pouvons pas exclure que la résolution des tâches puisse mettre en jeu d'autres formes de mémoire plus simples n'impliquant pas de capacité d'inférence. Il apparait donc important de réaliser des études qui n'impliquent pas ce phénomène d'empreinte. Cette manière de tester les capacités cognitives via le processus d'empreinte comprend qui plus est une limite : les individus ne peuvent être imprégnés que sur un seul objet (ou image), ce qui rend impossible les tests impliquant l'apprentissage de relations. Par exemple, les expérimentations qui se sont intéressées à une inférence relationnelle chez le poussin n'ont pas utilisé l'empreinte mais une récompense alimentaire.

Qu'elles impliquent le poussin ou la poule adulte, les études concernant les capacités de raisonnement chez la poule domestique sont peu nombreuses et méritent donc d'être approfondies. L'évaluation des capacités de raisonnement au travers des types d'inférence dont la poule domestique est capable, et du degré de ces capacités, doit continuer de s'appuyer sur une démarche empirique exploratoire.

Mon travail de thèse se propose d'apporter une pierre à cet édifice naissant en explorant davantage l'étendue et le degré de complexité des capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique adulte. Le travail de thèse s'est concentré sur les capacités d'inférence, qui constituent le mécanisme fondamental des capacités de raisonnement, et dont la complexification est en relation directe avec la complexification des capacités de mémoire relationnelle de l'animal. Au vu des nombreuses capacités d'inférence qu'il reste à explorer chez cette espèce, nous avons fait des choix expérimentaux en correspondance avec le tableau des capacités d'inférence qui ont ou non été testées chez la poule domestique, et des discussions résultant de ces publications. **Ainsi, nous avons articulé la thèse en trois axes.**

(1) Dans un premier temps nous avons testé une capacité d'inférence simple : l'inférence par exclusion. L'inférence par exclusion est la capacité d'inférence simple la plus étudiée chez l'oiseau et pour laquelle il n'y a pas de publications chez la poule domestique. Dans une première expérience (**ARTICLE 1**), nous avons testé l'inférence par exclusion chez la poule dans différentes conditions de test grâce à la tâche des tubes inclinés. Dans une seconde expérience (**deuxième partie** du chapitre 1), nous avons cherché à approfondir ces résultats en implémentant la tâche d'exclusion via le test des 2 cups.

(2) Puis nous avons réalisé un test qui nécessite la combinaison de deux capacités d'inférence simple : la généralisation de concept (**ARTICLE 2).** L'apprentissage d'un concept nécessite l'existence de capacités d'induction et la capacité à généraliser le concept appris nécessite des capacités de déduction. Nous avons réalisé le test de généralisation de concept au travers de la tâche de correspondance à l'échantillon différé. Ces travaux de recherche ont bénéficié de la récente mise en place d'un dispositif automatisé permettant de tester diverses capacités cognitives chez la poule domestique.

(3) Enfin, nous avons testé une capacité d'inférence relationnelle : l'inférence transitive (**ARTICLE 3).** Pour cela nous avons reproduit la tâche qui a été utilisée chez le poussin, et l'avons adaptée à la poule adulte. Toutefois nous avons testé l'inférence transitive au travers d'un apprentissage d'une séquence ordonnée de 6 items, ce qui n'a encore jamais été réalisée chez cette espèce. Cette option permet une étude plus approfondie des performances, ainsi que de discuter des processus mis en jeu lors du raisonnement transitif chez la poule.

Le travail couvre donc deux capacités d'inférence simple, une qui n'a pas encore été étudiée chez la poule, et une qui a été étudiée chez le poussin au travers d'une tâche d'apprentissage moins complexe ; et une capacité d'inférence relationnelle, qui a pu être étudiée chez le poussin et pour laquelle nous pourrons faire une analyse plus approfondie, pour évaluer l'utilisation d'inférence lors de la résolution de cette tâche.

MISE EN ŒUVRE EXPÉRIMENTALE

I) ANIMAUX ET CONDITIONS D'ÉLEVAGE

Nous avons réalisé nos études sur des femelles adultes de la souche de poules rousses Isa Brown. Nous avons fait le choix de travailler sur une souche de poule pondeuse très répandue en élevage avicole en France (ISA SAS, s. d.), afin de pouvoir élargir plus facilement nos conclusions aux animaux d'élevage. Nous avons réalisé nos études sur des animaux adultes, à partir de la fin de la période de maturation qui se déroule autour de 6 mois, nos animaux testés les plus vieux ayant atteint 3 ans d'âge. Ceci nous a notamment permis de conserver, lorsque possible, des animaux déjà habitués aux expérimentateurs et à être testés.

Au total nous avons renouvelé le lot d'animaux une fois : le premier lot incluait 20 individus, et le second 21 individus. Les individus du premier lot ont été placés en retraite chez des particuliers une fois que les plus âgés avait atteints 3 ans d'âge. Pour chaque lot, le groupe était divisé en deux, permettant de réaliser des expériences de cognition préliminaires en parallèle des expériences principales de la thèse.

Les individus étaient maintenus en groupes sociaux stables d'une vingtaine d'individus au pôle expérimental avicole de Tours (UE PEAT, INRAE, 2018, doi : 10.15454/1.5572326250887292E12). Le bâtiment d'élevage comportait une aire intérieure d'environ 25m^2 recouverte de litière de copeaux de bois et contenant des couvoirs, des perchoirs, et l'accès à l'eau et l'aliment ; ainsi qu'une aire extérieure d'environ 30m^2, en partie couverte, contenant des cachettes et des perchoirs de formes variées. Cet environnement de vie enrichi physiquement et socialement permettait de couvrir les besoins comportementaux fondamentaux des animaux. Les poules ont été maintenues à un cycle circadien de jours longs (14h de jour et 10h de nuit) et avaient un accès à l'eau à volonté ; l'aliment (grains) était délivré une fois les expérimentations terminées, afin de garantir un état de motivation alimentaire satisfaisant pour les tests réalisés en journée.

Tout au long de ma thèse, j'ai eu à cœur d'instaurer un climat de confiance avec les animaux, notamment via une habituation à ma présence (Jones & Waddington, 1992), une participation volontaire pour les tests et une prise en main lâche lors des manipulations, afin de leur donner une impression de contrôle. En effet il a été montré qu'une impression de contrôle sur son environnement et/ou ses actions, participe à un état émotionnel positif chez l'animal (Mellor, 2017 ; Rault et al., 2020).

II) LES DISPOSITIFS DE TEST UTILISÉS

La nécessité d'une approche exploratoire au cours de cette thèse est la conséquence d'une faible connaissance des limites dans la complexité cognitive de la poule domestique, et de ce que son écologie comportementale lui – et nous – permet de réaliser en termes de tests cognitifs. Pour nos tests, nous nous sommes inspirés de dispositifs de test utilisés chez d'autres espèces, pour sélectionner des dispositifs adéquats et les adapter à notre modèle d'étude. Cette réflexion a été un point important du travail de thèse, et nous a amené à développer différents dispositifs en fonction de la question posée. Les tests qui ont été réalisés sont axés sur l'acuité visuelle de la poule, et principalement sa capacité de discrimination des couleurs. La vision est le sens qui a été le plus étudié chez la poule et joue un rôle primordial dans son rapport à l'environnement (voir revues : Garnham & Løvlie, 2018 ; Marino, 2017 ; Nicol, 2015). La poule est capable de voir le spectre de la lumière visible comme l'humain, mais aussi dans l'ultraviolet (Prescott & Wathes, 1999 ; Saunders et al., 2008). Les photorécepteurs de sa rétine doivent être stimulés de manière continue pendant 20 millisecondes pour créer une image nette, ce qui donne cette marche saccadée caractéristique de beaucoup d'oiseaux (réflexe optocinétique ; Nicol, 2005). Concernant la distance à laquelle les stimuli sont visibles pour la poule, les expériences de Dawkins (1995, 1996) ont par exemple reporté un éloignement maximum pour la reconnaissance sociale de 30 centimètres. La poule est aussi capable de détecter des prédateurs aériens (par exemple : Karakashian et al., 1988), ce qui pourrait être plutôt relatif à leur capacité de détection de mouvement. Dans nos tests, nous avons présenté les stimuli à discriminer à 30 cm maximum de l'animal, ou les stimuli à apercevoir (voir ARTICLE 1) à 1 mètre maximum de l'animal.

1) L'arène ouverte pour tester l'inférence par exclusion

L'inférence par exclusion est la capacité à choisir une option parmi plusieurs, en excluant les autres possibilités. Il s'agit de dire par exemple « si ce n'est pas A, alors c'est B ».

Choix de la procédure de test

Chez l'animal, le test le plus communément appliqué est le test des 2 cups (Völter & Call, 2017). Dans ce test, un essai d'inférence consiste à présenter à l'animal la situation dans laquelle il peut voir que l'aliment n'est pas dans la cup A par transparence, et ne peut pas voir l'aliment qui est placé dans la cup B qui est opaque. Or certaines études ont montré que, lors du test des 2 cups, certaines espèces pouvaient

montrer un biais de choix en fonction de la manipulation des cups par l'expérimentateur (chez le chien : Erdőhegyi et al., 2007 ; chez l'oiseau : Mikolasch et al., 2012 ; chez la chèvre : Nawroth et al., 2014) ; ce qu'aucune étude n'a encore évalué chez la poule domestique. Une autre manière de poser cette question est l'utilisation du test des tubes inclinés, qui a été repris de Call et Carpenter (2001) chez l'enfant, et adapté par Schloegl et al. (2009) chez l'oiseau. Ce test reprend le principe du test des 2 cups, mais cette fois avec deux tubes : un essai d'inférence consiste à présenter à l'animal la configuration dans laquelle il peut voir l'intérieur d'un tube, vide, et ne peut pas voir l'intérieur de l'autre tube, qui contient la récompense. Ce test peut être réalisé en choix libre (ou *free-choice*) ou en choix forcé (ou *forced choice*), ce qui permet d'analyser les stratégies de recherche (par inférence ou non) de l'animal sous différentes contraintes de test.

Description du dispositif de test

Nous sommes donc partis du test des 2 tubes et l'avons adapté en plaçant les tubes non pas à hauteur des yeux de la poule mais au niveau du sol, pour que cela corresponde davantage à une position d'aliment naturelle (**Figure 17**). Les vers de farine faisant office de récompense alimentaire étaient toujours placés de sorte à ce qu'ils puissent être vus par la poule lorsque le tube était tourné vers elle (intérieur visible). Les tubes étaient placés de sorte que la poule puisse se déplacer autour, dans l'arène de test.

Les dimensions de l'arène de test sont de 150 cm de long et 120 cm de large, et l'arène est entourée par une paroi opaque de 40cm de hauteur. Au sol, un recouvrement en PVC permet de nettoyer l'arène facilement. Les dimensions de la cage d'attente sont de 69 cm de longueur x 55 cm de largeur x 80 cm de hauteur, permettant à la poule de tourner sur elle-même avec aisance. Cette cage d'attente est amovible et sert de point d'entrée à l'animal vers l'arène de test, au début de chaque session ou essai.

L'avantage de ce dispositif de test est qu'il offre de nombreuses possibilités pour l'implémentation de tests à l'avenir. Le dispositif peut être fermé par des parois de grillage ou par des parois opaques, sur tout ou partie des côtés. Lorsque l'arène est fermée de tous côtés, un emplacement de caméra en hauteur permet à l'expérimentateur d'observer ce qu'il s'y passe, et une porte permet d'accéder à l'intérieur de l'arène. Les portes d'entrée, grillagée ou opaque, qui séparent la cage d'attente de l'arène de test, permettent de choisir les moments de l'expérience et les intervalles de temps pour lesquels l'animal peut ou ne peut pas voir l'intérieur de l'arène. Ces portes peuvent être ouvertes indépendamment depuis l'autre extrémité de l'arène par un système de poulies et poids. Un système de maintien permet d'ajouter des

parois au fond de l'arène pour séparer le fond de l'arène en deux ou en trois parties. Le sol de l'arène peut être changé facilement. Des emplacements de caméra ont été prévus pour pouvoir filmer l'arène de test sous différents angles.

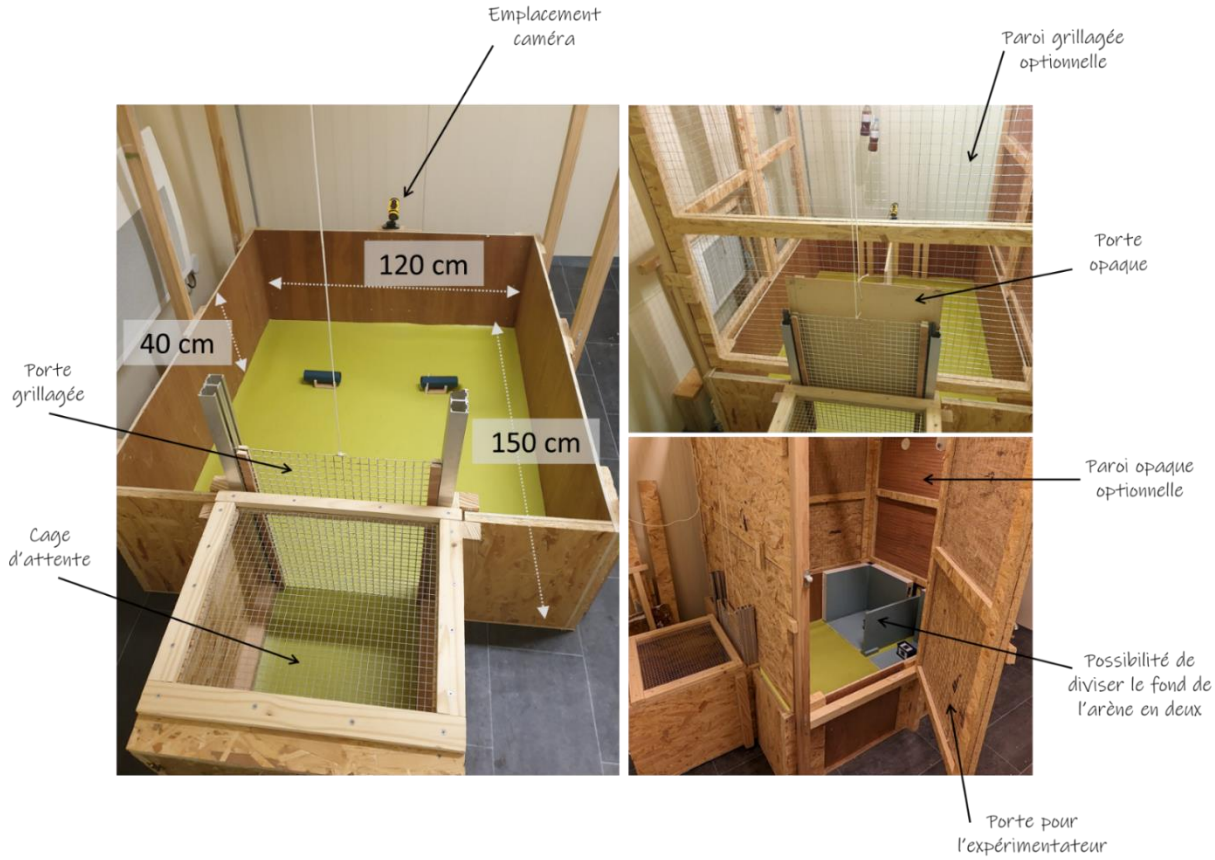


Figure 17 : Photographies du dispositif d'arène de test utilisé pour la tâche d'inférence par exclusion. L'arène de test peut être ouverte (à gauche), fermée par un grillage (en haut à droite) ou par des parois opaques (en bas à droite). Sur l'image à gauche, les tubes sont ceux utilisés pour le test des tubes inclinés, et représentent la configuration d'essai du contrôle négatif (totale absence d'informations sur la localisation de la récompense).

2) Le dispositif écran automatisé pour tester la généralisation de concept

La généralisation de concept repose sur deux capacités d'inférence : l'inférence inductive et l'inférence déductive. L'inférence inductive permet à l'animal de former une règle de réponse, donc de construire un concept, au travers des stimuli présentés pendant la phase d'apprentissage. L'inférence déductive permet de résoudre les essais test, qui impliquent des stimuli nouveaux (non présentés pendant l'apprentissage), à partir du concept appris.

Choix de la procédure de test

La généralisation de concept a été étudiée chez le poussin au travers du phénomène d'empreinte (Versace et al., 2017) ou d'une tâche de discrimination (Santolin et al., 2016). Chez l'oiseau adulte, la capacité de généralisation est surtout étudiée grâce à la tâche de correspondance à l'échantillon (Lind et al., 2015 ; mais pas seulement, voir : Wasserman, 2016), qui est généralement implémentée dans une boite de Skinner ou via un affichage écran des stimuli. L'apprentissage de la tâche de correspondance à l'échantillon est en lui-même complexe : l'animal doit apprendre à donner un certain nombre de pecks sur l'échantillon, puis l'affichage à l'écran change, et il doit apprendre à retrouver le stimulus similaire à l'échantillon parmi plusieurs stimuli. Cet apprentissage étant long, l'automatisation de la tâche permet d'implémenter un grand nombre d'essais par session dans l'idée d'augmenter la rapidité d'apprentissage. La tâche de correspondance ayant déjà été utilisée à d'autres fins chez la poule domestique, nous avons utilisé cette procédure pour ensuite questionner la capacité de généralisation de concept, comme ce qui a pu être fait avec succès chez le pigeon (Cook & Wasserman, 2007).

Description du dispositif de test

Nous avons mis en place un dispositif écran de dimensions et d'utilisation facilement accessibles à la poule adulte (**Figure 18**). Le dispositif est composé de la partie ordinateur et programme, d'une partie non accessible à l'animal et permettant de gérer les récompenses alimentaires, et de l'écran, accessible à l'animal. Les dimensions de l'écran sont de 25 x 25 cm. Celui-ci est composé d'une partie affichage, surmontée d'une partie sensible composée de 9 cellules indépendantes de 8 x 8 cm. Chaque cellule correspond à une zone d'affichage pour un stimulus à l'écran. Une cage de test est construite autour de l'écran. Les dimensions de la cage de test sont de 52 cm de longueur x 45 cm de largeur x 65 cm de hauteur, permettant à l'animal de se retourner aisément. La cage de test est construite en bois, avec des parois opaques et un plafond grillagé, afin de permettre un accès visuel à l'expérimentateur si besoin. Le programme permet de faire tomber les récompenses alimentaires automatiquement lorsque l'animal a piqué sur la cellule correspondant à la réponse correcte qui est signalée dans le programme. Les récompenses alimentaires arrivent ensuite dans un feeder juste sous l'écran, de 5cm de diamètre et 3 cm de profondeur.

Le dispositif écran peut être utilisé pour tester diverses capacités cognitives, simples ou complexes, au travers d'une programmation flexible et adaptable à la question de recherche. Le programme permet d'implémenter de nombreux éléments : la sensibilité du peck demandée, les différents stimuli qui seront

présentés, le temps d'apparition des stimuli, la réponse (nombre de pecks et localisation du peck par exemple) souhaitée pour passer à l'écran suivant, le délai entre l'affichage des différentes étapes. Il permet de programmer le nombre d'essais par session, d'implémenter des essais de correction, ou encore de programmer une issue spécifique pour une réponse correcte et incorrecte (par exemple un son différent et/ou une couleur d'écran différente). L'avantage majeur de ce type de dispositif est que toute la session est automatisée, évitant ainsi tout biais de l'expérimentateur, et permettant d'augmenter la rapidité d'enchainement des essais et donc le nombre d'essais par session. Le temps d'habituation pour que les individus apprennent à réagir avec l'écran est relativement long, ce qui peut être limitant.

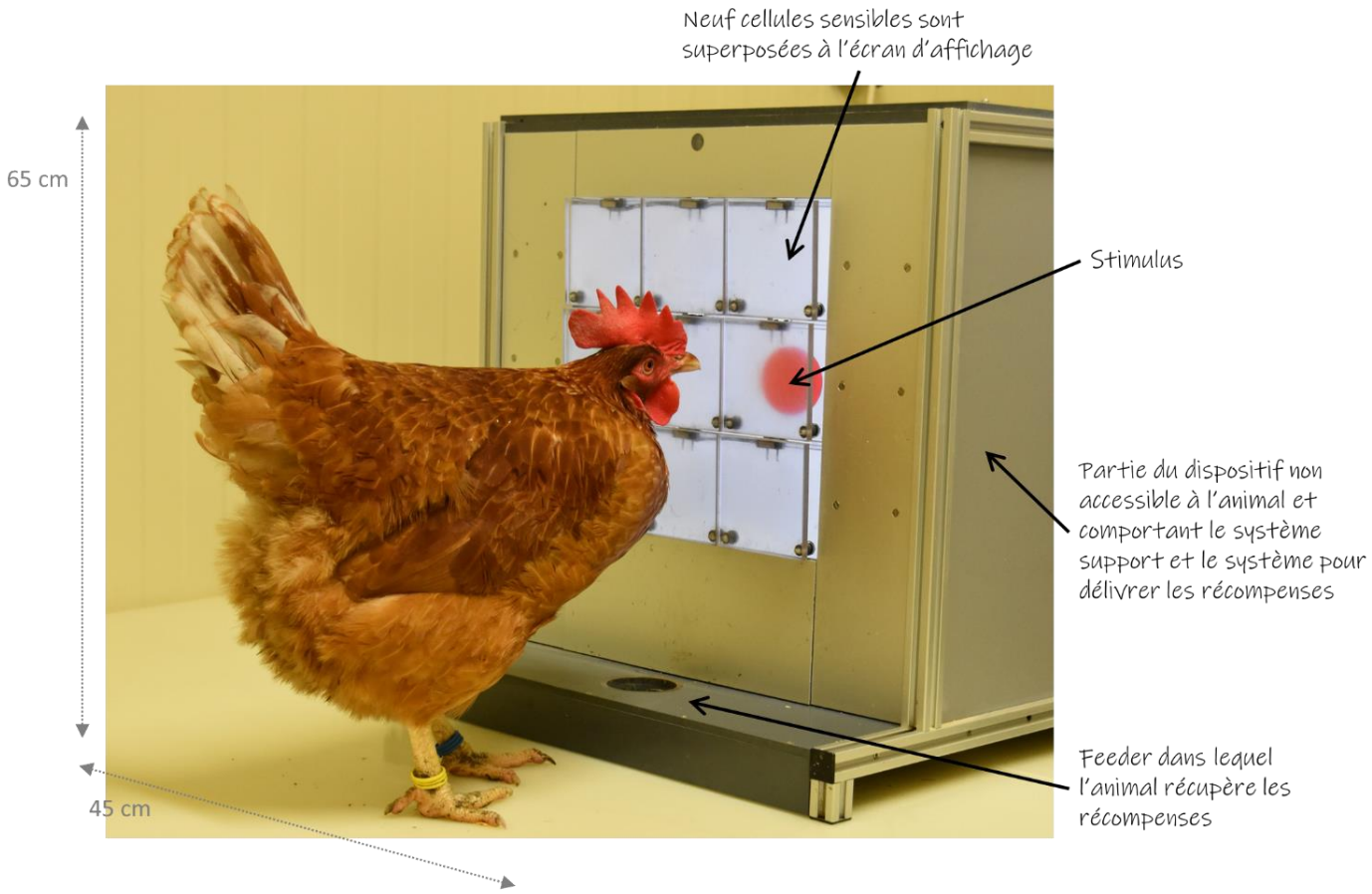


Figure 18 : Photographie du dispositif écran utilisé pour la tâche de généralisation de concept.

3) La cage d'exposition pour tester l'inférence transitive

L'inférence transitive est la capacité à établir des liens entre des éléments de manière indirecte, en ne connaissant que le lien direct de chacun de ces éléments avec un (ou plusieurs) autre(s) éléments. Il s'agit de dire par exemple « si A>B et B>C alors A>C ».

Choix de la procédure

Chez l'animal comme chez l'humain, le test communément utilisé pour tester l'inférence transitive est une tâche d'apprentissage d'une série ordonnée de 5 items (Vasconcelos, 2008). Cette tâche a été adaptée par McGonigle et Chalmers (1977) à partir du travail de Piaget (1928) et Bryant et Trabasso (1971). L'animal apprend d'abord la relation de *priorité* entre chacune des paires d'items successifs de la série, en apprenant lequel des deux items sera récompensé s'il est choisi (conditionnement différencié contextuel).

Différents systèmes d'apprentissage sont présents dans la littérature (voir Daniels et al., 2014), et une revue de la littérature permet de conclure quant à certaines limites pour ces trois systèmes d'apprentissage.

- Lors d'un *apprentissage séquentiel*, l'animal apprend le choix correcte dans chaque paire d'items successifs, de manière séquentielle, jusqu'à acquisition (exemple : sessions avec AB seulement, puis BC seulement, puis CD seulement). Cette méthode pose la question de la récence temporelle de l'apprentissage pour chaque paire, qui peut venir altérer les réponses lors des tests.
- Lors d'un *apprentissage mixé*, les sessions d'apprentissage comprennent directement l'ensemble des paires (exemple : présentation de AB+BC+CD, par paires d'items successifs, dans la même session). Ce type d'apprentissage a déjà donné de bons résultats chez le pigeon par exemple, mais il a été montré qu'il est conséquemment plus long.
- Lors d'un *apprentissage hybride*, l'apprentissage comprend des sessions d'apprentissage séquentiel et des sessions d'apprentissage mixé, soit de manière successive dans cet ordre (exemple : AB puis BC puis CD puis AB+BC+CD), soit de manière interposée (exemple : AB puis BC puis AB+BC puis CD puis AB+BC+CD). Un apprentissage hybride qui comprend d'abord un apprentissage séquentiel puis des sessions mixées pose encore le souci de la temporalité d'apprentissage des paires lors de l'apprentissage séquentiel, qui pourra être minimisé lors des sessions mixées. Un apprentissage hybride avec sessions mixées interposées permet d'assurer un niveau de performance souhaité pour chaque

paire tout le long de la procédure, mais demande un suivi du nombre de présentation de chaque paire tout au long de l'apprentissage.

Connaissant notre modèle animal, nous avons choisi de réaliser une procédure *d'apprentissage hybride* avec sessions mixées interposées. Le suivi des performances au cours de l'apprentissage nous a permis de valider ce choix de méthode, car à chaque nouvelle paire apprise, les performances pour la paire apprise précédemment tombaient à une performance inférieure ou égale au hasard. Nous pensons donc que ce choix de méthode a permis d'accélérer l'apprentissage et de maximiser le niveau de performance pour chacune des paires avant de passer aux sessions test. Ensuite, les sessions test ont été travaillées selon la procédure commune qui consiste à insérer un petit nombre d'essais d'inférence, non récompensés, parmi plusieurs essais habituels (paires d'items successifs). En plus de ces précautions, et par rapport à ce qui a été fait chez le poussin (Daisley et al., 2010, 2021) ou chez l'oie cendrée (Weiß et al., 2010), nous avons complexifié la tâche en ajoutant un item et avons basé l'apprentissage sur une série ordonnée de 6 items.

Description du dispositif de test

Pour ce test, nous avons reproduit le dispositif appliqué chez les autres espèces d'oiseaux. Cela consiste à présenter les items sous forme de cartes imprimées avec des stimuli de forme et de couleur différentes. Les items sont toujours présentés par paires. La procédure implique de demander à l'animal de donner sa réponse sous la forme d'un choix entre les deux cartes présentées, ici en piquant sur la carte correspondant au choix. Pour ce faire, nous avons implémenté un système de *clicker*[13] permettant à l'expérimentateur d'immédiatement signifier à l'animal si la réponse est correcte ou non avec le son du *clicker*. Ainsi nous avons maximisé la rapidité du retour en réponse au choix de l'animal, et minimisé les gestes précoces de l'expérimentateur. Le maintien de l'animal dans la cage d'exposition permettait de focaliser l'attention de l'animal sur le test et s'assurer de la complétion de chaque session.

La cage d'exposition correspond à la cage d'attente de l'arène de test utilisée dans le test d'inférence par exclusion (**Figure 19**). Il est donc possible, grâce aux portes amovibles opaque et grillagée, de choisir lorsque l'animal peut ou ne peut pas voir ce que l'expérimentateur fait. Un écran sans tain est monté sur une séparation en bois, contenant une ouverture (10 cm de hauteur et 40 cm de largeur) pour que l'expérimentateur puisse passer ses mains et présenter les stimuli. Cette séparation est placée à une distance de 20 cm de la cage d'exposition. L'ajout d'un écran sans tain entre l'animal et l'expérimentateur

[13] Le *clicker-training* est un système basé sur la production d'un son particulier, associé au préalable à une récompense par l'animal. Ce système permet de produire ce son dès que l'animal réalise le comportement recherché, le son étant ensuite suivi de la récompense. Le *clicker* peut ensuite être utilisé dans un test de la même manière.

permet de minimiser les indices comportementaux ou posturaux émis involontairement par l'expérimentateur, qui auraient pu guider l'animal dans son choix. Les items sont imprimés en 4 x 4 cm en couleur sur des cartes blanches de dimension 10 x 8 cm.

Ce dispositif permet aussi potentiellement de réaliser de nombreux tests cognitifs qui demandent que l'animal reste attentif aux stimuli, et que la situation de test soit présentée pour une durée plus ou moins longue sans que celui-ci puisse interagir avec. Grâce à ce dispositif nous avons notamment réalisé le test des 2 cups, en complément du test d'inférence par exclusion réalisé dans un premier temps avec des tubes inclinés (voir CHAPITRE 1, deuxième partie). Une limitation de ce dispositif est qu'une fois la porte ouverte, l'animal a un accès direct à l'extérieur, ce qui peut être inadapté dans le cas d'animaux qui ne sont pas suffisamment motivés à répondre au test et qui cherchent à s'échapper. Enfin, nous aurions pu réaliser le test d'inférence transitive sur le dispositif écran. Au vu des limitations du dispositif écran, et dans une démarche expérimentale exploratoire, nous avons souhaité développer le dispositif ci-présenté. Ce dernier permet notamment à l'expérimentateur de contrôler le tempo, et d'augmenter la distance entre l'animal et les stimuli présentés et donc le temps d'exposition de l'animal aux stimuli.

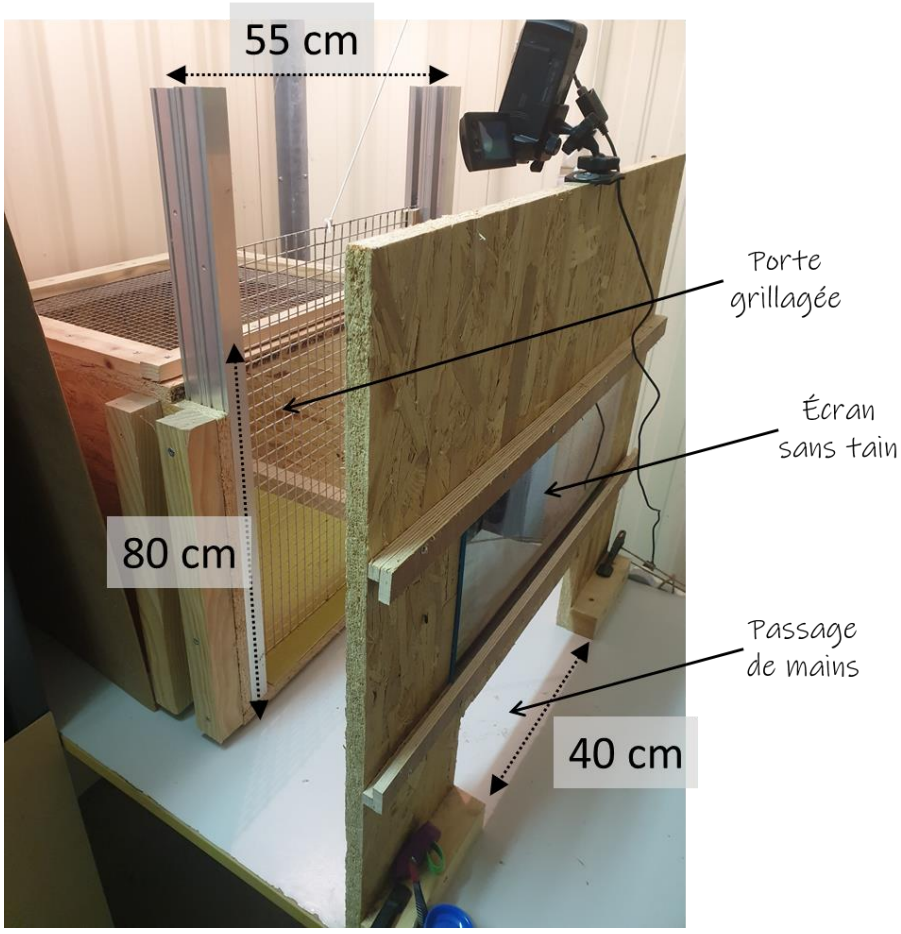


Figure 19 : Photographie du dispositif utilisé pour tester l'inférence transitive, et l'inférence par exclusion via la tâche des 2 cups, chez la poule domestique.

III) CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES CONCERNANT L'EXPÉRIMENTATION

Dispositions et fonctionnement général

L'ensemble des tests a été réalisé dans une pièce adjacente à l'élevage. Au démarrage de chaque expérimentation, les animaux étaient habitués individuellement au dispositif de test : ils étaient incités à explorer le dispositif via des vers de farine placés au préalable dans le dispositif. L'expérimentation démarrait une fois que l'animal ne montrait plus de comportements de stress (activité locomotrice anormalement élevée, vocalisations, prostration), ce qui arrivait généralement sous 2 à 4 séances d'habituation, ou après un minimum de 2 séances d'habituation. Un animal montrant une difficulté importante à se calmer et à explorer le dispositif de test n'était pas inclus dans la procédure, ce qui est arrivé pour 3 animaux au total : un individu du premier lot, et deux individus du second lot. Pour chacune des expérimentations, les tests étaient réalisés quotidiennement avec une session par jour par animal, que ce soit une session d'habituation, d'entrainement ou de test en fonction de l'avancement de l'expérience. Les sessions pouvaient durer de 10 à 40 minutes pour chaque animal en fonction de l'expérience en cours.

La question du système de récompense lors des essais-test

Les essais tests peuvent être configurés de différentes manières dans le choix du système de récompense et dans le choix de la répartition des essais dans la session. Généralement, les essais test sont répartis au sein de sessions comprenant aussi des essais dits habituels (type d'essais qui ont été présentés durant l'entrainement), et/ou des essais contrôle (contrôle négatif et/ou positif). Cela permet d'éviter une forte différence entre les sessions d'apprentissage et de test. Dans tous les cas, le choix du système de récompense est lié à la répartition des essais-test. En cognition, les essais-test peuvent être :

- Récompensés de façon différenciée : l'animal obtient la récompense en cas de succès mais pas en cas d'échec (par exemple : Scholtyssek et al., 2013) ;
- Récompensés de façon non-différenciée à un certain pourcentage du total des essais test (généralement 50%), indépendamment de la réponse donnée (par exemple : Cook & Wasserman, 2007) ;
- Systématiquement récompensés (par exemple : Truppa et al., 2010) que la réponse soit correcte ou incorrecte ;
- Systématiquement non-récompensés (par exemple : Avarguès-Weber et al., 2010) que la réponse soit correcte ou incorrecte.

Le système d'essais-test systématiquement non-récompensés peut induire un arrêt de l'intérêt de l'animal pour les essais-test, cependant c'est le système le plus utilisé lors des tests en cognition. En effet, un aspect problématique des essais-test systématiquement récompensés ou, plus particulièrement, récompensés de façon différenciée, est que l'animal peut potentiellement *continuer à apprendre*. Or lors de tests en cognition, la possibilité d'un apprentissage limite la conclusion de réussite du test. En conséquence, le système généralement utilisé en cognition est la non-récompense systématique des essais-test. Dans ce cas, le système de répartition des essais-test implique un petit nombre d'essais-test au sein de plusieurs essais habituels, eux toujours récompensés de manière différenciée.

Le deuxième système le plus utilisé est celui d'une récompense non-différenciée à un certain pourcentage d'essais. Il est pertinent d'appliquer ce système de récompense dans le cas d'un nombre resserré d'essais-test consécutifs, mais implique une gestion préalable qui est rarement applicable techniquement en dehors de systèmes complètements automatisés et autonomes.

Enfin, malgré les risques de résolution par apprentissage, le système de récompense différenciée (ou systématiquement récompensé) peut être utilisé chez les espèces dont la réaction à l'absence de récompense est peu ou pas connue, ou s'il existe une forte appréhension de sa réaction à une modification des conditions de test (par exemple pour une espèce néophobe, comme la poule domestique ; Jones, 1996 ; mais voir discussion de Marples & Kelly, 1999). Dans ce cas, les performances sont plutôt analysées sur un faible nombre d'essais test pour réduire le risque d'apprentissage.

Les systèmes de récompense sélectionnés pour nos expérimentations suivent cette méthodologie. (1) Le test d'inférence par exclusion étant un test de recherche alimentaire, les essais-test sont répartis parmi plusieurs essais contrôle, et sont récompensés de manière systématique (test de choix libre) ou différenciée (test de choix forcé). (2) Le test de généralisation de concept implique de présenter des stimuli nouveaux et inconnus. Pour ce test nous avons choisi de récompenser les animaux de manière différenciée, pour éviter de provoquer une réaction aversive ou de néophobie lors de la présentation des stimuli nouveaux. Les essais-test ont été répartis au sein d'un nombre important d'essais habituels. (3) Le test d'inférence transitive implique aussi de présenter une nouvelle situation à l'animal, mais en mettant en scène des stimuli connus. Pour ce test, nous avons réalisé des essais-test systématiquement non récompensés, répartis au sein d'un nombre important d'essais habituels.

CHAPITRE 1 : Inférence par exclusion dans une tâche de recherche de nourriture chez la poule domestique

Inférence par exclusion dans une tâche de recherche de nourriture chez la poule domestique

L'étude des capacités à la base du raisonnement chez l'oiseau d'élevage est un axe qui mérite d'être davantage développé. En effet, les capacités d'inférence et de mémoire relationnelle sont des capacités cognitives qui permettent de mieux comprendre son environnement, et appliquer des stratégies d'adaptation fonctionnelles. Chez les volailles, de rares études suggèrent des capacités d'inférence chez l'oie cendrée (Weiss et al., 2010), le canard (Marthinho et Kalnik, 2016) et la poule domestique (par exemple : Chiandetti et Vallortigara, 2011 ; Versace et al., 2017 ; Daisley et al., 2021). L'inférence est le mécanisme fondamental des capacités de raisonnement et se décline en inférences simples ou plus complexes, et l'étude des capacités d'inférence simples est une première approche solide des capacités à la base du raisonnement.

L'inférence par exclusion est la capacité d'inférence simple qui est la plus étudiée chez l'animal et notamment chez l'oiseau, et semble être une capacité présente chez de nombreuses espèces (Premack et Premack, 1994 ; Call, 2004 ; Schloegl et Fischer, 2017). Cette capacité consiste à inférer un choix correct parmi deux (ou plusieurs) possibilités, en basant son choix uniquement au travers de l'exclusion des autres possibilités. Cette capacité, généralement testée au travers d'un choix entre deux possibilités (« si ce n'est pas ici, alors c'est là »), est une capacité inférentielle basée sur un seul prémisse. La capacité d'inférence par exclusion a été montrée chez plusieurs espèces d'oiseaux, mais n'a pas encore été étudiée chez la poule.

Nous avons donc choisi de commencer par l'étude de la capacité d'inférence par exclusion en tant que point de départ pour l'étude des capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique. L'objectif de cette recherche a été d'évaluer l'utilisation de cette capacité chez la poule dans deux conditions qui peuvent refléter différentes situations écologiques : une condition de choix libre, où l'animal peut utiliser n'importe quelle stratégie pour récupérer une récompense ; et une condition de choix forcée, qui mesure spécifiquement et directement la capacité d'inférence par exclusion.

Dans la première expérience (**première partie : ARTICLE 1**), nous avons cherché à tester la capacité d'inférence par exclusion chez la poule grâce à la tâche des tubes inclinés (Call et Carpenter, 2001 ; Schloegl et al., 2009 ; Duffrene et al., 2022 ; Jelbert et al., 2015). Dans cette tâche, deux tubes sont présentés à l'animal, de sorte à ce qu'il puisse soit *voir* l'intérieur des deux tubes, soit *ne pas voir* l'intérieur des deux tubes, soit voir l'intérieur *d'un seul* des deux tubes. Une récompense est placée dans un des deux

tubes, hors de la vue de l'animal. Dans la configuration de test d'inférence par exclusion, un des deux tubes seulement est placé de sorte à ce que l'animal puisse voir à l'intérieur, et la récompense est placée dans l'autre tube, pour lequel l'animal ne peut pas voir l'intérieur. S'il est capable d'inférence par exclusion, alors l'animal voit que la récompense n'est pas dans le premier tube, et infère qu'elle est forcément dans le second. L'utilisation de cette tâche des tubes inclinés permet d'affiner l'étude des comportements de recherche de l'animal, sans action de l'expérimentateur, dans différentes conditions de test. Dans la condition de choix libre, l'animal est libre de ses mouvements et peut récupérer la récompense quel que soit son comportement de recherche. Dans la condition de choix forcée, si l'animal se dirige en premier vers le tube qui ne contient pas la récompense, alors il ne pourra pas récupérer la récompense et l'essai se termine. La performance a été mesurée en pourcentage de choix correct par session, un choix correct étant défini par un premier choix qui correspond au tube dans lequel est effectivement la récompense.

Nos résultats montrent que les poules n'ont pas appliqué d'inférence par exclusion de manière spontanée en condition de choix libre. Certains individus ont cependant montré qu'ils étaient capables d'apprendre à choisir par exclusion, après plusieurs essais, en condition de choix forcé. Ce résultat en lui-même, qui peut être expliqué par un apprentissage associatif, est insuffisant pour valider la capacité d'inférence par exclusion chez la poule domestique.

Toutefois, les résultats dans les différentes conditions testées nous permettent d'approcher la question de l'utilisation de capacités d'exclusion en fonction des conditions de test. En effet, le comportement de recherche de nos poules montre qu'elles ont adapté de manière optimale leur comportement de recherche en fonction de la quantité d'information disponible à chaque essai, en condition de choix libre (Schloegl et al., 2009) : lorsque la récompense était visible, les poules restaient attentives et se dirigeaient directement vers le tube contenant la récompense. Au contraire, lorsque la récompense n'était pas visible, elles appliquaient systématiquement un biais de côté dans leur recherche. De plus, nos animaux ont appliqué une stratégie de recherche optimale en fonction des contraintes extérieures : en condition de choix libre, une stratégie de moindre effort consiste à adopter un comportement systématique face à la tâche proposée (Naefgen et Janczyk, 2018) ; alors qu'en condition de choix forcé (par des contraintes extérieures), les individus ont été capables de s'adapter et apprendre la manière optimale de récupérer la récompense dans cette condition (Janczyk et al., 2015).

Au vu des résultats de la première expérience, nous avons cherché plus spécifiquement à évaluer la capacité d'expression spontanée d'inférence par exclusion chez la poule domestique, avec un autre groupe d'animaux (**deuxième partie**). Pour ce faire, nous avons appliqué la tâche des 2 cups, qui a été utilisée chez plusieurs espèces pour tester la capacité d'inférence par exclusion (par exemple : Völter et Call, 2017 ; Shaw et al, 2013 ; Danel et al, 2022 ; Mikolasch et al, 2012). Le principe de cette tâche est le même que précédemment : dans la configuration de test, une cup opaque et une cup transparente sont présentées à l'animal, et la récompense est dans la cup opaque. S'il est capable d'inférence par exclusion, l'animal voit que la récompense ne se trouve pas dans la cup transparente et choisit par exclusion de soulever la cup opaque pour récupérer la récompense. La performance a été mesurée via le pourcentage de choix correct par session, un choix correct étant défini par un premier choix qui correspond à la cup dans laquelle est effectivement la récompense.

Nos résultats montrent que certains animaux ont réalisé une performance d'exclusion de manière spontanée, et ce de manière significative en 12 essais-test seulement. Nos résultats ne nous permettent cependant pas de discriminer entre une performance d'exclusion par inférence, et une performance d'exclusion de type « si je ne vois rien dans celle-là, je vais voir dans l'autre » (Schloegl et Fischer, 2017 ; Duffrene et al, 2022) ; les deux processus permettant de façon égale d'appliquer une règle d'exclusion efficace.

En conclusion, la première expérience a permis de montrer que la poule domestique est capable de s'adapter aux contraintes externes pour appliquer une stratégie permettant de récupérer une récompense, et est capable d'apprendre une règle d'exclusion. La seconde expérience a permis de confirmer la capacité de cette espèce à appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée, ce qui est une première démonstration de performance par exclusion de manière spontanée chez la poule domestique. Nos résultats doivent cependant être complétés pour valider l'application de cette règle d'exclusion de manière inférentielle, au travers d'une représentation mentale. D'autres capacités d'inférence simples ne sont pas réalisables par d'autres mécanismes qu'un mécanisme inférentiel impliquant une représentation mentale, et pourraient permettre d'appuyer – ou non – la présence de capacités d'inférence chez la poule domestique : c'est le cas par exemple des capacités d'induction et de déduction.

Première partie : ARTICLE 1 – Apply the optimal strategy: Adult domestic hens learned to choose by exclusion in the sloped-tubes task (submitted)

Degrande Rachel [a], Cornilleau Fabien [a], Jardat Plotine [a], Ferreira Vitor Hugo Bessa [a], Lansade Léa [a], Calandreau Ludovic [a]

[a]CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, *France*

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

Article submitted.

Apply the optimal search strategy: Adult domestic hens learned to choose by exclusion in the sloped-tubes task

Degrande R. [a], Cornilleau F. [a], Jardat P. [a], Ferreira V.H.B. [a], Lansade L. [a], Calandreau L. [a]

[a]CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

Abstract

Inference by exclusion is one of the main steps to investigate inferential abilities in non-human animals. Inference by exclusion is assessed when an individual can choose an alternative by excluding the other available alternatives. This ability seems to be common among multiple animal species. However, bird species that have a smaller relative brain size, such as domestic birds, have received little consideration in this regard. The aim of this research was to determine whether domestic hens are capable of inference by exclusion based on visual stimuli. Here, we tested whether hens could spontaneously infer the location of a food reward in free-choice conditions (i.e., no penalty for exhaustive searching), without any cue other than its absence in one of two tubes. Under such condition, hens did not reach a significant level of exclusion performance, but nevertheless adopted a different search strategy depending on whether they could see the reward or not. Under forced-choice condition (i.e., no reward if the first tube investigated was not the baited tube), hens did learn to choose by exclusion. From our results, we conclude that the hens were able to flexibly use the more optimal strategy to get the reward depending on the situation. Further studies are needed to precise the existence of exclusion abilities in the domestic hen, and grasp the extent of their cognitive skills.

Keywords: causal reasoning, cognition, search strategy, sloped tubes test, *Gallus gallus domesticus*

Introduction

The study of the cognitive capacities of farm animals is increasing, however there is still a need for a more comprehensive understanding of the extent of their cognitive skills. Chickens are the most reared farm animals and the second most studied bird species in cognition, and a few studies seem to

indicate that they possess complex cognitive abilities such as inferential abilities. One of the most superficial level of inferential abilities is inference by exclusion (Premack and Premack, 1994). Inference by exclusion is the ability of selecting a correct option among others, while avoiding incorrect alternatives. This ability plays an important role on how animals adapt to various challenges and uncertain situations (Marsh et al., 2015; O'Hara et al., 2016), especially when faced with novel or incomplete information (Völter and Call, 2017).

In the last decade, a growing number of studies have been devoted to investigate the inference by exclusion on multiple animal species. Most of these focused on primates and 'large-brained' birds (corvids, parrots), with an increasing interest for non-primate mammals (dogs, goats, elephants, swine, sea lions, bottlenose dolphin: Völter and Call, 2017; donkeys: Danel et al., 2022c). Combined, these studies gave evidence that the ability to infer by exclusion is wide spread among species, even if different degrees of complexity must be considered (O'Hara et al., 2016; Schloegl, 2011; Völter and Call, 2017). However, there is still a lack of knowledge about this cognitive capacity in chickens, and more broadly in poultry.

To date, the main task used to investigate inference by exclusion in animals is known as the 'two-cups task'. In this task, a reward is hidden in one of two cups and the bird has to retrieve its location by exclusion, by understanding that its absence in one of the two cups reflects its presence in the other one (Call, 2004). In birds, most of the species that have a larger relative brain size, as corvids and psittacine, show a good performance in this task, even though poor performance was seen in Eurasian jays and jackdaws (Mikolasch et al., 2012a; Schloegl et al., 2009; Shaw et al., 2013). Ground hornbills showed inference by exclusion in the two-cups task based on visual information (Danel et al., 2022b), while wild skuas were able to rely on either visual or auditory information (Danel et al., 2022a). Although the ability to infer by exclusion has been observed in most bird species tested so far, we still do not know to what extent and to what degree reasoning abilities are widespread among different taxonomic groups (Schloegl and Fischer, 2017).

On another hand, bird species that have a smaller relative brain size, such as poultry, have not received much attention with respect to their ability to reason by exclusion (O'Hara et al., 2016), although a few studies suggest they are able to do so. For example, pigeons can learn to choose by exclusion in a matching-to-sample task (Clement and Zentall, 2003) but fail to apply what they learned to new stimuli (Aust et al., 2008). In chickens (*Gallus gallus domesticus*), the ability to reason by exclusion has never been investigated so far. In previous studies conducted by Daisley et al. (2021, 2010), chicks showed

transitive reasoning in a task in which they had to infer indirect relations from a learned artificial order of a sequence of items (if A>B and B>C, then A>C). In Hogue et al.'s study (1996), hens were able to infer their hierarchical position by simply observing the outcome of an agonistic interaction between a known and an unknown individual. In addition, Evans et al. (1993) observed that hens responded differently to alarm calls triggered by aerial predators compared to terrestrial ones, which suggests an understanding of the inferential structure (i.e. the conspecifics called because they saw a predator). Finally, chicks seem to show an early physical causal reasoning: they were seen to attribute the causality of the movement of an object B to an object A, when A stops its course at the time it comes in contact with B (Michotte's launching event, Mascalzoni et al., 2010). To summarize, there are some elements suggesting that hens do possess inferential capacities, but this needs to be investigated further.

The aim of the present study was to contribute to the knowledge of the extent of inferential abilities in birds, and more precisely in poultry, by exploring the ability to infer by exclusion in the domestic hen. We tested whether hens are capable of inference by exclusion based on visual stimuli, which has often been found to give a better exclusion performance than auditory cues in bird and in mammal species (see examples in Marsh et al., 2015). The common task used to test for inference by exclusion in animals is the two-cups task. However, the lifting of the cups by the experimenter has been suggested to distract tested individuals and prevent the expression of exclusion abilities in mammals (e.g. in dogs: Erdőhegyi et al., 2007; in goats: Nawroth et al., 2014; in macaques: Schmitt et al., 2014) and birds (Mikolasch et al., 2012b). Schloegl et al. (2009) proposed another method, derived from the work of Call and Carpenter (2001), to test for inference by exclusion from visual stimuli in birds. In this task, named the 'sloped tubes test', different configurations of two hollow tubes are presented with either the inside of one or both tubes (visible content) or the side of one or both tubes (non-visible content) facing the animal, and a food reward is hidden in one of them. Individuals are allowed to look inside the tubes before making a choice to retrieve the reward. Individuals are considered to be expressing inference by exclusion when they choose the baited tube without looking inside it, after first looking in the empty tube. The targeted behavioral variable recorded is usually the *choice* strategy of the bird to find the reward, i.e., until the bird touches one tube.

Here, using the sloped tubes test, we tested the ability to infer by exclusion of twelve adult laying hens. As hens are likely to develop passive and non-goal oriented behaviours to search for food (see: pheasant chicks during problem solving tasks: van Horik and Madden, 2016), we considered an animal to have made a choice on the first tube examined, with or without having touched it, and whether the

individual approached the tube to gather information (which will result in a performance at random) or by knowing the reward would be there. Then, the causal knowledge of the visual access to the content of objects with complex shapes has not been demonstrated in chickens yet. Thus, in contrast with the use of bent tubes (Schloegl et al., 2009; Duffrene et al., 2022; Jelbert et al., 2015), we used objects with a straight visual access to their content, as a first step to study inference by exclusion in a food searching task in chickens.

We measured the exclusion performance (EP) of hens with different modalities in order to understand their strategy to solve the task, with no intervention of the experimenter during the test. First, we measured the EP in free-choice conditions to assess whether hens would spontaneously use exclusion in a food searching task. In free-choice conditions, hens were free to investigate both tubes with no penalty for exhaustive searching, and the reward was still available even if their first choice was the unbaited tube. Since hens did not reach a significant level of exclusion performance in the free-choice condition, we split the group in two cohorts for further analysis. With the first cohort, we compared the EP with the tubes and the EP using another object with different features (size, depth and openings) in free-choice conditions. Indeed, depending on the species sensitivity, a lack of physical understanding of object properties might prevent individuals to solve the task, in spite of the presence of the exclusion ability itself (Schloegl and Fischer, 2017; Völter and Call, 2017). With the second cohort, we compared the EP in free-choice with the EP in forced-choice conditions; for the latter condition, the reward was no longer available if the hen did not investigate the baited tube first.

Material and Methods

Ethics approval

This experimental procedure was approved by the Val de Loire Ethics Committee (approval n° CE19 – 2020-0601-1, CEEA VdL, France). Animal care and experimental treatments complied with the French and European guidelines for housing and care of animals used for scientific purposes (European Union Directive 2010/63/AU).

Animals and housing

Twelve adult laying hens (Isa Brown), aged 1.5 to 3 years, were included in the procedure. The hens were maintained at the Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours, where the experiment took place (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, doi: 10.15454/1.5572326250887292E12). Hens

had access to a wood-chip littered barn (25 m^2) equipped with nesting boxes and perches, and had an access to an outside enclosure (about 30 m^2) enriched with perches. Water was provided ad libitum, and food was delivered at will once the experiments of each testing day were completed, until the start of the dark phase (19h). Birds were kept in a stable social group of 20 individuals on a 6am to 8pm daylight cycle. All experiments took place between 9am and 1pm.

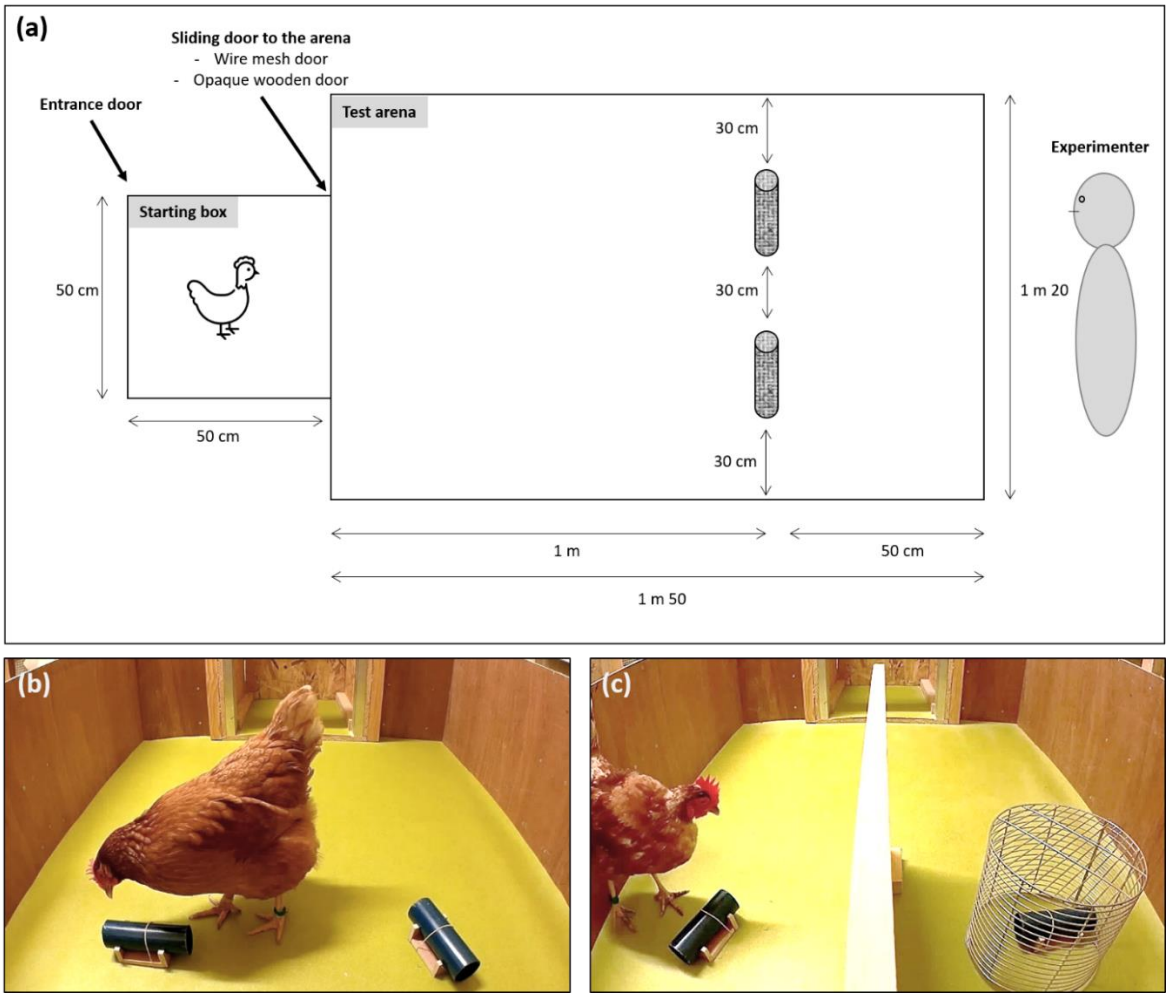
Experimental arena and general apparatus operative

The test arena was 1.5 meters long and 1.2 meters large, surrounded by a 40cm high opaque wooden fence, and covered with a light green PVC floor (Figure 1). A starting box (69cm length x 55cm width x 80cm high) made of condensed wood was adjacent to the test arena. Two blue opaque straight tubes (15cm long and 5cm in diameter) were placed one meter from the starting box and 30cm from each other. The width of the tubes and their position on the floor were adjusted, to ensure hens would have to lower their head markedly to look inside, and to ensure hens would be able to see the mealworms from the starting box. The tubes' configuration was determined according to the ongoing trial (see details below).

At the start of each session, a hen was placed in the starting box, from which the experimenter could open a two-step door leading to the test arena. The experimenter stood outside the arena, at one end, and could open the doors remotely. A first opaque wooden door visually separated the starting box from the test arena, allowing the experimenter to set up the configuration of the tubes and the location of the reward before each trial, out of the sight of the hen. A second wire-meshed door allowed the hen to look inside the test arena. Before each trial, the tubes were systematically manipulated from the experimenter's left to their right to avoid any perceptual bias through localized auditory cues. To start a trial, the experimenter opened the opaque door and the hen could see the inside of the test arena during 5 seconds through the wire meshed door. After these 5 additional seconds, the wire-meshed door was opened and the hen had access to the test arena. The reward was three freshly dead mealworms.

Fig.1: Illustration of the testing apparatus. (a) Illustration of the starting box and the test arena. (b) Photograph illustrating the free-choice condition during a non-visible probe trial (inference trial nvPT) with the reward hidden on the left tube (experimenter's view). Here the behaviour of the hen is considered as having chosen the left tube, as she looked inside it first. The starting box can be seen in the background. (c) Photograph illustrating the forced-choice condition during a non-visible probe trial (inference trial - nvPT) with the reward hidden on the right tube (experimenter's view). A wall divided the arena into two

equal parts of 60x50cm. This wall was only used in forced-choice conditions to increase the negative weight of not choosing the correct tube in inference trials, and is not pictured in (a). After an incorrect trial, a grid was placed so that the hen could no longer access the other tube, in which the reward was.



Habituation and training

Habituation. Hens were gradually habituated to the test arena and to social isolation through six habituation trials (two trials/day). In these trials, two mealworms were placed at each corner and in the middle of the arena to promote exploration. Each trial ended 30 seconds after the individual ate all mealworms, or after 5 minutes, whichever came first. Then, further habituation trials were run to encourage birds to find mealworms inside two tubes. For these trials, mealworms were placed at both ends of each tube, and the tubes were brought gradually back from the starting box to their final locations in the arena, 1 meter from the starting box. Each hen got 10 sessions of two trials per day in 10 consecutive

days. At the end of the habituation phase, all individuals had explored the arena fully and were used to finding mealworms in tubes only, within 30 seconds.

Training. Once hens were accustomed to the testing environment, each hen got training trials in which two mealworms were available only at one end of one of the two tubes. In this phase, the two tubes were arranged 90° from the axis of the waiting cage (standard trials, ST) so that the hen could see the side of the tubes but could not see the content of any tube from the starting box. Each hen got three sessions of 10 training trials with one session per day in three consecutive days. The location of the mealworms (left or right tube) was not the same more than twice in a row, and both locations were presented in equal numbers.

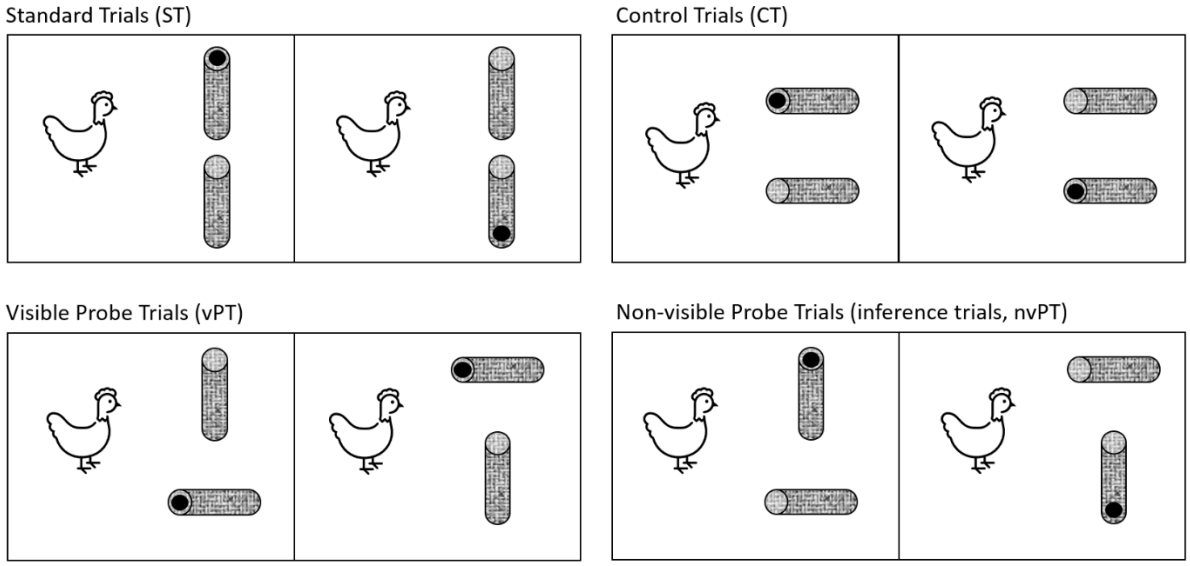
Testing procedure

1. General procedure

For each trial, hens had to find the food reward, two mealworms, placed at one end of one out of two tubes. Depending on the testing phase, four types of trial configurations could be presented (see Figure 2):

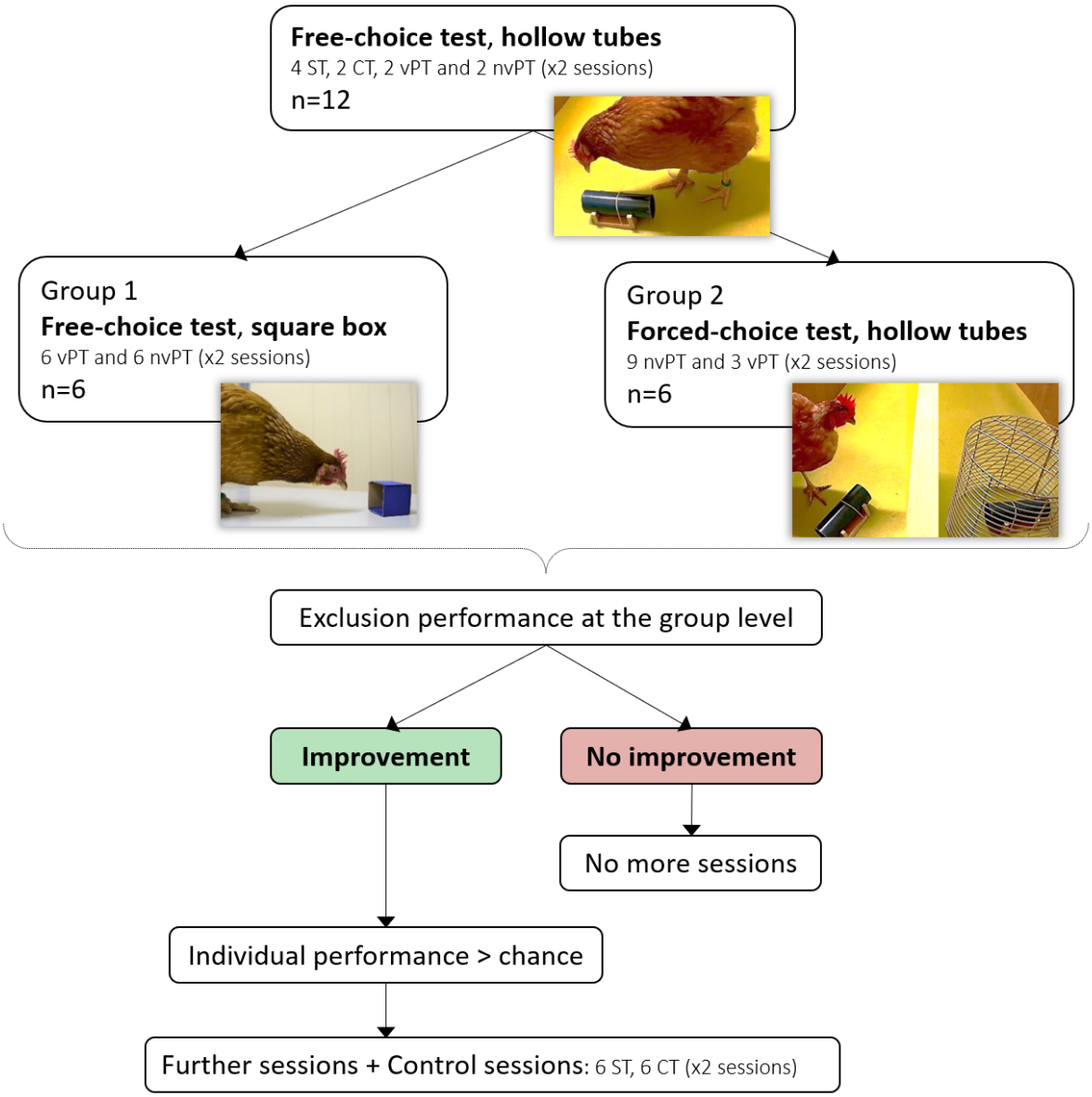
- Non-visible probe trials (nvPT): these trials were inference trials. The inside, and thus the content, of the empty tube was visible from the starting box (0°), while the content of the baited tube was not (90°). If hens can infer by exclusion, they could infer the location of the reward in – and thus choose – the 90° tube, from not seeing it in the 0° tube.
- Visible probe trials (vPT): in these trials, the content of the baited tube was visible from the starting box (0°), while the content of the empty tube was not (90°). Hens were expected to perform above chance level and go directly towards the easily visible baited tube.
- Control trials (CT): in these trials, hens had full information about the location of the food reward: the content of both tubes was visible from the starting box (0°). Hens were expected to perform above chance level and go directly towards the baited tube.
- Standard trials (ST): in these trials, hens had no information about the location of the food reward: the content of both tubes was not visible from the starting box (90°). Hens were expected to perform at chance level as they had no indication about the location of the reward. These trials were used as perceptual bias controls.

Fig.2 Illustration of the four trial configurations. The location of the reward is shown with a black dot. In Standard trails (ST), the content of both tubes is not visible from the starting box (90°). In Control Trials (CT), the content of both tubes is visible from the starting box (0°). In probe trials, the content of one tube is visible from the starting box but not the other: in Visible Probe Trials (vPT), only the content of the baited tube is visible; in Non-visible Probe Trials (nvPT), only the content of the empty tube is visible. The four trial configurations were used during either of the two testing conditions (free- or forced-choice).



Mealworms were always placed at the same end of a tube, i.e., either the end close to the starting box if the reward was in the 0° tube (visible content), or the end close to the arena wall if the reward was in the 90° tube (non-visible content), according to the trial configuration. Trial configurations and the food reward location were pseudo-randomly determined: a same trial configuration could not occur more than twice consecutively, and the food reward could not be located on the same side (left or right tube) more than twice consecutively. A trial was correct only when the baited tube was the first tube chosen, i.e., the first tube the hen looked inside, touched or pecked at. A look inside a tube was considered when the hen looked inside a tube with mono- or binocular vision by being at 5cm or less from this tube. The consequences for an incorrect trial were different among the testing phases and are detailed in the following sections. If the hen did not choose one tube in 3 minutes, the session was postponed. Figure 3 summarizes the steps from the start to the end of the experiment, which are detailed below.

Fig.3 Summary of the steps of the experiment, detailing the number of individuals included at the start of each step, the number of sessions and the distribution of the trials' configurations at each step. Abbreviations: ST = Standard Trials, CT = Control Trials, vPT= visible Probe Trials, nvPT = non-visible Probe Trials, n = number of individuals



2. Spontaneous performance in the free-choice condition

Six test sessions were run and included 12 individuals. Each of these sessions contained 10 trials with 4 ST, 2 CT, 2 vPT and 2 nvPT (*M-sessions* with mixed trial types), for a total of 12 inference trials. Then, to increase the number of inference trials, two other sessions (*P-sessions* with only probe trials) were run

for each hen, each comprising 6 nvPT and 6 vPT at each session, for 12 supplementary inference trials. An illustration of the test arena during the free-choice condition can be seen in Figure 1.

Since hens did not reach a significant performance level in the free-choice condition, we split the group in two cohorts of six hens for further analysis.

3. Group 1: Free-choice test with a different object (square box)

Trials conducted with the first group of 6 hens aimed to determine whether the EP was influenced by the physical properties of the object used in the test. The novel objects were two blue 5cm square boxes with only one opening, compared to the two openings of the initial object which were tubes (Figure 1). Four habituation trials were run with one square box to habituate hens to find mealworms in it (2 visible trials and 2 non-visible trials). Then, two test sessions were run, each including 6 vPT and 6 nvPT, for a total of 12 inference trials. The sessions were scheduled as the *P-sessions* (see free-choice test section 2.), so that the results from these two testing conditions could be compared.

4. Group 2: Forced-choice test with the initial object (hollow tubes)

Trials conducted with the second group of 6 hens aimed to determine whether the EP was influenced by constraints on searching conditions (free-choice versus forced-choice conditions). The objects were the initial hollow tubes. In the forced-condition, an opaque wall (40.5 long x 60 high) was placed between the two tubes and separated the arena in two equal sides. To increase the negative weight of not choosing the correct tube in inference trials, the sessions mirrored the *P-sessions* (see free-choice test, section 2.), but with more inference trials in each session. Two sessions were run, each including 9 nvPT and 3 vPT, for a total of 18 inference trials. Furthermore, hens could no longer access the other tube as the grid was placed over the remaining tube following the initial choice.

5. Further sessions

For the two groups, if no improvement of the EP was observed at the group level in comparison with the two previous sessions (*P-sessions*), the test was terminated. On the contrary, if an improvement of the EP was observed at the group level, a maximum of 10 further sessions was run, except for the birds who performed significantly worse than chance. These further sessions were run to analyze the evolution of the search strategy towards inference by exclusion. Then, for the remaining individuals, two control sessions were run, each including 6 standard trials (ST) and 6 control trials (CT).

Statistical analysis

A non-parametric approach was preferred due to the small sample size (n=12). All statistical analyses were performed using R version 4.2.0 (R Core Team, 2022) with the packages *tidyverse* (Wickham et al., 2019), *rstatix* (Kassambara, 2021), *ggrepel* (Slowikowski, 2021), *AICcmodavg* (Mazerolle, 2020), *nlme* (Pinheiro et al., 2022) and *lme4* (Bates et al., 2015). We considered p-values below 0.05 to be statistically significant for all statistical analyses. Chance level was considered at 50% of success.

Performance was analyzed by comparing the number of successful trials to the total number of performed trials, for each type of trial (CT, ST, vPT and inference trials nvPT) and for each testing condition. Performance for each testing condition was clustered by 2 sessions to get a relevant number of trials for statistical analysis at the individual level (a minimum of 12 trials).

Two-tailed exact binomial tests were used to test the statistical significance of individual performance per testing condition, and two-tailed Wilcoxon tests were used to assess the statistical significance of the performance at the group level.

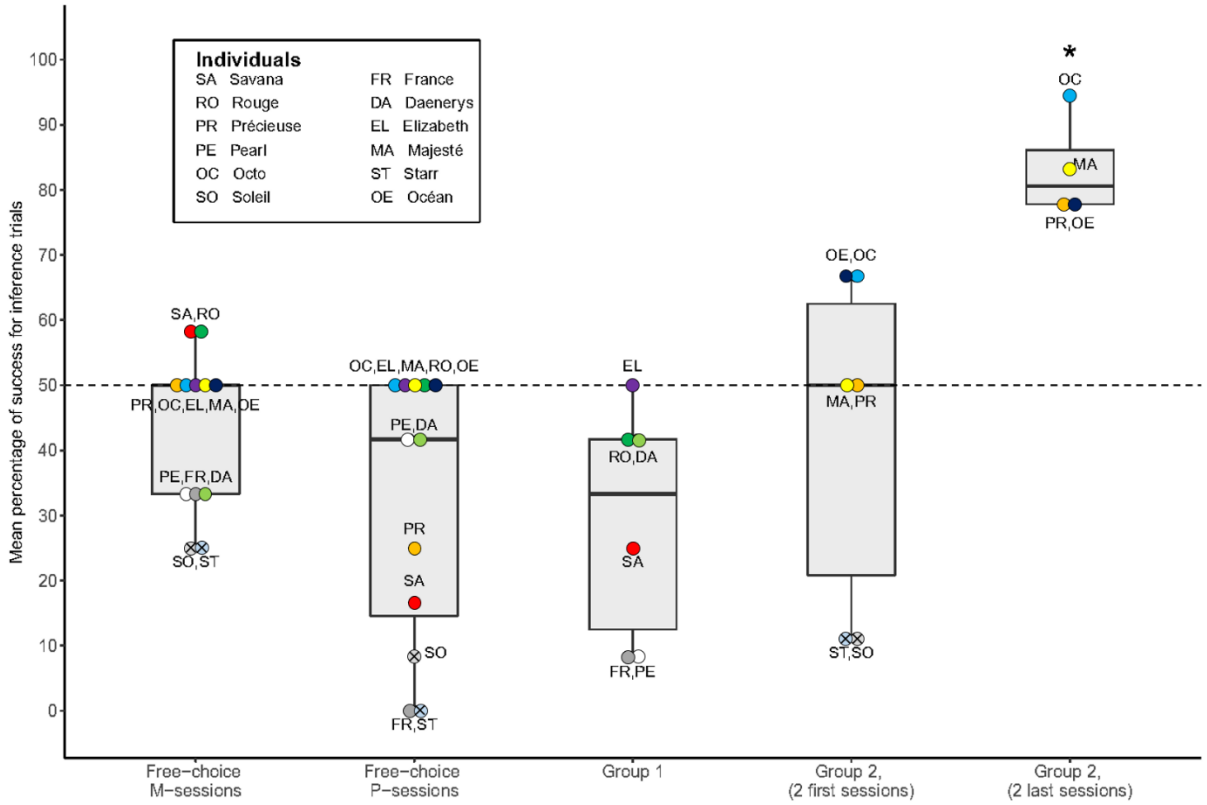
A Tukey HSD post-hoc test allowed the comparison of the EP between the different conditions tested (linear model with individuals as random effect, gaussian residuals distribution). Cohen's d effect size was calculated for each pairwise comparison.

We ran generalized linear models to analyze an eventual side bias for the side of the first object chosen (left or right), and its relation to test conditions. The response variable was the side bias, i.e., the side chosen first at each trial. Explanatory variables were the individual, the trial type (CT, ST, vPT or nvPT) and the visibility of the reward. A comparison of corrected Akaike Information Criterion was used for model selection, if necessary. Kruskal-Wallis tests were run to detail the analysis, followed by Dunn post-hoc tests. Homogeneity of variances was assessed with Levene tests before running multiple comparisons analyses and before model fitting.

Results

The results concerning the statistical significance for the different trial types at each stage are reported in *Supplementary Materials* SI 1. Pairwise comparisons for the EP (nvPT) between each stage, and effect sizes, are reported in SI 2. The EP at each stage can be visualized in Figure 4.

Fig.4 Exclusion performance for inference trials (nvPT) for each condition tested. Twelve individuals participated in the free-choice test (*M-sessions* and *P-sessions*). Then, the group was divided into two, 6 individuals in group 1 (free-choice condition with another object) and 6 individuals in group 2 (forced-choice condition). Four individuals continued the forced-choice test sessions to reach a performance greater than chance (group 2, two last sessions). The dashed line corresponds to the 50% level. For each boxplot, dots are the mean individual performances, vertical lines are standard deviation, and the horizontal line shows the median value.



1. Spontaneous performance in the free-choice condition

M-sessions. In M-sessions, the mean performance for inference trials (nvPT) was 43.05 ± 12.22%, at chance level (V=3, *P*=0.073). At the individual level, hens performed at chance level (binomial tests, *P*>.05).

Performances for control trials (CT) as well for vPT were significantly greater than chance (mean performances for CT: 92.36 ±7.50%, V=78, *P*=0.0023; and for vPT: 89.58 ±10.73%, V=78, *P*=0.0021) suggesting that hens differentiated between visible and non-visible conditions. The performance for

standard trials (ST) was not significantly different than chance (mean=48.26 ± 9.14%, V=7.5, *P*=0.60) which indicates that hens had no perceptual indication about the reward's location.

P-sessions. In P-sessions, the mean performance for nvPT was 31.95 ± 12.22%, significantly worse than chance (V=0, *P*=0.022). At the individual level, almost all of the individuals performed at chance level (*P*>.05) with four individuals performing significantly worse than chance (*P*<.05), meaning that hens tended to choose the tube they could see inside even if it was not rewarded.

The mean performance for vPT was 94.45 ± 11.42%, greater than chance level (V=78, *P*=0.0015), which suggests again that hens differentiated between visible and non-visible test conditions.

2. Group 1: Free-choice test with a different object (square box)

For group 1, the mean performance for nvPT was 29.17 ± 18.07%, at chance level (V=0, *P*=0.057), with a tendency towards being worse than chance. At the individual level, no individual performed better than 50% with two hens performing significantly worse than chance (*France* and *Pearl*).

The mean performance for vPT was 95.83 ± 6.97%, greater than chance level (V=21, *P*=0.031).

3. Group 2: Forced-choice test with the tubes

For group 2, the mean performance for nvPT was 42.59 ± 25.50%, at chance level (V=3, *P*=0.58). At the individual level, four hens performed at chance level and two hens performed worse than chance (*Starr* and *Soleil*).

The mean performance for vPT trials was 97.22 ± 6.81%, above chance level (V=21, *P*=0.026).

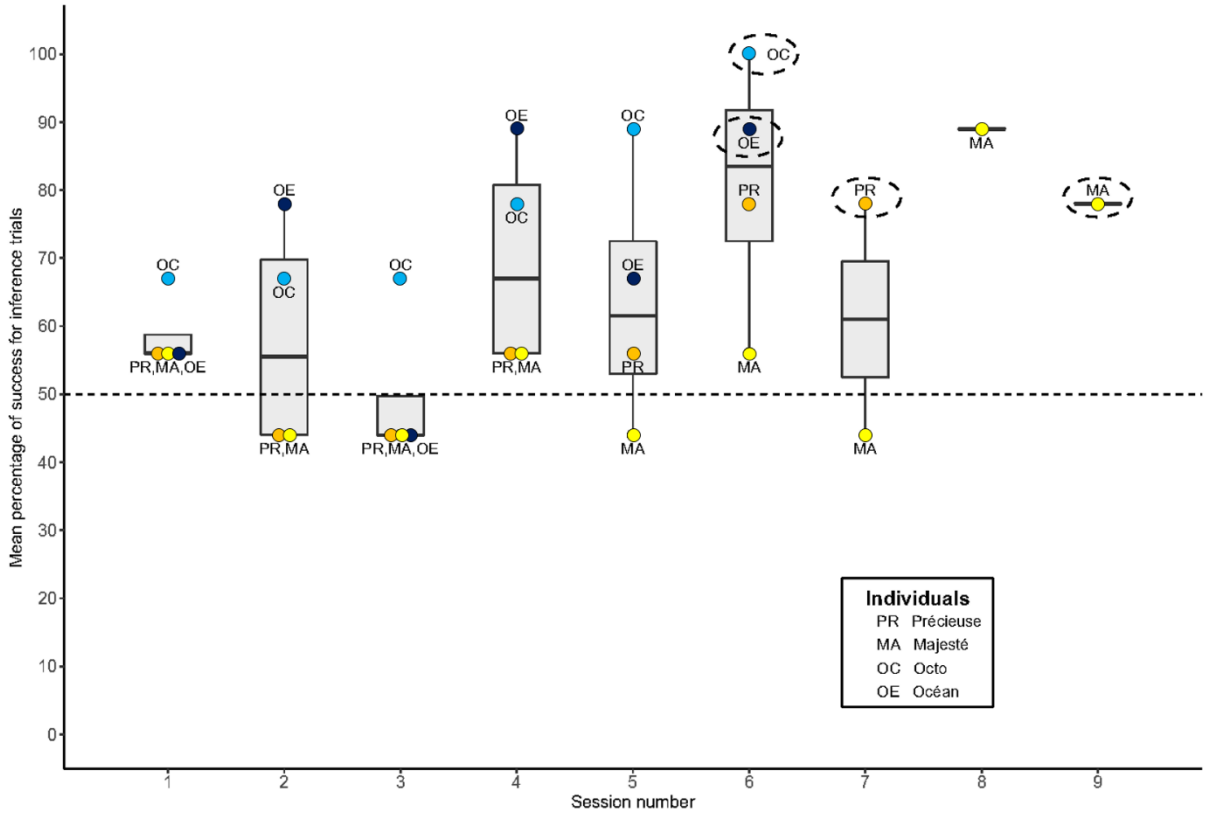
4. Further sessions

In comparison with the previous sessions (spontaneous performance in the free-choice condition), no improvement of the performance in inference trials was observed at the group level in group 1 within two sessions, thus test sessions were terminated for this group. On the contrary, the performance improved at the group level in group 2, thus further sessions were conducted. Two individuals (*Starr* and *Soleil*) were removed as they showed a performance significantly worse than chance in the previous sessions (binomial tests, *P* <.05).

Further sessions. Further sessions in forced-choice conditions were carried for four individuals from group 2. Throughout these sessions, the performance of the four individuals significantly increased in

348 inference trials (difference between the first two and the last two sessions for the group, Tukey permutation
349 test [14], $P<0.001$). Their performance throughout the sessions can be seen in Figure 5. The four individuals
350 performed greater than chance (at least 14/18 successful nvPT; binomial tests per individual with $P<0.05$)
351 respectively in 6 sessions (*Octo and Océan*), 7 sessions (*Précieuse*) and 9 sessions (*Majesté*). The
352 performance on the last two sessions was significantly better than the group performance in any other
353 tested condition (= post-hoc comparisons with Tukey HSD: $P<.05$ only for comparisons with the last two
354 forced-choice sessions, SI 2).
355 The mean performance for vPT trials in the last two sessions was 91.62 ± 9.62%, greater than chance
356 (V=10, $P=0.095$, n=4; binomial tests per individual with $P<0.05$).
357
358 **Fig.5** Evolution of individuals' performance in inference trials (nvPT) throughout forced-choice condition
359 testing, separated by session. To reach a performance significantly better than chance, individuals had to
360 validate inference performance with at least 14 trials out of 18 (2 consecutive sessions, binomial test). The
361 circled points correspond to the session of validation, for each individual. The dashed line corresponds to
362 the 50% level. For each boxplot, dots are the mean individual performances, vertical lines are standard
363 deviation, and the horizontal line shows the median value.

14 Les analyses par permutation permettent de réaliser des tests statistiques sur un nombre d'individu égal ou plus petit que 5. Le principe, qui est réalisé de manière automatisée par le logiciel statistique, consiste à (1) utiliser les données expérimentales de la variable réponse pour les reproduire un nombre de fois fixé, par une méthode de rééchantillonnage aléatoire, (2) établir un jeu de données virtuelles qui équivaut à une réponse égale au hasard par rapport aux données expérimentales, et égalant en taille le tableau de données fixé par l'étape 1, et (3) comparer les deux jeux de données afin de répondre à l'hypothèse de recherche. Ce type d'analyse ne nécessite ni que les résidus du modèle suivent une loi normale, ni l'homogénéité des variances.



Control sessions. Control sessions were run for these four individuals, to control for perceptual cues at this stage, with Control Trials (CT, full information about the location of the food reward) and Standard Trials (ST, no information). The group performance in CT was greater than the chance level (mean=100 ± 0%, V=10, P=0.072, n=4; binomial tests per individual with P<0.05) meaning hens differentiated between visible and non-visible conditions. The group performance in ST was at chance level (mean=52.08 ± 4.17%, V=1, P=1, n=4; binomial tests per individual with P>0.05) suggesting hens had no perceptual indication about the reward's location when they did not see it.

5. Side bias

At the group level, we found a significantly biased choice for one side, depending on the trial configuration (KW Chi2=17.68, P<0.001, SI 3). The strength of the side bias depended on the individual (KW Chi2=162, P<0.001, SI 3). More precisely, there was significant difference for the side bias between CT and nvPT (P=0.0043), CT and ST (P=0.0035), and between vPT and ST (P=0.0041), with a right bias in nvPT and ST, but no side bias in CT and vPT (SI, Figure 6). Indeed, the visibility of the reward (i.e., whether the content of the baited object was visible or not) was a better predictor of the side bias than the

trial configuration (dAICc=3.68, SI 4). There was a significant difference between visible (CT and vPT) and non-visible (ST and nvPT) trials, showing a stronger right bias in non-visible trials (Kruskal-Wallis Chi2=17.42, $P<0.001$). This result was also found in *P-sessions* (z=3.150, $P=0.0016$) but not in group 1 sessions ($P=0.080$).

Discussion

The main objective of this study was to investigate whether inference by exclusion was part of the cognitive capabilities of domestic hens. We tested this ability with a food searching task in which an individual has to retrieve a food reward in one of two tubes. Inference by exclusion can be inferred when the individual chooses the baited tube (non-visible content) with the sole information that the reward is not in the other tube (empty tube, visible content). In free-choice conditions, hens performed at chance level and their performance decreased over time. These results suggest that they applied a task-adapted strategy depending on the visibility of the reward. In forced-choice conditions, hens were capable to apply exclusion, over multiple sessions.

Free-choice exclusion performance

In the free-choice condition with the hollow tubes, the group performance reached 43% in the twelve first trials, each individual performing at chance level. This performance decreased in further trials. There may be several reasons explaining hens did not infer by exclusion in the free-choice condition. Lack of motivation could not have led to this result since hens responded correctly to visible trials, that is they went towards the reward when they could see it (vPT and CT). The features of the tubes are also unlikely to be at stake as there were no improvement of the performance in inference trials, when hens were tested with an object with different features (square box, group 1).

In free-choice conditions, hens incurred no costs in looking into extra tubes. Instead of inferring by exclusion, hens may have adopted another search strategy depending on the amount of directly available information. In visible trials (CT and vPT), hens always went towards the reward which was visible from the starting box, responding to the direct visual stimulus of the food. Instead, in non-visible trials (ST and nvPT), hens adopted a side-biased search strategy which led to a performance at random. This side-biased strategy could be linked to the behavioural ecology of the species. In some species as poultry, in natural conditions, exploratory behaviours such as the strategy to “search until you find” (Smith

et al., 2008) is associated with greater chance of finding food (van Horik and Madden, 2016). This search strategy cannot be qualified as a random search strategy, as hens applied a systematic side bias in the absence of information about the location of the food reward. From this point of view, and with the absence of negative consequence (free-choice conditions), the adoption of the side bias can be seen as the optimal strategy (Akam et al., 2015). The right direction of the side bias of hens in free-choice conditions could be explained because, by choosing the object on their right side, hens had visual access to the food with the left eye. A study from Regolin et al. (2005) in chicks suggests that the right hemisphere, where the neural information from the left eye is projected contralaterally, could be at lead for spatially focused search for food. The right bias we observed might have arisen because of the food searching principle of the task.

Throughout more inference trials (*P-sessions*), the group performance decreased from 43% to 32% of successful trials which was significantly below chance in 8 out of 12 individuals. This result suggests that, in further inference trials, hens tended to choose the object they can see inside, i.e., the object with a visible content, even if it was empty. The propensity was persistent whatever the object (group 1, group performance for inference trials of 29%). This tendency to prefer objects they can see inside has already been highlighted in chicks (Versace et al., 2016). Further studies are needed to confirm whether this innate preference is also present in adult hens.

Forced-choice exclusion performance

In the two first sessions (18 inference trials, group 2), the group performance was 43% of successful trials and three hens succeeded at their very first inference trial. This is a good performance compared to other analogous studies in birds. Indeed, in a very similar task, i.e. in a forced-choice food searching task, ravens, jackdaws and keas showed group EPs of 19.17%, 8% and 3.78% respectively, in the trials for which exclusion could have been applicable (Schloegl et al., 2009 ; Schloegl et al., 2011). Our hens reached a greater EP, with a minimum of 11% and a maximum of 67% of successful trials among individuals. However, comparisons between previous studies and ours should be made with caution, since we may question the relative difficulty of the different experiments. For example, Schloegl and colleagues considered standard trials (total absence of cues about the location of the reward) as inference trials, and they also presented a straight tube and a bent tube (45° angle in its middle) while we presented two straight tubes for each trial. These two points may have added difficulty in the Schloegl et al.'s task.

In contrast to free-choice conditions, hens showed an increase of their performance in further inference trials in forced-choice conditions (group 2). Four out of six hens learned the exclusion rule in further trials and reached a performance in inference trials that was significantly above chance level within 6 to 9 sessions (i.e., within 36 to 56 inference trials). This result is supported by the fact that hens adapted their search strategy according to the trial configuration: when they could see the reward from the starting box (CT and vPT), they chose the baited tube; when they could not get any information about the reward location (ST), they performed at chance level; and in inference trials (nvPT), they did not choose the empty tube (visible content), and chose the correct, rewarded one (non-visible content). This result is promising, but not sufficient to determine whether the domestic hen is capable of inference by exclusion. Indeed, in our experiment, the hens might have learned to respond to the inference trials through a less cognitive strategy, by learning to avoid the empty tube (Schloegl and Fischer, 2017) which does not involve a mental representation of the location of the reward. Alternatively, it is possible that the hens did not show inference by exclusion spontaneously in the forced-choice condition, from that they might have learned, in the free-choice condition, that the reward would still be available even if they don't pay attention to its (non-)location. An independent task in forced-choice conditions and with naïve individuals would allow to test for inference by exclusion in domestic hens without this methodological impediment.

The prevailing cognitive strategy depends on external and internal constraints

From our results, hens adopted the optimal strategy to search for food depending on the test conditions. In free-choice conditions, hens were attentive to the trial configuration and switched from a direct response to a visual stimulus, in visible trials, to a side-biased search, in non-visible trials, switching directly to the other tube when they did not find the reward in the first one investigated. A free-choice task in itself includes alternative options which are equally rewarding. In our experiment, hens were first allowed to continue to search and get the reward even if their first choice was the incorrect one. Such task can be related to a random choice task, particularly in ST where no information was available (Naefgen and Janczyk, 2018). In these, the individual behaviour is internally triggered, and even humans commonly tend to choose consistently one option among the two, randomly, and keep this option, as a speed-accuracy trade-off. Indeed, in instrumental tasks, when the behavioural performance (and thus the cognitive effort, as a goal-directed action; Akam et al., 2015) is not correlated with the outcome over several trials, then the behaviour is likely to turn to what is called behavioural autonomy, or automatization (Balleine and Dezfouli, 2019; Dickinson, 1985).

In contrast, when the automatized action-outcome strategy is not working anymore, the external constraints have to be reconsidered and the behavioural response readjusted (Keramati et al., 2016). Compared to free-choice conditions, forced-choice conditions presented an externally triggered task, i.e., the reward was no longer available if no exclusion strategy was used. In the two first test sessions, the group performance reached a mean of 43% of successful inference trials in both the free-choice (with the tubes) and the forced-choice (group 2) conditions. However, the results show a different in further trials according to the condition: in the free-choice condition, the performance decreased in the two following sessions; while in the forced-choice condition, the performance increased. Finally, hens learned to perform inference by exclusion in the forced-choice condition. This is consistent with the ability to implement a search strategy depending on external constraints. Forced-choice tasks are known to improve early attentional processes and facilitate perceptual processing of stimuli specified in the early decisional process (discussed in Janczyk et al., 2015). This suggests that inference by exclusion might be facilitated in forced-choice conditions, and that the absence of a significant exclusion performance in free-choice conditions might be due to the fast acquisition of an alternative search strategy (Grether and Maslow, 1937; Marsh et al., 2015). Otherwise, it must be pointed out that the simple risk of not getting the reward in forced-choice conditions was in itself sufficient to switch to a more effective strategy in four out of six hens, with no food deprivation nor further negative reinforcement.

In conclusion, hens applied an optimal search strategy depending both on the available information (visible or non-visible reward) and the external constraints (free- or forced-condition). Our results should be put into perspective in relation to the testing procedure. It is possible that the hens' behaviour in the free-choice condition might have strongly affected the cognitive response of the hens in the forced-choice condition, that happened just after and without any transition. Even if the results of the present study are not sufficient to conclude about the ability to infer by exclusion in the domestic hen, our results bring new information about the adaptative searching strategy of hens depending on external constraints.

Ethics approval

The experimental protocol was approved by the Val de Loire Ethics Committee (Approval No.: ²CE19 2020-0601-1, CEEA VdL, France). Animal care and experimental treatments complied with the French and European guidelines for the housing and care of animals used for scientific purposes (European Union Directive 2010/63/EU).

Supplementary information

The online data contains supplementary material at
https://entrepot.recherche.data.gouv.fr/privateurl.xhtml?token=fd703b27-d819-43d9-b610-f431c9f4f161
(temporary private URL for the submission process).

Data and model availability statement

The data that support the study findings are available from the authors upon request at
https://entrepot.recherche.data.gouv.fr/privateurl.xhtml?token=fd703b27-d819-43d9-b610-f431c9f4f161
(temporary private URL for the submission process).

Author ORCIDs

Rachel Degrande: https://orcid.org/0000-0003-4976-1073
Ludovic Calandreau: https://orcid.org/0000-0002-7535-5733
Léa Lansade: https://orcid.org/0000-0002-4185-9714
Plotine Jardat: https://orcid.org/0000-0003-0374-5588
Vitor Hugo Bessa Ferreira: https://orcid.org/0000-0001-7752-2382

Author contributions

Rachel Degrande, Fabien Cornilleau, Ludovic Calandreau and Léa Lansade contributed to the study and design. Material preparation, data collection and analysis were performed by Rachel Degrande. The first draft of the manuscript was written by Rachel Degrande and all authors commented on previous versions of the manuscript. Ludovic Calandreau supervised the research. All authors read and approved the final manuscript.

Declaration of interest

The authors have no conflict of interest to disclose.

Acknowledgements

The authors acknowledge the experimental unit Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, DOI: 10.15454/1.5572326250887292E12) where hens were maintained and where the experiments took place.

Financial support statement

This research received the funding support of the PHASE research Department (INRAE) and a PhD fellowship INRAE-Région Centre Val de Loire (France).

References

Akam, T., Costa, R., Dayan, P., 2015. Simple Plans or Sophisticated Habits? State, Transition and Learning Interactions in the Two-Step Task. PLOS Computational Biology 11, e1004648. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004648

Aust, U., Range, F., Steurer, M., Huber, L., 2008. Inferential reasoning by exclusion in pigeons, dogs, and humans. Anim Cogn 11, 587–597. https://doi.org/10.1007/s10071-008-0149-0

Balleine, B.W., Dezfouli, A., 2019. Hierarchical Action Control: Adaptive Collaboration Between Actions and Habits. Frontiers in Psychology 10.

Call, J., 2004. Inferences About the Location of Food in the Great Apes (Pan paniscus, Pan troglodytes, Gorilla gorilla, and Pongo pygmaeus). Journal of Comparative Psychology 118, 232–241. https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.232

Call, J., Carpenter, M., 2001. Do apes and children know what they have seen? Animal Cognition 3, 207–220. https://doi.org/10.1007/s100710100078

Clement, T.S., Zentall, T.R., 2003. Choice based on exclusion in pigeons. Psychonomic Bulletin & Review 10, 959–964. https://doi.org/10.3758/BF03196558

Daisley, J.N., Vallortigara, G., Regolin, L., 2021. Low-rank Gallus gallus domesticus chicks are better at transitive inference reasoning. Commun Biol 4, 1344. https://doi.org/10.1038/s42003-021-02855-y

Daisley, J.N., Vallortigara, G., Regolin, L., 2010. Logic in an asymmetrical (social) brain: Transitive inference in the young domestic chick. Social Neuroscience 5, 309–319. https://doi.org/10.1080/17470910903529795

Danel, S., Rebout, N., Bonadonna, F., Biro, D., 2022a. Wild skuas can use acoustic cues to locate hidden food. Anim Cogn. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01611-x

Danel, S., Rebout, N., Kemp, L.V., 2022b. Through the eyes of a hunter: assessing perception and exclusion performance in ground-hornbills. Anim Cogn. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01619-3

Danel, S., Rebout, N., Osiurak, F., Biro, D., 2022c. Exclusion by donkey's ears: Donkeys (Equus asinus) use acoustic information to find hidden food in a two-way object-choice task. Journal of Comparative Psychology 136, 68–78. https://doi.org/10.1037/com0000308

Dickinson, A., 1985. Actions and habits: the development of behavioural autonomy. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 308, 67–78. https://doi.org/10.1098/RSTB.1985.0010

Erdőhegyi, Á., Topál, J., Virányi, Z., Miklósi, Á., 2007. Dog-logic: inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use. Animal Behaviour 74, 725–737. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.004

Evans, C.S., Evans, L., Marler, P., 1993. On the meaning of alarm calls: FUnctional reference in an avian vocal system. Animal Behaviour 46, 23–38.

Grether, W.F., Maslow, A.H., 1937. An experimental study of insight in monkeys. Journal of Comparative Psychology 24, 127–134. https://doi.org/10.1037/h0057666

Hogue, M.-E., Beaugrand, J.P., Laguë, P.C., 1996. Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. Behavioural Processes 38, 241–252. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(96)00035-6

Janczyk, M., Dambacher, M., Bieleke, M., Gollwitzer, P.M., 2015. The benefit of no choice: goal-directed plans enhance perceptual processing. Psychological Research 79, 206–220. https://doi.org/10.1007/s00426-014-0549-5

Keramati, M., Smittenaar, P., Dolan, R.J., Dayan, P., 2016. Adaptive integration of habits into depth-limited planning defines a habitual-goal-directed spectrum. Proc Natl Acad Sci U S A 113, 12868–12873. https://doi.org/10.1073/pnas.1609094113

Marsh, H.L., Vining, A.Q., Levendoski, E.K., Judge, P.G., 2015. Inference by exclusion in lion-tailed macaques (Macaca silenus), a hamadryas baboon (Papio hamadryas), capuchins (Sapajus apella), and squirrel monkeys (Saimiri sciureus). Journal of Comparative Psychology 129, 256–267. https://doi.org/10.1037/a0039316

Mascalzoni, E., Regolin, L., Vallortigara, G., 2010. Innate sensitivity for self-propelled causal agency in newly hatched chicks. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 107, 4483–4485. https://doi.org/10.1073/pnas.0908792107

Mazerolle, M.J., 2020. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg.

Mikolasch, S., Kotrschal, K., Schloegl, C., 2012a. Is caching the key to exclusion in corvids? The case of carrion crows (Corvus corone corone). Anim Cogn 15, 73–82. https://doi.org/10.1007/s10071-011-0434-1

Mikolasch, S., Kotrschal, K., Schloegl, C., 2012b. The influence of local enhancement on choice performances in African Grey parrots (Psittacus erithacus) and jackdaws (Corvus monedula). Journal of Comparative Psychology 126, 399–406. https://doi.org/10.1037/a0028209

606 Naefgen, C., Janczyk, M., 2018. Free choice tasks as random generation tasks: an investigation through
607 working memory manipulations. Exp Brain Res 236, 2263–2275. https://doi.org/10.1007/s00221-018-
608 5295-2

609 Nawroth, C., von Borell, E., Langbein, J., 2014. Exclusion Performance in Dwarf Goats (Capra aegagrus
610 hircus) and Sheep (Ovis orientalis aries). PLoS ONE 9, e93534.
611 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093534

612 O'Hara, M., Schwing, R., Federspiel, I., Gajdon, G.K., Huber, L., 2016. Reasoning by exclusion in the
613 kea (Nestor notabilis). Anim Cogn 19, 965–975. https://doi.org/10.1007/s10071-016-0998-x

614 Pinheiro, J., Bates, D., R Core Team, 2022. _nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_. R
615 package version 3.1-157, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

616 Premack, D., Premack, A.J., 1994. Levels of causal understanding in chimpanzees and children.
617 Cognition 50, 347–362. https://doi.org/10.1016/0010-0277(94)90035-3

618 Regolin, L., Garzotto, B., Rugani, R., Pagni, P., Vallortigara, G., 2005. Working memory in the chick:
619 parallel and lateralized mechanisms for encoding of object- and position-specific information.
620 Behavioural Brain Research 157, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.06.012

621 Schloegl, C., 2011. What you see is what you get—Reloaded: Can jackdaws (Corvus monedula) find
622 hidden food through exclusion? Journal of Comparative Psychology 125, 162–174.
623 https://doi.org/10.1037/a0023045

624 Schloegl, C., Dierks, A., Gajdon, G.K., Huber, L., Kotrschal, K., Bugnyar, T., 2009. What You See Is
625 What You Get? Exclusion Performances in Ravens and Keas. PLoS ONE 4, e6368.
626 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006368

627 Schloegl, C., Fischer, J., 2017. Causal Reasoning in Non-Human Animals. Oxford University Press.
628 https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199399550.013.36

629 Schmitt, V., Schloegl, C., Fischer, J., 2014. Seeing the Experimenter Influences the Response to
630 Pointing Cues in Long-Tailed Macaques. PLoS ONE 9, e91348.
631 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091348

632 Shaw, R.C., Plotnik, J.M., Clayton, N.S., 2013. Exclusion in corvids: The performance of food-caching
633 Eurasian jays (Garrulus glandarius). Journal of Comparative Psychology 127, 428–435.
634 https://doi.org/10.1037/a0032010

635 Slowikowski, K., 2021. _ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with
636 'ggplot2'_. R package version 0.9.1, <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>.

637 Smith, J.D., Beran, M.J., Couchman, J.J., Coutinho, M.V.C., 2008. The comparative study of
638 metacognition: Sharper paradigms, safer inferences. Psychonomic Bulletin & Review 15, 679–691.
639 https://doi.org/10.3758/PBR.15.4.679

640 van Horik, J.O., Madden, J.R., 2016. A problem with problem solving: motivational traits, but not
641 cognition, predict success on novel operant foraging tasks. Animal Behaviour 114, 189–198.
642 https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.006

643 Versace, E., Schill, J., Nencini, A.M., Vallortigara, G., 2016. Naïve Chicks Prefer Hollow Objects.
644 PLoS ONE 11, e0166425. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166425

645 Völter, C.J., Call, J., 2017. Causal and inferential reasoning in animals., in: Call, J., Burghardt, G.M.,
646 Pepperberg, I.M., Snowdon, C.T., Zentall, T. (Eds.), APA Handbook of Comparative Psychology:
647 Perception, Learning, and Cognition. American Psychological Association, Washington, pp. 643–671.
648 https://doi.org/10.1037/0000012-029

649

Supplementary Materials ARTICLE 1 - Apply the optimal search strategy: Adult domestic hens learned to infer by exclusion in the sloped-tubes task

Degrande R. [a], Cornilleau F. [a], Jardat P. [a], Ferreira V.H.B. [a], Lansade L. [a], Calandreau L. [a]

[a]CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com ; rachel.degrande@inrae.fr

SI 1: Mean performance +/- SD (%) for each trial type at each stage. For each line, the pvalue from the comparison with the chance level is detailed (Wilcoxon test). • = statistical tendencies ($P < 0.1$) considered when tested individuals are four.

Stage	Trial type	Mean (%)	Sd (%)	P (vs 50%)
Free-choice test, *M-sessions*	vPT	89.58	10.73	0.0023
	nvPT	43.05	12.22	0.073
	CT	92.36	7.5	0.0021
	ST	48.26	9.14	0.60
Free-choice test, *P-sessions*	vPT	94.45	11.42	0.0015
	nvPT	31.95	12.22	0.022
Group 1: Different object	vPT	95.83	6.97	0.031
	nvPT	29.17	18.07	0.057
Group 2: Forced-choice test (2 first sessions)	vPT	97.22	6.81	0.026
	nvPT	42.59	25.50	0.58
Group 2: Forced-choice test, final sessions	vPT	91.67	9.62	0.095 •
	nvPT	83.33	7.85	0.098 •
Forced-choice test controls	CT	100	0	0.072 •
	ST	52.08	4.17	1 •

SI 2: Result for the post-hoc comparisons between each tested condition with a Tukey HSD post-hoc test, with the absolute value of Cohen's d effect size for each comparison. Performance in inference trials (nvPT) was calculated over 2 sessions for each tested condition to get a relevant number of trials for the analysis (i.e. at least 12 trials). Cohen's d is commonly described as weak at and under 0.2, mean around 0.5 and strong at and over 0.8.

Test conditions compared		**Difference**	**Lower**	**Upper**	**Adjusted *P*-value**	**Effect size (abs. Cohen's d)**
Forced-choice, 2 last sessions	Forced-choice, 2 first sessions (group2)	-40.74	-74.25	-7.23	0.01	1.78
	Free-choice, *M-sessions*	-40.28	-70.25	-10.31	< .0.001	3.33
	Free-choice, *P-sessions*	-51.39	-81.36	-21.41	< .0.001	2.60
	Free-choice with another object (group1)	-54.17	-87.68	-20.66	< .0.001	3.25
Forced-choice, 2 first sessions	Free-choice, *M-sessions*	0.46	-25.50	26.42	1.00	0.025
	Free-choice, *P-sessions*	-10.65	-36.61	15.31	0.76	0.455
	Free-choice with another object (group1)	-13.43	-43.40	16.55	0.70	0.561
Free-choice, Msessions	Free-choice, *P-sessions*	-11.11	-32.30	10.08	0.56	0.632
	Free-choice with another object (group1)	-13.89	-39.84	12.07	0.55	0.924
Free-choice, Psessions	Free-choice with another object (group1)	-2.78	-28.74	23.18	1.00	0.133

SI 3: Analysis of the effect of the individual identity and the trial type on the side chosen first, at each trial, during the *M-sessions* in free-choice conditions. Both the individual identity and the trial type have a significant impact on the side chosen first. The generalized mixed model table is not detailed (median of deviance residuals = -0.51). The results of post-hoc KruskalWallis are detailed for the variable Individual and the variable Trial type. The Dunn post-hoc test (Holm correction) is detailed to compare the side chosen first according to the trial type.

Kruskal-Wallis rank sum test	**Chi2**	**df**	**p-value**
Side chosen ~ Individual	162	11	<0.001
Side chosen ~ Trial type	17.68	3	<0.001

Dunn test with Holm correction

Group 1	**Group 2**	**statistic**	**Adjusted p-value**
CT	nvPT	-2.86	0.020
	vPT	-0.490	1
	ST	-3.44	0.0035
nvPT	vPT	2.37	0.054
	ST	-0.141	1
vPT	ST	-2.87	0.020

SI 4: Model selection for the effect of the trial type (ST, nvPT, vPT and ST), the visibility of the reward (visible or non-visible), of the presence of a tube with a visible content in the trial (CT, vPT or nvPT) or not (ST). The more accurate model has the smallest corrected Akaike Information Criterion value.

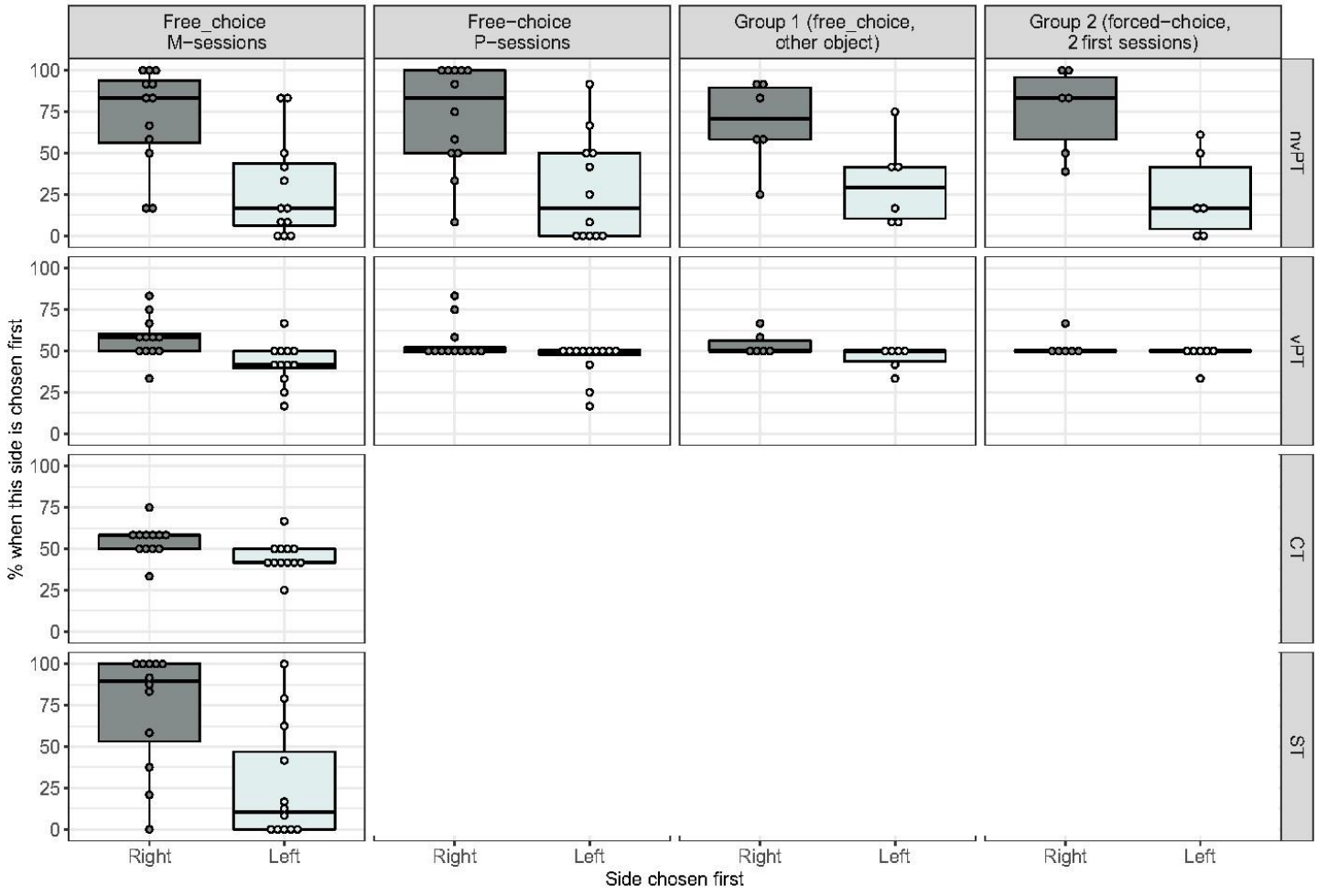
AICc model selection	K	AICc
Side chosen ~ trial type + individual	15	761.35
Side chosen ~ reward_visible + individual	13	757.67
Side chosen ~ content_visible + individual	13	770.13

SI 5: The generalized linear model table for the effect of the side of the reward ant the visibility of the reward on the performance at each trial, whatever the trial type (individuals as random effects, binomial family).

Random effects	Variance	Std. Dev.
Individuals	0.23	0.48

Fixed Effects	Estimate	Std. Error	Z value	Pr(<|z|)
Intercept	0.77	0.17	4.46	<0.001
Side of the reward	-2.16	0.15	-14.05	<0.001
Visibility of the reward	3.46	0.20	17.10	<0.001

SI 6: Detail of the number of time individuals choose to search the reward in one side or the other (percentage of success) depending on the trial type, the test condition, at the group level. There was a significant effect of the trial type on the side chosen first ($P<0.05$ between CT-nvPT, CT-ST and vPT-ST), but no effect of the test condition. Thus, there was an effect of the side of the reward location on the performance, with a significant side bias for right over left in nvPT and ST but no significant difference in CT and vPT. For each boxplot, dots are the mean individual performances, vertical lines are standard deviation, and the horizontal line shows the median value.



Deuxième partie : Validation de l'expression spontanée d'une performance par exclusion chez la poule domestique, au travers de la tâche des 2 cups

INTRODUCTION

Les résultats du test d'inférence par exclusion via la tâche des tubes inclinés mettent en évidence la capacité de la poule domestique à adapter son comportement de recherche en fonction des contraintes, et en fonction de l'information disponible sur la localisation de la récompense (Call & Carpenter, 2001 ; Schloegl et al., 2009). Les résultats de cette expérience ne sont cependant pas suffisants pour confirmer la présence de la capacité d'inférence par exclusion chez la poule. Néanmoins, le fait que les animaux aient été capables d'apprendre à choisir par exclusion est une premier indice permettant de questionner plus avant la présence de capacités d'inférence par exclusion spontanée, hors apprentissage, chez la poule domestique (Duffrene et al., 2022 ; Schloegl & Fischer, 2017).

Dans l'expérience décrite dans l'ARTICLE 1, l'absence d'inférence par exclusion exprimée spontanément, sans apprentissage peut être expliquée par le fait que les animaux ont d'abord été testés en condition de libre choix avant d'être testés dans la condition choix forcé, ce qui demande un réajustement comportemental de l'animal. En passant de la première à la seconde condition de test, l'animal doit faire preuve de flexibilité comportementale et modifier la réponse habituelle qui avait alors été exprimée et renforcée dans le test de choix libre. Ceci peut être limitant sachant que, par exemple, les poules montrent une faible inhibition comportementale par rapport aux corneilles, dans une tâche de flexibilité impliquant la récupération de l'aliment par l'animal lui-même lors du test (Wascher et al., 2021). De plus, la forte composante spatiale dans le test des tubes inclinés pourrait avoir favorisé un biais de latéralité, qui est d'ailleurs confirmé dans la condition de choix libre.

L'objectif de la seconde expérience a été d'adapter à nos poule une tâche d'exclusion plus communément utilisée chez l'animal, la tâche des 2 cups (Völter & Call, 2017). Cette tâche de choix forcé utilise le même principe que celle des tubes inclinés. Dans cette tâche, une cup opaque et une cup transparente sont présentées à l'animal sur une table, l'une des deux contenant une récompense alors que l'autre non. Si l'animal est capable d'inférence par exclusion, comme dans la tâche précédente, il doit comprendre que si la récompense n'est pas sous la cup transparente, elle est nécessairement sous la cup opaque. Cette tâche peut également être complexifiée en recouvrant, après les avoir présentés à l'animal,

les 2 cups par deux grandes cups opaques. Ainsi pour émettre des réponses correctes, quel que soit l'essai, l'animal doit se souvenir de ce qui lui a été présenté. La performance des animaux ne peut donc plus être seulement basée sur ce que l'animal voit, elle implique qu'il ait mémorisé ce qui lui a été présenté avant de faire son choix, argument en faveur de l'utilisation d'une représentation mentale en tant qu'objet de l'inférence (par exemple : Danel et al., 2021 ; Danel, Rebout, & Kemp, 2022 ; Shaw et al., 2013).

Dans cette expérience, les essais ont été réalisés en condition forcée et avec un nombre limité d'essais test, afin de s'assurer de la spontanéité de la réponse d'inférence. Les expériences ont été réalisées sur un nouveau lot d'animaux n'ayant aucune expérience dans les tests d'inférence. Nous avons basé le protocole sur des études réalisées sur d'autres espèces d'oiseaux (Danel et al., 2021 ; Danel, Rebout, & Kemp, 2022 ; Mikolasch et al., 2012 ; Schloegl et al., 2009), ce malgré les réticences exprimées dans l'introduction de l'ARTICLE 1, relatives à la capacité de la poule domestique à suivre la gestuelle humaine (pas d'études à ma connaissance) et les possibles interférences lors de l'intervention de l'expérimentateur (voir par exemple Mikolasch et al., 2012 chez l'oiseau ; discuté chez plusieurs espèces). L'expérience a été réalisée avec le dispositif de la cage d'exposition (voir introduction : dispositifs de test) ; ce dispositif, moins spatial, pourrait permettre de limiter le biais de latéralité. Nous avons analysé la performance d'exclusion des individus au travers du nombre d'essais d'inférence réussis. Des essais-contrôle positifs et négatifs ont été ajoutés afin de nous assurer de l'absence de réponse en faux-positif.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1) Dispositions générales et analyses statistiques

Les tests sont réalisés sur 10 individus femelles de 1 an d'âge appartenant au nouveau lot d'animaux. Les conditions d'élevage et de test des animaux sont les mêmes que précédemment, hormis que l'aliment est cette fois délivré systématiquement entre 16h et 18h tous les jours. Le protocole d'expérimentation a fait l'objet d'une validation par le Comité d'Éthique Centre Val de Loire (numéro APAFIS #40298-202301041435956 v3). Les expérimentations impliquent un choix forcé, et les sessions n'incluent pas d'essais de correction en cas d'échec. Chaque individu a réalisé une session par jour, que ce soit une session d'habituation, d'entrainement ou de test.

Ce test a été réalisé grâce au dispositif de la cage d'exposition. Au début de la session, les animaux sont placés dans la cage d'exposition. La porte grillagée permet à l'expérimentateur d'exposer l'animal à un ou plusieurs stimuli visuels pour la durée souhaitée, puis l'ouverture de la porte grillagée permet à

l'animal d'interagir avec les stimuli (ici : les cups). Une séparation avec écran sans tain entre la cage d'exposition, où est placé l'animal, et l'expérimentateur, permet d'éviter que l'expérimentateur ne donne des indices involontaires sur la réponse correcte à chaque essai. Dans cette expérience, la récompense à retrouver (vers de farine) sera cachée sous des cups. Les cups internes opaques (de couleur noire) et transparentes utilisées sont de 9 cm de hauteur et 6 cm de diamètre. Les cups externes, opaques et plus larges, font 19 cm de hauteur et 8 cm de diamètre et sont de couleur bleu foncé (F**igure 20a**). Les cups sont placées à droite et à gauche sur une planche en bois amovible, que l'expérimentateur peut rapprocher ou éloigner de la cage d'exposition au cours du déroulement de l'essai (**Figure 20b**). La distance entre les cups sur la planche est fixe et de 50 cm. En tant que récompense, les vers de farine sont placés dans un bouchon bleu de 2 cm de hauteur et 5.5 cm de diamètre, afin que l'indication de leur localisation soit saillante.

Les analyses statistiques et les graphiques ont été réalisés via le logiciel Rstudio (version 4.2.1 ; R Core Team, 2022). Au niveau du groupe, la recherche de biais de côté en fonction de la configuration des essais ou en fonction des individus a été analysée par un modèle linéaire généralisé. Au niveau des individus, la significativité d'éventuels biais de côté sur l'ensemble des sessions a été évaluée en Posthoc via un test de Wilcoxon bivarié, et les performances ont été comparées au hasard via un test binomial bivarié. Le niveau de hasard est considéré à 50% du total du nombre d'essais, et les résultats sont considérés significatifs lorsque la pvalue est inférieure à 0.05.

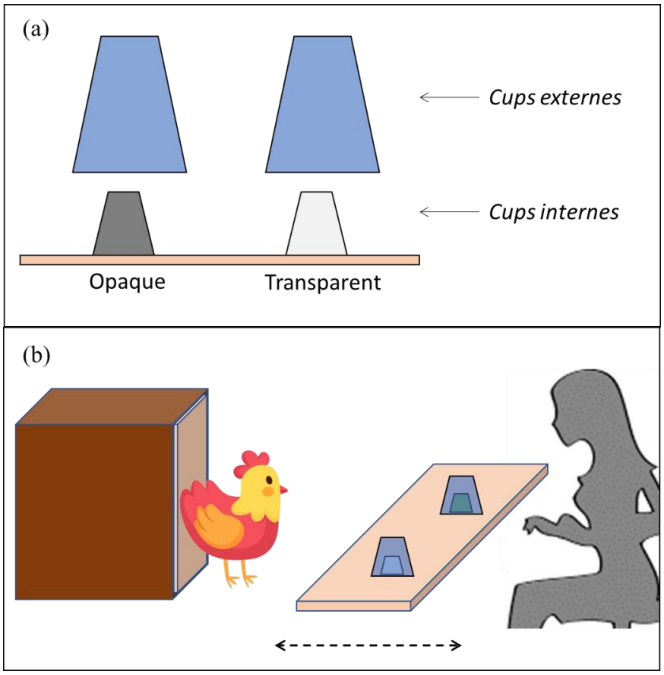


Figure 20 : (**a**) Illustration des cups internes, transparentes ou opaques, et des cups externes opaques. Les cups internes sont présentées à l'animal, puis les cups externes sont placées par-dessus les cups internes avant que l'animal ne puisse donner sa réponse sur l'emplacement de la récompense, ce qui permet d'intégrer une composante mnésique. (**b**) Illustration de l'emplacement de l'individu testé, de l'expérimentateur, et de l'emplacement des cups. La planche sur laquelle sont posées les cups peut être rapprochée et éloignée de la cage d'exposition. La séparation avec écran sans tain entre l'individu testé et l'expérimentateur n'est pas représentée ici. Le dispositif est placé sur une table.

2) Entrainement

Dans un premier temps, les individus ont été entrainés à devoir piquer sur une cup (cup externe) pour récupérer des vers de farine en dessous, contenus dans le bouchon ; les individus ont mis entre 1 minute et 10 minutes pour comprendre la tâche et la réaliser en autonomie sur 4 essais consécutifs (répété le lendemain).

Ensuite, trois sessions d'entrainement de 10 essais chacune ont été réalisées (cups externes). Au début de chaque essai, la poule est dans la cage d'exposition et a un accès visuel à la zone de test. A chaque essai, l'expérimentateur montre le bouchon contenant les vers de farine à la poule pendant 3 secondes, en plaçant sa main à équidistance de sa droite et de sa gauche, et proche de la porte grillagée. Une fois que la poule a porté attention aux vers, ou après un maximum de 10 secondes, l'expérimentateur place le bouchon d'un côté (droite ou gauche) sur la planche en bois, puis place les deux cups aux deux emplacements simultanément. L'expérimentateur avance ensuite la planche vers la cage d'exposition, soulève les deux cups pendant 3 secondes, les replace et recule la planche. Ce geste constitue une seconde exposition de l'animal à l'emplacement de la récompense. Puis, la porte grillagée est ouverte et l'animal a accès aux cups. La cup sur laquelle la poule pique en premier est considérée comme un choix, l'expérimentateur la soulève et la poule a accès au contenu. Si le choix est incorrect, la cup correspondant au choix est soulevée pendant un temps de 5 secondes, et la poule est replacée dans la cage pour la suite de la session. Le critère d'apprentissage demandé pour passer à l'étape suivante est de réussir 8 essais sur 10.

L'étape suivante impliquait le même déroulement, mais cette fois en ajoutant les cups internes transparentes ou opaques aux essais : l'expérimentateur plaçait les vers de la même manière, puis plaçait les cups internes, puis les cups externes. Ceci pour un maximum de 3 sessions de 10 essais. Le critère d'apprentissage demandé pour passer au test était de réussir 8 essais sur 10. Pour l'ensemble des sessions d'entrainement, l'emplacement droite / gauche des cups opaques ou transparentes, ainsi que la localisation de la récompense, étaient pseudo-aléatoires : une configuration de test n'était pas présentée plus de deux fois à la suite, et la récompense n'était pas présentée au même endroit (droite / gauche) plus de deux fois à la suite.

3) Test

Après que les animaux aient passé le critère d'apprentissage, 6 sessions de 8 essais ont été programmées, pour totaliser 12 essais d'inférence. Chaque session test comprenait les 4 types d'essais répartis équitablement et de façon pseudo-randomisée au sein des sessions :

- Les essais-contrôle ST, avec 2 cups internes opaques, et donc aucune information sur la localisation de la récompense
- Les essais-contrôle CT, avec 2 cups internes transparentes, et donc la totalité de l'information sur la localisation de la récompense
- Les essais PTv, avec une cup interne opaque et une transparente, la récompense étant placée dans la cup transparente
- Les essais d'inférence PTnv, avec une cup interne opaque et une transparente, la récompense étant placée dans la cup opaque.

Pour cette expérience, les essais sont récompensés de façon différenciée (récompense en cas de succès, absence de récompense en cas d'échec). Le déroulement des essais est équivalent au déroulement des sessions d'entrainement.

RÉSULTATS

Un modèle linéaire généralisé (*gaussian family*) montre qu'il existe un effet d'interaction entre les variables *individu* et *côté de la récompense* sur le succès aux essais d'entrainement (2 cups externes opaques ; $P<0.05$), avec un biais pour se diriger préférentiellement vers la droite au niveau du groupe. Le modèle ne montre pas d'effet du type d'essai (ST, CT, PTv ou PTnv ; $p>0.05$), et pas de biais de côté qui serait fonction du type d'essai (pas d'interaction ; $p>0.05$). Au niveau individuel, le biais de côté impacte significativement la réponse aux essais pour Chips (biais pour la droite ; $p=0.0013$) et Pamela (biais pour la gauche ; $p=0.035$). La **Figure 21** illustre ce résultat.

Lors des sessions d'entrainement avec les cups opaques externes, aucun individu n'a acquis le critère d'apprentissage dans le temps imparti ; au contraire, la performance des individus s'est globalement dégradée au cours des sessions (nombre maximal d'essais consécutifs réussis par session : performance moyenne session 1 = 2.95+/-1.19 ; session 3 = 1.75+/-1.45 ; $W=298$, $p=0.007$). Afin de vérifier que ce comportement n'était pas dû à la nature des cups externes, nous avons réitéré l'entrainement (3 sessions de 10 essais) avec les cups opaques internes. Au cours de ces sessions, la performance a stagné autour de 2 à 3 essais réussis sur 10 pour tous les individus, voire s'est dégradée pour certains, sauf pour Pamela,

qui passe de 2 essais sur 10 réussis lors de la session 1, à 7 essais réussis lors de la session 3, ce qui ne répond toujours pas au critère d'apprentissage (nombre maximal d'essais consécutifs réussis par session : performance moyenne session 1 = 2.25+/-1.48 ; session 3 = 2.1+/-1.89 ; W=217.5, p=0.639).

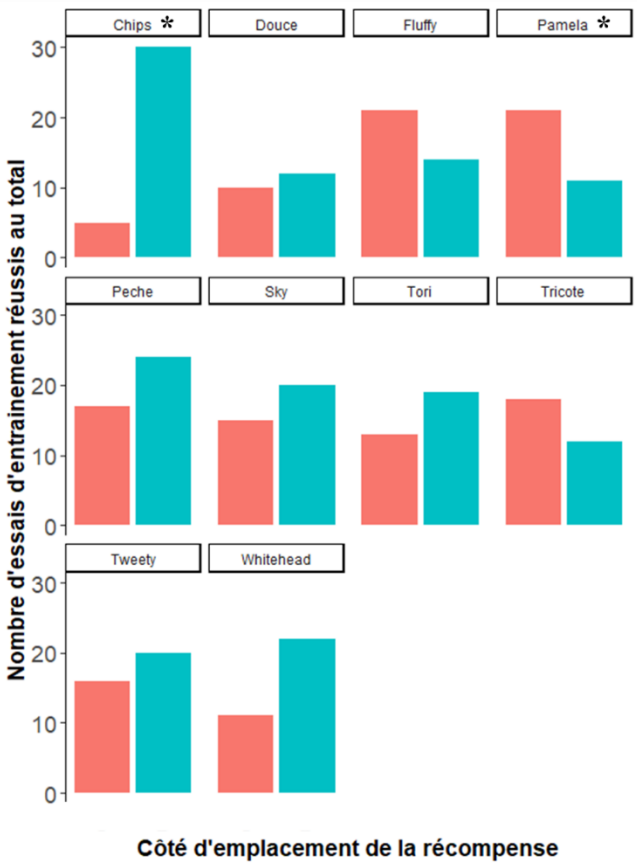


Figure 21 : Nombre d'essais d'entrainement (cups opaques externes) réussis au total pour chaque individu, selon le côté de l'emplacement de la récompense (gauche en rouge ; droite en bleu).

Les animaux n'ont donc pas été capables de répondre à un test de mémoire simple par rapport à la localisation droite/gauche de la récompense dans le temps imparti. Plusieurs raisons peuvent être évoquées et seront détaillées dans la discussion. Finalement, à la suite de ces 60 essais d'entrainement avec des cups opaques, nous avons décidé de tout de même faire le test d'inférence, mais sans les cups externes, c'est-à-dire sans impliquer la capacité de mémorisation.

Les résultats des sessions test (avec cups internes seulement) montrent que chacun des individus a une performance au hasard pour les essais ST (2 cups opaques ; test binomial bivarié, $p>0.05$) et une performance significativement supérieure au hasard pour les essais CT (2 cups transparentes ; performance $\geq 10/12$, $p<0.05$). Dans les essais PTv (une cup opaque vide et une cup transparente contenant les vers), quatre individus ont montré une performance inférieure au hasard, ce qui indique un biais pour les cups opaques, malgré la visibilité des vers dans la cup transparente (**Figure 23** ; Tweety, Whitehead,

Chips, Pêche). Pour ces individus, la performance sur les essais d'inférence (PTnv) ne peut pas être prise en compte à cause de ce biais. Finalement, quatre individus montrent une performance significativement supérieure au hasard pour les essais PTv, donc se dirigent bien vers la récompense lorsqu'elle est visible ; et montrent en même temps, une performance significativement supérieure au hasard pour les essais d'inférence (PTnv ; Douce, Sky, Tori, Fluffy ; **Figure 22**). Ces individus ont donc exprimé une performance d'exclusion spontanée en 12 essais test, via le test des 2 cups.

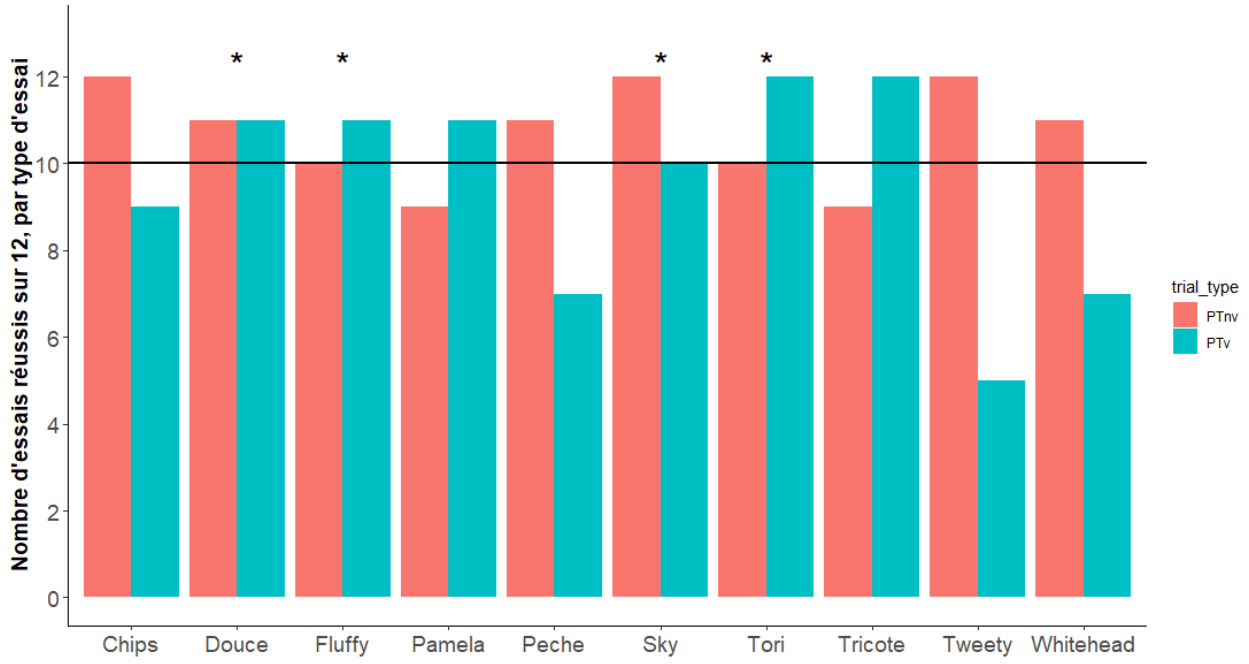


Figure 22 : Nombre d'essais réussis par individu lors des sessions test dans la tâche des 2 cups, pour les essais PTv (en bleu ; la récompense est dans la cup transparente, donc visible) et les essais d'inférence PTnv (en rouge ; la récompense est dans la cup opaque, donc non visible). Quatre individus montrent une performance par exclusion : Douce, Sky, Tori et Fluffy. La ligne noire correspond à la performance qu'il faut atteindre au minimum pour avoir une performance significativement supérieure au hasard (10/12 ; test binomial bivarié).

DISCUSSION

L'objectif de cette expérience était de questionner la capacité spontanée d'inférence par exclusion chez la poule domestique, en complément des résultats qui ont pu être obtenus dans l'ARTICLE 1. Ces derniers avaient montré que la poule est capable de réaliser une performance d'exclusion au bout de plusieurs essais forcés. Cependant, l'absence d'une réponse spontanée est un argument en faveur d'un apprentissage, et un frein à l'argument de la capacité à exprimer une inférence par exclusion via ce dispositif. Nous avons donc testé la capacité d'inférence par exclusion chez la poule de manière spontanée, avec le test des 2 cups.

En suivant le protocole communément utilisé dans la littérature (Völter & Call, 2017), nous avons d'abord entrainé les individus à retrouver des vers de farine parmi deux cups opaques, les vers ayant été placés sous l'une ou l'autre cup à la vue de l'animal. Tous les individus ont montré une réponse au hasard et une absence d'amélioration au cours des sessions d'apprentissage. Il est possible que ce résultat soit en partie dû au fonctionnement du dispositif. En effet, lorsque l'expérimentateur montre l'emplacement des vers de farine à l'animal au début de l'essai, l'animal est retenu par la grille et montre des comportements d'impatience (observation : mouvements de tête rapides de part et d'autre de la grille). Il est donc possible que cet accès visuel, pourtant nécessaire, implique que l'animal cherche à avoir immédiatement accès au dispositif et perde ainsi son attention envers la localisation de la récompense. D'autres travaux ont déjà montré qu'une barrière entre l'animal et l'expérimentateur pouvait significativement diminuer les performances de l'animal, notamment dans des tâches impliquant que l'expérimentateur indique la localisation de la récompense à l'animal (par exemple : Udell et al., 2008).

Une autre possibilité concerne la capacité de permanence de l'objet de la poule domestique. La compréhension de la permanence de l'objet a été testée chez le poussin, qui est capable de montrer une compréhension du stade 3 voire 4 de permanence de l'objet, ce qui correspond à la capacité à suivre un objet vers l'emplacement où il a disparu en dernier. A ma connaissance, toutes les études qui s'intéressent ou qui exploitent la compréhension de la permanence de l'objet chez le poussin impliquent des déplacements d'objets, qui *se déplacent* ou *sont déplacés* derrière une paroi opaque, où ils restent. Une hypothèse est que la mémoire de la localisation d'un objet par l'animal, après avoir observé le déplacement de cet objet (objet animé), serait soit plus forte, soit plus facilement encodée, que la mémoire de la stricte localisation d'un objet (droite/gauche par exemple). Les tests de permanence de l'objet chez la poule domestique ont tous été réalisés chez le poussin, et donc à un jeune âge, ce qui pourrait expliquer une différence en terme de performances cognitives sur ce type de test : la période à laquelle sont testés les poussins (entre 3 et 5 jours) correspond un âge auquel le poussin apprend à identifier des objets alimentaires (Hess, 1964) et sa tendance à suivre un modèle mobile dans une situation d'imprégnation filiale augmente jusqu'à l'âge de 3 ou 4 jours, pour décliner ensuite (Bateson, 1964). Ces points pourraient expliquer une attention non suffisante, et donc l'échec de nos animaux à retrouver une récompense de manière flexible entre les deux cups.

Etant donné les performances lors de l'entrainement, le test d'inférence par exclusion a été réalisé sans les cups opaques externes, donc sans impliquer la capacité de mémorisation. Dans le test des 2 cups, quatre individus ont montré une performance d'exclusion significativement supérieure au hasard en 12 essais. Les autres individus ayant utilisé une stratégie de réponse différente, nous supposons que la

stratégie de résolution d'une tâche relationnelle dépend beaucoup de facteurs individuels. Notamment, plusieurs individus qui n'ont pas réussi la tâche d'exclusion ont montré un biais de préférence pour la cup opaque alors que les vers étaient dans la cup transparente, donc visibles. Ce résultat aura pu être causé par l'implémentation des sessions d'entrainement, au préalable. En effet, les sessions d'entrainement ont comporté uniquement des cups opaques ; malgré une performance au hasard lors de cet entrainement, il est possible que les animaux aient attribué une valeur positive associée à la récompense pour les cups opaques, ce qui n'est pas le cas pour les cups transparentes au début du test. Cette différence aura pu être à l'origine d'un biais de préférence pour les cups opaques pour ces individus.

En opposition, quatre individus ont montré une compréhension de la tâche d'exclusion en choisissant la réponse correcte dans les différentes configurations de test. Ce résultat montre que la poule domestique est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée. Le fait d'avoir retiré la composante mémoire de l'emplacement, implique qu'il est possible que nos animaux aient plutôt répondu à ce test au travers d'une stratégie de type « *si je ne vois pas la récompense dans la cup transparente alors je choisis l'autre cup* », stratégie qui n'implique pas de représentation mentale de la localisation de la récompense (Duffrene et al., 2022 ; Schloegl & Fischer, 2017).

En résumé, nos résultats supportent l'hypothèse que la poule domestique est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée. Néanmoins, de futures recherches seront nécessaires pour investiguer précisément les processus cognitifs impliqués dans la résolution de cette tâche chez la poule domestique.

CHAPITRE 2 : Généralisation de concept dans une tâche de correspondance à l'échantillon différée chez la poule domestique

Généralisation de concept dans une tâche de correspondance à l'échantillon différée chez la poule domestique

Dans le premier chapitre, nous avons vu que la poule domestique est capable de résoudre une tâche d'inférence par exclusion de manière spontanée. Toutefois, nos résultats ne permettent pas de conclure quant à l'utilisation ou non d'une représentation mentale pour résoudre la tâche. Les inférences inductives et déductives, comme explicitées en introduction de cette thèse, sont des capacités d'inférence basiques qui, elles, mettent obligatoirement en jeu une représentation mentale au travers de la mémoire d'une règle ou d'une catégorie (Völter et Call, 2017). Nous avons donc cherché dans un second temps à tester ce type d'inférence chez la poule domestique

Pour cela nous avons développé une tâche qui implique la capacité de généralisation, qui met en jeu ces deux inférences basiques. En effet, une généralisation implique d'avoir été capable de former une catégorie à partir de plusieurs observations (induction, par exemple : peu importe leur couleur, tous les chats ont des caractéristiques précises qui correspondent au concept de chat). Puis, il est ensuite possible d'utiliser le concept formé pour l'appliquer à de nouveaux stimuli inconnus (déduction, par exemple : un animal violet qui correspond au concept de chat, est par déduction un chat).

La capacité à généraliser a déjà été montrée chez le poussin dans une tâche de discrimination entre deux images (Santolin et al. 2016 ; Versace et al. 2017). Cependant, les auteurs proposent une explication alternative basée sur la mémorisation de *couches perceptives* (filtres), qui impliquerait que les poussins n'aient pas *généralisé* un concept appris, mais plutôt *reconnu par identité* un schéma perceptif particulier dans les nouveaux stimuli.

L'objectif de ce second chapitre a donc été de valider la capacité de généralisation chez la poule domestique, en la testant dans une tâche plus complexe : la tâche de correspondance à l'échantillon (ARTICLE 2). Dans cette tâche, une généralisation implique des capacités d'inférence inductive et inférence déductive, une mémoire du concept appris, et une flexibilité à chaque essai.

Pour cette expérience, nous avons introduit un dispositif écran composé de cellules sensibles qui permettent à la poule d'interagir directement avec les items apparaissant à l'écran. Nous avons dans un premier temps testé la capacité des animaux à utiliser un tel dispositif avec écran, dans une tâche simple de discrimination visuelle (entre A et B, choisir A pour avoir une récompense) et d'inversion de consigne (2nde phase : choisir B ; 3ème phase : choisir A ; 4ème étape : choisir B). Les résultats de cette expérience sont présentés dans l'ARTICLE 2. En résumé, nos animaux ont bien appris la tâche de discrimination et

ont très rapidement montré une flexibilité entre les étapes d'inversion, ce qui suggère une compréhension rapide d'une règle sous-jacente de type *win stay-loose shift* : dès que la récompense n'est plus donnée pour le stimuli A, alors sélectionner B, et inversement (Loconsole et al, 2021 ; van Horik et Emery, 2018).

Nous avons ensuite testé nos animaux dans une tâche de correspondance à l'échantillon différée (exemple : Cook et Wasserman, 2007). Dans un premier temps, un stimulus (l'échantillon, ici : un rond de couleur) apparait au centre de l'écran. Une fois que la poule a piqué dessus, l'échantillon disparait, et après un délai de 10ms, deux stimuli apparaissent, l'un à droite et l'autre à gauche de l'écran (ici : deux ronds de couleurs différentes) dont un qui correspond à l'échantillon (même couleur). La poule est récompensée si elle pique sur le stimulus qui correspond à l'échantillon présenté juste avant.

Le concept testé ici est un concept perceptif d'identité de couleur. L'entrainement est réalisé en utilisant différents stimuli qui correspondent à différentes couleurs (vert, jaune, bleu, rouge), et correspond à l'étape de formation du concept (induction). Le test est réalisé en utilisant des stimuli qui n'ont jamais été utilisés lors de l'entrainement (violet, marron), et correspond à l'étape de généralisation (déduction). .

Nos résultats montrent que pour les essais-test, deux individus (parmi les 6 testés) réalisent une performance qui suggère une généralisation du concept d'identité de couleur aux nouveaux stimuli. Ce résultat vient solidifier la conclusion de l'existence de capacité de généralisation chez la poule domestique, et ce au travers d'une tâche déjà complexe à apprendre pour l'animal qui est la tâche de correspondance à l'échantillon. En dehors de ces deux individus, les autres individus ont montré une performance croissante et instable dans les sessions test, ce qui suggère l'apprentissage d'une règle de choix dans le cas de ces nouveaux stimuli : ces individus n'ont pas réussi à généraliser le concept appris aux nouveaux stimuli.

En conclusion, cette expérience a permis de montrer que la poule domestique possède la capacité de généralisation d'un concept perceptif. Nos résultats suggèrent que la poule est capable d'inférence inductive et déductive, en formant un concept à partir d'un entrainement sur plusieurs cas particuliers, et en appliquant le concept appris à un cas nouveau. Par rapport au CHAPITRE 1, ces résultats confirment que la poule domestique possède des capacités d'inférence qui impliquent la représentation mentale d'une règle. Les inférences que nous avons étudiées jusque-là sont des inférences simples qui s'appuient sur des représentations mentales simples. Dans le cadre de l'étude des capacités de base du raisonnement chez la poule domestique, il sera intéressant d'explorer des capacités d'inférence plus complexes : les inférences relationnelles, qui s'appuient sur la mémoire de plusieurs relations entre différentes informations (représentations mentales relationnelles).

ARTICLE 2 – Domestic hens succeed at serial reversal learning and perceptual concept generalization using a new automated touch-screen device (published)

Rachel Degrande [a,*], Fabien Cornilleau [a], Léa Lansade [a], Plotine Jardat [a], Violaine Colson [b], Ludovic Calandreau [a]

[a] CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380 Nouzilly, Indre-et-Loire, France

[b] INRAE, LPGP (Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons), Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes cedex, Ille-et-Vilaine, France

* Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

Article published in *Animal, The international journal of animal biosciences*.

Animal 16 (2022) 100607

Contents lists available at ScienceDirect

Animal
The international journal of animal biosciences

Domestic hens succeed at serial reversal learning and perceptual concept generalisation using a new automated touchscreen device

Rachel Degrande [a,*], Fabien Cornilleau [a], Léa Lansade [a], Plotine Jardat [a], Violaine Colson [b], Ludovic Calandreau [a]

[a] CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380 Nouzilly, Indre-et-Loire, France
[b] INRAE, LPGP (Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons), Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes cedex, Ille-et-Vilaine, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 21 February 2022
Revised 5 July 2022
Accepted 11 July 2022

Keywords:
Behavioural flexibility
Cognition testing
Gallus gallus domesticus
Matching-to-sample
Screen apparatus

ABSTRACT

Improving the welfare of farm animals depends on our knowledge on how they perceive and interpret their environment; the latter depends on their cognitive abilities. Hence, limited knowledge of the range of cognitive abilities of farm animals is a major concern. An effective approach to explore the cognitive range of a species is to apply automated testing devices, which are still underdeveloped in farm animals. In screen-like studies, the uses of automated devices are few in domestic hens. We developed an original fully automated touchscreen device using digital computer-drawn colour pictures and independent sensible cells adapted for cognitive testing in domestic hens, enabling a wide range of test types from low to high complexity. This study aimed to test the efficiency of our device using two cognitive tests. We focused on tasks related to adaptive capacities to environmental variability, such as flexibility and generalisation capacities as this is a good start to approach more complex cognitive capacities. We implemented a serial reversal learning task, categorised as a simple cognitive test, and a delayed matching-to-sample (**dMTS**) task on an identity concept, followed by a generalisation test, categorised as more complex. In the serial reversal learning task, the hens performed equally for the two changing reward contingencies in only three reversal stages. In the dMTS task, the hens increased their performance rapidly throughout the training sessions. Moreover, to the best of our knowledge, we present the first positive result of identity concept generalisation in a dMTS task in domestic hens. Our results provide additional information on the behavioural flexibility and concept understanding of domestic hens. They also support the idea that fully automated devices would improve knowledge of farm animals' cognition.
© 2022 The Authors. Published by Elsevier B.V. on behalf of The Animal Consortium. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Implications

Understanding farm animals' cognitive capacities is important for improving their welfare. However, information about the cognitive range of many farm animal species, notably poultry, is limited. This study focuses on developing an automated device relevant to farm animals with the aim of testing a larger range of cognitive capacities. We have developed an automated touchscreen device adapted for large-range cognitive testing in domestic hens. Through this device, we collected results that suggest that laying hens possess concept generalisation abilities, thus stressing the interest in applying complex cognition testing devices to farm animals.

Introduction

From a welfare perspective, improving farm animals' living conditions depends on our knowledge of how they perceive and interpret their environment, which in turn depends closely on their cognitive abilities (ANSES, 2018). The cognition of farm birds is relatively poorly studied even though they are the most abundant farmed animals in the world (FAO, Global Livestock Distribution Data). Among farm birds, the majority of cognition studies have focused on domestic hens, mainly chicks (Garnham and Løvlie, 2018; Vallortigara, 2006, 2021). A few studies have suggested that domestic hens may possess complex cognitive capacities such as retrospective metamemory (Nakamura et al., 2011) or transitive inference (Daisley et al., 2010). However, there are still many capacities to explore in this species, and the methods to study its cognitive modalities still need to be developed.

* Corresponding author.
E-mail addresses: rachel.degrande@gmail.com, rachel.degrande@inrae.fr (R. Degrande).

https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100607
1751-7311/© 2022 The Authors. Published by Elsevier B.V. on behalf of The Animal Consortium.
This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

A strong relationship exists between the range of cognitive abilities of a given species and its ability to cope with environmental variability. On one hand, behavioural flexibility is the ability to adapt one's behaviour in response to environmental contingencies (Brown and Tait, 2010), which underlies a wide range of adaptive behaviours. For example, individual recognition of social conspecifics and a flexible memory of their hierarchical position are suited to group living and allow for saving energy in terms of cognitive demand and stress response (Elgar and Riehl, 2021). On the other hand, concept understanding requires the discrimination and generalisation of a rule to many stimuli for which the same behaviour can be applied (Smith et al., 2012; see Versace et al., 2017 in chicks). It enables animals to cope with novelty in their physical environment, thus reducing unpredictability and subsequent related stress. Behavioural flexibility and concept generalisation are the two main components of adaptive capacities in animals. Investigating these capacities facilitates an approach to more complex cognitive capacities. Meanwhile, it offers solid ground to suit husbandry practices to animals' behavioural needs and welfare by understanding how animals cope with environmental variability.

Automated testing devices are an effective approach to explore the cognitive range of a species (Livesey et al., 1972; Gabor and Gerken, 2012). Several automated devices have been developed to investigate or operate simple cognitive tasks in farm animals, such as discriminative learning, notably from the cognitive enrichment perspective (for example in goats: Langbein et al., 2008; in pigs: Zebunke et al., 2013). More specifically, a few screen-like devices have been developed with the aim of operating tasks that require more complex cognitive capacities in farm animals, such as relational learning or concept understanding tasks. Some of these devices have proven effective in fish (Kleiber et al., 2021), horses (Gabor and Gerken, 2010), goats (Meyer et al., 2012), and laying hens (Werner et al., 2005). Automated testing devices remain particularly underdeveloped for farm birds (for a review on farm animal cognition tests, see Bushby et al., 2018). There may be a vested interest in copying screen devices used for primate cognition, for example, because they are automated and flexible enough to easily set up many cognitive tests of increasing complexity (Rowe and Healy, 2014; Calapai et al., 2022). This would allow the exploration of farm animals' cognitive capacities, such as self-control (Beran, 2018), concept understanding (Zentall et al., 2008), and more broadly relational learning and retrieval.

In domestic hens, most cognition tests have been conducted with three-dimensional (3D) apparatus, from the arena and mazes to operant boxes, including detour task structures and location- or object-choice tests (for a review, see Garnham and Løvlie, 2018). In screen-like studies, uses of automated devices in domestic hens, mainly as part of delayed matching-to-sample procedures or stimuli discrimination procedures, are few (but see specific research based on imprinting process in chicks: Zanon et al., 2021). Ryan and Lea (1994) and Deakin et al. (2016) developed non-automated screen-pecking tasks using computer-coloured slides. Forkman and Vallortigara (1999) used an automated system with infrared beams to detect chicks' pecks at symbols displayed on a computer screen. More recently, Dudde et al. (2018) used a touch-kit automated device coupled with a simple screen, in which pecks on the monitor were detected by a mesh of infrared lights from a frame laid over the monitor screen.

We developed a standardised and fully automated touchscreen device for domestic hens, enabling a wide range of test types from low to high complexity under standard conditions. The aim of this study was to introduce and perform experiments with our device using two cognitive tests from existing procedures. The first test was a discrimination learning task followed by a serial reversal learning task (**SRL**), which is classified as a simple cognitive task as it demands procedural learning. The second test is a delayed matching-to-sample (**dMTS**) task followed by a generalisation test for the concept of identity, which is classified as more complex as it demands flexible working memory, a declarative report of the response, and concept understanding. Both tasks typically require the individual to use a given stimulus to conduct its behaviour on a one-trial scale and, at the same time, to use a more general understanding rule asked throughout the task. For the SRL task, we expected a decline in performance from the discrimination to the first reversal learning stage (i.e. more sessions needed to reach the criterion in the first reversal stage) and an increase in performance through the next reversal stages (i.e. fewer sessions needed to reach the criterion in the following stages) (see for example, Brushfield et al., 2008). For the dMTS task, we expected an increase in performance during training (see for example, Cook and Wasserman, 2007). In the generalisation test, we did not have any expectations because concept generalisation through a dMTS task has not yet been described in domestic hens.

Material and methods

Animals and housing

The two experiments involved nine and six Isa Brown laying hens, respectively (1–3 years old) maintained at the Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours where the experiment was performed (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, https://doi.org/10.15454/1.5572326250887292E12). The hens were maintained in a social group of 21 hens on a 6 am to 8 pm daylight cycle, with water ad libitum. Every day when the experiments were completed, food was provided at will. Hens had access to a barn (25 m^2) equipped with nesting boxes, perches, and wood chip litter and to an outside enclosure (approximately 30 m^2) enriched with perches. All experiments were conducted in the morning between 7 am and 10 am.

Apparatus

Subjects were tested individually in a playbox (44.5 × 65 × 52 cm) made of condensed wood without direct contact with or view of the experimenter to avoid any influence of the experimenter on its behavioural response. A grid ceiling allowed the experimenter to control the hen's behaviour when needed. A screen (25 × 25 cm) linked to a computer was located at one end of the box. This screen was surmounted by nine sensible cells (8 × 8 cm) that could be independently activated. At the bottom of the screen, a feeder (5 cm diameter × 3 cm depth) was used to automatically deliver mealworms as rewards. A lamp was placed 50 cm above the screen to illuminate the box (260 lx). The playbox was located on a table in a room that was independent and adjacent to the hens' aviary. The items on the screen were computer-coloured filled circles of 7.5 cm diameter. The apparatus, playbox, and the screen are illustrated in Fig. 1. The procedures described below was automated. At the beginning of the procedure, hens had been experienced with the apparatus, that is, they had been familiarised with the apparatus and to peck at different items on the screen for food.

Testing procedures

Discrimination and serial reversal learning

Nine individuals were tested in a four-stage procedure including a discrimination task (stage 1), followed by three reversal stages (stages 2, 3, and 4). Stage 1 consisted of discriminating between a green- and a red-filled circle presented on the screen (Fig. 2). Four hens were rewarded when they pecked at the green circle and five hens when they pecked at the red circle. The hens

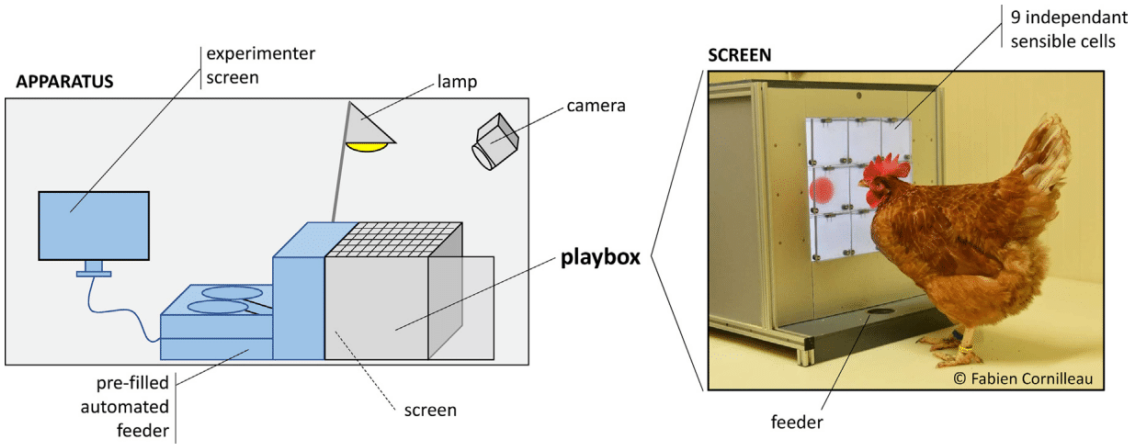


Fig. 1. Schematic view of the testing device used for the two procedures. The photograph illustrates the hen's *(Gallus gallus domesticus)* positioning when facing the screen at every trial. The apparatus system and the corresponding software were built by © Imetronic. Photograph courtesy of Fabien Cornilleau.

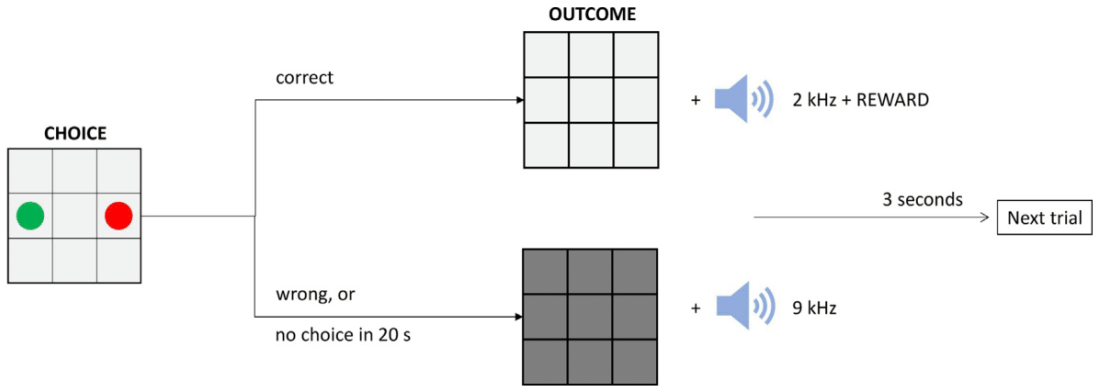


Fig. 2. Schematic view of the successive screens during the serial reversal learning task (SRL). The two filled circles are presented in the middle left and right sensible cells of the screen. The hen stood in front of the screen and pecked at a filled circle on the screen. A peck at the correct colour induced a reward delivery accompanied by a 2 kHz sound and a white screen. A peck at the wrong colour induced no reward delivery and a black screen accompanied by the 9 kHz sound.

then underwent three successive reversal learning stages: pecking at the non-rewarded colour during the previous stage was now rewarded (e.g. pecking at the red circle if they had to peck at the green circle at the previous stage). Individuals had to meet the criterion of 80% of success in two consecutive sessions to move on to the following stage, with a maximum of 49 sessions for the overall procedure.

Each hen was individually subjected to one session of 30 trials per day, with an inter-trial interval of 3 s. A correct response was always accompanied by a reward of two mealworms, a 2-second 2 kHz sound (62 dB), and a white screen. An incorrect answer was always accompanied by a 2-second 9 kHz sound (51 dB), dark screen, and no reward. A cut-off was set when the hen did not peck at the correct item within 20 s, and the trial was recorded as failed. Item presentations were pseudo-randomised and presented equally on the left and right sides for each session, with the rewarded stimulus presented no more than two consecutive times on the same side. Both the percentage of success at the first session for each stage (**PCT**) and the number of sessions per stage required to reach the criterion (**STC**) were scored.

Delayed matching-to-sample and generalisation task

Six hens were tested in a delayed matching-to-sample task (**dMTS**). This included two hens from the SRL task, namely *Samba* and *Yuna* (among the hens that participated in the SRL task, four hens deceased before the dMTS task was implemented, and three hens did not respond to the matching rule from the start). Before the testing procedure, individuals were gradually trained to give a five-key pecking at a black circle and then at a coloured circle on the screen to obtain the reward, including the colours used in the dMTS procedure. Overall, six colours were used in the different stages of training and testing: green, red, yellow, blue, brown, and purple.

General procedure. For the dMTS task, a trial typically consisted of presenting a coloured filled circle at the centre of the screen (i.e. the sample). A five-key pecking within a maximum of 45 s was required for the hen to move to the choice phase. For the choice, a second screen presented two coloured filled circles as comparison stimuli: one of the filled circles was of the same colour as the sample and the second one was of another colour. The hens were rewarded only if they pecked at the comparison stimulus corresponding to the previous sample (Fig. 3). A correct response was always accompanied by a reward of two mealworms, a 2-second 2 kHz sound (62 dB), and a white screen, and an incorrect answer was always accompanied by a 2-second 9 kHz sound (51 dB) and a dark screen. A cut-off was set when the hen did not achieve the five-key pecks at the sample within 45 s or when the hen did not choose a comparison stimulus within 10 s, and the trial was recorded as incorrect. Three consecutive cut-offs were considered

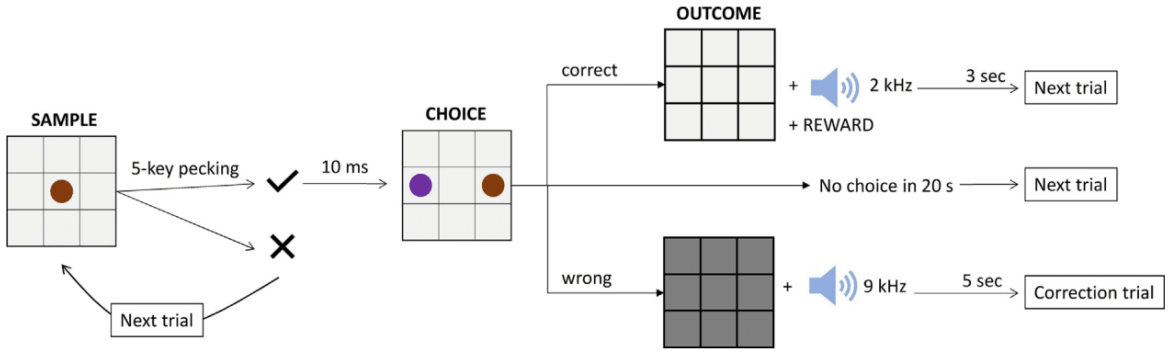


Fig. 3. Schematic view of the successive screens during the delayed matching-to-sample task. The sample is presented in the middle cell. The two choices are then presented in the middle left and right cells of the screen. The hen stands in front of the screen and pecks at the colour corresponding to the sample to obtain a reward.

as a lack of motivation and lead to the end of the session. The hen was then taken back again later in the morning. After an incorrect response, correction trials were proposed to rectify the eventual side or colour biases. The correction trials consisted of presenting the exact same trial once again after the presentation of the dark screen and 9 kHz sound, with a maximum of five corrections per trial. One session included 120 trials, not counting the correction trials. The inter-trial interval was fixed at 2 s after a correct response and 5 s after a wrong answer to increase the negative outcome. Three pairs of colours were used progressively: green and red (**GR**), yellow and blue (**YB**), and purple and brown (**PBr**). Item presentations were pseudo-randomised for the left and right sides for each session. A given trial configuration (sample identity and side of the correct comparison stimulus) was presented no more than two consecutive times.

Training and generalisation test. First, hens were trained to match the sample to the corresponding choice between the two colours presented: GR. All achieved at least 90% of success for this pair. Following this, hens were trained in a dMTS task with a second pair (YB) until they achieved at least a mean of 70% of success during five consecutive sessions containing at least three sessions with a minimum performance of 75% of success. These two training stages were part of a common pretesting procedure which was not recorded from the start. The hens were then trained with mixed sessions containing equal GR and YB trials until they reached 80% of success for three consecutive sessions before moving to the test. Test sessions included a third unknown pair, PBr. The test lasted for 11 sessions of 120 trials each: 40 test trials with the new pair (PBr) and 80 trials with the training pairs (40 YB trials and 40 GR trials). The test trials were differentially reinforced as the baseline trials. The variable of interest was the mean percentage of success in each session of the test pair.

Statistical analysis

Less than 10 individuals were tested; therefore, we chose a non-parametric approach for model fitting and detailed analyses. The results are presented as the mean performance and standard deviation. To analyse the effect of fixed variables on performance, results were analysed using generalised linear models with individuals as repeated measures (Supplementary Material S1). The fixed variables tested were (1) for the SRL task: the stage of learning (1–4) and the group (i.e. if hens started to learn to peck independently at the red or green circle); (2) for the dMTS task: the colour pairs and the stage (training or testing sessions). Independently, we controlled for side or colour bias for the dMTS task. With regard to the fixed variables described above, we compared the likelihood of interaction versus additive models with the Akaike information criterion (all parameters were otherwise equal), and only the results with the best fits are reported, which are additive models for each analysis. Further analysis was performed using Wilcoxon tests to assess the statistical significance of the performance above chance at the group level and at the individual level, as well as to compare group performance between conditions. At the individual level, binomial tests were conducted to assess the statistical significance of performance above chance within one session. All tests and figures were performed using RStudio (version 1.4.1106). *P*-values below 0.05 were considered statistically significant for all statistical analyses. Chance level was at 50%.

Results

Serial reversal learning task

The results of the model analysis for the two response variables showed the same tendency and are presented respectively, that is, the number of sessions to reach the criterion (STC) for each stage (1–4) and the percentage of success at the very first session (PCT) for each stage. Five individuals did not meet the criterion for the fourth reversal stage in the time allowed and were considered not to have passed it (NA). We found no effect of the group (i.e. depending on the first colour learned) on performance throughout stages (for STC: $F = 0.08$, df = 1, $P = 0.79$ and for PCT: $F = 1.89$, df = 1, $P = 0.18$). Moreover, no effect of the group was observed on performance within each stage, indicating that the first colour learned, red or green, had no impact on the performance within and between the stages ($P > 0.05$).

We found an effect of stage on performance (STC: $F = 4.63$, df = 3, $P = 0.01$; PCT: $F = 3.98$, df = 3, $P = 0.02$). As expected, the first reversal stage (stage 2) significantly affected the performance of hens: individuals took 14.44 ± 3.57 sessions to reach the criterion, that is, on average, four sessions more than the discrimination stage (paired Wilcoxon test, $P = 0.03$; Fig. 4). PCT at stage 1 was significantly higher than that at stages 2 and 3 (paired Wilcoxon tests, $P = 0.04$ and $P = 0.04$, respectively; Fig. 5). Performance increased across the three reversal learning stages: PCT at stage 4 was almost significantly higher than that at stage 2 (Wilcoxon test, $P = 0.051$; Fig. 5). Accordingly, the mean STC decreased from the reversal stage 2 to the reversal stage 4.

Delayed matching-to-sample task

Performance for the training pairs (green and red and yellow and blue)

The six individuals took 17 to 22 sessions to reach the learning criterion of 80% of success in mixed sessions containing equal GR and YB trials (last training phase). The mean percentage of correct

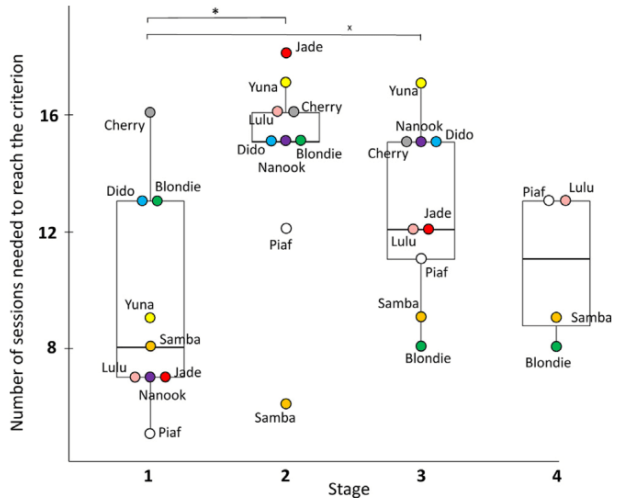


Fig. 4. Number of sessions required to reach the criterion for the discrimination learning task (stage 1) and for the reversal learning task (stages 2–4). Individual's performances are represented with one colour per individual. *P-value < 0.05; **x** P-value < 0.1.

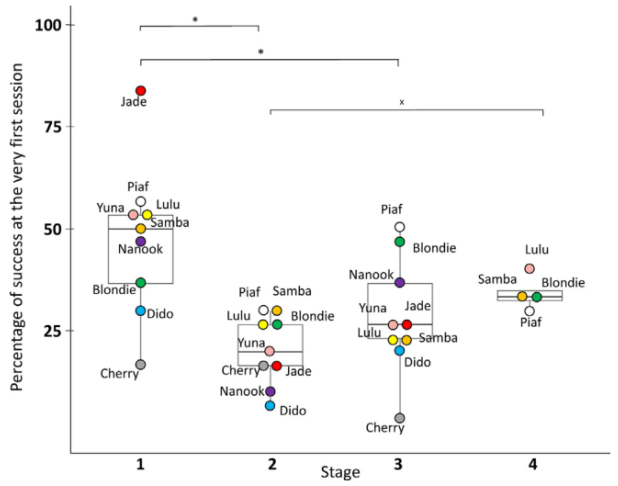


Fig. 5. Percentage of success of all hens for the very first session of each learning stage. Individual's performances are represented with one colour per individual. *P-value < 0.05; **x** P-value < 0.1.

responses for the two stimulus pairs was not significantly different in the three last sessions before testing (paired Wilcoxon test, GR: 87.5 ± 7.00% and YB: 88.3 ± 6.9, $P = 0.91$). Consistently, the percentage of correct responses was not different between the two training pairs during testing (paired Wilcoxon test, GR: 86.3 ± 9.1% and YB: 83.7 ± 11.1%, $P = 0.13$); these pairs were therefore analysed as one. At the group level, we found a colour bias among the known pairs for blue over yellow before the testing sessions and for green over red during the testing sessions (paired Wilcoxon tests, $P < 0.01$). A side bias was found for the right over left, either before or during the testing sessions (paired Wilcoxon test, $P < 0.01$).

Performance for the generalisation test pair (purple and brown)

At the group level, the mean percentage of correct responses for PBr trials (11 sessions) was 62.4 ± 10.5% of success, which is lower than that for the two training pairs (paired Wilcoxon test, $P < 0.001$) but still significantly above the chance level (Wilcoxon test, $P < 0.001$; Fig. 6). Confirming this, at the individual level, the

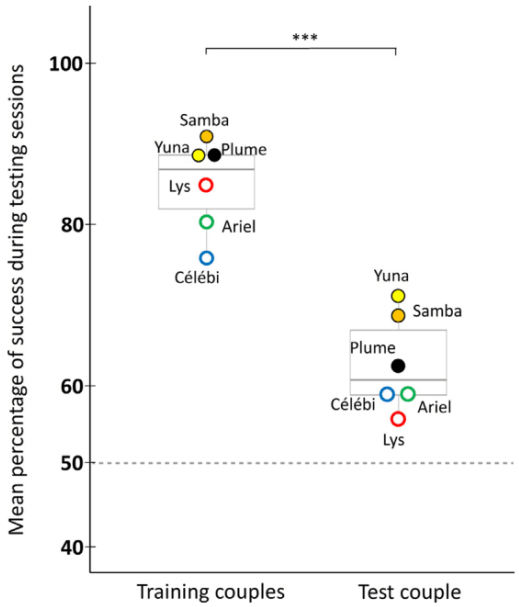


Fig. 6. Mean percentage of success for training pairs during test sessions (GR and YB) and for the test pair (PBr). Each point represents the mean percentage of success for a hen individual over the 11 sessions for the training pairs (GR-YB) and for the test pair (PBr). ***P-value < 0.001.

mean percentage of correct responses for the PBr pair was significantly greater than chance for each hen, except for *Lys* (binomial test, $P = 0.11$).

Fig. 7 shows individual performances for PBr trials through the sessions. In the first session, group performance achieved 52.92% of success with three hens (*Yuna*, *Celebi* and *Ariel*) performing better than 50%, even if not significant (binomial tests, $P > 0.05$). *Samba* significantly performed above chance from the third session, that is, within 120 test trials. Similarly, *Casquette* and *Yuna* performed significantly above chance from the fourth session, that is, within 160 test trials. Moreover, *Samba* and *Yuna* consistently and significantly performed above chance until the end of the test (binomial tests for each session for each individual, $P < 0.05$). In addition, even if it was not consistent throughout the next sessions, *Plume* significantly performed above chance at the fourth session, *Ariel* at the seventh session, and *Lys* and *Célébi* at the eighth session (Fig. 7). Overall, group performance significantly increased from session 1 to session 11 (paired Wilcoxon test for group performance between sessions 1 and 11, $P = 0.02$). Upon PBr trials, a side bias for right over left (paired Wilcoxon test, $P = 0.004$) was confirmed for four out of six individuals (binomial tests, $P < 0.05$), and a colour bias for purple over brown (paired Wilcoxon test, $P < 0.001$) was confirmed for three out of six individuals (binomial tests, $P < 0.05$). Only *Ariel* had no colour or side bias.

Discussion

Our automated screen device allowed us to effectively test one simple and one more complex cognitive task in domestic hens. In the SRL task, hens reached a similar performance for the two changing reward contingencies in only three reversal stages, which refines the existing data on their behavioural flexibility in this task. In the dMTS task, our results suggest that at least two hens (*Samba* and *Yuna*) may have generalised the identity concept as their performance for the novel colours fits in what is mentioned in the literature. Both tasks are discussed below.

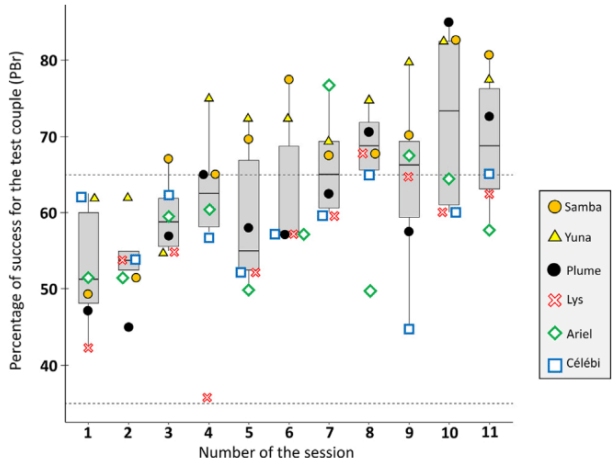


Fig. 7. Percentage of success in PBr trials for each hen at each session. Horizontal dashed lines at 65% and 35% of success represent the percentage for which the individual performance is greater than chance and worse than chance, respectively. Abbreviation: PBr = test pair purple-brown.

Serial reversal learning task

As expected, learning performance decreased at the first reversal learning stage (PCT stage 2) in comparison with the discrimination stage (PCT stage 1). This tendency has already been observed with spatial or 3D object discrimination procedures in many species (Tello-Ramos et al., 2019), including laying hens (among others: Bona et al., 2018). In our study, the performances of the hens at the discrimination stage (STC stage 1) were similar to those observed by Werner et al. (2005), in which hens also had to interact with a screen-like apparatus. Research investigating reversal learning abilities in hens with a 3D procedure seems to yield better performance results than when hens are assessed for the same cognitive task on a board. This observation is at least true for the discrimination and the first reversal learning stage (Sorato et al., 2018; among others: Loconsole et al., 2021), based on the results of Werner et al. (2005) and the present study, which were designed with screen-like boards (referring to performance as STC). Such a difference between a 3D procedural and a screen reversal task has been observed in keas (O'Hara et al., 2015). This contradicts with the argument of Loconsole et al. (2021) who supports that spatial SRL tasks *might not be optimal to allow* the study of behavioural flexibility in view of their strong brain *hemispheric specialisation*. We hypothesised that a larger physical involvement could have an intrinsically deeper reinforcement effect by being more biologically relevant to hens. In line with this view, learning efficiency can be improved by the spatial location of the reward in accordance with comparison stimuli (Williams et al., 1990), the many possible distinctive attributes, and the longer inter-trial intervals at stake in 3D tasks (Pearce, 1997).

Hens performed two more reversal learning stages corresponding to a serial reversal learning task (for a review, see Tello-Ramos et al., 2019). Despite the normal decrease in performance in comparison to the first stage due to the changing reward contingency, the performance increased through successive reversal learning stages (stages 2–4). At the group level, some difficulties must be emphasised because five out of nine hens did not manage to reach the criterion for the third reversal task (stage 4) in the time allowed. These individuals' performance at stages 2 and 3 was the most affected by the change in reward contingency. Variations in individual performance could be explained by several parameters, including personality, hierarchical position, physiological state, and emotional state of the individual (for a review, see Bushby et al., 2018).

When considering the four successful hens, they performed statistically equal to the discrimination stage (stage 1) at the third reversal stage (stage 4), that is, they performed equally for two different rewarded contingencies only after three reversals which is rather fast, thus demonstrating that our device is appropriate for implementing such flexibility tasks. This result is in line with those of other studies which set up to 20 reversals. Following the assumptions of Loconsole et al. (2021) on chicks' performance, hens seem to pass through the novelty of inconsistent orders and to generalise the underlying reversal rule as a *win stay-loose shift* rule according to the last outcome (van Horik and Emery, 2018) within only three reversal learning stages.

Delayed matching-to-sample task

To our knowledge, this is the first report of identity concept generalisation in a dMTS task in domestic hens. For generalisation trials, the mean performance (11 sessions, i.e. 440 trials) was significantly above chance for every hen but one, and above the 50% threshold for every hen. More precisely, three individuals performed above 50% at the very first session, and two individuals performed significantly and consistently above chance from the third and fourth sessions, respectively.

Transfer studies in animals are not congruent when performance can be referred to as concept generalisation performance. The claim that generalisation must occur at the very first test trial contradicts the fact that chance can be accountable on a one-trial scale, so that more trials are needed. In most studies, concept generalisation is assumed when the performance is above chance at the very first session, either within less than 10 trials (for example: Giurfa et al., 2001 in bees) or within more trials (for example: Wright and Katz, 2006; Truppa et al., 2010 in capuchin monkeys; Obozova et al., 2015 in parrots) with generally approximately 90–120 test trials. Two out of six hens consistently performed above chance from 120 and 160 test trials, respectively, which corresponds to a performance level recognised for validating concept generalisation in other species. Since the test trials were differentially reinforced, it is not possible to exclude fast learning occurring for the novel stimuli. However, the fast increase in performance (from sessions 1–3) only concerned the two hens whose performance was still above chance in all subsequent sessions. This fast acquisition with novel stimuli indicates that the hens were able to transfer what they had previously learned in a new situation. This finding supports the application of the concept through the dMTS task to new stimuli presented. Regarding this purpose, together with the neophobic tendencies of hens (Perez et al., 2016) and the intrinsic difficulty of the dMTS task, we may consider that domestic hens are able to transfer a learned concept by generalising it to novel and unknown stimuli. This result is in line with the generalisation abilities of perceptual information shown in chicks (see Versace et al. 2017; Rosa-Salva et al. 2018 through imprinting process; see Santolin et al. 2016 through a two-choice task).

At the individual level, apart from *Samba* and *Yuna*, individuals who performed above chance at one session did not show any consistency throughout the sessions, even if their mean performance was still above chance. This intra- and inter-individual inconsistency could be explained by a lack of attention depending on individual personalities. This lack of attention may have caused a sharp decrease in performance, despite better performance in previous sessions. This observation highlights the need to consider more than one session to further evaluate concept generalisation in animals.

Another explanation is that not all hens may have solved the dMTS task in the same approach, and some may have used alternative learning strategies to respond to it. In line with this idea,

Lormant et al. (2018) showed that, to solve the same spatial task, quails with a higher emotionality trait rely on spatial memory which is an explicit form of memory, whereas less emotional quails adopt preferentially cue-based memory, which is an implicit form of memory. Hens who did not effectively acquire the identity concept may have resolved the generalisation test with a cognitive process that does not imply explicit concept learning of the identity rule but procedural learning. This strategy, based on a simple stimulus response, could have allowed hens to rapidly increase their performance over time (Gabor and Gerken, 2010).

When presented with the testing stimuli, that is, PBr, individuals showed a significant bias towards purple over brown. Interestingly, blue was preferred over yellow in the training stage (mixed sessions containing equal GR and YB trials). Jones et al. (2001) showed that chicks who learned to choose two colours (e.g. red and yellow) among many colours, spontaneously generalised their behaviour to an intermediate colour (e.g. orange). Whether the learning parameters for a particular colour affect the behaviour of hens facing colours in a wavelength range remains to be addressed. We also found a side bias for the right over the left side at the group level. Recent studies in chicks have shown that using the right eye is crucial to attend to object-specific cues (Regolin et al., 2005), which could explain the right-side bias observed in our experiment.

Conclusion

We introduced an original fully automated touchscreen device using digital computer-drawn colour pictures and independent sensible cells adapted for cognitive testing in domestic hens. Our device allowed us to confront individuals both to a simple and a more complex cognitive task, to which they responded positively. We demonstrated that this approach is appropriate for questioning a large range of cognitive capacities in domestic hens, and more generally, for questioning farm animals' cognition.

Knowing the range of cognitive capacities of farm animals is crucial for understanding their perceptions and psychological needs. Husbandry practices can be improved by fundamental cognition research, which can answer common welfare issues of rearing systems by understanding the animal point of view (for a review on chickens, see Ferreira et al., 2021). This issue is even more current considering that the impact of the current development of new farm management technologies on animal welfare depends on the cognitive capacities of animals.

Supplementary material

Supplementary material to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100607.

Ethics approval

The experimental protocol was approved by the Val de Loire Ethics Committee (Approval No.: CE19-2021-0712-1, CEEA VdL, France). Animal care and experimental treatments complied with the French and European guidelines for the housing and care of animals used for scientific purposes (European Union Directive 2010/63/EU).

Data and model availability statement

The data that support the study findings are deposited in an official repository and are available from the authors upon request at https://doi.org/10.15454/QHEW7B.

Author ORCIDs

Rachel Degrande: https://orcid.org/0000-0003-4976-1073
Léa Lansade: https://orcid.org/0000-0002-4185-9714
Plotine Jardat: https://orcid.org/0000-0003-0374-5588
Violaine Colson: https://orcid.org/0000-0003-0934-7935
Ludovic Calandreau: https://orcid.org/0000-0002-7535-5733

Author contributions

Fabien Cornilleau, Ludovic Calandreau, Léa Lansade and **Violaine Colson** conceived the study. **Fabien Cornilleau** carried out the experiments. **Rachel Degrande** analysed the data and drafted the manuscript. **Ludovic Calandreau** supervised the research. All authors read, reviewed and approved the final manuscript.

Declaration of interest

None.

Acknowledgements

The authors acknowledge the experimental unit Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, DOI: 10.15454/1.5572326250887292E12) where the hens were maintained and where the experiments took place.

Financial support statement

This research received the support of the PHASE research Department (INRAE) and a PhD fellowship INRAE-Région Centre Val de Loire (France).

References

Agence Nationale de Sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'Environnement et du travail (ANSES), 2018. Avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif au 'Bien-être animal : contexte, définition et évaluation' Saisine n° 2016-SA-0288. ANSES, Maisons-Alfort Cedex, France.

Beran, M.J., 2018. Self-control in Animals and People. Academic Press, Cambridge, MA, USA.

Bona, L., van Staaveren, N., Pokharel, B.B., van Krimpen, M., Harlander-Matauschek, A., 2018. The Effect of Low Protein Energy-Rich Diets on Plasma Hepatic Markers, Hepatic Damage, and Discrimination Reversal Learning in Young Female Chicks. Frontiers in Veterinary Science 5, 107.

Brown, V.J., Tait, D.S., 2010. Behavioral Flexibility: Attentional Shifting, Rule Switching, and Response Reversal. In: Stolerman, I.P., Price, L.H. (Eds.), Encyclopedia of Psychopharmacology. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, Germany, pp. 1–7.

Brushfield, A.M., Luu, T.T., Callahan, B.D., Gilbert, P.E., 2008. A comparison of discrimination and reversal learning for olfactory and visual stimuli in aged rats. Behavioral Neuroscience 122, 54–62.

Bushby, E.V., Friel, M., Goold, C., Gray, H., Smith, L., Collins, L.M., 2018. Factors Influencing Individual Variation in Farm Animal Cognition and How to Account for These Statistically. Frontiers in Veterinary Science 5, 193.

Calapai, A., Cabrera-Moreno, J., Moser, T., Jeschke, M., 2022. Flexible auditory training, psychophysics, and enrichment of common marmosets with an automated, touchscreen-based system. Nature Communications 13, 1648.

Cook, R.G., Wasserman, E.A., 2007. Learning and transfer of relational matching-to-sample by pigeons. Psychonomic Bulletin & Review 14, 1107–1114.

Daisley, J.N., Vallortigara, G., Regolin, L., 2010. Logic in an asymmetrical (social) brain: Transitive inference in the young domestic chick. Social Neuroscience 5, 309–319.

Deakin, A., Browne, W.J., Hodge, J.J.L., Paul, E.S., Mendl, M., 2016. A Screen-Peck Task for Investigating Cognitive Bias in Laying Hens. PLoS ONE 11, e0158222.

Dudde, A., Krause, E.T., Matthews, L.R., Schrader, L., 2018. More Than Eggs – Relationship Between Productivity and Learning in Laying Hens. Frontiers in Psychology 9, 2000.

Elgar, M.A., Riehl, C., 2021. Editorial: Mechanisms of Communication and Recognition in Social Evolution. Frontiers in Ecology and Evolution 8, 625–831.

Ferreira, V.H.B., Guesdon, V., Calandreau, L., 2021. How can the research on chicken cognition improve chicken welfare: a perspective review. World's Poultry Science Journal 77, 1–20.
Food and Agriculture Organization of the united Nations (FAO), 2010. Livestock Systems/Global distributions/Chickens. Retrieved on 29 June 2022 from https://www.fao.org/livestock-systems/global-distributions/chickens/en/.
Forkman, B., Vallortigara, G., 1999. Minimization of modal contours: an essential cross-species strategy in disambiguating relative depth. Animal Cognition 2, 181–185.
Gabor, V., Gerken, M., 2010. Horses use procedural learning rather than conceptual learning to solve matching to sample. Applied Animal Behaviour Science 126, 119–124.
Gabor, V., Gerken, M., 2012. Cognitive testing in horses using a computer based apparatus. Applied Animal Behaviour Science 139, 242–250.
Garnham, L., Løvlie, H., 2018. Sophisticated Fowl: The Complex Behaviour and Cognitive Skills of Chickens and Red Junglefowl. Behavioral Sciences 8, 13.
Giurfa, M., Zhang, S., Jenett, A., Menzel, R., Srinivasan, M.V., 2001. The concepts of 'sameness' and 'difference' in an insect. Nature 410, 930–933.
Jones, C.D., Osorio, D., Baddeley, R.J., 2001. Colour categorization by domestic chicks. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 268, 2077–2084.
Kleiber, A., Valotaire, C., Patinote, A., Sudan, P.-L., Gourmelen, G., Duret, C., Borel, F., Legoff, L., Peyrafort, M., Guesdon, V., Lansade, L., Calandreau, L., Colson, V., 2021. Rainbow trout discriminate 2-D photographs of conspecifics from distracting stimuli using an innovative operant conditioning device. Learning & Behavior 49, 292–306.
Langbein, J., Siebert, K., Nuernberg, G., 2008. Concurrent recall of serially learned visual discrimination problems in dwarf goats (Capra hircus). Behavioural Processes 79, 156–164.
Livesey, P.J., Han, M.F., Lowe, H., Feakes, R., 1972. Automated apparatus for the study of learning in monkey and rat. Australian Journal of Psychology 24, 211–218.
Loconsole, M., Perovic, S., Regolin, L., 2021. A leftward bias negatively correlated with performance is selectively displayed by domestic chicks during rule reversal (not acquisition). Laterality 26, 1–18.
Lormant, F., Cornilleau, F., Constantin, P., Meurisse, M., Lansade, L., Leterrier, C., Lévy, F., Calandreau, L., 2018. A trait for a high emotionality favors spatial memory to the detriment of cue-based memory in Japanese quail. Behavioural Processes 157, 256–262.
Meyer, S., Nürnberg, G., Puppe, B., Langbein, J., 2012. The cognitive capabilities of farm animals: categorisation learning in dwarf goats (Capra hircus). Animal Cognition 15, 567–576.
Nakamura, N., Watanabe, S., Betsuyaku, T., Fujita, K., 2011. Do birds (pigeons and bantams) know how confident they are of their perceptual decisions? Animal Cognition 14, 83–93.
O'Hara, M., Huber, L., Gajdon, G.K., 2015. The advantage of objects over images in discrimination and reversal learning by kea, Nestor notabilis. Animal Behaviour 101, 51–60.
Obozova, T., Smirnova, A., Zorina, Z., Wasserman, E., 2015. Analogical reasoning in amazons. Animal Cognition 18, 1363–1371.
Pearce, J., 1997. Animal learning and cognition: An introduction. Psychology Press, Hove, East Sussex, UK.
Perez, E., Georgelin, M., Consantin, P., Cornilleau, F., Meurisse, M., Bertin, A., Calandreau, L., 2016. What the brain tells us about food neophobia in the young chicken Gallus gallus domesticus. Poster presented at the 8th European Conference of Behavioural Biology, 12–15 July 2016, Vienna, Austria.
Regolin, L., Garzotto, B., Rugani, R., Pagni, P., Vallortigara, G., 2005. Working memory in the chick: parallel and lateralized mechanisms for encoding of object- and position-specific information. Behavioural Brain Research 157, 1–9.
Rosa-Salva, O., Fiser, J., Versace, E., Dolci, C., Chehaimi, S., Santolin, C., Vallortigara, G., 2018. Spontaneous Learning of Visual Structures in Domestic Chicks. Animals 8, 135.
Rowe, C., Healy, S.D., 2014. Measuring variation in cognition. Behavioral Ecology 25, 1287–1292.
Ryan, C.M.E., Lea, S.E.G., 1994. Images of conspecifics as categories to be discriminated by pigeons and chickens: Slides, video tapes, stuffed birds and live birds. Behavioural Processes 33, 155–175.
Santolin, C., Rosa-Salva, O., Vallortigara, G., Regolin, L., 2016. Unsupervised statistical learning in newly hatched chicks. Current Biology 26, R1218–R1220.
Smith, J.D., Berg, M.E., Cook, R.G., Murphy, M.S., Crossley, M.J., Boomer, J., Spiering, B., Beran, M.J., Church, B.A., Ashby, F.G., Grace, R.C., 2012. Implicit and explicit categorization: A tale of four species. Neuroscience & Biobehavioral Reviews 36, 2355–2369.
Sorato, E., Zidar, J., Garnham, L., Wilson, A., Løvlie, H., 2018. Heritabilities and co-variation among cognitive traits in red junglefowl. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 373, 20170285.
Tello-Ramos, M.C., Branch, C.L., Kozlovsky, D.Y., Pitera, A.M., Pravosudov, V.V., 2019. Spatial memory and cognitive flexibility tradeoffs: Tob e or not to be flexible, that is the qustion. Animal Behaviour 147, 129–136.
Truppa, V., Garofoli, D., Castorina, G., Piano Mortari, E., Natale, F., Visalberghi, E., 2010. Identity concept learning in matching-to-sample tasks by tufted capuchin monkeys (Cebus apella). Animal Cognition 13, 835–848.
Vallortigara, G., 2006. In: The Cognitive Chicken: Visual and Spatial Cognition in a Non-Mammalian Brain. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 41–58.
Vallortigara, G., 2021. Born Knowing. Imprinting and the Origins of Knowledge. MIT Press, Cambridge, MA, USA.
van Horik, J.O., Emery, N.J., 2018. Serial reversal learning and cognitive flexibility in two species of Neotropical parrots (Diopsittaca nobilis and Pionites melanocephala). Behavioural Processes 157, 664–672.
Versace, E., Spierings, M.J., Caffini, M., ten Cate, C., Vallortigara, G., 2017. Spontaneous generalization of abstract multimodal patterns in young domestic chicks. Animal Cognition 20, 521–529.
Werner, C.W., Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G., 2005. Do chickens (Gallus gallus f. domestica) decompose visual figures? Animal Cognition 8, 129–140.
Williams, D.A., Butler, M.M., Overmier, J.B., 1990. Expectancies of reinforcer location and quality as cues for a conditional discrimination in pigeons. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 16, 3–13.
Wright, A.A., Katz, J.S., 2006. Mechanisms of same/different concept learning in primates and avians. Behavioural Processes 72, 234–254.
Zanon, M., Lemaire, B.S., Vallortigara, G., 2021. Steps towards a computational ethology: an automatized, interactive setup to investigate filial imprinting and biological predispositions. Biological Cybernetics 115, 575–584.
Zebunke, M., Puppe, B., Langbein, J., 2013. Effects of cognitive enrichment on behavioural and physiological reactions of pigs. Physiology & Behavior 118, 70–79.
Zentall, T.R., Wasserman, E.A., Lazareva, O.F., Thompson, R.K.R., Rattermann, M.J., 2008. Concept Learning in Animals. Comparative Cognition & Behavior Reviews 3, 13–45.

Supplementary Materials ARTICLE 2 – Domestic hens succeed at serial reversal learning and perceptual concept generalization using a new automated touchscreen device

Rachel Degrande[a], Fabien Cornilleau[a], Léa Lansade[a,] Plotine Jardat[a], Violaine Colson[b], Ludovic Calandreau[a]

[a] *CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC, F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France* [b] *INRAE, LPGP (Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons), Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes cedex, Ille-et-Vilaine, France*

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

Supplementary Table S1: Serial reversal learning, number of sessions to reach the criterion per stage. Outputs of the analysis of variance (ANOVA) for the number of sessions to reach the criterion (STC) per stage in the serial reversal learning task. The additive model got a better Akaike Information Criterion (AIC) score than the interaction model. A linear model lmer was directly called since calling a glmer gaussian model is deprecated.

Model implemented: lmer(data=d_rev, nb_sessions~stage+group+(1|individual))

Fixed variables	Sum Sq	MS	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Stage	115.85	38.62	3	19.49	4.63	0.01
Group	0.66	0.66	1	6.57	0.08	0.79
Random Effects	Variance	SD				
Individual	3.79	1.95				
Residuals	8.344	2.89				

Supplementary Table S2: Serial reversal learning, mean percentage of success for the first session per stage. Outputs of the analysis of variance (ANOVA) for the mean percentage of success per stage considering only the very first session, for each stage, in the short serial reversal learning task. The additive model got a better AIC score than the interaction model. A linear model lmer was directly called since calling a glmer gaussian model is deprecated.

Model implemented: lmer(data=first_dsc, percentage~stage+group+(1|individual))

Fixed variables	Sum Sq	MS	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Stage	282.68	94.23	3	26	3.98	0.02
Group	44.64	44.64	1	26	1.89	0.18
Random Effects	Variance	SD				
Individual	0	0				
Residuals	23.66	4.86				

Supplementary Table S3: Delayed matching-to-sample, effect of a colour or a side bias during the training stage. Outputs of the analysis of variance (ANOVA) for the effects of colour or side bias on the performance during the training stage, in the delayed matching-to-sample task. The interaction model got a better AIC score than the additive model. A linear model lmer was directly called since calling a glmer gaussian model is deprecated.

Model implemented: lmer(data=tr, percentage~side:colour+(1|individual))

Fixed variables	Sum Sq	MS	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Side:Colour	15569	2224.2	7	875	11.76	2.33e-14
Random Effects	Variance	SD				
Individual	32.46	5.70				
Residuals	189.16	13.75				

Supplementary Table S4: Delayed matching-to-sample, effect of a colour or a side bias during the generalisation test. Outputs of the analysis of variance (ANOVA) for the effects of colour or side bias on the performance during the generalisation test, in the delayed matching-to-sample task. The additive model got a better AIC score than the interaction model. A linear model lmer was directly called since calling a glmer gaussian model is deprecated.

Model implemented: lmer(data=te, percentage~side+colour+(1|individual))

Fixed variables	Sum Sq	MS	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Side	5768	5768.48	1	780	20.60	6.57e-06
Colour	104862	20972.4	5	780	74.88	<2.2e-16
Random Effects	Variance	SD				
Individual	26.15	5.11				
Residuals	280.09	16.74				

CHAPITRE 3 : Inférence transitive chez la poule domestique adulte dans une série arbitraire de six items

Inférence transitive chez la poule domestique adulte dans une série arbitraire de 6 items

Dans les chapitres précédents, nous avons montré que la poule domestique est capable d'inférences simples qui impliquent potentiellement des représentations mentales. D'autres types d'inférences, dites relationnelles, impliquent une représentation mentale plus sophistiquée comprenant la mémoire de différentes relations entre différentes informations. Ces inférences relationnelles regroupent les deux composantes à la base des capacités de raisonnement : la capacité d'inférence, et la capacité de mémoire relationnelle.

L'inférence transitive est une capacité d'inférence relationnelle qui est très utile dans le contexte social. Cette capacité permet par exemple d'inférer la relation entre deux individus de manière indirecte, en se basant sur les relations directes connues, et de se positionner dans la hiérarchie sociale relativement aux autres individus. Plusieurs paramètres ont permis d'émettre l'hypothèse d'une telle capacité chez la poule domestique dans le contexte social (Craig et al, 1978 ; Hogue et al, 1996). Finalement, une étude en conditions contrôlées chez le poussin suggère que l'espèce est effectivement capable d'inférence transitive (Daisley et al, 2010, 2021).

La tâche communément utilisée pour tester la capacité d'inférence transitive chez l'animal, qui a été utilisée dans l'étude de Daisley et al. chez le poussin, est la tâche des 5 items en série ordonnée (série d'items ABCDE). Cette tâche implique une situation non sociale et met en jeu des relations arbitraires entre les items. Dans cette tâche, l'animal apprend dans un premier temps les relations directes entre les paires d'items successifs, et est récompensé s'il choisit l'item prioritaire dans la paire (A>B, B>C, C>D, D>E ; par exemple : entre A et B, choisir A pour être récompensé). Le test d'inférence consiste à présenter à l'animal une paire d'items non successifs, n'ayant jamais été présentés ensemble auparavant, ici : la paire B-D. Si l'animal est capable d'inférence transitive, alors il utilisera les relations directes B>C et C>D qu'il aura mémorisé, et sera capable d'inférer que B>D, choisissant B dans la paire B-D. Cependant, cette tâche ne permet pas complètement d'exclure une résolution qui serait plutôt basée sur des valeurs de renforcement associatif.

L'objectif de ce troisième chapitre a donc été dans un premier temps de valider, puis de questionner de manière plus approfondie la capacité d'inférence transitive, cette fois chez la poule adulte. Pour consolider et pour approfondir les résultats obtenus chez le poussin, nous avons utilisé une variante plus complète de la tâche d'inférence qui est communément utilisée (ARTICLE 3).

Nous avons entrainé six poules sur une série de 6 items ordonnés (série d'items ABCDEF). Nous avons réalisé un entrainement hybride, combinant des sessions d'apprentissage des paires une à une, et des sessions mixées comprenant l'ensemble des paires apprises (A>B, B>C, C>D, D>E, E>F). Une fois l'apprentissage finalisé, trois types d'essais d'inférence ont pu être proposés : B-D, B-E et C-E (au lieu d'un seul dans la tâche des 5 items), ce qui permet d'établir une conclusion plus solide sur l'existence de la capacité d'inférence. Cette variante plus complète nous a aussi permis de comparer les performances pour un nombre plus important de paires (5 paires d'items successifs et 3 paires d'inférence). En effet, en complément des performances d'inférence en elles-mêmes, comparer les performances entre les paires permet d'établir des hypothèses plus solides sur les processus cognitifs sous-jacents lors de la résolution de la tâche relationnelle (processus associatif ou inférence). La performance des animaux a été mesurée avec le pourcentage de choix corrects par session pour les paires d'items successifs, le pourcentage de choix corrects global sur les essais d'inférence (sur les 12 premiers essais puis sur le total de 36 essais), et le pourcentage de choix corrects global pour chaque type d'essai d'inférence (12 essais au total, par type d'essai d'inférence).

Les deux tiers des individus ont été capables de mémoriser les relations de priorité entre les 5 paires d'items successifs. L'ensemble des individus qui ont réalisé le test d'inférence transitive, a montré une performance significativement supérieure au hasard pour les essais d'inférence. Finalement, l'analyse approfondie de nos résultats suggère que la performance de certains individus peut être expliquée par l'utilisation effective de représentations mentales relationnelles. Pour d'autres cependant, des explications cognitives alternatives basées sur des mécanismes associatifs permettent d'expliquer leur comportement de choix.

En conclusion, cette expérience a permis de montrer que la poule domestique est capable d'inférence transitive. En utilisant une variante plus complète de la tâche, nous avons pu apporter des éléments supplémentaires pour appuyer une résolution de cette tâche par inférence. Ce résultat suggère que la poule est capable d'utiliser des capacités d'inférence qui mettent en jeu des représentations mentales relationnelles, et donc une représentation mentale des relations entre différentes informations mémorisées. Toutefois nos résultats attirent l'attention sur la variabilité inter-individuelle de l'expression de cette capacité d'inférence relationnelle chez l'animal.

ARTICLE 3 – Transitive reasoning in the adult domestic hen in a six-term series task (in prep.)

Degrande R. [a], Amichaud O.[c], Piégu B. [a], Jardat P. [a], Ferreira V.H.B. [a], Colson V.[b], Lansade L. [a], Calandreau L.[a]

[a] CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France

[b] Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons, INRAE, Rennes, France

[c] Université de Rennes, France

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

Article in preparation.

Transitive reasoning in the adult domestic hen in a six-term series task

Degrande R. [a], Amichaud O.[c], Piégu B. [a], Jardat P. [a], Ferreira V.H.B. [a], Colson V.[b], Lansade L. [a], Calandreau L.[a]

[a] CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France

[b] Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons, INRAE, Rennes, France

[c] Université de Rennes, France

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

ABSTRACT

Transitive inference (TI) is a disjunctive syllogism that allows to infer a relationship between two components, indirectly, by knowing their respective direct relationship to a third component (if A>B and B>C then A>C). Few bird species have been tested for TI to date, which limits our knowledge of the phylogenetic spread of such reasoning ability. To our knowledge, there have been three studies investigating TI in a 5+ terms series task in birds before ours (in corvids: Bond et al. 2003; in pigeons: von Fersen et al. 1991; Daniels et al. 2014), with no studies in *Galloanserae* yet. Here, we tested TI in adult laying hens with the 6-terms series task, that allows to draw more solid conclusions about TI capacity through learning and testing performance. Six hens were trained to direct relationships in a sequence of six arbitrary items, varying in color and shape (A>B>C>D>E>F) in a hybrid training procedure. The birds were trained to always peck at the priority item among two adjacent ones (e.g., in the pair CD, peck at C). Then, 12 testing sessions were implemented, comprising 3 non-rewarded inference trials each: BD, BE, and CE. All subjects showed TI within 12 inference trials and were capable of TI whatever the relative distance between the items in the series. We found that TI performance was not impacted by the reinforcement ratios of the items; thus, making it harder to support a purely associative-based resolution of the task. Our results suggest that TI is based on the same cognitive processes in *Galloanserae* than in *Neoaves*, and that the cognitive strategy to solve the task might be driven mainly by individual parameters within species. These results contribute to a better understanding of transitive reasoning in birds.

KEYWORDS: transitive inference; relational memory; cognition; chicken; *Gallus gallus domesticus*

INTRODUCTION

Animals need some specific cognitive capacities to adapt to their living environment, depending on species-specific physical or social constraints. In large groups, the abilities to recognize the individuals and to position themselves in the hierarchy enable individuals to avoid potential injuries from predictable conflicts (Zuberbühler and Byrne 2006; Croney and Newberry 2007). In free-living conditions, hens form social groups from 20 to 30 individuals, that are organized in a strict linear hierarchy maintained through the pecking order (Craig 1978). Some of their socio-cognitive capacities have already been demonstrated, that serve them to navigate such complex social structure. For example, hens are able to recognize the individuals based on several individual features (Abeyesinghe et al. 2009), and to behave properly towards an unknown individual, depending on whether this individual won or lost the interaction with a known, more dominant individual (Hogue et al. 1996).

Among these capacities, transitive inference is the ability to infer the relationship between two individuals indirectly, by knowing their respective relationship with a third individual. This can be illustrated with the three individuals A, B and C: by knowing that A is the dominant over B, and B is the dominant over C, C must infer that A will be dominant over him. Transitive inference (TI) is thus particularly useful in the above-mentioned context of large hierarchical-group living. This complex ability requires a long-term memory about the relationships (relational memory) and the ability to use this knowledge to infer the indirect relationships.

The common task to test for TI in animals is the five-terms series task (Piaget 1928; Bryant and Trabasso 1971; McGonigle and Chalmers 1977). In this task, the individuals have to learn dyadic relationships between successive items in a five-term ordered sequence A > B > C > D > E (where the letters stand for the different items). That is, for example, when faced with the items A and B, individuals are reinforced when choosing A; when faced with B and C, they are reinforced when choosing B, etc. Then the individuals are tested on the unanticipated, nonadjacent pair BD.

Choosing B over D is interpreted as a demonstration of TI, as B and D are indirectly linked through their relationship with the third item C (learned relationships: B > C and C > D).

TI has been studied in chicks (Daisley et al. 2010, 2021) through the five-term series task. In these studies, the chicks showed a transitive response significantly better than chance when faced with the unanticipated, non-adjacent pair BD. However, the use of the five-terms series task has been questioned in the literature (for example: Allen 2006). In a five-terms series, B is directly linked to A, the most positive item in terms of probability of reinforcement, and D is directly linked to E, the most negative item. This configuration involves that B is associated with a more positive residual value, and D with a more negative residual value. Thus, it impedes discussions about the cognitive process at stake both during the relational learning and during TI, that is, either a relational representation of the ordinal series, or a more associative-based representation.

The main purpose of the present study was to train adult hens (*Gallus gallus domesticus*) in a six-term series task. A larger sequence allows to test TI with three nonadjacent and non-endpoint pairs (BD, BE and CE). This approach has already been used in pigeons to draw more solid conclusions about TI, by performing complementary analyses (von Fersen et al. 1991; Bond et al. 2003; Daniels et al. 2014).

We trained hens following a procedure adapted from the hybrid training procedure proposed by Daniels et al. (2014) in pigeons. We implemented a six-terms series of arbitrary items of different shape and colour. Pairs were trained successively (AB, BC, CD, DE and EF), and mixed sessions, containing each previously trained pair, were included at each step. Such hybrid training procedure gradually increasing complexity allows to maximize and equalize the performance for every pair trained and to avoid different delays between training each pair and test sessions (Vasconcelos 2008; Daniels et al. 2014). The 6-item series allowed us to test for three different inference trials: BD, BE and CE, which provides a more robust result for TI by making it harder to respond to, based solely on associative-based processes (Vasconcelos 2008; Bond et al. 2010).

We analyzed the learning performance, the TI performance and the choice latency for each adjacent pair (premise pairs) and for each nonadjacent pair (control and inference trials, respectively), at the group level, and at the individual level to measure eventual inter-individual variations. We put an emphasis on the learning accuracy between the premise pairs as it might give

some indication about the cognitive resolution of the TI task (Bond et al. 2010). Finally, we tested for alternative cues that could have driven the choice behaviour of individuals through the configuration of the sessions.

METHOD

ETHICS APPROVAL

This experimental procedure was approved by the Val de Loire Ethics Committee (approval n° CE19 – 2021-0211-1, CEEA VdL, France). Animal care and experimental treatments complied with the French and European guidelines for housing and care of animals used for scientific purposes (European Union Directives 2010/63/AU).

SUBJECTS AND HOUSING

Six adult laying hens (Isa Brown strain), aged 2 to 3 years old, were included in the procedure. The hens were maintained at the Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours, where the experiment took place (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, doi: 10.15454/1.5572326250887292E12). They had access to a wood-chip littered barn ($25m^2$) equipped with nesting boxes and perches, and had access to an outside enclosure (approx. $30m^2$) enriched with perches. Water was provided ad libitum, and food was delivered at will once the experiments of each testing day were completed. Birds were kept in a stable social group of 21 individuals on a 6am to 6pm daylight cycle. All experiments took place between 9am and 3pm and the running order of the individuals was counterbalanced each day.

STIMULI

Each individual was attributed a unique sequence of 6 items, composed of the same items in a different order. The items (4x4cm) were printed in the center of white cards (10x8cm). Each item had a different color (yellow, red, black, green, blue and pink) and a different shape (square, circle, cross, diamond, triangle, star) (**Figure 1**). The colors and the shapes were chosen in order

to maximize the difference between the items. With the same purpose, the blank rate and the structural information rate were not controlled. Each individual had a unique sequence order of these items, thus, for clarity, we will name the items depending on their sequence position: A, B, C, D, E and F.

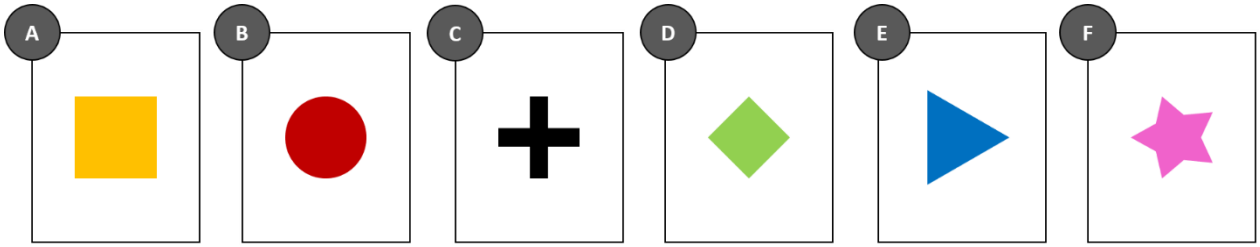


Figure 1. Example of the priority sequence of the items for one individual. The colors and shapes correspond to those that have been printed on the cards for the procedure. The priority order is from the item A to the item F.

APPARATUS AND GENERAL OPERATIVE

1. Apparatus

The apparatus consisted in a starting box and a separation between the box and the experimenter, both made in condensed wood. The starting box (69cm long x 55cm large x 80cm high) was closed with a wire-meshed door (**Figure 2a**). A separation with a one-way mirror, mounted on a wall, stood 20cm away from the starting box. This separation provided a 10cm high x 40cm large opening allowing the experimenter to present the cards to the hen without her being able to see the experimenter (**Figure 2b**). The pairs of cards were presented on a solid cardboard display (**Figure 2c**).

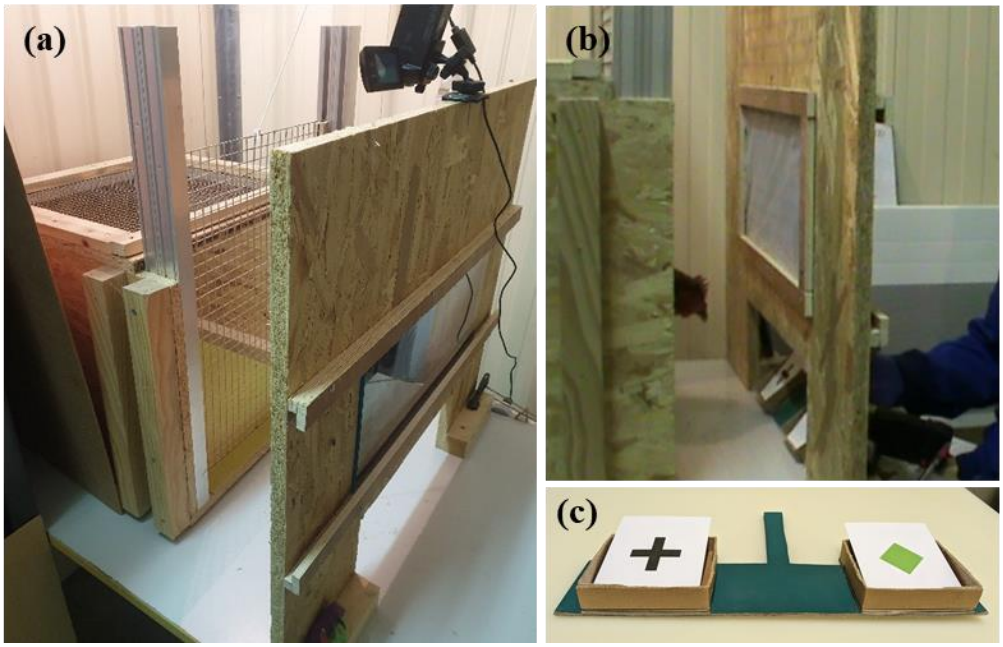


Figure 2. Apparatus, with the starting box and the separation (**a**). At each trial, the experimenter showed a pair of cards thanks to the display through the opening (**b**), and the hen had to choose one of the two items presented. Photograph (**c**): the cards were presented on the display. The films taken by the camera placed on the separation were used to measure the choice latencies when needed.

2. General operative

Before training, each individual was habituated individually to the new testing environment and accustomed to peck on a neutral card (black figure printed on a white card with the same dimensions as the test cards) to get mealworms. This habituation was implemented using a clicker-training procedure (see for example Feng et al. 2016).

After this procedure, the stimuli habituation and the training sessions started for each individual. During habituation, the experimenter randomly presented each item of the series, as a prior habituation, and each hen pecked directly on each item regardless of the shapes or the colors. Then, through the training sessions, the hens would learn to peck preferentially (i.e., to choose) on one item in the pair presented, i.e., the prior item among the two, to get the reward.

For each trial, the pair was prepared out of the sight of the individual. Then, the wire-meshed door was opened and the experimenter presented the pair on the display. A choice was considered when the hen pecked on one card. If she gave the incorrect answer, the display was immediately taken back and the hen was brought back in the box for a 10-second wait. Then, a

maximum of 3 correction trials was given with the exact same trial. If she gave the correct answer, the experimenter clicked and waited for a second peck on the same card to give her the reward (either for a successful standard trial or a correction trial: 3 mealworms). After each trial, the hen was brought back in the box and the inter-trial interval was of 15 to 20 seconds. If the hen did not respond within 2 minutes, the experimenter closed the door and waited 10 seconds before trying again. If the hen did not respond for a total of 3 minutes, she was considered unmotivated and the session was postponed.

Sessions could last from 20 to 45 minutes depending on the individual performance (number of correction trials needed) and depending on the number of trials in the session. Each individual had one session per day. For each training or testing session, the prior item for each pair was equally presented right and left among the trials (e.g., in the pair CD, the prior item is C), and a prior item was presented no more than two times in a row on the same side. A learning criterion was demanded at each training step: both in single-pair training and in mixed sessions (detailed below), the hen had to reach a minimum of 75% of success in 2 consecutive sessions with more than 50% of success for each side of presentation of the prior item for each pair. However, if an individual reached 90% successful trials or more for both sides within one session, then the learning criterion was considered to be reached. The learning criteria stood to avoid any potential side bias, i.e., systematically pecking on the left or on the right card, independently of the card. In case of a side bias, a maximum of 8 correction sessions were implemented, that were adapted to the bias and the strength of the bias on a case-by-case basis.

PROCEDURE

1. Training sessions

1.a. Single-pair training of the premise pairs

Each pair of adjacent items (i.e., premise pairs) was learned in the sequence order (e.g., AB, then BC, etc.). These training sessions had 20 trials, with an equal amount of left and right presentations of the prior item. We measured the number of sessions individuals needed to reach the learning criterion for each pair.

1.b. Mixed sessions

To ensure that hens were able to remember the correct choice for the items that were involved in two different situations (e.g., C is the prior item the hen had to peck on in CD but not in BC), mixed sessions, where all pairs previously learned were retrained, were added to our training schedule. These sessions were included after the training of BC, CD, DE and EF, respectively (**Figure 3**). This hybrid training procedure (successive pair training intermixed in mixed sessions) has been shown to lead to a faster significant performance for the premise pairs (Daniels et al. 2014). The number of presentations of each pair was equal in each session. For a consistency of the number of trials per pair per session, and considering the conditions of prior items presentations, we allocated a total number of trials per session accordingly. Mixed sessions after BC training sessions had a total of 20 trials; those after CD had 18 trials; those after DE had 32 trials; those after EF had 40 trials. We controlled afterwards that the number of presentations of each pair did not influence the performance in inference trials.

We measured the number of sessions the individuals needed to reach the learning criterion for each mixed step. For the last three mixed sessions (which included the 5 premise pairs), a baseline performance (percentage of success) and the response latency was measured for each premise pair.

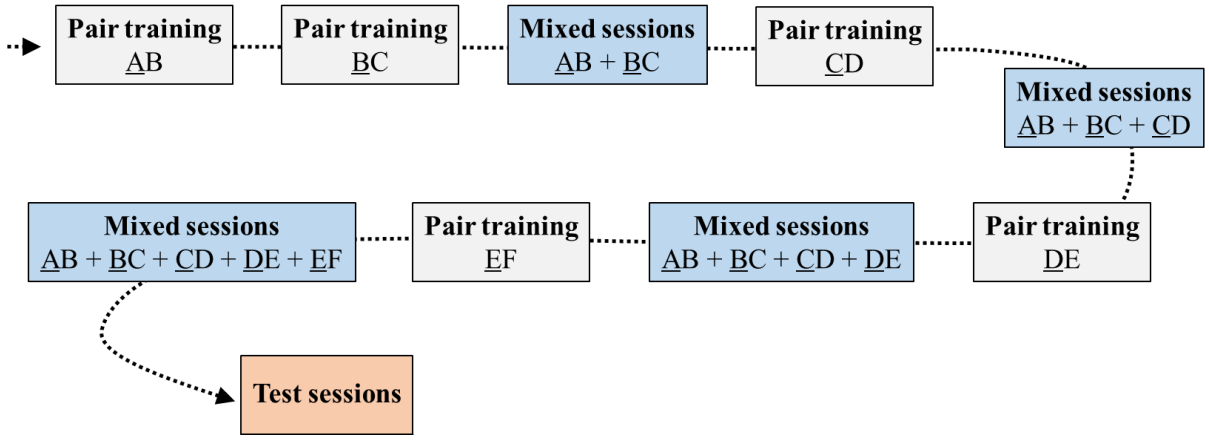


Figure 3. Following of the pair training of adjacent items and of the mixed sessions. Individuals had to pass a learning criterion at each step. The outlined items are the prior items in the pair.

2. Test sessions

Each individual had 12 test sessions with 46 trials each: 40 trials of adjacent pairs (8 trials per pair), 3 control trials and 3 inference trials. Control and inference trials were non-rewarded and with no correction trials.

Extremity items are not used in inference trials as they are either always reinforced (A) or never reinforced (E). Thus, nonadjacent pairs involving an extremity items (e.g., AC or CE) don't test for TI but allows to control for the basic understanding of associative values according to the reinforcement of each item during training (end-anchor effet, von Fersen et al. 1991). Control trials consisted in nonadjacent pairs with either the very first item A or the very last item F (AC, AD, AE, BF, CF or DF). These A and F control trials were pseudo-randomly distributed and equally presented among the 12 test sessions.

Inference trials were trials of nonadjacent items (but no extremity item) for which transitive inference was needed to give the correct response. The pairs involved items that were both equally reinforced (for example, in BD: B+C- and D+E-) and non-reinforced (for example, in BD: A+B- and C+D-) during the training. The six-term series enabled to test TI through three inference trials (BD, BE and CE). Each one of the possible inference trials was presented once per test session. The sides of presentation of the prior item for each possible inference trial, were pseudo-randomized and equalized within two sessions.

During the test sessions, the performance for the premise pairs was tracked. In case of a side- or an item-bias, we integrated optional correction sessions with, in main proportion, the difficult pair, and the two adjacent pairs, to ensure an equalized level of performance for every premise pair throughout test sessions. A maximum of two correction sessions was added each two test sessions.

We measured the number of successful trials for the premise pair trials, for control trials, and for inference trials. We measured the response latency for control trials and for inference trials.

STATISTICAL ANALYSIS

All statistical analyses were performed using R version 4.2.1 (R Core Team 2022). We considered p-values below 0.05 to be significant, and p-values below 0.1 as a statistical tendency, for all statistical analyses. Chance level was considered at 50% of success. A non-parametric approach was preferred due to the small sample size (6 to 4 individuals).

The response variables were either the number of sessions to criteria, or the percentage of success, or the response latency. The fixed variables were the side for the presentation of the prior item, the trial type, the pair and the number of the session. Anova permutational models were performed when several explanatory variables were to consider, with individuals as random effect (aovperm function, package *permuco*, (Frossard and Renaud 2021); np=10000, type=permutation). Symmetry tests or one-way permutational tests were run to analyze the effect of a fixed variable with more than 2 modalities on the response, when the data were paired or not, respectively (package *coin*, Hothorn et al. 2006; two-tailed comparisons, np=10000). Pairwise permutation t-tests were run for Posthoc analyses to detail the comparison between more than two modalities (pairwise.perm.t.test function, package *RVAideMemoire*, Hervé 2022; np=10000, Holm correction). Two-tailed Wilcoxon rank-sum tests were used to assess the statistical significance of a comparison against the chance level, with Holm correction when appropriate (manual correction). Two-tailed exact binomial tests were used to test the statistical significance of individual performances (binom.test function). Homogeneity of variances was assessed with Levene tests before model fitting and before running multiple comparison analyses. Graphics were performed with the package ggplot2 (Wickham et al. 2019).

For statistical analyses including less than 10 responses, the results are presented as the median and the first and third quartiles (MED [Q1:Q3]). For other statistical analyses, the results are presented as the mean and the standard deviation (MEAN +/- SD).

Supplementary analyses were implemented to control for some eventual response biases because of the sessions' configuration. These analyses are detailed in *Supplementary Materials* (**Supplementary Material S2**).

RESULTS

TRAINING SESSIONS

The details of the number of sessions to reach the learning criterion at each step for each individual are presented in *Supplementary Materials*, **Supplementary Table S1**.

Single-pair training of the premise pairs (i.e., pairs of successive items). At the group level, the mean number of sessions needed to reach the learning criteria did not differ between the different pairs (variance homogeneity, one-way permutation test, chi2=4.5469, df=4, p=0.337; global median number of sessions=3 [3:4] sessions to reach the criterion).

Mixed sessions. At the group level, the mean number of sessions needed to reach the learning criterion was significantly different depending on the number of pairs included in the session (no variance homogeneity, one-way permutation test, chi2=12.203, df=3, p=0.007). More precisely, the learning speed was higher in the mixed sessions including pairs [AB to BC] compared to other stages of mixed sessions (significant with pairs [AB to CD]: p=0.046; statistical tendency with [AB to DE]: p=0.082 and with [AB to EF]: p=0.074; pairwise permutation t-test).

Baseline performance for the premise pairs. Four out of six individuals successfully finished the training by reaching the learning criteria (*Supplementary Materials*, **Figure S1**). The two others remained stuck at a previous learning stage and were not included in the following analyses. In the last 3 mixed sessions, the mean performance for the premise pairs was of 80.42 +/- 17.88% of success, which is higher than chance level (two-tailed Wilcoxon rank-sum test, V= 1526.5, p<0.001; *Supplementary Materials*, **Figure S2**). We used a permutational anova model analysis to estimate the effect of the pair presented and of the side of the prior item, on the percentage of success. We found an effect of the side (F=8.69, p=0.011), with a global side bias for left over right (mean performance when prior item on the left = 85.69 +/- 19.29%; on the right = 74.81 +/- 25.59%) that was not different between the pairs (F=1.464, p=0.260). Moreover, we found an effect of the pair presented on the performance (F=3.343, p=0.038; **Figure 4**). A multiple pairwise analysis revealed significant performance differences between pairs AB and DE (p=0.035), CD and EF (p=0.007) and DE and EF (p=0.002) and a statistical tendency for the difference between pairs BC and EF (p=0.053; pairwise permutation t-test). The performance for the premise pairs at the end of training for each individual is detailed in **Figure 5**.

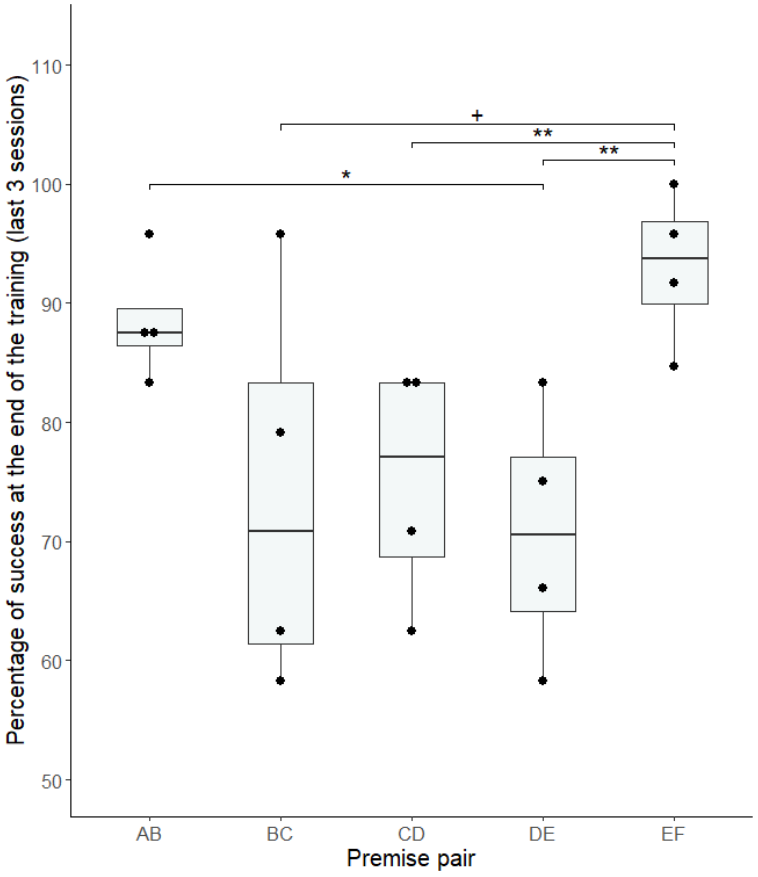


Figure 4. Percentage of success at the group level for each premise pair at the end of the training (3 last mixed sessions – 8 trials per pair per session). *: $p<0.05$; **: $p<0.01$; +: $p<0.1$.

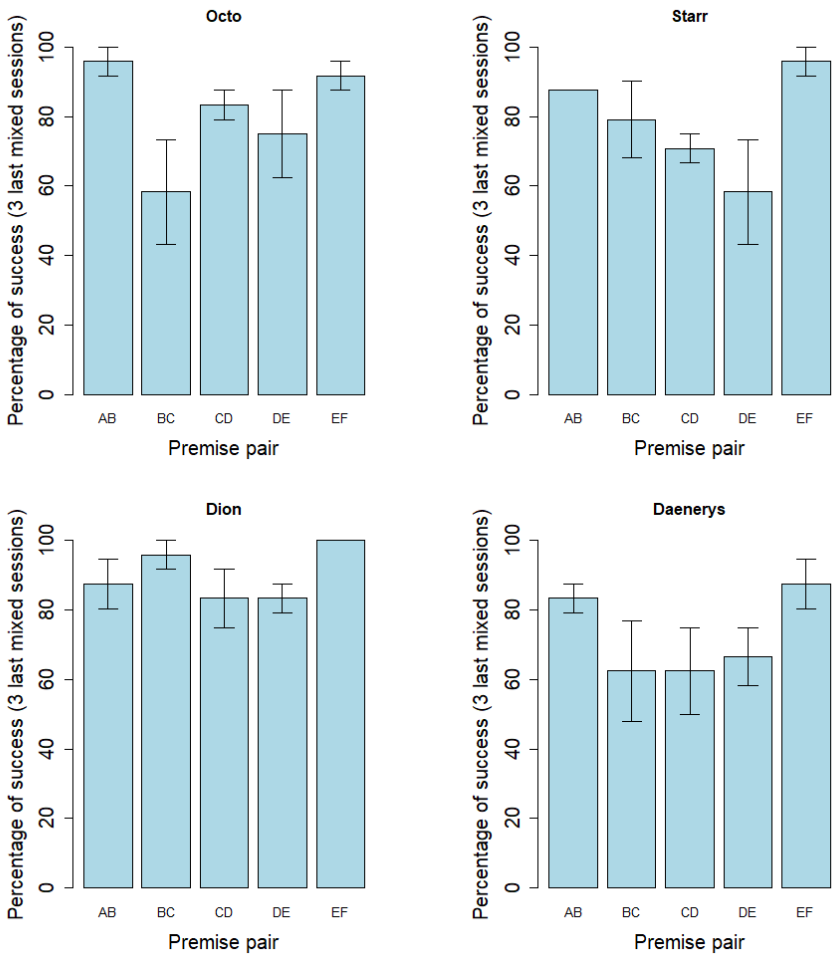


Figure 5. Percentage of success at the individual level for each premise pair at the end of the training (3 last mixed sessions), for the four individuals that passed the learning criteria. At the individual level, there were no significant difference in the performance of the premise pairs.

Response latency for the premise pairs in the 3 last mixed sessions. The mean response latency for the premise pairs was of 3.097 +/-3.335 seconds. We found no difference of response latency between the premise pairs (one-way permutation test, variance homogeneity; chi2=4.9606, df=4, p=0.291). At the individual level, there was a significant difference in the response latency between the pairs for two individuals with a slower response latency for DE and EF (for Dion: between AB and DE: p=0.020; between BC and DE: p=0.014; between AB and EF: p=0.048; between BC and EF: p=0.048; for Daenerys: between AB and EF, p=0.018; pairwise permutation t-test). The response latency for each premise pairs at the end of the training for each individual is detailed in **Figure 6**.

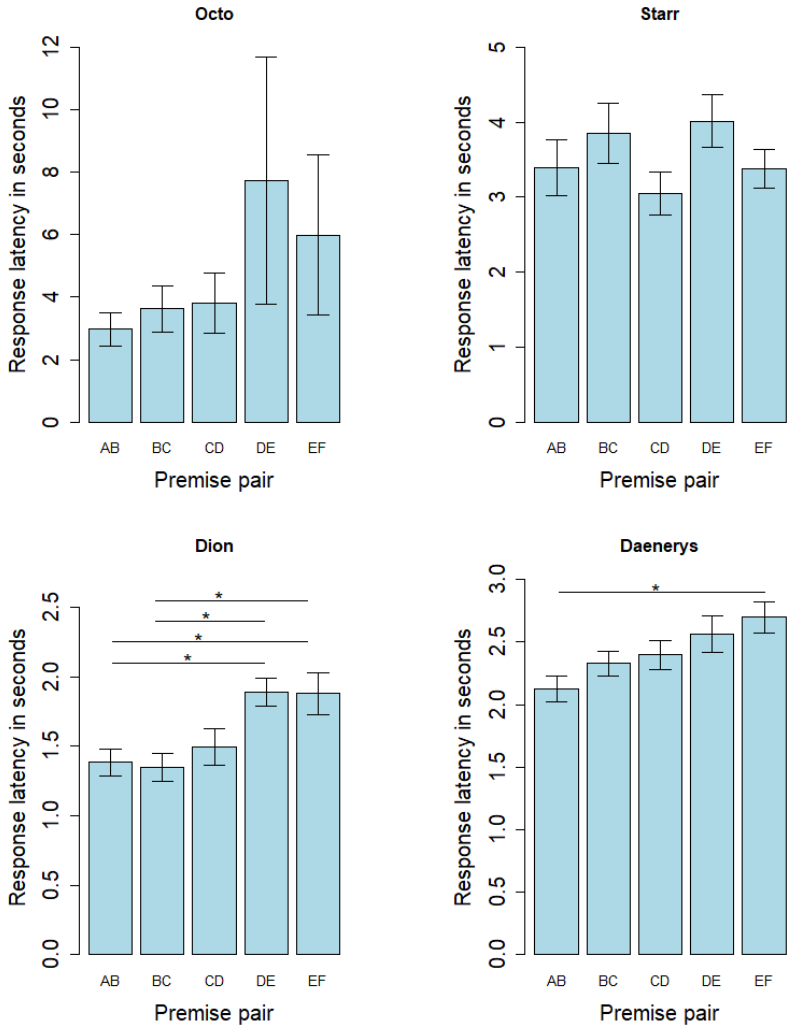


Figure 6. Response latency in seconds for each premise pair for each individual, at the end of the training (3 last mixed sessions). *: $p<0.05$ (pairwise permutation t-test).

TEST SESSIONS

Four individuals successfully finished the training and were tested for transitive inference. The test sessions had 40 premise trials, 3 inference trials (BD, BE and CE) and 3 control trials per session. Each individual had 12 test sessions. The performance in control trials validated the basic understanding of the associative rule of the (non-)reinforced extremity items, as every hen performed better than chance level (total of 36 control trials; group median performance = 98.61 [95.14:100] %; binomial tests, $p<0.05$; performance for A- trials = 97.22 [94.44:100] %; for F- trials = 100 [95.83:100] %).

TI performance. Each hen performed better than the chance level (total in 36 inference trials; 80.56% for Octo, 83.33% for Starr, 94.44% for Dion and 72.22% for Daenerys; binomial tests, $p<0.05$). The median performance at the group level is of 81.94%. Starr, Dion and Daenerys were successful in their very first inference trial. Within the 12 first inference trials, Dion and Daenerys performed significantly better than the chance level (12/12 and 10/12, respectively; binomial tests, $p<0.05$; 7/12 for Octo and Starr). We found no side bias for test trials (anova permutation model analysis; $F=1.19$, $p=0.3144$) either for control or inference trials (no interaction; $F=0.629$, $p=0.4325$).

Comparison of the different inference trials. At the group level, we found a statistical tendency for the difference in the performance between the 3 trial types at the group level with a higher performance for BE than the two others (variance homogeneity, symmetry test, maxT=2.250, $p=0.06312$; median performance for BE= 100 [97.9:100] %; for BD= 83.30 [70.83:91.60] %; for CE= 66 [64.08:70.47] %). At the individual level, each hen performed better than 50% of success for each trial type (BD, BE and CE). Every individual performed significantly better than chance level when tested with BE, two individuals performed significantly better than chance level when tested with BD, and one individual when tested with CE (statistical significance for more than 10 successful trials among 12 for each inference trial possibility; two-tailed binomial test, $p<0.05$; **Figure 7**).

Response latency. We found a significant difference in the response latency between premise pairs, control trials and inference trials (One-way permutation test, $chi2=7.553$, $df=2$, $p=0.023$) with a significant difference between premise pairs and control trials (pairwise permutation t-test, $p<0.001$; mean response latency for premises pairs trials=3.0965 +/-3.33 seconds, for control trials=2.043 +/-1.106 seconds, for inference trials=2.519 +/- 2.189 seconds). We found no significant difference in the response latency between the different pairs presented in control and in inference trials (homogeneity of variances, One-way permutation test, $chi2=7.89$, $df=8$, $p=0.444$). In inference trials, the mean response latency for BD trials was of 2.271 +/- 1.201 seconds; for BE trials = 2.308 +/- 1.207 seconds; and for CE trials = 2.933 +/- 3.438 seconds.

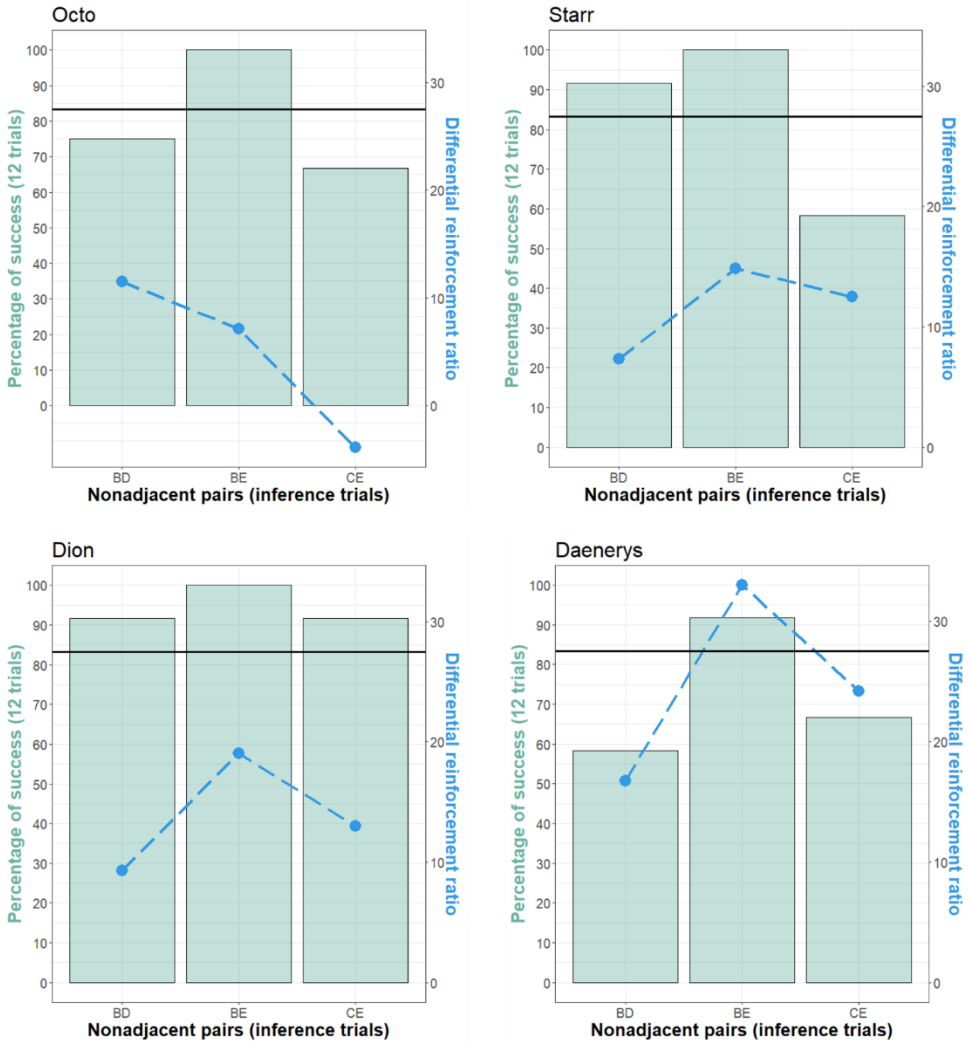


Figure 7. Detailed performance for each type of inference trial for each individual. Left y-axis: percentage of success in 12 inference trials. Right y-axis: differential ratio of reinforcement in percentage (see *Supplementary Materials*). For example, the higher D_{BD} is, the more B has been reinforced in comparison of D. The performance to reach to be significantly higher than the chance level is 83,33% (10 trials out of 12) which is visualized with the black horizontal line.

CONTROL FOR CONFOUNDING FACTORS ON CHOICE BEHAVIOUR AND TI PERFORMANCE

We analyzed whether the hens could have relied on other cues to be successful in test trials. These analyses are detailed in the *Supplementary Materials*. The results show that the reinforcement ratios of the items and the configuration of the test sessions could not have allowed

hens to perform higher than the chance level in test trials, as (1) neither the reinforcement history nor the reinforcement ratio of the items resulting from the training stage influenced the performance in test trials (2) the configuration of the previous pair trial influenced the choice behaviour in the following test trial, (3) hens did not use the rule of a maximum number of trials with the prior item on the same side, to perform better than the chance level in test trials, and (4) the individuals did not have a systematic left-right response scheme that would have enabled them to perform better than chance in inference trials, excepted for Daenerys, for whom 22.22% of her performance in inference trials can be explained by the repetition of a particular scheme (Left-Right-Left-Left).

Interestingly, the fact that test trials were not rewarded might have affected the performance of the hens in premise pairs during test sessions. A permutation anova analysis showed that the choice to peck at an item in a premise pair significantly increased when the individual had pecked on this item in the previous non-rewarded test trial (control or inference trial) but only if it was presented on the other side (anova permutation model analysis; interaction: $F=7.108$, $p=0.0078$). In parallel, whether hens gave the correct (C_T) or the incorrect (I_T) response at test trials did not significantly impact their performance (correct C_H or incorrect I_H) at the next premise pair trial which presented one of the same items (two-tailed Wilcoxon tests with Holm correction; mean occurrence of $I_TI_H=0$, I_TC_H =10 +/- 4.97, C_TI_H =0, C_TC_H =42.5 +/- 9.85).

DISCUSSION

Our results show that the hens were capable of transitive inference through the 6-term series task. We found an inter-individual variability in the resolution of the task, and notably, the performance of one hen suggest a resolution of the task through a mental representation of the series. The TI performance of the hens was impacted neither by the reinforcement ratios of the items, nor the configuration of the sessions; thus, making it harder to support a purely associative-based resolution of the task (except for Daenerys). Overall, the present study brings more information about the way chickens can learn and solve a relational task. Unlike other studies that exist in *Galloanserae* (in chicks: Daisley et al. 2010, 2021; in geese: Weiß et al. 2010), the implementation of a six-terms series allowed us to further analyze the performance for the premise pairs and the performance for the different inference trials, that we detail below.

LEARNING PERFORMANCE

Overall, the hens needed a mean of 51.25 +/- 13.43 sessions to complete the training stage. They ended the training of the premise pairs of the six-term series faster than did the graylag geese for a 5-terms series (mean of 83.4 +/-17.1 sessions; Weiss et al. 2010) with a similar hybrid training procedure. Two main reasons might explain this difference. Firstly, the learning criteria may have been more demanding in Weiss et al.'s study. Secondly, our hens were tested in a controlled environment without further diversions, which was not the case for the tested graylag geese.

As in graylag geese (Weiß et al. 2010) and in pigeons (Clement and Zentall 2003), our hens learned the first two premise pairs at a similar speed (*Supplementary material*, Figure S1). However, unlike the latter authors, we will not hypothesize a tendency to naturally choose a familiar stimulus over a novel one. At the start of the training sessions for each premise pair (5 to 10 first trials), we observed that the hens tended to apply the rule previously learned, that is, they tended to first avoid the item they had not to peck at for the previous pair (e.g., don't peck at B in BC because that was the item to not peck at in AB). A difficulty to step to a new pair has already been found in other species (Treichler and Van Tilburg 1996 in macaques; Bond et al. 2003 in corvids). As a consequence, we would rather hypothesize that, first, hens tended to apply a previous rule when facing new situation, which could be referenced as rule generalization, and then, that the learning speed of the new pair could rather be attributed to a high behavioural flexibility to learn the new rule (see Degrande et al. 2022).

The comparison of the performance of the premise pairs has been shown to bring information about the cognitive process that could be at stake in the n-term series task (Bond et al. 2010). When comparing the performance between the premise pairs at the end of the training, each hen showed a better performance for AB and EF compared to the other pairs. This result is called the end-anchor effect and is referenced as a serial position effect that implies a better performance when the pair includes an extremity item (here, A or F; Allen 2006). This effect can be explained through the strong conditioning (positive and negative, respectively) that comes with the very first item of the series, that is always reinforced, and the very last, that is never reinforced.

Concerning the response latency, two out of four individuals showed a choice speed that was dependent on the serial position of the pairs, with a slower response for the pairs at a longer distance from A. Some authors argue that this effect suggest a mental representation of the ordinal series (Terrace 2005): the item A being the reference point of the spatial representation of the series, the response latency for the premise pairs increases with the distance from A. This result was significant for Daenerys (AB < EF) and for Dion (AB < DE and EF, and BC < DE and EF). However, the first-item effect is an associative effect that can account for this response latency scheme on the premise pairs (von Fersen et al. 1991). Another hypothesis is that a higher number of presentations of the pairs during training might generate a faster response latency. Thus, the response latency could better reflect the details of the premise pairs differences, rather than the performance itself; this hypothesis needs to be further investigated as the result is not significant at the group level in our study.

At the individual level, two out of our six individuals did not manage to end the training stage, by not being able to mix the first two premise pairs (Elizabeth) or not being able to mix the five premise pairs together (Savana). The fact that some individuals never pass the learning criteria has been found in other species (e.g., in pigeons: von Fersen et al. 1991). The n-term task, that is commonly used for TI testing, involves some individual parameters that are prerequisites to the task and that can impact strongly the performance, independent of the ability to perform TI. Independently of inferential and relational memory abilities, this task requires a long-term memory, a retrieval capacity, a good behavioural flexibility, and the ability to apply a different rule for the same item depending on the context of presentation (i.e., depending on the pair). Personality and social structure issues have been shown to impact these parameters in birds (Fortin et al. 2018; see for example in chicks: Daisley et al. 2021; in geese: Weiss et al. 2010). This observation calls for precautions when testing for TI in animals with the common n-term series task.

Finally, we found a significant side bias for left over right in the last mixed sessions of the relational training. In the same way, Daisley et al. (2010) found that chicks that could use their left eye only had a better TI performance in comparison to chicks that could use their right eye only. As the bird's visual pathway have been shown to be contralateral (Deng and Rogers 1998), the authors conclude that the right hemisphere may be more implicated in TI, which is consistent with

a development of TI capacities through relational representations in mammals (see for example Dusek and Eichenbaum 1997). However, we did not find a significant side bias for the TI performance, which could mean that the cognitive process implied in relational learning is different than the one implied in relational retrieval in birds.

TRANSITIVE INFERENCE PERFORMANCE

The hens showed transitive inference in the 6-term series task. Each hen performed significantly better than chance in 36 inference trials (non-rewarded test trials), and two hens did it in 12 trials. Notably, one individual (Dion) performed significantly better than chance level for the three different trials (BD, BE and CE). Further analyses showed that the hens could not have used some alternative strategy than transitive inference to perform better than chance in inference trials, as we controlled for a strategy based on the reinforcement ratio of the items and for a performance based on the configuration of the sessions (see *Supplementary Materials*). TI performance was not dependent on the reinforcement ratio of the items, which is an argument against an associative-based response. Our hens performed better than the chicks in Daisley et al. (2010; series ABCDE with 70 +/-5.88 % in 20 trials, compared to 81.94 [78.47:86.11] % in 36 trials or 75 [58.33:100] % in 12 trials in the present study). The reason might be that the chicks had a different learning procedure for the premise pairs (sequential learning without mixed sessions) which has been discussed as less optimal (Daniels et al. 2014).

The 6-term series enabled to study further the cognitive resolution of the task through the three inference trials. The hens performed better in inference trials with more distant items, i.e., in the nonadjacent pair BE (performance significantly better than chance for the four hens), compared to pairs BD and CE (sign. for two hens and for one hen, respectively). This performance related to the distance between two items is referred to as the symbolic distance effect (Moyers et al. 2018). It has been found in other species as pigeons (von Fersen et al. 1991; Daniels et al. 2014), corvids (Bond et al. 2003) or even in humans (for example: Bryant and Trabasso 1971) and is consistent with linear models of TI as a prediction of a serial position effect (von Fersen et al. 1991; Daniels et al. 2014). However, the premise pairs were trained in a temporal order that was consistent with their ordinal rank, thus, we cannot state from our results whether the hens mentally organized the

items of the series along a linear representation (Couvillon and Bitterman 1992; MacLean et al. 2008). This symbolic distance effect is also explainable by the Value Transfer Theory (VTT) from von Fersen et al. (1991) or derived associative-based models (see for example Zentall et al. 1996; discussed in: Allen 2006; Vasconcelos 2008; Guez and Audley 2013). In these models, each item is being transferred a partial associative value from its adjacent items in the series, depending on the reward contingency that occurs in the pairs presented. This way, A transfers its positive value along the adjacent items, and F transfers its non-rewarding, negative value along its adjacent items. This transfer mechanism could thus make it easier to respond to BE through associative values than BD or CE.

According to the symbolic distance between the items, the performance for the nonadjacent pairs BD and CE should have been similar. However, we found that the performance for BD was better than the one for CE for two out of four individuals (not significant). The decreasing TI performance from BE to BD to CE has also been found in pigeons in Daniels et al. (2014) at the group level. The associative model proposed by Bond et al. (2003) predicts a better accuracy for BD than CE; at the individual level, the performance of Octo matches this model well. It is possible that the worse performance in CE is related to a recency effect for the learning of the pair EF (with E rewarded), which hypothesis must be validated through further studies.

Focusing on the performance of each individual separately, we show that the hens might have used different cognitive strategies to solve the TI task. At one extreme, Dion probably solved the task through a relational representation of the series: she showed a high performance for the premise pairs and an almost perfect performance for the three different inference trials. Her performance highlights the relevance of studying the response latency to observe potential response differences between the pairs at a high level of performance. At the other extreme, Daenerys used a more associative strategy, as her performance could be predicted by the values of the differential ratio of reinforcement at the end of her training. Her learning performances and her inference performances match an associative model including a transfer of associative values through the items. More broadly, such relational learning might be multiply encoded and simultaneous cognitive- (through a relational representation) or associative- strategies (through associative-based models) could be used in the TI task, as designed in most experiments (Jacobs 2006; Lazareva and Wasserman 2006; Bond et al. 2010).

Test trials were not rewarded in our study and the hens remained constant in their TI performance through the sessions, which is conflicting with the hypothesis of Daisley et al. (2010) that assumed that the lack of feedback in TI trials could produce an additional learning. However, we found that the lack of feedback in test trials might have an impact on the choice behaviour of hens in following premise pairs trials, when it included one of the items contained in the previous test trials. It might be interesting to question further the effect of non-rewarded test trials in birds on the baseline performance of the premise pairs, as the majority of the studies in TI imply non-rewarded test trials (for example: von Fersen et al. 1991; Greene et al. 2001; Lazareva and Wasserman 2006; Aust et al. 2008; Avarguès-Weber et al. 2010; Weiß et al. 2010; Daisley et al. 2010, 2021; Mikolasch et al. 2013; Werchan and Gómez 2013; Galizio et al. 2017, but see other methodologies for example in Lazareva et al. 2020; Zentall et al. 2019; Camarena et al. 2018).

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

To our knowledge, this is the first attempt to further study transitive inference and the underlying process of TI in the domestic chicken, and more generally, in *Galloanserae*. Our results confirm that adult chickens are capable of transitive inference, and support that their transitive responding cannot be explained just in terms of an associative-based model. Moreover, we found that some hens might be able to solve the transitive task through a mental representation of the series. We suggest that different resolution processes might be at stake depending on the individual. Since our results resemble those found in *Neoaves* (pigeons and corvids), our hypothesis is that TI is based on the same cognitive processes in both phylogenetic groups, and that the cognitive strategy to solve the transitive task might be driven mainly by individual parameters within species. Our study brings additional information about the cognitive capacities in chicken, which might be more complex than what is often assumed in the collective mind.

ETHICS APPROVAL

This experimental procedure was approved by the Val de Loire Ethics Committee (approval n° CE19 – 2021-0211-1, CEEA VdL, France). Animal care and experimental treatments complied with the French and European guidelines for housing and care of animals used for scientific purposes (European Union Directives 2010/63/AU).

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Supplementary analyses are detailed in the *Supplementary Materials.*

DATA AND MODEL AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the study findings are available from the authors upon request. Private URL for the submission process: https://entrepot.recherche.data.gouv.fr/privateurl.xhtml?token=2c5e2dc6-e372-4866-b6ec-8100e70ae6d4

AUTHORS ORCIDs

Rachel Degrande: https://orcid.org/0000-0003-4976-1073
Ludovic Calandreau: https://orcid.org/0000-0002-7535-5733
Léa Lansade: https://orcid.org/0000-0002-4185-9714
Plotine Jardat: https://orcid.org/0000-0003-0374-5588
Vitor Hugo Bessa Ferreira: https://orcid.org/0000-0001-7752-2382
Océane Amichaud: https://orcid.org/0009-0006-8788-5770
Violaine Colson: https://orcid.org/0000-0003-0934-7935
Benoît Piégu: https://orcid.org/0000-0003-4384-1726

AUTHORS CONTRIBUTION

Rachel Degrande, Fabien Cornilleau, Ludovic Calandreau, Léa Lansade and Océane Amichaud contributed to the study design. The habituation and the first training stages of the hens with clicker training were performed by Océane Amichaud. Material preparation, data collection and analysis were performed by Rachel Degrande. The first draft of the manuscript was written by Rachel Degrande and all authors commented on previous versions of the manuscript. Benoit Piegu worked on the program and model corresponding to the last control analysis presented in *Supplementary Materials*, i.e., whether the individuals could use a scheme of left/right following to perform better than chance in inference trials. Ludovic Calandreau supervised the research. All authors read and approved the final manuscript.

DECLARATION OF INTEREST

The authors have no conflict of interest to disclose.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors acknowledge the experimental unit Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours (UE PEAT, INRAE, 2018. Experimental Poultry Facility, DOI: 10.15454/1.5572326250887292E12) where hens were maintained and where the experiments took place.

FINANCIAL SUPPORT STATEMENT

This research received the funding support of the PHASE research Department (INRAE) and a PhD fellowship INRAE-Région Centre Val de Loire (France).

REFERENCES

Abeyesinghe SM, McLeman MA, Owen RC, et al. (2009) Investigating social discrimination of group members by laying hens. Behav Processes 81:1–13. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.11.017

Allen C (2006) Transitive inference in animals: Reasoning or conditioned associations? In: Hurley S, Nudds M (eds) Rational Animals? Oxford University Press, pp 175–186

Aust U, Range F, Steurer M, Huber L (2008) Inferential reasoning by exclusion in pigeons, dogs, and humans. Anim Cogn 11:587–597. https://doi.org/10.1007/s10071-008-0149-0

Avarguès-Weber A, Portelli G, Benard J, et al. (2010) Configural processing enables discrimination and categorization of face-like stimuli in honeybees. Journal of Experimental Biology 213:593–601. https://doi.org/10.1242/jeb.039263

Bond AB, Kamil AC, Balda RP (2003) Social complexity and transitive inference in corvids. Animal Behaviour 65:479–487. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2101

Bond AB, Wei CA, Kamil AC (2010) Cognitive representation in transitive inference: A comparison of four corvid species. Behavioural Processes 85:283–292. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.08.003

Bryant PE, Trabasso T (1971) Transitive inferences and memory in young children. Nature 232:456–458. https://doi.org/10.1038/232456a0

Camarena HO, García-Leal O, Burgos JE, et al. (2018) Transitive Inference Remains Despite Overtraining on Premise Pair C+D-. Front Psychol 9:1791. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01791

Clement TS, Zentall TR (2003) Choice based on exclusion in pigeons. Psychonomic Bulletin & Review 10:959–964. https://doi.org/10.3758/BF03196558

Couvillon PA, Bitterman ME (1992) A conventional conditioning analysis of "transitive inference" in pigeons. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 18:308–310. https://doi.org/10.1037/0097-7403.18.3.308

Craig JV (1978) Aggressive Behavior of Chickens: Some Effects of Social and Physical Environments. Technical Report. Scribd

Croney CC, Newberry RC (2007) Group size and cognitive processes. Applied Animal Behaviour Science 103:215–228. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.023

Daisley JN, Vallortigara G, Regolin L (2010) Logic in an asymmetrical (social) brain: Transitive inference in the young domestic chick. Social Neuroscience 5:309–319. https://doi.org/10.1080/17470910903529795

Daisley JN, Vallortigara G, Regolin L (2021) Low-rank Gallus gallus domesticus chicks are better at transitive inference reasoning. Commun Biol 4:1344. https://doi.org/10.1038/s42003-021-02855-y

Daniels CW, Laude JR, Zentall TR (2014) Six-term transitive inference with pigeons: Successive-pair training followed by mixed-pair training: SIX-TERM TRANSITIVE INFERENCE WITH PIGEONS. Journal of the Experimental Analysis of Behavior 101:26–37. https://doi.org/10.1002/jeab.65

Degrande R, Cornilleau F, Jardat P, et al. (in prep.) Apply the optimal search strategy: Adult domestic hens learrned to infer by exclusion in the sloped-tubes task

639 Degrande R, Cornilleau F, Lansade L, et al. (2022) Domestic hens succeed at serial reversal
640 learning and perceptual concept generalisation using a new automated touchscreen device.
641 Animal 16:16(8), 100607. https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100607

642 Deng C, Rogers LJ (1998) Bilaterally projecting neurons in the two visual pathways of chicks.
643 Brain Research 794:281–290. https://doi.org/10.1016/S0006-8993(98)00237-6

644 Dusek JA, Eichenbaum H (1997) The hippocampus and memory for orderly stimulus relations.
645 Proc Natl Acad Sci USA 94:7109–7114. https://doi.org/10.1073/pnas.94.13.7109

646 Feng LC, Howell TJ, Bennett PC (2016) How clicker training works: Comparing Reinforcing,
647 Marking, and Bridging Hypotheses. Appl Anim Behav Sci 181:34–40.
648 https://doi.org/10.1016/j.applanim.2016.05.012

649 Fortin M, Valenchon M, Lévy F, et al. (2018) Emotional state and personality influence cognitive
650 flexibility in horses (Equus caballus). Journal of Comparative Psychology 132:130–140.
651 https://doi.org/10.1037/com0000091

652 Frossard J, Renaud O (2021) "Permutation Tests for Regression, ANOVA, and Comparison of
653 Signals: The permuco Package." Journal of Statistical Software 99:1–32.
654 https://doi.org/10.18637/jss.v099.i15

655 Galizio A, Doughty AH, Williams DC, Saunders KJ (2017) Understanding behavior under
656 nonverbal transitive-inference procedures: Stimulus-control-topography analyses. Behavioural
657 Processes 140:202–215. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.05.010

658 Greene AJ, Spellman BA, Levy WB, et al. (2001) Relational learning with and without
659 awareness: Transitive inference using nonverbal stimuli in humans. Memory & Cognition
660 29:893–902. https://doi.org/10.3758/BF03196418

661 Guez D, Audley C (2013) Transitive or Not: A Critical Appraisal of Transitive Inference in
662 Animals. Ethology 119:703–726. https://doi.org/10.1111/eth.12124

663 Hervé M (2022) RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics. R package
664 version 0.9-81-2

Hogue M-E, Beaugrand JP, Laguë PC (1996) Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. Behavioural Processes 38:241–252. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(96)00035-6

Hothorn T, Hornik K, van de Wiel M, Zeileis A (2006) "A Lego system for conditional inference." The American Statistician 60:257–263. https://doi.org/10.1198/000313006X118430

Jacobs L (2006) From Movement to Transitivity: The Role of Hippocampal Parallel Maps in Configural Learning

Lazareva OF, Paxton Gazes R, Elkins Z, Hampton R (2020) Associative models fail to characterize transitive inference performance in rhesus monkeys (Macaca mulatta). Learn Behav 48:135–148. https://doi.org/10.3758/s13420-020-00417-6

Lazareva OF, Wasserman EA (2006) Effect of stimulus orderability and reinforcement history on transitive responding in pigeons. Behavioural Processes 72:161–172. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.01.008

MacLean EL, Merritt DJ, Brannon EM (2008) Social complexity predicts transitive reasoning in prosimian primates. Animal Behaviour 76:479–486. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.01.025

McGonigle BO, Chalmers M (1977) Are monkeys logical? Nature 267:694–696

Mikolasch S, Kotrschal K, Schloegl C (2013) Transitive inference in jackdaws (Corvus monedula). Behavioural Processes 92:113–117. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.10.017

Moyers SC, Adelman JS, Farine DR, et al. (2018) Exploratory behavior is linked to stress physiology and social network centrality in free-living house finches (Haemorhous mexicanus). Hormones and Behavior 102:105–113. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2018.05.005

Piaget J (1928) Judgment and reasoning in the child. Harcourt, Brace, Oxford, England

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical Computing.

Terrace HS (2005) The simultaneous chain: a new approach to serial learning. Trends in Cognitive Sciences 9:202–210. https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.02.003

Treichler FR, Van Tilburg D (1996) Concurrent conditional discrimination tests of transitive inference by macaque monkeys: List linking. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 22:105–117. https://doi.org/10.1037/0097-7403.22.1.105

Vasconcelos M (2008) Transitive inference in non-human animals: An empirical and theoretical analysis. Behavioural Processes 78:313–334. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.02.017

von Fersen L, Wynne CD, Delius JD, Staddon JE (1991) Transitive inference formation in pigeons. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 17:334–341. https://doi.org/10.1037/0097-7403.17.3.334

Weiß BM, Kehmeier S, Schloegl C (2010) Transitive inference in free-living greylag geese, Anser anser. Animal Behaviour 79:1277–1283. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.029

Werchan DM, Gómez RL (2013) Generalizing memories over time: Sleep and reinforcement facilitate transitive inference. Neurobiology of Learning and Memory 100:70–76. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.12.006

Wickham H, Averick M, Bryan J, et al. (2019) Welcome to the Tidyverse. JOSS 4:1686. https://doi.org/10.21105/joss.01686

Zentall TR, Peng D, Miles L (2019) Transitive inference in pigeons may result from differential tendencies to reject the test stimuli acquired during training. Anim Cogn 22:619–624. https://doi.org/10.1007/s10071-019-01257-2

Zentall TR, Sherburne LM, Roper KL, Kraemer PJ (1996) Value Transfer in a Simultaneous Discrimination Appears to Result From Within-Event Pavlovian Conditioning

Zuberbühler K, Byrne RW (2006) Social cognition. Current Biology 16:R786–R790

Supplementary Materials ARTICLE 3 – Transitive reasoning in the adult domestic hen in a six-term series task

Degrande R. [a], Amichaud O.[c], Piégu B. [a], Jardat P. [a], Ferreira V.H.B. [a], Colson V.[b], Lansade L. [a], Calandreau L.[a]

[a] CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, PRC (Physiologie de la Reproduction et des Comportements), F-37380, Nouzilly, Indre-et-Loire, France

[b] *Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons, INRAE, Rennes, France*

[c] *Université de Rennes, France*

Corresponding author: rachel.degrande@gmail.com; rachel.degrande@inrae.fr

---

Supplementary Material S1: Details about the training and testing performances…….p.180

Supplementary Material S2: Controls of confounding factors on choice behavior and performance during test sessions……...p182

Supplementary Material S1: Details about the training and testing performances

Supplementary Table S1. Number of sessions each individual (columns) needed to reach the learning criterion for each training step (lines). NC: the individual did not reach the learning criterion in the constraints imposed and is thus removed from the experiment.

	Savana	Elizabeth	Octo	Starr	Dion	Daenerys	Mean
AB	4	4	3	3	3	2	3.17
BC	4	3	3	2	4	4	3.33
CD	5		3	3	3	3	3.40
DE	3		4	3	2	3	3.00
EF	5		9	3	3	3	4.60
Mixed sessions with AB to BC	2	NC	2	2	3	3	2.40
Mixed sessions with AB to CD	9		10	9	6	7	8.20
Mixed sessions with AB to DE	11		3	4	9	13	8.00
Mixed sessions with AB to EF	NC		11	10	10	16	11.75
Total sessions to end the training			69	39	43	54	51,25

Supplementary Table S2. Detail of the learning and test (lines) performances at the individual level (columns) for a more visual comparison. The two individuals who did not reach the learning criteria for all training steps are not included.

	Starr	Dion	Daenerys	Octo	Group mean
total sessions to criteria	39	43	54	69	51.25
% success at the end of the training	78.3	90	72.5	80.8	80.42
% AB	87.5	87.5	83.3	95.8	88.53
% BC	79.2	95.8	62.5	58.3	73.95
% CD	70.8	83.3	62.5	83.3	74.97
% DE	58.3	83.3	66.7	75	70.83
% EF	95.8	100	87.5	91.7	93.75
% success for control trials (36 trials)	100	100	88.89	97.22	96.53
% success for inference trials (12 trials per pair)	80.56	94.45	72.23	77.78	81.26
% BD	91.67	91.67	58.33	75	79.17
% BE	91.67	100	91.67	91.67	93.75
% CE	58.33	91.67	66.67	66.67	70.84

Supplementary Material S2: Controls of confounding factors on choice behavior and performance during test sessions

1) <u>The reinforcement ratio of the items resulting from the training stage did not influence the performance in test trials</u>

We measured the reinforcement ratio of the items involved in the inference trials (B, C, D and E) to observe if there would be any effect on the transitive response (Lazareva et al. 2004, Daniels et al. 2014). The reinforcement ratio of each item X was calculated as the total number of trials presented during the training (including correction sessions) where X was reinforced, divided by the total number of trials presented with X (reinforced and non-reinforced). For example, the reinforcement ratio of B was calculated as follow: $R_B=N_{BC}/(N_{AB}+N_{BC})$. R_B was used to calculate the differential of reinforcement ratios of the two items involved in each inference trial type. For example, the differential reinforcement ratio in BD was calculated as followed: $D_{BD}=R_B-R_D$. The higher D_{BD} is, the more the individual would have been reinforced for the item B in comparison to the item D. We measured the correlation between D and the TI performance (number of successful trials) for each trial type (BD, BE or CE) for each individual.

(a)	Item B	Item C	Item D	Item E
Starr	0.538	0.514	0.464	0.388
Octo	0.585	0.474	0.469	0.513
Dion	0.556	0.495	0.462	0.364
Daenerys	0.617	0.528	0.448	0.284
Median Ratio	0.571	0.505	0.463	0.376

(b)	Pair	Mean % of success	Differential reinforcement ratio
Starr	BD	91.7	0.074
	BE	100	0.150
	CE	58.3	0.126
Octo	BD	75	0.116
	BE	100	0.072
	CE	66.7	-0.039
Dion	BD	91.7	0.094
	BE	100	0.192
	CE	91.7	0.131
Daenerys	BD	58.3	0.169
	BE	91.7	0.333
	CE	66.7	0.244

Supplementary Table S3. **(a)** Detail of the reinforcement ratio for each term of the series (except the extremity items) at the end of the training stage, at the individual level. **(b)** Detail of the TI performance and the differential reinforcement ratio for each nonadjacent pair (inference trials) at the individual level. The performance is indicated as the percentage of success for the 12 trials for each pair. The differential reinforcement ratio is calculated as, with the example for the pair BD: $D_{BD}=R_B-R_D$ with $R_B=N_{B+C-}/(N_{A+B-}+N_{B+C-})$ and $R_D=N_{D+E-}/(N_{C+D-}+N_{D+E-})$.

At the group level, the differential of the reinforcement ratio of the items cannot explain the performance (Spearman correlation test, S=267.78, p=0.8441, rho=0.0637). At the individual level, this result is confirmed except for Daenerys whose TI performance increases with the differential ratio reinforcement.

In addition, we measured whether the number of presentations of an item during the whole training procedure and its reinforcement history could have an effect on the performance of individuals when this item was presented in an inference trial. First, we measured the number of presentations of each item (B, C, D, E) during the whole training procedure, either (1) in a pair in which this item is the reinforced item (RI; e.g., B in BC), or (2) in a pair in which this item is not the reinforced item (NRI; e.g. B in AB). Second, we detailed the individual performance for each inference trial, either (1) when the trial included the item as the prior item (PI; e.g. BD for the item B), or (2) when the trial included the item as the non-prior item (NPI; e/g/ BD for the item D). We found neither an effect of the total number of presentations of an item during training on the TI performance (F=0.08847, p=0.7676), nor an interaction with the priority of this item in the inference trial (F=0.0003911, p=0.9856; anova permutation model analysis).

2) The configuration of the previous pair trial did not influence the choice behaviour in the following test trial

We tested whether the relationship between the configuration of the previous training pair trial H_{n-1} and the configuration of the test trial T_n would have an influence on the success at this test trial T_n. This relationship was described in terms of whether H_{n-1} and T_n had the same item or not (we analyzed it for the prior and the non-prior item); if this item was presented on the same side or not; and whether the prior item was presented on the same side in both (H_{n-1} and T_n) or not.

None of these parameters did significantly influence the performance in test trials, either control or inference trials (anova permutational model; same item: F=0.1566, p=0.9316; same side if same item: F=0.2944, p=0.8114; same side prior item: F=0.2318, p=0.7647).

3) The configuration of the previous pair trial did not influence the choice behaviour in the following test trial

The building of the test sessions implied that no more than two consecutive trials could present a prior item on the same side. We tested whether the hens could have used this rule to succeed more than chance in test trials (e.g., H_{n-2} pair: BC, H_{n-1} pair: DE, T_n pair: DB). An anova permutational model showed that the percentage of success was not significantly different when the test trial was at the end of such sequence or not (F=0.04904, p=0.8331). This conclusion was true both for inference trials and for control trials (no interaction effect: F=3.0888, p=0.1542).

4) The individuals did not have a systematic left-right response scheme that would have enabled them to perform better than chance in inference trials, except one individual.

We questioned whether the individuals repeated a particular left-right scheme in consecutive trials for their response choice during test sessions, and if so, whether this was positively related to the inference performance of the individual. Here, a scheme means a sequence of left and right choice responses in consecutive trials, for example: R-L-L-R-R (R for choosing the right card, and L for choosing the left card). If the repetition of a particular scheme during test sessions can be positively correlated to the correctness of the individual's choices in test trials, then its performance would not have been an inference performance. First, we searched for left-right schemes that appeared more than chance in the choice response of each individual in test sessions. Then, we compared this result with the inference performance for each individual.

1. Count of the repetitions of left-right schemes in test sessions by a python program

The principle of this program was to count, for each individual, the number of repetitions of a scheme of a particular length, to the chance level. We included schemes of a length of 4 to 8 items (R or L choices). The analysis was made for each individual, independently. For each

individual, the program considered all the possible schemes of each length, by taking into account the way the test sessions were conducted (12 sessions of 46 trials).

First, for each length, the program returned the most frequent scheme and the number of times that it appeared in the sequence of the choice responses of the individual. We compared this number to the number of times it appeared in the scheduled sessions (i.e., the number of times such scheme appeared due to the way the sessions were built).

Second, a program (kmer_permut, written in rust) allowed us to do a permutation test. Random datasets were created considering the way the test sessions were conducted. The distribution of the maximum number of repetitions (repmax) that would appear at random was obtained (within 12 sessions of 46 trials per individual; np=100 000). From this distribution, we obtained a corresponding p-value for each maximum number of repetitions (repmax) of the scheme (ecdf function, in R). This allowed to compare the number of repetitions of the scheme in the individual's responses to the chance level. The length of 5 items showed the responses that derived the most from the chance level, and thus is the length for which we present the results below.

The schemes (that could be different depending on the individual) which were kept for the next analysis were the schemes which were repeated more that chance (data from the permutations) and that were repeated more than they were in the scheduled session (data from the comparison).

2. Correlation with the inference performance

The result shows that the individual Daenerys is the only who shows a scheme with a repetition higher than what was presented in the scheduled sessions (scheme L-R-L-L; 51 repetitions versus 32 in the scheduled sessions), and with a number of repetitions that was significantly higher than chance (ecdf function, p=0.041).

This individual is the one who performed the worse, both in control trials (88.89%) and in inference trials (72.22%). We analyzed more precisely the co-occurrences of the scheme and her success in inference trials. This co-occurrence was of 30.55% (11 co-occurrences in 36 inference trials), and she succeeded in 8 out of these 11 inference trials (72.72%). Finally, 22.22% of her performance in test trials could have been explained by the repetition of this scheme (8 successful trials out of 36; 1/12 for BD, 3/12 for CE and 3/12 for BE), which brings her overall inference performance down to 50% of success.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette thèse, centrée autour de l'étude des capacités d'inférence, avait pour objectif d'améliorer nos connaissances sur les capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique adulte. Nous avons cherché à évaluer la présence de différents types d'inférence chez la poule, impliquant des capacités de mémoire relationnelle plus ou moins complexes. Nos résultats suggèrent que la poule domestique est capable d'inférence et de capacités de mémoire relationnelle complexes, et viennent préciser et appuyer les conclusions tirées de la littérature sur le poussin. Après avoir rappelé les principaux résultats de ces travaux, nous discuterons de la pertinence des concepts de représentation mentale et de raisonnement chez la poule domestique, à la lumière des expériences menées. Nous aborderons ensuite l'importance des paramètres individuels dans l'expression des capacités de raisonnement chez l'animal. Enfin, nous terminerons en abordant les principales limitations et implications potentielles de nos résultats concernant les connaissances des capacités de raisonnement chez les volailles, et plus largement chez l'oiseau.

I) La poule domestique possède des capacités d'inférence et de mémoire relationnelle

Rappel des résultats principaux

Dans le premier chapitre, nous avons testé la capacité d'inférence par exclusion chez la poule domestique. C'est un type d'inférence simple qui a été étudié chez plusieurs espèces mais pour laquelle il n'existe pas d'étude chez la poule. Notre première expérience (chapitre 1, ARTICLE 1) montre que la poule domestique n'utilise pas spontanément l'inférence par exclusion, lorsque les conditions externes permettent d'appliquer une autre stratégie qui permet de récupérer la récompense. Notre seconde expérience (chapitre 1, deuxième partie) montre que la poule est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée en condition de choix forcé. Cependant, ces résultats à eux seuls n'ont pour l'instant pas permis de confirmer l'utilisation effective d'une représentation mentale de la localisation de la récompense, et donc de confirmer une résolution par inférence.

Dans le deuxième chapitre, nous avons testé la capacité de généralisation de la poule domestique sur un concept perceptif : l'identité de couleur (ARTICLE 2). Cette tâche requiert des capacités d'inférence inductive et déductive. Nos résultats suggèrent que certains individus ont réussi le test : elles ont adapté leur réponse face à des stimuli inconnus, grâce à la représentation

mentale du concept appris. Par rapport au premier chapitre, ceci appuie l'hypothèse de capacités d'inférence chez la poule domestique, au travers de la représentation mentale d'un concept.

Jusqu'alors, moins d'une dizaine d'études s'étaient intéressées aux capacités d'inférence chez la poule domestique, la plupart ayant été menées sur le poussin autour de 3 à 4 jours d'âge. L'hypothèse de capacités d'inférence simple chez le poussin (inférence diagnostique ou inférence déductive : Chiandetti & Vallortigara, 2011 ; Mascalzoni et al., 2010 ; Santolin, Rosa-Salva, Vallortigara, et al., 2016 ; Versace et al., 2017) pouvait être remise en cause, en raison d'explications cognitives alternatives basées sur la perception et la mémorisation fine d'indices perceptifs par le poussin, qui possède alors une attention prononcée à ce type de stimuli (Vallortigara et al., 2005). Nos résultats sur la généralisation de concept chez la poule adulte viennent appuyer l'hypothèse de capacités d'inférence simple, et donc de l'utilisation de représentations mentales simples chez cette espèce.

Dans le troisième chapitre, nous avons testé une capacité d'inférence relationnelle : l'inférence transitive, qui met en jeu des capacités de mémoire relationnelle plus complexes au travers de représentations mentales relationnelles. Nos résultats montrent que la poule est capable d'inférence transitive ; de plus, les résultats de certains individus suggèrent fortement l'utilisation effective de représentations mentales relationnelles chez cette espèce.

De précédentes études avaient déjà montré des capacités de mémorisation d'informations relationnelles chez la poule et chez le poussin, dans le cadre de tests d'orientation spatiale (Chiesa et al., 2006 ; Ferreira, Barbarat, et al., 2020 ; Ferreira et al., 2019 ; Tommasi & Vallortigara, 2000), et chez le poussin dans un test de mémoire contextuelle (« où + dans quel contexte » ; Loconsole, Mascalzoni, et al., 2021). Daisley et al. (2010, 2021) ont ensuite étudié la capacité à réaliser des inférences sur des informations relationnelles dans un test d'inférence transitive, chez le poussin. En ayant mis en place une série plus longue (basée sur 6 items) dans la tâche d'inférence transitive, nos résultats nous ont permis de discuter d'avantage des processus cognitifs sous-jacents, et de conforter l'hypothèse de capacités de représentations mentales relationnelles dans cette tâche chez la poule domestique.

En plus de conforter l'hypothèse de capacités d'inférence et de mémoire relationnelle complexe chez la poule, nos résultats suggèrent que cette espèce est capable de différents types d'inférences à partir d'informations relationnelles mémorisées, et donc qu'elle serait capable de

représentations mentales relationnelles. Globalement, ces résultats contribuent à l'amélioration des connaissances fondamentales sur les capacités de raisonnement de la poule domestique, et sur l'étendue phylogénétique des capacités de raisonnement chez l'oiseau.

Le rôle central des capacités de mémoire relationnelle en tant que support des capacités de raisonnement

L'inférence est le processus cognitif qui permet de mettre en relation différentes informations mémorisées, et d'en tirer une conclusion. Autrement dit, inférer, c'est être capable de relier une expérience perceptive[15] avec des informations mémorisées au travers d'une expérience passée, sur la base d'une relation entre les deux. C'est le mécanisme fondamental des capacités de raisonnement, qui sert aussi de base aux processus de prise de décision, de résolution de problème, d'apprentissage de causalités par exemple.

Ce processus d'inférence repose sur la capacité à établir des représentations mentales flexibles. Ces représentations mentales flexibles sont supportées par la mémoire relationnelle, qui a donc un rôle central en tant que support des capacités de raisonnement. La complexité de la mémoire relationnelle est déterminée par la variété des opérations combinatoires possibles qui permettent à l'animal d'établir des conclusions par inférence (Gallistel, 1990). Eichenbaum et Cohen (2014) ont proposé une visualisation mécanistique du concept de représentation mentale flexible, qui a pu être ensuite soutenue par des résultats à l'échelle neurobiologique (« the Tolman-Eichenbaum Machine » ; **Figure 23** ; Roy et al., 2011 ; Tolman, 1948 ; Whittington et al., 2020). Ainsi, la mémoire relationnelle serait structurée sous forme de grille, permettant d'encoder les éléments d'une scène en tant qu'informations dissociées mais reliées entre elles. Cet encodage permettrait d'avoir accès : soit aux informations en tant que telles (un élément d'une scène), soit aux différents liens entre toutes ou certaines relations entre les éléments de la scène (généralisation, établissement de liens indirects), ou même en tant qu'unités structurelles par exemple pour l'établissement de comportements innovants (généralisation d'une solution trouvée dans la scène A, à la scène B, car les structures relationnelles entre les éléments des deux scènes sont similaires).

[15] Les capacités d'inférence concernant des informations uniquement en mémoire sont particulières : c'est, par exemple, être capable de répondre à une question sur le lien entre deux éléments non perceptibles sur le moment (voir *représentations détachées*, partie III de la discussion). L'observation de cette capacité n'est possible qu'au travers d'un intermédiaire de communication qui permettrait à l'individu questionné d'exprimer sa réflexion et/ou sa conclusion à l'expérimentateur.

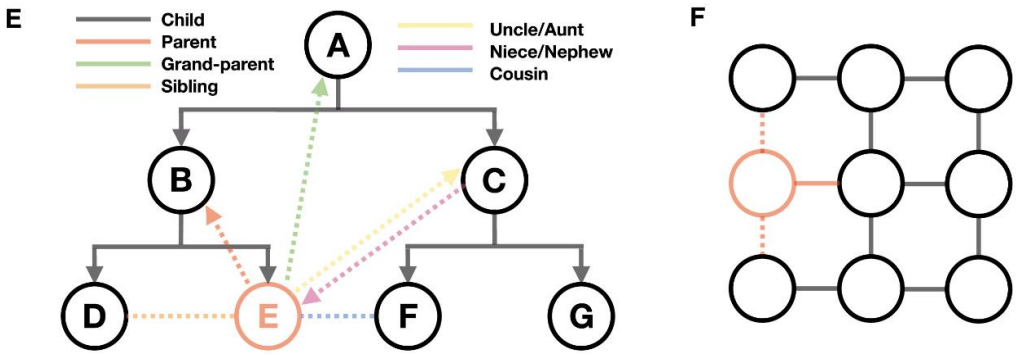


Figure 23 : La figure correspond à une partie de la Figure 1 de Whittington et al. (2020). Les illustrations schématisent l'idée de structure en réseau pour la mémoire des relations entre différentes informations. La Figure **(E)** présente l'exemple du réseau des liens familiaux. La Figure **(F)** présente l'idée selon laquelle, grâce à cette visualisation conceptuelle, il n'y a pas besoin de connaitre l'ensemble des relations entre tous les éléments du réseau. L'intégration d'un nouvel élément dans le réseau à travers sa relation avec un des éléments du réseau peut permettre d'inférer les liens de ce nouvel élément avec les autres éléments du réseau, par inférence.

Cette visualisation permet d'appréhender l'importance de ce support qu'est la mémoire relationnelle, nécessaire aux processus d'inférence médiate. A partir des relations encodées dans la mémoire relationnelle, le processus d'inférence consiste à mobiliser la flexibilité de la mémoire relationnelle pour mettre en relation ou combiner les informations, pour en tirer une conclusion / solution adaptative. Nos expériences ont montré que la poule possède une mémoire relationnelle flexible, au travers des tests d'inférence simple (par exemple : déduction) ou d'inférence relationnelle (inférence transitive). Ces résultats originaux suggèrent l'existence de représentations mentales relationnelles chez la poule domestique.

II) Peut-on parler de représentations mentales chez la poule ?

Réflexion sur le concept de représentation mentale

Une représentation mentale est une relation entre deux ou plusieurs éléments, encodée en mémoire, qui permet potentiellement d'inférer des conclusions à partir d'informations qui ne sont pas directement perceptibles (règle, nature des relations). Certains auteurs remettent en cause la capacité de raisonnement basée sur l'utilisation flexible de représentations mentales chez l'animal. Bien qu'elle reste pertinente pour expliquer ce qui sous-tend les processus de raisonnement (Roy et al., 2011), la notion de représentation mentale est un concept d'analyse psychologique, et il

n'existe pas de consensus sur le format de stockage des unités d'information en mémoire (Pitt, s. d.).

Ainsi, certains auteurs réfutent le concept de représentation mentale et se positionnent en antithèse d'un système de résolution par inférence chez l'animal (par exemple : McLaren et al., 2014 ; Penn & Povinelli, 2007 ; Shanks, 2010). La grande majorité des processus cognitifs alternatifs proposés se basent sur le principe de modélisations mathématiques, qui permettent de reproduire certaines performances d'inférence sur la base de suites d'opérations booléennes et/ou de combinaisons de réponses conditionnées (Allen, 2006 ; Dickinson, 2012 ; Kruschke, 2008). Ces explications alternatives impliquent cependant tout aussi bien la réalisation de combinaisons sur plusieurs informations en mémoire, quel que soit le format de représentation de ces informations. À ce sujet, Smith et al. (2008) écrivent que « *la possibilité de recréer un phénomène avec des continua et des critères n'implique ni n'exclut la possibilité que le phénomène soit associatif ou cognitif (…). Par exemple, les performances humaines pourraient être modélisées de cette manière, même si ces performances étaient explicites, conscientes, méta-représentatives et métacognitives.* ». Cette réflexion nous incite à rester prudent lors de la formulation d'hypothèses plus simples, concernant la réponse comportementale de nos animaux.

Finalement, certains travaux de neurobiologie comme ceux de Whittington et al. (2020) rendent le concept de représentation mentale relationnelle très pertinent pour exprimer le format de stockage des informations dans la mémoire relationnelle. Ceci nous permet, au vu des conclusions de nos expériences, de soutenir la notion de représentations mentales relationnelles chez la poule domestique.

Inférence ou mécanismes associatifs ?

Malgré cela, parmi les auteurs qui remettent en question la notion de représentation mentale, beaucoup estiment que s'il est possible de modéliser[16] mathématiquement (même à posteriori) les réponses cognitives de l'animal, alors cette explication prend le pas sur l'hypothèse de représentations mentales (voir les nombreux articles qui débattent des résultats de Blaisdell et al., 2006). Nous pouvons mettre cette idée en lien avec la réponse de certains individus lors de notre expérience sur l'inférence transitive (ARTICLE 3) : l'hypothèse la plus probable concernant la

[16] Une modélisation est la mise en place d'un système capable de reproduire au moins en partie le fonctionnement dynamique de ce qu'il modélise.

performance de ces individus aux essais d'inférence, est une résolution rendue possible par un ensemble de mécanismes associatifs.

La manière la plus évidente de trancher en faveur d'une résolution par inférence est de travailler sur des tests de généralisation. En effet, ce qui différencie une inférence d'un mécanisme associatif est le caractère flexible, et la directionnalité des représentations mentales. La notion de *flexibilité* implique que la capacité d'inférence puisse être généralisée à de nouveaux stimuli, voire à des situations complètement nouvelles. Bien sûr, la transposition de certaines tâches d'inférence, dans le but de tester la capacité de généralisation de l'animal sur cette inférence, peut sembler difficile à mettre en place sans impliquer une combinaison trop importante de capacités cognitives (inférentielles ou non) qu'il serait nécessaire d'avoir, en plus de la capacité questionnée. Beckers et al. (2016) soulignent notamment qu'il reste des progrès à faire pour pouvoir discriminer entre une résolution de tâches par inférence ou par combinaisons associatives chez l'animal. Par exemple, les inférences relationnelles, qui impliquent l'utilisation d'informations de type *relation*, sont des capacités qui peuvent difficilement être reproduite par des conditionnements associatifs, comme par exemple le raisonnement par analogie (Penn & Povinelli, 2007 ; Smirnova et al., 2021). Ce type de capacité mériterait d'être testé chez la poule domestique afin de valider l'hypothèse de capacités d'inférence relationnelle chez cette espèce ; cela pourrait être fait au travers de la tâche de correspondance à l'échantillon (voir par exemple T. Obozova et al., 2015).

Finalement, les processus de résolution inférentiels et associatifs ne sont pas forcément mutuellement exclusifs voire parfois difficilement discriminables. Certains auteurs proposent que ces processus agissent de manière couplée dans le cadre des capacités d'inférence (Bond et al., 2010 ; Jacobs, 2006 ; Lazareva & Wasserman, 2006 ; Völter & Call, 2017). Ceci donne naissance à la notion de *multi-action* des systèmes de résolution impliqués dans les capacités d'inférence (Moors, 2014), qui permet notamment de parler d'échelle graduelle continue au sein de la dichotomie associatif – inférence (Petty, 2006). Par exemple, les capacités d'inférence peuvent apparaitre utiles en soutien à l'apprentissage de causalités ; ou encore, un apprentissage associatif peut venir en tant qu'information supplémentaire dans le cadre d'inférences.

Cette notion de *multi-action* des systèmes de résolution convient au concept de représentations mentales tel qu'intégré dans la catégorisation conceptuelle des systèmes de mémoire par Cohen et Eichenbaum (1993) : les informations stockées en mémoire relationnelle

peuvent être accessibles en tant qu'unités indépendantes, ou en relation les unes avec les autres. Ceci permet d'introduire, au vu de nos résultats, l'hypothèse que le système de restitution des informations relationnelles pourra dépendre de facteurs individuels. Par exemple, le trait d'anxiété de l'individu peut avoir un impact sur l'utilisation de sa mémoire relationnelle dans une tâche d'orientation spatiale (Ferreira, 2020 ; Lormant et al., 2018).

III) Le concept de raisonnement en cognition animale

Discussion sur la définition de raisonnement

Au-delà du concept de représentation mentale, la définition de raisonnement elle-même ne fait pas consensus au sein de la communauté scientifique ; la définition utilisée pourra impacter les conclusions sur l'existence de capacités de raisonnement chez l'animal.

Comme mentionné en introduction, la définition de raisonnement chez l'humain implique la notion de conscience de ses propres processus mentaux, ce qui est une forme de métacognition. La notion de métacognition est aussi présente dans d'autres approches qui insistent sur la nature des informations qui sont utilisées dans les représentations (Gärdenfors, 1995). Dans cette approche, un processus cognitif est considéré être un raisonnement seulement lors de l'utilisation de représentations dites *détachées* : le raisonnement a lieu en dehors de toute activation par des indices perceptifs.

Outre le fait que nous n'ayons pas accès aux capacités de conscience et de métacognition de l'animal, ces capacités ne sont pas un prérequis à la capacité d'inférence (Custers & Aarts, 2011 ; Gärdenfors, 1995). Chez l'animal, le raisonnement est défini par sa logique inférentielle, c'est-à-dire par la capacité de l'individu à utiliser sa mémoire relationnelle et relier plusieurs informations entre elles, pour émettre une conclusion (Völter & Call, 2017). D'après cette définition, les résultats de cette thèse soutiennent l'hypothèse que la poule domestique est capable de raisonnement.

En parallèle, certains auteurs considèrent que l'acquisition du langage est un prérequis aux capacités de raisonnement, et plus spécifiquement à la formation de concepts. Cette approche trouve son origine dans la tradition philosophique, et a été contre-argumentée par plusieurs auteurs. Ces derniers proposent que la capacité à utiliser et combiner des représentations mentales de manière flexible est un critère nécessaire et suffisant pour permettre la formation de concepts (Maury 1964 ; Camp, 2009).

Enfin, une approche majeure est celle de l'opposition entre la logique inférentielle et la logique propositionnelle (Aguilera, 2018 ; Bermúdez, 2006). La logique propositionnelle a cela de plus qu'elle produit un raisonnement valide : les formes propositionnelles sont des représentations complètes dont la cohérence est susceptible d'être évaluée de façon binaire (oui/non ; évaluation métacognitive). Nous ne nous positionnons pas dans ce cadre théorique car nous considérons qu'un raisonnement peut aussi être fallacieux (par exemple : formation d'une catégorie par inférence inductive, basée sur des éléments qui ne sont pas représentatifs d'une situation réelle – exemple des préjugés), que ce soit chez l'humain ou l'animal (Völter & Call, 2017). De plus, nous ne considérons pas qu'il y ait lieu d'opposition entre ces deux logiques : dans le cas de l'existence d'une logique propositionnelle, cette logique se baserait sur le principe de la logique inférentielle, en y ajoutant des éléments qui permettent d'évaluer la véracité des conclusions ou du moins des probabilités de réalisation.

Discussion autour de la spontanéité des capacités de raisonnement

Un critère couramment utilisé pour faire la différence entre une résolution par association ou par inférence chez l'animal est le caractère spontané de la réponse inférentielle (Maier & Schneirla, 1964 ; Premack & Premack, 1994). Cette exigence d'une réponse spontanée implique que l'animal résolve la tâche proposée en un nombre limité d'essais test. Cependant, dans la littérature, et ce même pour une même capacité cognitive et une même espèce, il n'y a pas de nombre d'essais-test clairement établi pour lequel nous pourrions (in-)valider une capacité de raisonnement chez l'animal (voir aussi discussion ARTICLE 2). Une idée pourra être de se limiter au nombre minimum qui permet de tester statistiquement la significativité[17] de la réponse, c'est-à-dire 10 succès sur 12 tentatives. Mais ceci implique d'accepter que l'animal qui aura réussi 9 fois sera catégorisé comme *n'ayant pas exprimé* la capacité en question dans ce test.

Nous pouvons aussi discuter de l'aspect de spontanéité sous un autre angle, pour considérer la facilité avec laquelle l'animal résout une tâche d'inférence : (cas 1) directement, sans avoir eu accès au dispositif ni à une expérience similaire par le passé ; (cas 2) directement, mais en ayant eu besoin d'apprendre auparavant les caractéristiques du dispositif ou de la situation de test au travers de sessions d'entrainement ; (cas 3) directement, mais par transfert, c'est-à-dire que

[17] Mais voir les discussions sur la (non-)pertinence de l'utilisation de la p-value telle qu'elle est faite dans la majorité des cas en sciences (Einav & O'Connor, 2019; Wasserstein et al., 2019).

l'animal aura dû apprendre à résoudre la tâche par inférence, et que cette capacité d'inférence sera validée au travers d'un test de généralisation dans une autre situation de test. Dans une perspective d'étude des capacités d'inférence, devons-nous faire une différence entre le cas 1, dans lequel l'animal est capable de mobiliser de manière flexible d'autres capacités ou représentations qui lui permettent de comprendre le dispositif sans l'avoir expérimenté ; et le cas 3, dans lequel l'animal doit apprendre la tâche d'inférence ? Il semble incorrect de faire une évaluation des capacités d'inférence entre les espèces en fonction de leur compréhension spontanée ou non des caractéristiques des dispositifs, car ces capacités dépendent de l'écologie comportementale des espèces (Henke-von der Malsburg et al., 2020). Cependant nous pourrons proposer que l'animal qui réalise une inférence sans avoir eu besoin d'apprendre la règle d'inférence au préalable, montre une meilleure capacité à utiliser de manière flexible des représentations mentales, au contraire de celui qui aura eu besoin d'en apprendre le principe au préalable.

L'autre point de discussion à ce propos concerne la limitation du nombre d'essais d'entrainement, qui peut avoir un impact important sur les performances d'inférences de l'animal dans le test. En effet, un nombre trop important d'essais d'entrainement est un facteur qui augmente la probabilité de mise en place de comportements habituels (Balleine & Dezfouli, 2019 ; Dickinson, 1985). L'acquisition d'une telle stratégie habituelle remplace alors la réponse dite *orientée vers un but*, qui, elle, implique le maintien du lien de causalité entre la situation de test et la réponse comportementale, et permet ainsi que l'individu adapte sa réponse de manière flexible (Dickinson et al., 1995 ; voir aussi discussion ARTICLE 1). Or il n'existe pas de données comparatives nous permettant de savoir avec quelle rapidité peut se faire l'acquisition d'une habitude chez la poule, et cet aspect a été problématique lors de nos expériences. En effet, la majorité des animaux testés a montré un biais systématique dans les réponses de choix très rapidement, sous 10 à 30 essais d'entrainement en fonction de la tâche. Un nombre trop important d'essais d'entrainement peut donc dans certains cas *effacer* la spontanéité de la performance d'inférence, alors qu'un plus petit nombre d'essais d'entrainement aurait peut-être permis de le mettre en évidence.

IV) Un biais de latéralité peut-il permettre de différencier entre inférence simple ou relationnelle ?

Nos animaux ont montré un biais de latéralité dans chacune de nos expériences. Ce biais s'est exprimé significativement au niveau individuel dans les configurations de test pour lesquelles les animaux ne connaissaient pas la réponse à l'essai (qu'ils aient été sensé la connaitre, ou dans les configurations de contrôle négatif). L'adoption d'un comportement systématique de réponse au travers d'un biais de latéralité semble donc avoir été une stratégie de réponse alternative dans ces cas, ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'une stratégie d'automatisation de la réponse en absence d'informations (Naefgen & Janczyk, 2018).

Cependant, dans nos expériences, ce biais n'est pas le même en fonction de la nature de la tâche. Parmi les différentes expériences, nous avons observé un biais de latéralité pour la droite au niveau du groupe dans les deux tâches d'inférence par exclusion, et dans la tâche de généralisation de concept ; et au contraire, nous avons observé un biais pour la gauche dans la tâche d'inférence transitive. Notons que chez l'oiseau, les fonctions cognitives sont plus fortement latéralisées (hémisphère droit/gauche) que chez les mammifères, et la vision est reliée de manière controlatérale aux hémisphères cérébraux, impliquant l'utilisation préférentielle d'un œil ou de l'autre dans différentes circonstances (Rogers, 1995 ; Rogers et al., 2013b). L'utilisation préférentielle d'un œil ou de l'autre pourrait donc potentiellement donner des indications sur les processus de résolution des tâches d'inférence chez la poule.

Plusieurs travaux, principalement chez le poussin (Nicol, 2015), confirment l'hypothèse d'une utilisation préférentielle de l'hémisphère gauche (et donc de l'œil droit) dans des tâches de recherche de nourriture (Regolin et al., 2005) – ce qui est le cas pour nos tâches d'inférence par exclusion ; et pour la discrimination d'indices spécifiques d'objets (Vallortigara, 2000) – ce qui est le cas pour notre tâche de généralisation de concept perceptif. En parallèle, Daisley et al. (2010) montrent que les poussins qui ne peuvent utiliser que l'œil gauche (œil droit obturé) ont une meilleure performance d'inférence transitive que les poussins qui ne peuvent utiliser que l'œil droit (**Figure 24**) – en adéquation, nous retrouvons un biais pour la gauche dans notre tâche d'inférence transitive. Les auteurs expliquent que ce résultat est cohérent avec ce qui est retrouvé chez les mammifères, chez lesquels le développement de représentations mentales relationnelles est attribué à l'hémisphère cérébral droit (par exemple : Dusek & Eichenbaum, 1997). A ce propos, les auteurs

précisent que l'utilisation préférentielle de l'hémisphère droit pourrait refléter soit le processus d'apprentissage des relations, soit le processus de rappel des informations relationnelles. Dans notre expérience (ARTICLE 3), nous avons retrouvé un biais de latéralité pour la gauche (utilisation préférentielle de l'œil droit) lors de l'entrainement, ce qui appuie les conclusions de Daisley et al. (2010) ; l'absence de biais significatif pour nos essais-test peut être dû à un plus faible nombre de données disponibles. Ce résultat appuie, en parallèle, l'hypothèse soutenue dans cette thèse de l'existence de représentations mentales relationnelles chez la poule domestique.

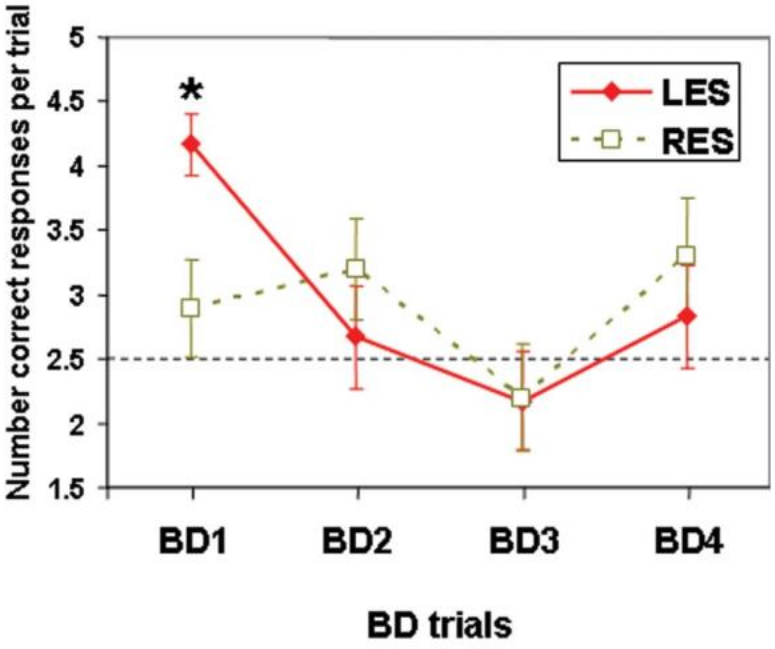


Figure 24 : La figure correspond à la Figure 5 de l'article de Daisley et al. (2010) présentant le nombre moyen de réponses correctes aux essais d'inférence BD (série apprise : ABCDE) pour les 4 sessions de test (BD1 à BD4 ; 5 essais-test par session, non récompensés). L'expérience compare les performances dans une tâche d'inférence transitive entre deux groupes de poussins : un groupe dont l'œil droit est obturé et qui peut donc n'utiliser que l'œil gauche (LES, n=12), et un groupe dont l'œil gauche est obturé et qui peut donc n'utiliser que l'œil droit (RES, n=10). Il existe une différence significative de performance entre les deux groupes lors de la première session de test (BD1).

Il est intéressant de noter que nos poules ont montré un biais de latéralité dépendant de la nature de la tâche, au niveau du groupe (comme ce qui a été suggéré chez les primates : Rogers, 2008). Cette observation suggère que le biais de latéralité chez la poule domestique ne dépendrait pas uniquement de la nature du stimulus perçu, mais aussi de la complexité de la tâche et donc du traitement cognitif qu'en fait l'animal. Plus précisément, nos animaux ont montré une utilisation

préférentielle de l'hémisphère gauche (biais pour la droite) pour les tâches d'inférence simple, et une utilisation préférentielle de l'hémisphère droit (biais pour la gauche) pour la tâche d'inférence relationnelle. Cette hypothèse de biais latéralisé en fonction de la nature de la tâche, et notamment en fonction de la complexité du raisonnement, mériterait d'être approfondie.

V) Les performances de raisonnement dépendent de paramètres individuels

Au-delà des conclusions que nous avons pu tirer sur les capacités d'inférence et de raisonnement chez la poule domestique, nous avons pu observer une variation parfois importante dans les performances de nos animaux : au niveau de la complétion des critères d'apprentissage (à différentes étapes selon les individus), ou au niveau des performances de test. L'utilisation d'un biais de latéralité lors des tests, ainsi que la force de ce biais, sont aussi des paramètres qui variaient entre les individus. De plus, dans certains tests, nous avons observé que certains individus exprimaient une stratégie de résolution alternative à une résolution par inférence.

Les capacités d'apprentissage, de mémoire ou d'attention des individus sont liées à certains traits de personnalité (Carere & Locurto, 2011 ; Dougherty & Guillette, 2108). Le terme de *personnalité* est défini ici comme l'ensemble des traits comportementaux d'un individu, traits qui sont stables dans le temps et dans différents contextes (Lansade, 2015). Ainsi, la performance des animaux peut varier d'un individu à l'autre en fonction par exemple de la tendance à l'exploration (Ferreira et al., 2020 chez la poule), du trait de sociabilité (Nawroth et al., 2017 chez la chèvre) ou encore du type de personnalité (« copying style ») réactif ou proactif (de Haas et al., 2017 ; de Haas, Lee, & Rodenburg, 2017 chez la poule). De même, il a été montré que la position hiérarchique de l'individu (par exemple : Langley et al., 2020 ; mais voir Croney et al., 2007), son état physiologique (Bona et al., 2018 chez le poussin ; Dudde et al., 2018 chez la poule) ou son état émotionnel (Lormant et al., 2018 chez la caille ; Sorato et al., 2018 chez le Coq Doré) sont liés aux capacités d'apprentissage. Par exemple, des poules ayant un comportement plus anxieux montrent une attention accrue et de meilleures performances de mémoire spatiale relationnelle (Ferreira et al., 2020) ; d'un autre côté, les performances d'apprentissage et de mémoire sont négativement impactées par une augmentation du niveau de stress chez l'oiseau (Griffin et al., 2015 ; Kraimi et al., 2022 ; Lormant et al., 2018 ; Wilson et al., 2019).

Certains traits de personnalité peuvent aussi covarier : par exemple, les poules montrant un comportement plus anxieux ont moins tendance à explorer leur environnement (Ferreira, Barbarat, et al., 2020). Or la tendance à l'exploration peut permettre de favoriser l'interaction de l'animal avec le dispositif de test, et donc éventuellement, venir moduler la performance en fonction de la question posée. De Haas et al. (2017) ont aussi montré une corrélation entre le type de personnalité et la tendance à développer un bais de latéralité, lors d'un apprentissage associatif. L'impact de ces paramètres individuels sur les performances est encore peu connu chez la poule domestique (Croney et al., 2007). De futures recherches seront nécessaires pour faire les liens entre personnalité, états émotionnels, paramètres sociaux et performances cognitives chez cette espèce.

La composante individuelle semble jouer un rôle important dans les résultats de nos expériences, où nous avons observé des différences inter-individuelles dans les capacités d'attention, d'inhibition et de flexibilité comportementale, dans la rapidité d'apprentissage, la compréhension d'une règle, ou encore la réutilisation flexible des représentations relationnelles de manière spontanée. Ceci a eu un impact non négligeable sur les performances au niveau du groupe car nous avons travaillé sur de petits échantillons, augmentant ainsi l'hétérogénéité de nos résultats. Notamment, la variation inter-individuelle dans l'utilisation de représentations mentales relationnelles (ARTICLE 3) fait écho aux études qui montrent que l'utilisation d'une mémoire spatiale relationnelle, dans une tâche d'orientation spatiale, dépend du trait d'anxiété de l'individu (Ferreira, 2020 ; Griffin et al., 2015). En conclusion, il est possible que les paramètres individuels aient finalement plus d'importance qu'initialement supposé : l'utilisation flexible de représentations mentales serait fortement modulée par l'effet de la personnalité sur les capacités de mémoire relationnelle de l'animal.

VI) Limitations méthodologiques principales de la thèse

Impact de la motivation alimentaire sur le comportement lors des tests

Malgré son efficacité pour beaucoup d'espèces, nous pouvons nous interroger sur l'utilisation de récompenses alimentaires, lors des tests en cognition chez la poule. Premièrement, nous avons mentionné plus tôt la difficulté d'inhibition comportementale de la poule domestique, lors de tests impliquant une récompense alimentaire (Bobrowicz & Greiff, 2022 ; Wascher et al., 2020). L'augmentation de la distance spatiale entre les objets de choix et l'animal, à elle-seule, ne semble pas être une solution suffisante pour améliorer ce paramètre comportemental chez la poule. Il est possible que certaines réponses cognitives soient plus facilement démontrées par la poule dans d'autres conditions de test, par exemple avec une motivation sociale. C'est ce qui a été mis en évidence par Regolin et al. (1995) : lorsqu'un *objectif* est caché derrière une paroi (parmi un choix entre deux parois) à la vue du poussin, les poussins choisissent la paroi correcte lorsque l'*objectif* est un partenaire social, mais choisissent au hasard lorsque l'*objectif* est un vers de farine. Nous n'avons pas utilisé de motivation sociale dans nos expériences, d'abord pour des raisons de facilités techniques, ensuite car cette motivation sociale peut être impactée par la relation sociale entre les individus. Ce type de motivation est plus facilement utilisable chez le jeune poussin, très grégaire et motivé à rejoindre ses congénères. En comparaison, la poule adulte évolue dans une structure sociale plus complexe et basée sur des relations hiérarchiques entre les individus, relations qui peuvent potentiellement impacter la motivation sociale lors de tests.

Deuxièmement, de manière plus générale, nous ne connaissons pas complètement les implications de l'utilisation des récompenses alimentaires sur le comportement de l'animal au cours du test (Moe et al., 2009), ni l'effet possible d'une interférence avec la présence de l'expérimentateur (voir par exemple chez le poussin : Rubene & Løvlie, 2021).

Enfin, nos poules avaient une restriction temporelle (mais pas en quantité) de l'accès à l'aliment, rendu disponible après les tests seulement, afin de permettre une motivation alimentaire suffisante lors des tests. Or, la poule est une espèce fourrageuse exploratrice qui passe plus de la moitié de son temps éveillé à rechercher de la nourriture en explorant son environnement (Weeks & Nicol, 2006). Il est possible que cette restriction ait augmenté la frustration des animaux à l'égard de l'aliment et ait diminué la capacité d'inhibition comportementale de nos animaux, en fonction de leur personnalité (Amsel, 1992). Ces questionnements sont des points méthodologiques qui

gagneraient à faire le sujet de recherches plus spécifiques, car ils ont potentiellement d'importantes implications dans les résultats aux tests.

Impact de la gestuelle humaine

Certains tests ont impliqué la manipulation par l'humain des objets de test (tâche des 2 cups, tâche d'inférence transitive), à la vue de l'animal. Cette gestuelle au cours du test peut avoir un impact sur les performances cognitives des animaux, comme ce qui a pu être montré par exemple chez les chiens (Erdőhegyi et al., 2007), les chèvres (Nawroth et al., 2014), les macaques (Schmitt et al., 2014) ou encore les corvidés (Mikolasch et al., 2012). Dans ces études, les animaux ont montré une préférence pour l'objet qui est davantage manipulé par l'expérimentateur, ou manipulé en premier. Dans nos tests, il n'était pas question de déplacer un objet de test avant un autre, cependant cela questionne la possibilité d'autres types d'interférences dues à la gestuelle humaine. Est-ce que l'animal associe l'objet de cache de l'aliment avec une plus forte probabilité d'absence / de présence de l'aliment, si l'expérimentateur l'a manipulé ; et quel impact cela aura sur son comportement de choix ? Il n'existe pas de telles études chez la poule domestique, par contre, plusieurs travaux montrent que les poussins modulent leur comportement d'approche d'un aliment en fonction de la direction d'un regard humain (Gagliardi et al., 1976 ; Gallup et al., 1971, 1972 ; Rosa Salva et al., 2007). Ces informations sur la sensibilité au regard humain chez le poussin laissent à penser que ce paramètre est important dans l'élaboration de tests en cognition chez la poule domestique. De façon générale, l'exploration des capacités cognitives sociales de la poule envers l'humain est un champ de recherche prometteur, qui nous permettrait d'avoir une meilleure compréhension de cette relation humain-animal, et pourrait permettre des applications tant en recherche qu'en élevage.

La question de la généralisation à l'espèce

Le petit nombre d'individus disponibles, leur sélection indirecte préalable (animaux moins distants de l'humain), et le fait qu'ils soient tous issus de la même souche ; ces paramètres soulèvent la question de la pertinence de la généralisation des capacités cognitives étudiées, à la population-espèce. Cependant, l'existence de capacités cognitives dans un petit groupe d'animaux particulier, est un argument solide pour suggérer que l'espèce possède effectivement ces capacités cognitives. De plus, l'utilisation de poules rousses, qui sont des poules pondeuses largement

utilisées en élevage, est assumée et fait partie intégrante de la question de recherche. Notre questionnement global s'intéressant particulièrement à la condition des animaux d'élevage, nous avons posé la question des capacités cognitives chez une souche de poule élevée en captivité et sélectionnée pour l'élevage depuis plusieurs décennies. Ainsi nous pouvons plus facilement appliquer les conclusions de nos études directement aux animaux d'élevage.

VII) Implications et perspectives

Perspectives pour l'étude de la mémoire de type épisodique chez la poule domestique

Nous avons vu que la complexification de la mémoire relationnelle peut être à l'origine de la complexification des capacités de raisonnement chez l'animal. La mémoire épisodique, qui est la mémoire relationnelle par excellence, est la mémoire d'un évènement personnellement vécu, et la représentation relationnelle et flexible des différents éléments décrivant cet évènement en tant que scène épisodique. Chez l'animal, en l'absence de preuve concernant le niveau de conscience qu'il a de ses souvenirs autobiographiques, le terme employé est celui de *mémoire de type épisodique* (MTE ; Tulving, 1972). À ce jour il n'existe pas d'étude publiée concernant la MTE chez la poule domestique. Par contre nous savons que la poule est capable de se souvenir de quel côté était placé quel aliment dans un test unique (« quoi + où » : Cozzutti & Vallortigara, 2001 ; Forkman, 2000) ; et que les poussins sont capables de se rappeler de quel côté ils peuvent trouver une récompense en fonction du contexte (« où + dans quel contexte » : Loconsole, Mascalzoni, et al., 2021).

Au cours de cette thèse, nous avons eu l'opportunité de réaliser deux expériences pour tester la MTE chez la poule domestique : un test de MTE avec support temporel (« quoi + où + il y a combien de temps » ; (Eacott & Norman, 2004 ; Friedman, 2007 ; Kouwenberg et al., 2009) et un test de MTE avec support contextuel (« quoi + où + dans quel contexte » ;Clayton & Dickinson, 1998 ; Jozet-Alves et al., 2013 ; Tulving, 1972) (**Figure 25**).

Nos résultats concernant ces deux expériences ne sont pas concluants : les animaux n'ont pas montré de performance qui permettrait de suggérer une mémoire de type épisodique chez la poule. Le test de MTE avec support temporel ne semble pas adapté à l'espèce, particulièrement concernant la nécessité de mémoriser le renouvellement temporel des différents aliments dans le

test. De plus, ce type de test nécessiterait de valider au préalable la capacité chez la poule domestique à réaliser le test de mémoire de « 2 aliments entre 2 emplacements » (test d'inférence par exclusion complexe ; voir par exemple Pepperberg et al., 2013).

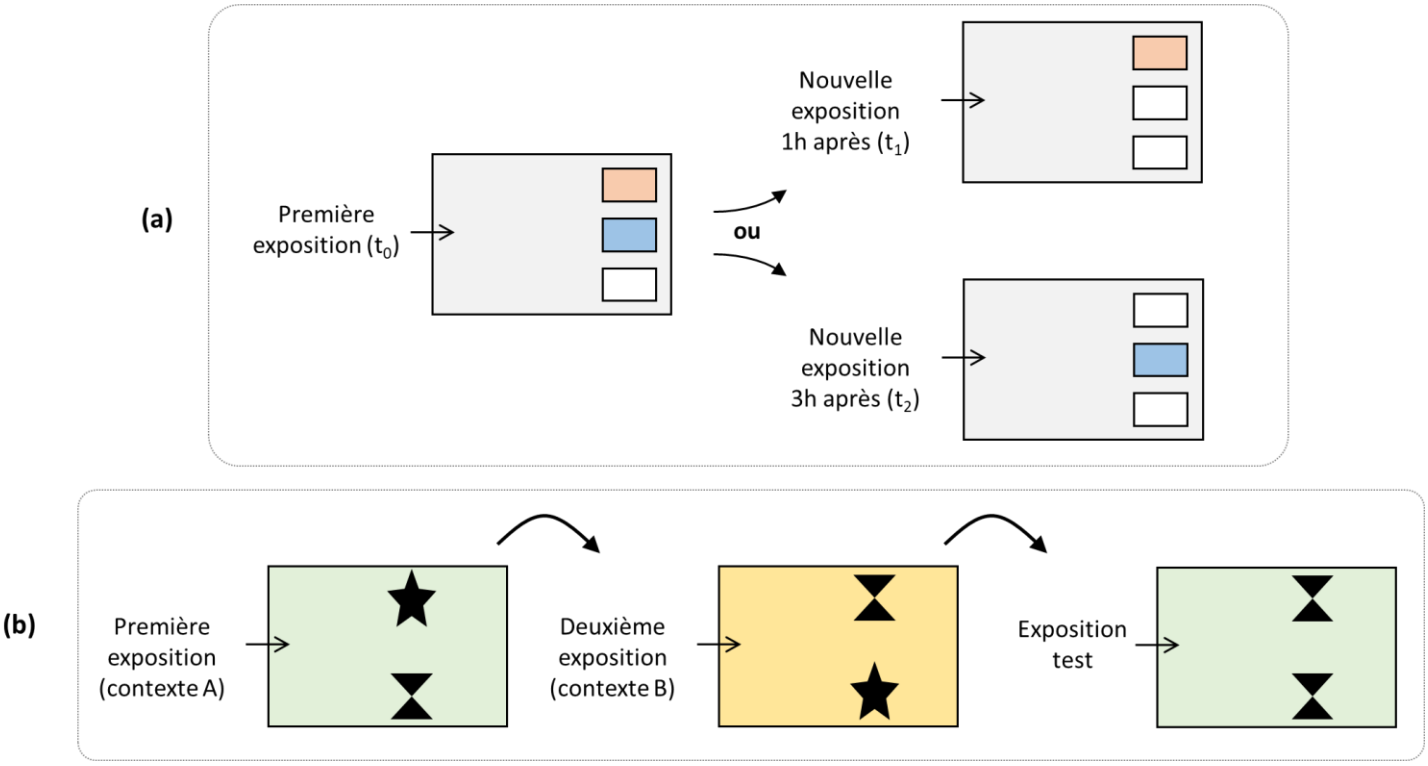


Figure 25 : Exemple de déroulement d'un test de mémoire de type épisodique chez l'animal (un test par jour).
(a) Dans le test de MTE avec support temporel, l'animal est exposé une première fois à la localisation des différents aliments. À chaque test, cette localisation peut varier. Puis, l'animal sera ré-exposé à l'arène de test, soit après un intervalle de temps t_1 après lequel l'aliment rouge est renouvelé mais pas l'aliment bleu ; soit après un intervalle de temps t_2 après lequel l'aliment bleu est renouvelé mais pas l'aliment rouge. Les emplacements blancs correspondent à des emplacements vides. L'animal montre une mémoire de type épisodique s'il est capable de se souvenir à quel endroit était chaque type de nourriture à la première exposition, mais aussi de l'intervalle de temps passé depuis cette première exposition et quel aliment ne sera pas renouvelé en conséquence.
(b) Dans le test de MTE avec support contextuel, l'animal est exposé successivement à deux contextes : dans le contexte A, un objet est à gauche et un autre à droite, et dans le contexte B, l'emplacement des objets est inversé. À la suite de ces temps d'exposition successifs, l'animal est exposé à la situation de test qui consiste à présenter un des deux contextes, dans lequel un seul des deux objets sera aux deux emplacements (contexte et objet choisis aléatoirement). L'animal montre une mémoire de type épisodique s'il est capable de montrer, au travers d'un comportement d'exploration différent par exemple, qu'il discrimine la *situation inattendue*, c'est-à-dire s'il se souvient que *cet objet n'est pas sensé se trouver à cet endroit, dans ce contexte*, d'après les deux expositions précédentes.

Le test de MTE avec support contextuel, qui implique d'observer le comportement d'exploration de l'animal en présence de *certains objets à certains endroits dans différents contextes*, nous a semblé d'avantage prometteur. Un résultat particulier a été que, sur l'ensemble des tests, certains individus ont montré un comportement explorateur plutôt intéressé par la *situation inattendue* et donc néophile, alors que d'autres ont montré un comportement explorateur plutôt néophobe par rapport à cette situation. Les recherches à venir devront se concentrer sur la réduction du temps d'exposition des animaux aux différents contextes (moins de 6 minutes) et sur l'augmentation du nombre d'individus impliqués dans l'expérience.

Malgré les exigences et difficultés de la mise en place d'un test adapté à chaque espèce, l'étude de cette capacité chez la poule domestique pourra donner des informations supplémentaires sur la complexité de sa mémoire relationnelle, et donc potentiellement sur ses capacités de raisonnement.

Une meilleure connaissance du monde mental des oiseaux d'élevage

Les résultats de nos travaux s'ajoutent aux études concernant les capacités d'inférence chez le poussin, et apportent des précisions sur l'étendue des capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique. Nos résultats participent à la mince littérature concernant les capacités de raisonnement chez les volailles, et ainsi à une meilleure connaissance de leur monde mental. Pour la suite, il serait intéressant d'étendre cette problématique de recherche aux autres espèces de Galloansérés et notamment ceux qui ont une écologie comportementale différente (comme ce qui a pu être fait chez les corvidés : Bond et al., 2010 ; voir aussi la thèse de Samara Danel, 2018).

Notre rapport aux espèces animales dépend de conditions historiques et culturelles mais aussi de notre connaissances de leurs capacités cognitives (voir par exemple Cole & Stewart, 2016) ; l'existence de capacités d'inférence chez la poule domestique module ses capacités d'adaptation et sa compréhension de l'environnement, et doit être prise en compte dans les pratiques de gestion des animaux d'élevage dans une perspective d'amélioration de leur bien-être.

Perspectives pour l'étude comparative des capacités de raisonnement chez l'oiseau

Il reste beaucoup à apprendre sur le degré et l'étendue des capacités d'inférence et de raisonnement des différentes espèces d'oiseaux (Schloegl & Fischer, 2017). Parmi les oiseaux catégorisés comme « oiseaux à petit cerveau »[18] (O'Hara et al., 2016), la poule domestique est l'oiseau le plus étudié en cognition, après le pigeon (Freire & Hazel, 2017). En fournissant des analyses plus approfondies sur les performances cognitives d'inférence chez la poule, nous apportons des éléments de réflexion sur l'étendue phylogénétique des capacité de raisonnement chez l'oiseau, en dehors des espèces plus largement étudiées que sont les corvidés et les psittacidés. Malheureusement les comparaisons entre les différents groupes d'oiseaux restent compliquées, sachant que beaucoup de ces études chez l'oiseau sont réalisées au travers de tâches de manipulation d'objets, et que ce type de tâche n'est pas adapté à l'écologie comportementale des volailles.

Nos résultats sur les capacités d'inférence de la poule suggèrent que certains individus utilisent effectivement des représentations mentales, notamment relationnelles, pour résoudre les tâches d'inférence ; cependant tous les individus ne l'ont pas exprimé. Ce type de résultat a déjà été retrouvé chez les pigeons (par exemple von Fersen et al., 1991) ou chez les corvidés (Bond et al., 2003). Nous proposons de faire un lien entre ces différentes études : la capacité de représentation mentale relationnelle serait possiblement présente dans les différents groupes phylogénétiques d'oiseaux, mais leur expression serait majoritairement dépendante de paramètres individuels. Cette hypothèse bénéficierait d'une recherche plus approfondie concernant le lien entre paramètres individuels et stratégies de résolution des tâches inférentielles plus ou moins complexes.

[18] Le terme fait référence au terme anglais « small-brained birds », qui désigne les oiseaux dont la masse du cerveau est relativement faible par rapport à la masse corporelle. En comparaison, les « large-brained birds » ont une masse du cerveau relativement plus élevée par rapport à leur masse corporelle, ce qui est le cas des corvidés par exemple (O'Hara et al., 2016).

CONCLUSION

Les résultats de ces travaux de thèse suggèrent que la poule domestique possède des capacités d'inférence simple et relationnelle, soutenues par des capacités de mémoire relationnelle plus ou moins complexes. Ce travail contribue à l'amélioration de nos connaissances sur l'étendue des capacités cognitives de la poule domestique et plus précisément ses capacités de raisonnement. Nos résultats participent à une meilleure compréhension du monde mental des oiseaux d'élevage, et plus largement, de l'étendue des capacités de raisonnement chez les oiseaux.

Dans un premier temps nous avons pu montrer que la poule domestique est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée, et de futurs travaux de recherche pourront discriminer entre l'utilisation effective d'inférence par exclusion ou l'utilisation d'une règle plus simple. Notre seconde expérience suggère que la poule est capable de généralisation de concept perceptif, et qu'elle est donc capable d'inférence déductive au travers de cette généralisation de concept. Cette seconde expérience valide la capacité d'inférence au travers de la représentation mentale d'une règle, chez la poule. Enfin, nous avons réalisé avec succès une tâche d'inférence transitive chez la poule adulte. En implémentant une série arbitraire plus longue que ce qui avait pu être fait chez d'autres Galloansérés, et au travers d'une analyse approfondie des performances individuelles, nous avons pu mettre en évidence l'utilisation de représentations mentales relationnelles chez la poule domestique. Nos résultats suggèrent que l'utilisation spontanée de représentations mentales relationnelles dans le cadre d'inférences, dépend beaucoup de paramètres individuels chez cette espèce.

Finalement, la contribution majeure de cette thèse est d'appuyer l'hypothèse de capacités de représentations mentales simples et relationnelles chez un oiseau d'élevage : la poule domestique. Ce résultat vient compléter les études réalisées jusqu'alors majoritairement sur le poussin, et s'ajouter aux conclusions de l'existence de capacités d'inférence chez différentes espèces d'oiseaux. Pour aller plus loin, les recherches à venir pourront s'attacher à étudier les processus cognitifs à l'œuvre dans le cadre des différents types d'inférence chez la poule domestique ; ou encore, à reproduire les tâches présentées dans cette thèse, chez d'autres Galloansérés, afin de mieux comprendre l'étendue des capacités d'inférence et de raisonnement au sein de ce groupe phylogénétique.

BIBLIOGRAPHIE

Abeyesinghe, S. M., Nicol, C. J., Hartnell, S. J., & Wathes, C. M. (2005). Can domestic fowl, Gallus gallus domesticus, show self-control? *Animal Behaviour*, *70*(1), 1-11. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.011

Aguilera, M. (2018). Why the content of animal thought cannot be propositional. *Análisis Filosófico*, *XXXVIII*(2), 183-207. https://philpapers.org/rec/AGUWTC

Allen, C. (2006). Transitive inference in animals : Reasoning or conditioned associations? In S. Hurley & M. Nudds (Éds.), *Rational Animals?* (p. 175-186). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528272.003.0007

Allen, T. A., & Fortin, N. J. (2013). The evolution of episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(supplement_2), 10379-10386. https://doi.org/10.1073/pnas.1301199110

Amsel, A. (1992). *Frustration theory : An analysis of dispositional learning and memory* (p. xiii, 278). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511665561

ANSES. (2018). *Avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif au « Bien-être animal : Contexte, définition et évaluation ». Saisine n° 2016-SA-0288*. https://www.anses.fr/fr/system/files/SABA2016SA0288.pdf

Aoki, N., Mori, C., Fujita, T., Serizawa, S., Yamaguchi, S., Matsushima, T., & Homma, K. J. (2022). Imprintability of Newly Hatched Domestic Chicks on an Artificial Object : A Novel High Time-Resolution Apparatus Based on a Running Disc. *Frontiers in Physiology*, *13*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2022.822638

Armengaud, F. (s. d.). *CONVERSION, logique*. Encyclopædia Universalis. Consulté 20 juillet 2023, à l'adresse https://www.universalis.fr/encyclopedie/conversion-logique/

Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A. D., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & Schaik, C. P. van. (2008). Fission-Fusion Dynamics : New Research Frameworks. *Current Anthropology*, *49*(4), 627-654. https://doi.org/10.1086/586708

Aust, U., Range, F., Steurer, M., & Huber, L. (2008). Inferential reasoning by exclusion in pigeons, dogs, and humans. *Animal Cognition*, *11*(4), 587-597. https://doi.org/10.1007/s10071-008-0149-0

Austerweil, J. L., Sanborn, S., & Griffiths, T. L. (2019). Learning How to Generalize. *Cognitive Science*, *43*(8), e12777. https://doi.org/10.1111/cogs.12777

Avarguès-Weber, A., Portelli, G., Benard, J., Dyer, A., & Giurfa, M. (2010). Configural processing enables discrimination and categorization of face-like stimuli in honeybees. *Journal of Experimental Biology*, *213*(4), 593-601. https://doi.org/10.1242/jeb.039263

Balleine, B. W., & Dezfouli, A. (2019). Hierarchical Action Control : Adaptive Collaboration Between Actions and Habits. *Frontiers in Psychology*, *10*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02735

Bateson, P. P. G. (1964). An Effect of Imprinting on the Perceptual Development of Domestic Chicks. *Nature*, *202*(4930), 4930. https://doi.org/10.1038/202421a0

Beckers, T., De Houwer, J., & Dwyer, D. M. (2016). Reasoning versus association in animal cognition : Current controversies and possible ways forward. *Journal of Comparative Psychology*, *130*(3), 187-191. https://doi.org/10.1037/com0000024

Bekoff, M. (2012). Animal Tool Behavior : The Use and Manufacture of Tools by Animals by Robert W. Shumaker, Kristina R. Walkup, Benjamin B. Beck, and Gordon M. Burghardt. *The Quarterly Review of Biology*, *87*(1), 64-64. https://doi.org/10.1086/663904

Bermúdez, J. L. (2006). Animal reasoning and proto-logic. In S. Hurley & M. Nudds (Éds.), *Rational Animals?* (p. 127-138). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528272.003.0005

Bermudez, J. L., & Bermudez, J. L. (2008). *Thinking Without Words*. Oxford University Press.

Blaisdell, A., Sawa, K., Leising, K., & Waldmann, M. (2006). Causal Reasoning in Rats. *Science (New York, N.Y.)*, *311*, 1020-1022. https://doi.org/10.1126/science.1121872

Bobrowicz, K. A., & Greiff, S. (2022). Executive Functions in Birds. *Birds*, *3*(2), 184-220. https://doi.org/10.3390/birds3020013

Bona, L., van Staaveren, N., Pokharel, B. B., van Krimpen, M., & Harlander-Matauschek, A. (2018). The Effect of Low Protein Energy-Rich Diets on Plasma Hepatic Markers, Hepatic Damage, and Discrimination Reversal Learning in Young Female Chicks. *Frontiers in Veterinary Science*, *5*, 107. https://doi.org/10.3389/fvets.2018.00107

Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2003). Social complexity and transitive inference in corvids. *Animal Behaviour*, *65*(3), 479-487. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2101

Bond, A. B., Wei, C. A., & Kamil, A. C. (2010). Cognitive representation in transitive inference : A comparison of four corvid species. *Behavioural Processes*, *85*(3), 283-292. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.08.003

Bouton, M. E. (2007). *Learning and behavior : A contemporary synthesis* (p. xiii, 482). Sinauer Associates.

Bräuer, J., Bös, M., Call, J., & Tomasello, M. (2013). Domestic dogs (Canis familiaris) coordinate their actions in a problem-solving task. *Animal Cognition*, *16*(2), 273-285. https://doi.org/10.1007/s10071-012-0571-1

Bryant, P. E., & Trabasso, T. (1971). Transitive inferences and memory in young children. *Nature, 232*(5311), 456-458. https://doi.org/10.1038/232456a0

Cabrera-Álvarez, M. J., & Clayton, N. S. (2020). Neural Processes Underlying Tool Use in Humans, Macaques, and Corvids. *Frontiers in Psychology, 11*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2020.560669

Calandreau, L., Bertin, A., Boissy, A., Arnould, C., Constantin, P., Desmedt, A., Guémené, D., Nowak, R., & Leterrier, C. (2011). Effect of one week of stress on emotional reactivity and learning and memory performances in Japanese quail. *Behavioural Brain Research, 217*(1), 104-110. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.10.004

Call, J. (2004). Inferences About the Location of Food in the Great Apes (Pan paniscus, Pan troglodytes, Gorilla gorilla, and Pongo pygmaeus). *Journal of Comparative Psychology*, *118*(2), 232-241. https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.232

Call, J., & Carpenter, M. (2001). Do apes and children know what they have seen? *Animal Cognition, 3*(4), 207-220. https://doi.org/10.1007/s100710100078

Camp, E. (2009). Putting Thoughts to Work : Concepts, Systematicity, and Stimulus-Independence. *Philosophy and Phenomenological Research*, *78*(2), 275-311. https://doi.org/10.1111/j.1933-1592.2009.00245.x

Carere, C., & Locurto, C. (2011). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, *57*(4), 491-498. https://doi.org/10.1093/czoolo/57.4.491

Carruthers, P. (2008). Meta-cognition in animals : A skeptical look. *Mind & Language*, *23*(1), 58-89. https://doi.org/10.1111/j.1468-0017.2007.00329.x

Chiandetti, C., Spelke, E. S., & Vallortigara, G. (2015). Inexperienced newborn chicks use geometry to spontaneously reorient to an artificial social partner. *Developmental Science, 18*(6), 972-978. https://doi.org/10.1111/desc.12277

Chiandetti, C., & Vallortigara, G. (2011). Intuitive physical reasoning about occluded objects by inexperienced chicks. *Proceedings. Biological Sciences, 278*(1718), 2621-2627. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2381

Chiappe, D., & MacDonald, K. (2005). The evolution of domain-general mechanisms in intelligence and learning. *JOURNAL OF GENERAL PSYCHOLOGY*, *132*(1), 5-40. https://doi.org/10.3200/GENP.132.1.5-40

Chiesa, A. D., Speranza, M., Tommasi, L., & Vallortigara, G. (2006). Spatial cognition based on geometry and landmarks in the domestic chick (Gallus gallus). *Behavioural Brain Research*, *175*(1), 119-127. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.08.012

Clayton, N. S., Bussey, T. J., & Dickinson, A. (2003). Can animals recall the past and plan for the future? *Nature Reviews. Neuroscience, 4*(8), 685-691. https://doi.org/10.1038/nrn1180

Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, *395*(6699), 6699. https://doi.org/10.1038/26216

Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1991). The theory that wouldn't die : A critical look at the spatial mapping theory of hippocampal function. *Hippocampus*, *1*(3), 265-268. https://doi.org/10.1002/hipo.450010312

Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1993). *Memory, amnesia, and the hippocampal system* (p. xii, 330). The MIT Press.

Cohen, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia : Dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, *210*(4466), 207-210. https://doi.org/10.1126/science.7414331

Cole, M., & Stewart, K. (2016). *Our Children and Other Animals* (0 éd.). Routledge. https://doi.org/10.4324/9781315599205

Collias, N. E. (1943). Statistical Analysis of Factors Which Make for Success in Initial Encounters between Hens. *The American Naturalist*, *77*(773), 519-538. https://doi.org/10.1086/281154

Collier-Baker, E., Davis, J. M., & Suddendorf, T. (2004). Do dogs (Canis familiaris) understand invisible displacement? *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, *118*(4), 421-433. https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.4.421

Cook, R. G., & Wasserman, E. A. (2007). Learning and transfer of relational matching-to-sample by pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*(6), 1107-1114. https://doi.org/10.3758/BF03193099

Cozzutti, C., & Vallortigara, G. (2001). Hemispheric memories for the content and position of food caches in the domestic chick. *Behavioral Neuroscience*, *115*(2), 305-313. https://doi.org/10.1037/0735-7044.115.2.305

Craig, J. V. (1978). Aggressive Behavior of Chickens : Some Effects of Social and Physical Environments. Technical Report. *Scribd*. https://www.scribd.com/document/486066289/Craig-J-V-1978-Aggressive-behavior-of-chickens-Some-effects-of-social-and-physical-environments-KansasnState-University-Manhattan-Kansas

Croney, C. C., Prince-Kelly, N., & Meller, C. L. (2007). A note on social dominance and learning ability in the domestic chicken (Gallus gallus). *Applied Animal Behaviour Science*, *105*(1-3), 254-258. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.001

Crystal, J. D., & Foote, A. L. (2009). Metacognition in Animals. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *4*. https://doi.org/10.3819/ccbr.2009.40001

Custers, R., & Aarts, H. (2011). Learning of predictive relations between events depends on attention, not on awareness. *Consciousness and Cognition*, *20*(2), 368-378. https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.05.011

Daisley, J. N., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2010). Logic in an asymmetrical (social) brain : Transitive inference in the young domestic chick. *Social Neuroscience*, *5*(3), 309-319. https://doi.org/10.1080/17470910903529795

Daisley, J. N., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2021). Low-rank Gallus gallus domesticus chicks are better at transitive inference reasoning. *Communications Biology*, *4*(1), 1344. https://doi.org/10.1038/s42003-021-02855-y

Danel, S. (2018). *Cognition physique chez l'oiseau : Général ou adapté ?* [These de doctorat]. Université de Lyon.

Danel, S., Chiffard-Carricaburu, J., Bonadonna, F., & Nesterova, A. P. (2021). Exclusion in the field : Wild brown skuas find hidden food in the absence of visual information. *Animal Cognition*, *24*(4), 867-876. https://doi.org/10.1007/s10071-021-01486-4

Danel, S., Rebout, N., Bonadonna, F., & Biro, D. (2022). Wild skuas can use acoustic cues to locate hidden food. *Animal Cognition*. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01611-x

Danel, S., Rebout, N., & Kemp, L. V. (2022). Through the eyes of a hunter : Assessing perception and exclusion performance in ground-hornbills. *Animal Cognition*. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01619-3

Danel, S., Rebout, N., Osiurak, F., & Biro, D. (2022). Exclusion by donkey's ears : Donkeys (Equus asinus) use acoustic information to find hidden food in a two-way object-choice task. *Journal of Comparative Psychology*, *136*(1), 68-78. https://doi.org/10.1037/com0000308

Daniels, C. W., Laude, J. R., & Zentall, T. R. (2014). Six-term transitive inference with pigeons : Successive-pair training followed by mixed-pair training. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *101*(1), 26-37. https://doi.org/10.1002/jeab.65

Davidson, J. E. (1995). The suddenness of insight. In *The nature of insight* (p. 125-155). The MIT Press.

Dawkins, M. S. (1995). How Do Hens View Other Hens ? The Use of Lateral and Binocular Visual Fields in Social Recognition. *Behaviour*, *132*(7/8), 591-606. https://doi.org/10.1163/156853995X00225

Dawkins, M. S. (1996). Distance and Social Recognition in Hens : Implications for the Use of Photographs as Social Stimuli. *Behaviour*, *133*(9-10), 663-680. https://doi.org/10.1163/156853996X00413

de Haas, E. N., Lee, C., Hernandez, C. E., Naguib, M., & Rodenburg, T. B. (2017). Individual differences in personality in laying hens are related to learning a colour cue association. *Behavioural Processes*, *134*, 37-42. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.11.001

de Haas, E. N., Lee, C., & Rodenburg, T. B. (2017). Learning and Judgment Can Be Affected by Predisposed Fearfulness in Laying Hens. *Frontiers in Veterinary Science*, *4*, 113. https://doi.org/10.3389/fvets.2017.00113

Dharmaretnam, M., & Rogers, L. J. (2005). Hemispheric specialization and dual processing in strongly versus weakly lateralized chicks. *Behavioural Brain Research*, *162*(1), 62-70. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2005.03.012

Dickinson, A. (1985). Actions and habits : The development of behavioural autonomy. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, *308*, 67-78. https://doi.org/10.1098/RSTB.1985.0010

Dickinson, A. (2012). Associative learning and animal cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1603), 2733-2742. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0220

Dickinson, A., Balleine, B., Watt, A., Gonzalez, F., & Boakes, R. A. (1995). Motivational control after extended instrumental training. *Animal Learning & Behavior*, *23*(2), 197-206. https://doi.org/10.3758/BF03199935

Doré, F. Y. (1990). Search behaviour of cats (Felis catus) in an invisible displacement test : Cognition and experience. *Canadian Journal of Psychology*, *44*(3), 359-370. https://doi.org/10.1037/h0084262

Dougherty, L., & Guillette, L. (2108). Linking personality and cognition : A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(20170282). https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0282

Dudchenko, P. A. (2004). An overview of the tasks used to test working memory in rodents. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *28*(7), 699-709. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.09.002

Dudde, A., Krause, E. T., Matthews, L. R., & Schrader, L. (2018). More Than Eggs – Relationship Between Productivity and Learning in Laying Hens. *Frontiers in Psychology*, *9*, 2000. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.02000

Duffrene, J., Petit, O., Thierry, B., Nowak, R., & Dufour, V. (2022). Both sheep and goats can solve inferential by exclusion tasks. *Animal Cognition*. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01656-y

Dumas, C., & Doré, F. Y. (1991). Cognitive development in kittens (Felis catus) : An observational study of object permanence and sensorimotor intelligence. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, *105*(4), 357-365. https://doi.org/10.1037/0735-7036.105.4.357

Dusek, J. A., & Eichenbaum, H. (1997). The hippocampus and memory for orderly stimulus relations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(13), 7109-7114. https://doi.org/10.1073/pnas.94.13.7109

Eacott, M. J., & Norman, G. (2004). Integrated memory for object, place, and context in rats : A possible model of episodic-like memory? *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *24*(8), 1948-1953. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2975-03.2004

Eichenbaum, H. (1994). The hippocampal system and declarative memory in humans and animals : Experimental analysis and historical origins. In *Memory systems 1994* (p. 147-201). The MIT Press.

Eichenbaum, H., & Cohen, N. J. (2014). Can We Reconcile the Declarative Memory and Spatial Navigation Views on Hippocampal Function? *Neuron*, *83*(4), 764-770. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.07.032

Einav, S., & O'Connor, M. (2019). P-values and significance : The null hypothesis that they are not related is correct. *Journal of Critical Care*, *54*, 159-162. https://doi.org/10.1016/j.jcrc.2019.08.020

Erdőhegyi, Á., Topál, J., Virányi, Z., & Miklósi, Á. (2007). Dog-logic : Inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use. *Animal Behaviour*, *74*(4), 725-737. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.004

Evans, J. S. T. (2003). In two minds : Dual-process accounts of reasoning. *TRENDS IN COGNITIVE SCIENCES*, *7*(10), 454-459. https://doi.org/10.1016/j.tics.2003.08.012

Ferreira, V. H. B. (2020). *Relation entre personnalité, cognition et utilisation du parcours chez le poulet élevé en plein-air (Gallus gallus domesticus)* [Thèse de doctorat]. Université de Tours.

Ferreira, V. H. B., Barbarat, M., Lormant, F., Germain, K., Brachet, M., Løvlie, H., Calandreau, L., & Guesdon, V. (2020). Social motivation and the use of distal, but not local, featural cues are related to ranging behavior in free-range chickens (Gallus gallus domesticus). *Animal Cognition*, *23*(4), 769-780. https://doi.org/10.1007/s10071-020-01389-w

Ferreira, V. H. B., Guesdon, V., & Calandreau, L. (2021). How can the research on chicken cognition improve chicken welfare : A perspective review. *World's Poultry Science Journal*, 1-20. https://doi.org/10.1080/00439339.2021.1924920

Ferreira, V. H. B., Peuteman, B., Lormant, F., Valenchon, M., Germain, K., Brachet, M., Leterrier, C., Lansade, L., Calandreau, L., & Guesdon, V. (2019). Relationship between ranging behavior and spatial memory of free-range chickens. *Behavioural Processes*, *166*, 103888. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103888

Ferreira, V. H. B., Reiter, L., Germain, K., Calandreau, L., & Guesdon, V. (2020). Uninhibited chickens : Ranging behaviour impacts motor self-regulation in free-range broiler chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Biology Letters*, *16*(1), 20190721. https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0721

Fiset, S., & Leblanc, V. (2007). Invisible displacement understanding in domestic dogs (Canis familiaris) : The role of visual cues in search behavior. *Animal Cognition*, *10*(2), 211-224. https://doi.org/10.1007/s10071-006-0060-5

Fleming, S. M., & Daw, N. D. (2017). Self-Evaluation of Decision-Making : A General Bayesian Framework for Metacognitive Computation. *Psychological Review*, *124*(1), 91-114. https://doi.org/10.1037/rev0000045

Forkman, B. (2000). Domestic hens have declarative representations. *Animal Cognition*, *3*(3), 135-137. https://doi.org/10.1007/s100710000074

Forkman, B., & Vallortigara, G. (1999). Minimization of modal contours : An essential cross-species strategy in disambiguating relative depth. *Animal Cognition*, *2*(4), 181-185. https://doi.org/10.1007/s100710050038

Fraser, D. (2008). Understanding animal welfare. *Acta Veterinaria Scandinavica*, *50*(S1), S1. https://doi.org/10.1186/1751-0147-50-S1-S1

Freire, R. (2020). Understanding chicken learning and cognition and implications for improved management. In Royal Veterinary College – University of London, UK & C. Nicol (Éds.), *Burleigh Dodds Series in Agricultural Science* (p. 91-116). Burleigh Dodds Science Publishing. https://doi.org/10.19103/AS.2020.0078.04

Freire, R., & Hazel, S. J. (2017). Are chicken minds special? *Animal Sentience*, *2*(17). https://doi.org/10.51291/2377-7478.1223

Friedman, W. J. (2007). The meaning of "time" in episodic memory and mental time travel. *Behavioral and Brain Sciences*, *30*(3), 323-323. https://doi.org/10.1017/S0140525X07002087

Gagliardi, G. J., Gallup, G. G., & Boren, J. L. (1976). Effect of different pupil to eye size ratios on tonic immobility in chickens. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *8*(1), 58-60. https://doi.org/10.3758/BF03337075

Gallistel, C. R. (1990). Representations in animal cognition : An introduction. *Cognition*, *37*(1), 1-22. https://doi.org/10.1016/0010-0277(90)90016-D

Gallup, G. G., Cummings, W. H., & Nash, R. F. (1972). The experimenter as an independent variable in studies of animal hypnosis in chickens (Gallus gallus). *Animal Behaviour*, *20*(1), 166-169. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80187-8

Gallup, G. G., Nash, R. F., & Ellison, A. L. (1971). Tonic immobility as a reaction to predation : Artificial eyes as a fear stimulus for chickens. *Psychonomic Science*, *23*(1-B), 79-80. https://doi.org/10.3758/BF03336016

Gärdenfors, P. (1995). Cued and detached representations in animal cognition. *Behavioural Processes*, *35*(1-3), 263-273. https://doi.org/10.1016/0376-6357(95)00043-7

Garnham, L., & Løvlie, H. (2018). Sophisticated Fowl : The Complex Behaviour and Cognitive Skills of Chickens and Red Junglefowl. *Behavioral Sciences, 8*(1), 13. https://doi.org/10.3390/bs8010013

Grether, W. F., & Maslow, A. H. (1937). An experimental study of insight in monkeys. *Journal of Comparative Psychology, 24*(1), 127-134. https://doi.org/10.1037/h0057666

Griffin, A. S., Guillette, L. M., & Healy, S. D. (2015). Cognition and personality : An analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution, 30*(4), 207-214. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.012

Guez, D., & Audley, C. (2013). Transitive or Not : A Critical Appraisal of Transitive Inference in Animals. *Ethology, 119*(9), 703-726. https://doi.org/10.1111/eth.12124

Hanggi, E. B. (1999). Categorization learning in horses (Equus caballus). *Journal of Comparative Psychology, 113*(3), 243-252. https://doi.org/10.1037/0735-7036.113.3.243

Hanggi, E. B., & Schusterman, R. J. (1995). Conditional discrimination learning in a male harbor seal (Phoca vitulina). In *Sensory Systems of Aquatic Mammals. R.A. Kastelein, J.A. Thomas and P.E. Nachtigall (editors)* (De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands, p. 543-559).

Henke-von der Malsburg, J., Kappeler, P. M., & Fichtel, C. (2020). Linking ecology and cognition : Does ecological specialisation predict cognitive test performance? *Behavioral Ecology and Sociobiology, 74*(12), 154. https://doi.org/10.1007/s00265-020-02923-z

Herman, L. M. (2006). Intelligence and rational behaviour in the bottlenosed dolphin. In *Rational animals?* (p. 439-467). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528272.003.0020

Hess, E. H. (1964). Imprinting in Birds. *Science, 146*(3648), 1128-1139. https://doi.org/10.1126/science.146.3648.1128

Hild, S. (2017, juillet 3). *Qu'est-ce que la conscience ?* La Fondation Droit Animal, Ethique et Sciences. https://www.fondation-droit-animal.org/94-quest-ce-que-la-conscience/

Hogue, M.-E., Beaugrand, J. P., & Laguë, P. C. (1996). Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. *Behavioural Processes, 38*(3), 241-252. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(96)00035-6

Hubbard, T. L. (2013). Phenomenal causality I : Varieties and variables. *Axiomathes: An International Journal in Ontology & Cognitive Systems, 23*(1), 1-42. https://doi.org/10.1007/s10516-012-9198-8

ISA SAS. (s. d.). *La poule pondeuse ISA - Hendrix Genetics Pondeuses*. Consulté 11 juillet 2023, à l'adresse https://pondeuses.hendrix-genetics.fr/fr/les-pondeuses/isa/

Jaakkola, K., Guarino, E., Rodriguez, M., Erb, L., & Trone, M. (2010). What do dolphins (Tursiops truncatus) understand about hidden objects? *Animal Cognition*, *13*(1), 103-120. https://doi.org/10.1007/s10071-009-0250-z

Jacobs, L. (2006). From Movement to Transitivity : The Role of Hippocampal Parallel Maps in Configural Learning. *Reviews in the Neurosciences*, *17*(1-2), 99-109. https://doi.org/10.1515/REVNEURO.2006.17.1-2.99

Jaffard, R., Guillou, J.-L., Desmedt, A., Etchamendy, N., & Marighetto, A. (2001). 14 Neurobiologie des systèmes de mémoire et de leurs interactions chez l'animal. In *Les méthodes de la neuropsychologie* (p. 289-310). De Boeck Supérieur. https://doi.org/10.3917/dbu.eusta.2001.01.0289

Jakupi, J., & Rickard, N. (2004). Evidence of a Time-Dependent Long-Term Stage of Memory for a Spatial Learning Task in the Chick (Callus gallus). *Behavioral neuroscience*, *118*, 569-574. https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.3.569

Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Perkel, D. J., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, J. M., Ball, G. F., Dugas-Ford, J., Durand, S. E., Hough, G. E., Husband, S., Kubikova, L., Lee, D. W., … Avian Brain Nomenclature Consortium. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews. Neuroscience*, *6*(2), 151-159. https://doi.org/10.1038/nrn1606

Johnston, A. N. B., & Rose, S. P. R. (1998). Isolation–stress-induced facilitation of passive avoidance memory in the day-old chick. *Behavioral Neuroscience*, *112*(4), 929-936. https://doi.org/10.1037/0735-7044.112.4.929

Jones, R. B. (1996). Fear and adaptability in poultry : Insights, implications and imperatives. *World's Poultry Science Journal*, *52*(2), 131-174. https://doi.org/10.1079/WPS19960013

Jones, R. B., & Waddington, D. (1992). Modification of fear in domestic chicks, Gallus gallus domesticus, via regular handling and early environmental enrichment. *Animal Behaviour*, *43*(6), 1021-1033. https://doi.org/10.1016/0003-3472(92)90015-2

Jozet-Alves, C., Bertin, M., & Clayton, N. S. (2013). Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology*, *23*(23), R1033-R1035. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.021

Karakashian, S. J., Gyger, M., & Marler, P. (1988). Audience effects on alarm calling in chickens (Gallus gallus). *Journal of Comparative Psychology*, *102*(2), 129-135. https://doi.org/10.1037/0735-7036.102.2.129

Kastak, D., & Schusterman, R. J. (1994). Transfer of visual identity matching-to-sample in two california sea lions (zalophus californianus). *Animal Learning & Behavior*, *22*(4), 427-435. https://doi.org/10.3758/BF03209162

Koriat, A. (1997). Monitoring One's Own Knowledge During Study:A Cue-Utilization Approach to Judgmentsof Learning. *Journal of Experimental Psychology*, *126*(4), 349-370.

Kouwenberg, A.-L., Walsh, C. J., Morgan, B. E., & Martin, G. M. (2009). Episodic-like memory in crossbred Yucatan minipigs (Sus scrofa). *Applied Animal Behaviour Science*, *117*(3-4), 165-172. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.01.005

Kraimi, N., Lormant, F., Calandreau, L., Kempf, F., Zemb, O., Lemarchand, J., Constantin, P., Parias, C., Germain, K., Rabot, S., Philippe, C., Foury, A., Moisan, M.-P., Carvalho, A. V., Coustham, V., Dardente, H., Velge, P., Chaumeil, T., & Leterrier, C. (2022). Microbiota and stress : A loop that impacts memory. *Psychoneuroendocrinology*, *136*, 105594. https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2021.105594

Kruschke, J. K. (2008). Bayesian approaches to associative learning : From passive to active learning. *Learning & Behavior*, *36*(3), 210-226. https://doi.org/10.3758/lb.36.3.210

Lagnado, D. A., Waldmann, M. R., Hagmayer, Y., & Sloman, S. A. (2007). Beyond covariation : Cues to causal structure. In *Causal learning : Psychology, philosophy, and computation* (p. 154-172). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195176803.003.0011

Langley, E. J. G., Horik, J. O., Whiteside, M. A., Beardsworth, C. E., Weiss, M. N., & Madden, J. R. (2020). Early-life learning ability predicts adult social structure, with potential implications for fitness outcomes in the wild. *Journal of Animal Ecology*, *89*(6), 1340-1349. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13194

Lansade, L. (2015). La personnalité. In *Ethologie animale : Une approche biologique du comportement* (p. 247 p.). De Boeck Supérieur. https://hal.science/hal-01194952

Lazareva, O. F., & Wasserman, E. A. (2006). Effect of stimulus orderability and reinforcement history on transitive responding in pigeons. *Behavioural Processes*, *72*(2), 161-172. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.01.008

Le Neindre, P., Bernard, E., Boissy, A., Boivin, X., Calandreau, L., Delon, N., Deputte, B., Desmoulin-Canselier, S., Dunier, M., Faivre, N., Giurfa, M., Guichet, J., Lansade, L., Larrère, R., Mormède, P., Prunet, P., Schaal, B., Servière, J., & Terlouw, C. (2017). Animal Consciousness. *EFSA Supporting Publications*, *14*(4). https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2017.EN-1196

Le Neindre, P., Dunier, M., Larrere, R., & Prunet, P. (2018). *La conscience des animaux*. éditions Quae. https://doi.org/10.35690/978-2-7592-2871-3

Lea, S. E. G., Slater, A. M., & Ryan, C. M. E. (1996). Perception of object unity in chicks : A comparison with the human infant. *Infant Behavior and Development*, *19*(4), 501-504. https://doi.org/10.1016/S0163-6383(96)90010-7

Lemaire, B. S., & Vallortigara, G. (2023). Life is in motion (through a chick's eye). *Animal Cognition*, *26*(1), 129-140. https://doi.org/10.1007/s10071-022-01703-8

Lind, J., Enquist, M., & Ghirlanda, S. (2015). Animal memory : A review of delayed matching-to-sample data. *Behavioural Processes, 117*, 52-58. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.019

Loconsole, M., Mascalzoni, E., Daisley, J. N., De Agrò, M., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2021). Lateralized Declarative-Like Memory for Conditional Spatial Information in Domestic Chicks (Gallus gallus). *Symmetry*, *13*(5), 906. https://doi.org/10.3390/sym13050906

Loconsole, M., Perovic, S., & Regolin, L. (2021). A leftward bias negatively correlated with performance is selectively displayed by domestic chicks during rule reversal (not acquisition). *Laterality*, *26*(1-2), 1-18. https://doi.org/10.1080/1357650X.2020.1797077

Lormant, F., Cornilleau, F., Constantin, P., Meurisse, M., Lansade, L., Leterrier, C., Lévy, F., & Calandreau, L. (2018). A trait for a high emotionality favors spatial memory to the detriment of cue-based memory in Japanese quail. *Behavioural Processes*, *157*, 256-262. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.006

Maier, N. R. F., & Schneirla, T. C. (1964). *Principles of animal psychology* (p. xvi, 683). Dover Publications.

Marguénaud, J.-P., Leroy, J., Boisseau-Sowinski, L., Chevalier, J.-L., & Nadaud, S. (2019). *Code de l'animal*. LEXISNEXIS.

Marino, L. (2017). Thinking chickens : A review of cognition, emotion, and behavior in the domestic chicken. *Animal Cognition*, *20*(2), 127-147. https://doi.org/10.1007/s10071-016-1064-4

Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and Dietary Conservatism:Two Distinct Processes? *Evolutionary Ecology*, *13*(7), 641-653. https://doi.org/10.1023/A:1011077731153

Martin, G. M., & Bellingham, W. P. (1979). Learning of visual food aversions by chickens (Gallus gallus) over long delays. *Behavioral and Neural Biology*, *25*(1), 58-68. https://doi.org/10.1016/S0163-1047(79)90756-8

Martinho, A., & Kacelnik, A. (2016). Ducklings imprint on the relational concept of « same or different ». *Science (New York, N.Y.)*, *353*(6296), 286-288. https://doi.org/10.1126/science.aaf4247

Mascalzoni, E., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2010). Innate sensitivity for self-propelled causal agency in newly hatched chicks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(9), 4483-4485. https://doi.org/10.1073/pnas.0908792107

Maury. (1967). L'acquisition de concepts : Genèse et apprentissage. L'Année psychologique, 67(1), 195-218.

Mazancieux, A. (2020). *Towards a unified view of metacognition : Insights from metamemory* [PhD thesis]. Université de Grenoble Alpes.

McCabe, B. J. (2019). Visual Imprinting in Birds : Behavior, Models, and Neural Mechanisms. *Frontiers in Physiology*, *10*, 658. https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00658

McGonigle, B. O., & Chalmers, M. (1977). Are monkeys logical? *Nature*, *267*, 694-696.

McLaren, I. P. L., Forrest, C. L. D., McLaren, R. P., Jones, F. W., Aitken, M. R. F., & Mackintosh, N. J. (2014). Associations and propositions : The case for a dual-process account of learning in humans. *Neurobiology of Learning and Memory*, *108*, 185-195. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2013.09.014

Mellor, D. (2017). Operational Details of the Five Domains Model and Its Key Applications to the Assessment and Management of Animal Welfare. *Animals*, *7*(12), 60. https://doi.org/10.3390/ani7080060

Mikolasch, S., Kotrschal, K., & Schloegl, C. (2012). The influence of local enhancement on choice performances in African Grey parrots (Psittacus erithacus) and jackdaws (Corvus monedula). *Journal of Comparative Psychology*, *126*(4), 399-406. https://doi.org/10.1037/a0028209

Moe, R. O., Nordgreen, J., Janczak, A. M., Spruijt, B. M., Zanella, A. J., & Bakken, M. (2009). Trace classical conditioning as an approach to the study of reward-related behaviour in laying hens : A methodological study. *Applied Animal Behaviour Science*, *121*(3-4), 171-178. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.10.002

Moors, A. (2014). Examining the mapping problem in dual-process models. In *Dual-process theories of the social mind* (p. 20-34). The Guilford Press.

Naefgen, C., & Janczyk, M. (2018). Free choice tasks as random generation tasks : An investigation through working memory manipulations. *Experimental Brain Research*, *236*(8), 2263-2275. https://doi.org/10.1007/s00221-018-5295-2

Nakamori, T., Maekawa, F., Sato, K., Tanaka, K., & Ohki-Hamazaki, H. (2013). Neural basis of imprinting behavior in chicks. *Development, Growth & Differentiation*, *55*(1), 198-206. https://doi.org/10.1111/dgd.12028

Nakamura, N., Watanabe, S., Betsuyaku, T., & Fujita, K. (2011). Do birds (pigeons and bantams) know how confident they are of their perceptual decisions? *Animal Cognition*, *14*(1), 83-93. https://doi.org/10.1007/s10071-010-0345-6

Nawroth, C., Prentice, P. M., & McElligott, A. G. (2017). Individual personality differences in goats predict their performance in visual learning and non-associative cognitive tasks. *Behavioural Processes*, *134*, 43-53. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.08.001

Nawroth, C., & von Borell, E. (2015). Domestic pigs' (Sus scrofa domestica) use of direct and indirect visual and auditory cues in an object choice task. *Animal Cognition*, *18*(3), 757-766. https://doi.org/10.1007/s10071-015-0842-8

Nawroth, C., von Borell, E., & Langbein, J. (2014). Exclusion Performance in Dwarf Goats (Capra aegagrus hircus) and Sheep (Ovis orientalis aries). *PLoS ONE*, *9*(4), e93534. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093534

Nelson, T. O., & Narens, L. (1990). Metamemory : A Theoretical Framework and New Findings. *Psychology of Learning and Motivation*, *26*, 125-173. https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60053-5

Nicol, C. J. (2015). *The behavioural biology of chickens*. CABI.

Nieder, A. (2017). Evolution of cognitive and neural solutions enabling numerosity judgements : Lessons from primates and corvids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *373*(1740), 20160514. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0514

Nieder, A., Wagener, L., & Rinnert, P. (2020). A neural correlate of sensory consciousness in a corvid bird. *Science (New York, N.Y.)*, *369*(6511), 1626-1629. https://doi.org/10.1126/science.abb1447

Obozova, T. A., Smirnova, A. A., & Zorina, Z. A. (2012). Relational Learning in Glaucous-Winged Gulls (Larus glaucescens). *The Spanish Journal of Psychology*, *15*(3), 873-880. https://doi.org/10.5209/rev_SJOP.2012.v15.n3.39380

Obozova, T., Smirnova, A., Zorina, Z., & Wasserman, E. (2015). Analogical reasoning in amazons. *Animal Cognition*, *18*(6), 1363-1371. https://doi.org/10.1007/s10071-015-0882-0

O'Hara, M., Schwing, R., Federspiel, I., Gajdon, G. K., & Huber, L. (2016). Reasoning by exclusion in the kea (Nestor notabilis). *ANIMAL COGNITION*, *19*(5), 965-975. https://doi.org/10.1007/s10071-016-0998-x

Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(26), 7255-7260. https://doi.org/10.1073/pnas.1517131113

Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. (1979). Hippocampus, space, and memory. *Behavioral and Brain Sciences*, *2*(3), 313-322. https://doi.org/10.1017/S0140525X00062713

Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO). (2010). *Répartition mondiale | Systèmes d'élevage |*. https://www.fao.org/livestock-systems/global-distributions/fr/

Osvath, M. (2009). Spontaneous planning for future stone throwing by a male chimpanzee. *Current Biology*, *19*(5), R190-R191. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.010

Parker, S. T., & 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*(7), 623-641. https://doi.org/10.1016/S0047-2484(77)80135-8

Parsons, C. H., & Rogers, L. J. (1997). Pharmacological Extension of the Sensitive Period for Imprinting in Gallus domesticus. *Physiology & Behavior*, *62*(6), 1303-1310. https://doi.org/10.1016/S0031-9384(97)00342-9

Pearce, J. (1997). Animal learning and cognition : An introduction. *Psychology Press*.

Pearson, J., & Kosslyn, S. M. (2015). The heterogeneity of mental representation : Ending the imagery debate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(33), 10089-10092. https://doi.org/10.1073/pnas.1504933112

Peirce, C. S. (1993). Chapitre 4. Déduction, induction et hypothèse. In G. Deledalle, M. Balat, & J. Deledalle-Rhodes (Éds.), *À la recherche d'une méthode (version édité en 2014)* (p. 177-194). Presses universitaires de Perpignan. https://doi.org/10.4000/books.pupvd.1763

Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). Causal Cognition in Human and Nonhuman Animals : A Comparative, Critical Review. *Annual Review of Psychology*, *58*(1), 97-118. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085555

Pepperberg, I. M., Koepke, A., Livingston, P., Girard, M., & Hartsfield, L. A. (2013). Reasoning by inference : Further studies on exclusion in grey parrots (Psittacus erithacus). *Journal of Comparative Psychology*, *127*(3), 272-281. https://doi.org/10.1037/a0031641

Peters, J., Lebrasseur, O., Irving-Pease, E. K., Paxinos, P. D., Best, J., Smallman, R., Callou, C., Gardeisen, A., Trixl, S., Frantz, L., Sykes, N., Fuller, D. Q., & Larson, G. (2022). The biocultural origins and dispersal of domestic chickens. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(24), e2121978119. https://doi.org/10.1073/pnas.2121978119

Petty, R. (2006). A Metacognitive Model of Attitudes. *Journal of Consumer Research*, *33*, 22-24. https://doi.org/10.1086/504128

Piaget, J. (1928). *Judgment and reasoning in the child* (p. viii, 260). Harcourt, Brace. https://doi.org/10.4324/9780203207260

Piaget, J. (1954). *The construction of reality in the child* (p. xiii, 386). Basic Books. https://doi.org/10.1037/11168-000

Pinillos, R. G., Appleby, M. C., Manteca, X., Scott-Park, F., Smith, C., & Velarde, A. (2016). One Welfare—A platform for improving human and animal welfare. *Veterinary Record*, *179*(16), 412-413. https://doi.org/10.1136/vr.i5470

Pitt, D. (s. d.). Mental Representation. In *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2022 Edition)* (Edward N. Zalta&Uri Nodelman (eds.)).

Plotnik, J. M., Shaw, R. C., Brubaker, D. L., Tiller, L. N., & Clayton, N. S. (2014). Thinking with their trunks : Elephants use smell but not sound to locate food and exclude nonrewarding alternatives. *Animal Behaviour*, *88*, 91-98. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.011

Premack, D., & Premack, A. J. (1994). Levels of causal understanding in chimpanzees and children. *Cognition*, *50*(1-3), 347-362. https://doi.org/10.1016/0010-0277(94)90035-3

Prescott, N. B., & Wathes, C. M. (1999). Spectral sensitivity of the domestic fowl (Gallus g. Domesticus). *British Poultry Science*, *40*(3), 332-339. https://doi.org/10.1080/00071669987412

R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical Computing.* https://www.R-project.org/

Rault, J.-L., Waiblinger, S., Boivin, X., & Hemsworth, P. (2020). The Power of a Positive Human–Animal Relationship for Animal Welfare. *Frontiers in Veterinary Science*, *7*. https://doi.org/10.3389/fvets.2020.590867

Regolin, L., Garzotto, B., Rugani, R., Pagni, P., & Vallortigara, G. (2005). Working memory in the chick : Parallel and lateralized mechanisms for encoding of object- and position-specific information. *Behavioural Brain Research*, *157*(1), 1-9. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.06.012

Regolin, L., & Rose, S. P. R. (1999). Long-term memory for a spatial task in young chicks. *Animal Behaviour*, *57*(6), 1185-1191. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1097

Regolin, L., Rugani, R., Stancher, G., & Vallortigara, G. (2011). Spontaneous discrimination of possible and impossible objects by newly hatched chicks. *Biology Letters*, *7*(5), 654-657. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0051

Regolin, L., Tommasi, L., & Vallortigara, G. (2000). Visual perception of biological motion in newly hatched chicks as revealed by an imprinting procedure. *Animal Cognition*, *3*(1), 53-60. https://doi.org/10.1007/s100710050050

Regolin, L., & Vallortigara, G. (1995). Perception of partly occluded objects by young chicks. *Perception & Psychophysics*, *57*(7), 971-976. https://doi.org/10.3758/BF03205456

Regolin, L., Vallortigara, G., & Zanforlin, M. (1995). Detour behaviour in the domestic chick : Searching for a disappearing prey or a disappearing social partner. *Animal Behaviour*, *50*(1), 203-211. https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0232

Rogers, L. (2017). Chickens' brains, like ours, are lateralized. *Animal Sentience*, *2*(17). https://doi.org/10.51291/2377-7478.1216

Rogers, L. J. (1995). The development of brain and behaviour in the chicken. *The Development of Brain and Behaviour in the Chicken.* https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19952206567

Rogers, L. J. (2008). Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1519), 943-954. https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0225

Rogers, L. J., Vallortigara, G., & Andrew, R. J. (2013a). *Divided Brains : The Biology and Behaviour of Brain Asymmetries*. Cambridge University Press.

Rogers, L. J., Vallortigara, G., & Andrew, R. J. (2013b). *Divided Brains : The Biology and Behaviour of Brain Asymmetries*. Cambridge University Press.

Rosa Salva, O., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2007). Chicks discriminate human gaze with their right hemisphere. *Behavioural Brain Research*, *177*(1), 15-21. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.11.020

Roy, J.-M., Putois, B., Maîonchi-Pino, N., Pénicaud, N., Bault, N., & Chambon, V. (2011). *Peut-on se passer de représentations en sciences cognitives ?* De Boeck Supérieur. https://doi.org/10.3917/dbu.putoi.2011.01

Rubene, D., & Løvlie, H. (2021). Red Junglefowl Chicks Seek Contact With Humans During Foraging Task. *Frontiers in Psychology*, *12*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2021.675526

Rugani, R., Fontanari, L., Simoni, E., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2009). Arithmetic in newborn chicks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1666), 2451-2460. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0044

Rugani, R., Vallortigara, G., Priftis, K., & Regolin, L. (2015). Number-space mapping in the newborn chick resembles humans' mental number line. *Science*, *347*(6221), 534-536. https://doi.org/10.1126/science.aaa1379

Santolin, C., Rosa-Salva, O., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2016). Generalization of visual regularities in newly hatched chicks (Gallus gallus). *Animal Cognition*, *19*(5), 1007-1017. https://doi.org/10.1007/s10071-016-1005-2

Santolin, C., Rosa-Salva, O., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2016). Unsupervised statistical learning in newly hatched chicks. *Current Biology*, *26*(23), R1218-R1220. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.011

Saunders, J., Jarvis, J., & Wathes, C. (2008). Calculating luminous flux and lighting levels for domesticated mammals and birds. *Animal : an international journal of animal bioscience*, *2*, 921-932. https://doi.org/10.1017/S1751731108002012

Schacter, D. L., & Tulving, E. (1994). *What are the memory systems of 1994?* (p. 1-38). The MIT Press.

Schacter, D. L., & Tulving, E. (2012). *Les systèmes de mémoire chez l'animal et chez l'homme* (1ère édition).

Schloegl, C., Dierks, A., Gajdon, G. K., Huber, L., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2009). What You See Is What You Get? Exclusion Performances in Ravens and Keas. *PLoS ONE*, *4*(8), e6368. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006368

Schloegl, C., & Fischer, J. (2017). *Causal Reasoning in Non-Human Animals* (M. R. Waldmann, Éd.; Vol. 1). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199399550.013.36

Schmitt, V., Schloegl, C., & Fischer, J. (2014). Seeing the Experimenter Influences the Response to Pointing Cues in Long-Tailed Macaques. *PLoS ONE*, *9*(3), e91348. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091348

Scholtyssek, C., Kelber, A., Hanke, F. D., & Dehnhardt, G. (2013). A harbor seal can transfer the same/different concept to new stimulus dimensions. *Animal Cognition*, *16*(6), 915-925. https://doi.org/10.1007/s10071-013-0624-0

Schusterman, R. J., & Krieger, K. (1984). California sea lions are capable of semantic comprehension. *The Psychological Record*, *34*(1), 3-23. https://doi.org/10.1007/BF03394849

Sedman, G., O'Dowd, B., Rickard, N., Gibbs, M. E., & Ng, K. T. (1991). Brain metabolic activity associated with long-term memory consolidation. *Molecular Neurobiology*, *5*(2), 351-354. https://doi.org/10.1007/BF02935557

Sergent, C. (1964). *L'humour vert.* (BUCHET / CHASTEL édition). Buchet/Chatel.

Shanks, D. R. (2010). Learning : From association to cognition. *Annual Review of Psychology*, *61*, 273-301. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.093008.100519

Shaw, R. C., Plotnik, J. M., & Clayton, N. S. (2013). Exclusion in corvids : The performance of food-caching Eurasian jays (Garrulus glandarius). *Journal of Comparative Psychology*, *127*(4), 428-435. https://doi.org/10.1037/a0032010

Shettleworth, S. (2000). Modularity and the Evolution of Cognition. In *The Evolution of Cognition* (The MIT Press).

Smirnova, A. A., Obozova, T. A., Zorina, Z. A., & Wasserman, E. A. (2021). How do crows and parrots come to spontaneously perceive relations-between-relations? *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *37*, 109-117. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.11.009

Smirnova, A., Zorina, Z., Obozova, T., & Wasserman, E. (2015). Crows spontaneously exhibit analogical reasoning. *Current Biology: CB*, *25*(2), 256-260. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.063

Smith, J. D. (2009). The study of animal metacognition. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(9), 389-396. https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.06.009

Smith, J. D., Beran, M. J., Couchman, J. J., & Coutinho, M. V. C. (2008). The comparative study of metacognition : Sharper paradigms, safer inferences. *Psychonomic Bulletin & Review*, *15*(4), 679-691. https://doi.org/10.3758/PBR.15.4.679

Smith, J. D., & Washburn, D. A. (2005). Uncertainty Monitoring and Metacognition by Animals. *Current Directions in Psychological Science*, *14*(1), 19-24. https://doi.org/10.1111/j.0963-7214.2005.00327.x

Sorato, E., Zidar, J., Garnham, L., Wilson, A., & Løvlie, H. (2018). Heritabilities and co-variation among cognitive traits in red junglefowl. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 373*(1756), 20170285. https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0285

Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain : A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory, 82*(3), 171-177. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2004.06.005

Strauss, E. D., Curley, J. P., Shizuka, D., & Hobson, E. A. (2022). The centennial of the pecking order : Current state and future prospects for the study of dominance hierarchies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *377*(1845), 20200432. https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0432

Sun, H., Wang, J., Li, L., Liu, X., Che, Y., & Yuan, Y. (2022). Environmental cue difference and training duration modulate spatial learning and cue preference in detour task. *International Journal of Developmental Neuroscience, 82*. https://doi.org/10.1002/jdn.10169

Sweatt, J. D. (2009). *Mechanisms of Memory*. Academic Press.

Szabó, E., Chiandetti, C., Téglas, E., Versace, E., Csibra, G., Kovacs, A. M., & Vallortigara, G. (2022). Young domestic chicks spontaneously represent the absence of objects | eLife. *eLife*, *11*, e67208. https://doi.org/10.7554/eLife.67208

Taylor, P. E., Haskell, M., Appleby, M. C., & Waran, N. K. (2002). Perception of time duration by domestic hens. *Applied Animal Behaviour Science, 76*(1), 41-51. https://doi.org/10.1016/S0168-1591(01)00210-6

Thagard, P. (2005). *Mind : Introduction to Cognitive Science* (The MIT Press).

Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, *55*(4), 189-208. https://doi.org/10.1037/h0061626

Tommasi, L., & Polli, C. (2004). Representation of two geometric features of the environment in the domestic chick (Gallus gallus). *Animal Cognition*, *7*(1), 53-59. https://doi.org/10.1007/s10071-003-0182-y

Tommasi, L., & Vallortigara, G. (2000). Searching for the center : Spatial cognition in the domestic chick (Gallus gallus). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 26*(4), 477-486. https://doi.org/10.1037/0097-7403.26.4.477

Truppa, V., Garofoli, D., Castorina, G., Piano Mortari, E., Natale, F., & Visalberghi, E. (2010). Identity concept learning in matching-to-sample tasks by tufted capuchin monkeys (Cebus apella). *Animal Cognition*, *13*(6), 835-848. https://doi.org/10.1007/s10071-010-0332-y

Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. *Organization of memory*, *1*, 381-403.

Tulving, E., & Schacter, D. L. (1990). Priming and human memory systems. *Science*, *247*(4940), 301-306. https://doi.org/10.1126/science.2296719

Uddin, L. Q. (2021). Cognitive and behavioural flexibility : Neural mechanisms and clinical considerations. *Nature Reviews Neuroscience*, *22*(3), 167-179. https://doi.org/10.1038/s41583-021-00428-w

Udell, M. A. R., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2008). Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour*, *76*(6), 1767-1773. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.07.028

Vallortigara, G. (2000). Comparative Neuropsychology of the Dual Brain : A Stroll through Animals' Left and Right Perceptual Worlds. *Brain and Language*, *73*(2), 189-219. https://doi.org/10.1006/brln.2000.2303

Vallortigara, G., Regolin, L., Chiandetti, C., & Rugani, R. (2010). Rudiments of mind : Insights through the chick model on number and space cognition in animals. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *5*, 78-99. https://doi.org/10.3819/ccbr.2010.50004

Vallortigara, G., Regolin, L., & Marconato, F. (2005). Visually Inexperienced Chicks Exhibit Spontaneous Preference for Biological Motion Patterns. *PLOS Biology*, *3*(7), e208. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030208

Vallortigara, G., Regolin, L., & Pagni, P. (1999). Detour behaviour, imprinting and visual lateralization in the domestic chick. *Cognitive Brain Research*, *7*(3), 307-320. https://doi.org/10.1016/S0926-6410(98)00033-0

Vallortigara, G., Regolin, L., Rigoni, M., & Zanforlin, M. (1998). Delayed search for a concealed imprinted object in the domestic chick. *Animal Cognition*, *1*(1), 17-24. https://doi.org/10.1007/s100710050003

Vasconcelos, M. (2008). Transitive inference in non-human animals : An empirical and theoretical analysis. *Behavioural Processes*, *78*(3), 313-334. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.02.017

Vauclair, J., & Kreutzer, M. (2004). *L'éthologie cognitive* (Paris : Editions de la Maison des sciences de l'homme).

Versace, E., Schill, J., Nencini, A. M., & Vallortigara, G. (2016). Naïve Chicks Prefer Hollow Objects. *PLOS ONE*, *11*(11), e0166425. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166425

Versace, E., Spierings, M. J., Caffini, M., ten Cate, C., & Vallortigara, G. (2017). Spontaneous generalization of abstract multimodal patterns in young domestic chicks. *Animal Cognition*, *20*(3), 521-529. https://doi.org/10.1007/s10071-017-1079-5

Visalberghi, E., Addessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2009). Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology: CB*, *19*(3), 213-217. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.064

Völter, C. J., & Call, J. (2017). Causal and inferential reasoning in animals. In J. Call, G. M. Burghardt, I. M. Pepperberg, C. T. Snowdon, & T. Zentall (Éds.), *APA handbook of comparative*

psychology : Perception, learning, and cognition. (p. 643-671). American Psychological Association. https://doi.org/10.1037/0000012-029

von Fersen, L., Wynne, C. D., Delius, J. D., & Staddon, J. E. (1991). Transitive inference formation in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *17*(3), 334-341. https://doi.org/10.1037/0097-7403.17.3.334

Waldmann, M. R., Cheng, P. W., Hagmayer, Y., & Blaisdell, A. P. (2008). Chapter 20. Causal learning in rats and humans : A minimal rational model. In *The Probabilistic Mind : Prospects for Bayesian Cognitive Science. Edited by : Chater, Nick and Oaksford, Mike.* (p. 453-484). Oxford University Press.

Wascher, C. A. F., Allen, K., & Szipl, G. (2020). Learning and motor-impulse control in domestic fowl and crows. *BioRxiv Preprint*, 25. https://doi.org/10.1101/2020.10.27.357764

Wascher, C. A. F., Allen, K., & Szipl, G. (2021). Learning and motor inhibitory control in crows and domestic chickens. *Royal Society Open Science*, *8*(10), 210504. https://doi.org/10.1098/rsos.210504

Wasserman, E. A. (2016). Conceptualization in pigeons : The evolution of a paradigm. *Behavioural Processes*, *123*, 4-14. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.09.010

Wasserstein, R. L., Schirm, A. L., & Lazar, N. A. (2019). Moving to a World Beyond "p < 0.05". *The American Statistician*, *73*(sup1), 1-19. https://doi.org/10.1080/00031305.2019.1583913

Weeks, C. A., & Nicol, C. J. (2006). Behavioural needs, priorities and preferences of laying hens. *World's Poultry Science Journal*, *62*(2), 296-307. https://doi.org/10.1079/WPS200598

Weiß, B. M., Kehmeier, S., & Schloegl, C. (2010). Transitive inference in free-living greylag geese, Anser anser. *Animal Behaviour*, *79*(6), 1277-1283. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.029

Werner, C. W., Tiemann, I., Cnotka, J., & Rehkämper, G. (2005). Do chickens (Gallus gallus f. Domestica) decompose visual figures? *Animal Cognition*, *8*(2), 129-140. https://doi.org/10.1007/s10071-004-0229-8

Whittington, J. C. R., Muller, T. H., Mark, S., Chen, G., Barry, C., Burgess, N., & Behrens, T. E. J. (2020). The Tolman-Eichenbaum Machine : Unifying Space and Relational Memory through Generalization in the Hippocampal Formation. *Cell*, *183*(5), 1249-1263.e23. https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.10.024

Wilson, V., Guenther, A., Øverli, Ø., Seltmann, M. W., & Altschul, D. (2019). Future Directions for Personality Research : Contributing New Insights to the Understanding of Animal Behavior. *Animals*, *9*(5), 240. https://doi.org/10.3390/ani9050240

Wood, J. N. (2013). Newborn chickens generate invariant object representations at the onset of visual object experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(34), 14000-14005. https://doi.org/10.1073/pnas.1308246110

Zanforlin, M. (1981). Visual perception of complex forms (anomalous surfaces) in chicks. *Italian Journal of Psychology*, *8*(1), 1-16.

Zentall, T., & Hogan, D. (1974). Abstract concept learning in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology*, *102*(3), 393-398. https://doi.org/10.1037/h0035970

Zidar, J., Balogh, A. C. V., Leimar, O., & Løvlie, H. (2019). Generalization of learned preferences covaries with behavioral flexibility in red junglefowl chicks. *Behavioral Ecology*, *30*(5), 1375-1381. https://doi.org/10.1093/beheco/arz088

Zimmerman, P. H., Buijs, S. A. F., Bolhuis, J. E., & Keeling, L. J. (2011). Behaviour of domestic fowl in anticipation of positive and negative stimuli. *Animal Behaviour*, *81*(3), 569-577. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.028

Rachel DEGRANDE

Exploration des capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique (*Gallus gallus domesticus*)

Résumé :

L'objectif de cette thèse est d'étudier les capacités cognitives à la base des capacités de raisonnement chez la poule domestique. Notre recherche s'est concentrée sur l'existence de trois types d'inférence : l'inférence par exclusion, l'inférence déductive au travers de la capacité de généralisation de concept et l'inférence transitive. Nos résultats suggèrent que la poule domestique possède des capacités d'inférence simple et relationnelle. Nous montrons que la poule est capable d'appliquer une règle d'exclusion de manière spontanée ; de futurs travaux seront nécessaires pour déterminer l'utilisation effective d'inférence chez la poule dans ce type de tâche. Notre seconde expérience suggère que la poule est capable d'inférence déductive, et valide la capacité d'inférence au travers de la représentation mentale d'une règle chez cette espèce. Pour finir, notre analyse des performances d'inférence transitive chez la poule adulte suggère une utilisation de représentations mentales relationnelles dans cette tâche. Les différentes expériences soulignent que des facteurs individuels pourraient moduler l'utilisation de représentations relationnelles dans le cadre d'inférence chez cette espèce. La contribution majeure de la thèse est d'appuyer l'hypothèse de capacités d'inférence simple et relationnelle chez la poule domestique. Ce résultat complète les études réalisées jusqu'alors majoritairement sur le poussin, et s'ajoute aux conclusions de l'existence de capacités d'inférence chez différentes espèces d'oiseaux. L'existence de telles capacités chez la poule pourra être prise en compte dans les pratiques d'élevage dans une perspective de bien-être animal.

***Mots clés** : Oiseau ; Cognition ; Inférence ; Raisonnement ; Ethologie ; Psychologie expérimentale*

Summary:

This thesis aimed at studying the cognitive capacities underlying reasoning abilities in the domestic chicken. Our research focused on three types of inference capacities: inference by exclusion, deductive inference through the capacity of concept generalization, and transitive inference. Our results suggest that domestic hens possess simple and relational inference capacities. First, we show that the hen is capable of applying an exclusion rule spontaneously; however, future studies are needed to determine the hen's actual use of inference in this type of task. Our second experiment suggests that hens are capable of deductive inference, which confirms the use of inference through the mental representation of a rule in this species. Finally, the transitive inference performances of the adult hens suggest the use of relational mental representations in this task. The different experiments highlight that individual factors could affect the use of relational representations in the context of inference capacities in this species. The main contribution of the present thesis is to support the hypothesis of inferential capacities through both simple and relational mental representations in the domestic hen. This result complements the studies carried out to date, mainly on chicks, and adds to the conclusions concerning the existence of inference capacities in different bird species. The existence of such capacities in hens could be considered in husbandry practices from an animal welfare perspective.

***Keywords**: Domestic bird; Cognition; Inference; Reasoning; Ethology; Experimental psychology*